



ИНУЛИН: ПРИРОДНЫЕ ИСТОЧНИКИ, ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЗМА В РАСТЕНИЯХ И ПРАКТИЧЕСКОЕ ПРИМЕНЕНИЕ

¹Сербаева Э.Р., ¹Якупова А.Б., ¹Магасумова Ю.Р., ¹Фархутдинова К.А., ¹Ахметова Г.Р., ^{1,2}Кулуев Б.Р.

¹Башкирский государственный университет, 450074, ул. З. Валиди, 32, Уфа, elina.serbaeva@mail.ru

²Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, 450054, Проспект Октября, 71, Уфа, E-mail: kuluev@bk.ru

Резюме

Инулин представляет собой полимер, состоящий из нескольких остатков фруктозы (от 10 до 36) в форме фуранозы. Данный полисахарид является вторым по распространенности после крахмала запасным углеводом у растений и наиболее характерен для представителей семейств Asteraceae и Compositaceae. Данный обзор посвящен рассмотрению природных источников инулина, особенностей метаболизма, функций инулина в растениях и практического применения инулина. Наибольшее содержание инулина обнаруживается в корнях таких растений семейства Asteraceae, как *Arctium* sp. (Лопух), *Cichorium* sp. (Цикорий), *Taraxacum* sp. (Одуванчик), *Smallanthus* sp. (Якон), *Inula* sp. (Девясил) и других. В промышленных масштабах инулин получают из цикория, топинамбура и агавы. Синтез инулина в растениях регулируется несколькими ферментами фруктозилтрансферазами, из которых наиболее важными являются сахароза:сахароза-1-фруктозилтрансфераза (1-SST) и фруктан:фруктан-1-фруктозилтрансфераза (1-FFT), гены которых используются в качестве мишени в генной инженерии и геномном редактировании с целью изменения содержания инулина в растениях. Инулин находит широкое применение в качестве биологически активной добавки к пище как пребиотик. Потребление инулина с пищей обеспечивает создание оптимальных условий для роста и развития нормальной микрофлоры кишечника; повышенную устойчивость пищеварительной системы к бактериальным и вирусным инфекциям. В России существует большой спрос на инулин, однако данное пищевое волокно в нашей стране в промышленных масштабах практически не производится. В связи с этим, запуск заводов по производству инулина из растительного сырья является очень перспективным для нашей страны.

Ключевые слова: пребиотик, фруктоолигосахариды, сахароза-1-фруктозилтрансфераза, фруктан-1-фруктозилтрансфераза, цикорий, топинамбур, девясил высокий

Цитирование: Сербаева Э.Р., Якупова А.Б., Магасумова Ю.Р., Фархутдинова К.А., Ахметова Г.Р., Кулуев Б.Р. Инулин: природные источники, особенности метаболизма в растениях и практическое применение // Биомика. 2020. Т.12(1). С. 57-79. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-5

© Автор(ы)

INULIN: NATURAL SOURCES, FEATURES OF METABOLISM IN PLANTS AND PRACTICAL APPLICATION

¹Serbaeva E.R., ¹Yakupova A.B., ¹Magasumova Yu.R., ¹Farkhutdinova K.A., ¹Akhmetova G.R., ^{1,2}Kuluev B.R.

¹Bashkir State University, Ufa, 450074, 32 Z. Valdi

²Institute of Biochemistry and Genetics – Subdivision of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, 450054, 71 Prospect Oktyabrya, E-mail: kuluev@bk.ru

Resume

Inulin is a polymer consisting of several fructose residues (10 to 36) in the form of furanose. This polysaccharide is the second most abundant carbohydrate after starch in plants and is most characteristic on representatives of the families Asteraceae and Campanulaceae. This review is devoted to the consideration of natural sources of inulin, the characteristics of metabolism, the functions of inulin in plants and the practical use of inulin. The highest inulin content is found in the roots of plants of the Asteraceae family, such as *Arctium* sp., *Cichorium* sp., *Taraxacum* sp., *Smalanthus* sp., *Inula* sp. and others. On an industrial scale, inulin is obtained from chicory, Jerusalem artichoke and agave. Inulin synthesis in plants is regulated by several fructosyltransferase enzymes, the most important of which are sucrose:sucrose-1-fructosyltransferase (1-SST) and fructan:fructan-1-fructosyltransferase (1-FFT). The genes of these enzymes are used as a target in genetic engineering and genome editing in order to change the inulin content in plants. Inulin is widely used as a biologically active food supplement as a prebiotic. The consumption of inulin with food provides the creation of optimal conditions for the growth and development of normal intestinal microflora; increased resistance of the digestive system to bacterial and viral infections. There is a great demand for inulin in Russia, however, this dietary fiber is still not produced in our country. In this regard, the launch of plants for the production of inulin from natural materials is very promising for Russia.

Keywords: prebiotic, fructooligosaccharides, sucrose-1-fructosyltransferase, fructan-1-fructosyltransferase, chicory, Jerusalem artichoke, elecampane

Citation: Serbaeva E.R., Yakupova A.B., Magasumova Yu.R., Farkhutdinova K.A., Akhmetova G.R., Kuluev B.R. Inulin: natural sources, features of metabolism in plants and practical application *Biomics*. 2020. V.12(1). P. 57-79. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2020-5

© The Author(s)

Введение

В настоящее время производство функциональных продуктов питания становится одним из самых актуальных и перспективных направлений в пищевой промышленности. Здоровое питание – это важнейший аспект жизни современного общества, так как научные исследования и даже простые наблюдения указывают на прямую связь продолжительности и качества жизни человека с потребляемой пищей. Многие производители пищевой продукции расширяют свой ассортимент профилактических изделий за счет добавления в них различных функциональных ингредиентов, таких как пищевые волокна, из которых наиболее известным и широко используемым является инулин [Roberfroid, 2007]. Инулин – это полисахарид растительного происхождения, причем для человека он является эффективным пребиотиком, так как хорошо растворяется в воде, не переваривается пищеварительными ферментами и поэтому может в полной мере быть использован кишечной микрофлорой. В высоких концентрациях данный полисахарид обнаруживается в клубнях и корнях растений некоторых семейств, у которых он выполняет запасные функции [Van Loo et al., 1995].

Инулин является наиболее широко распространенным природным запасным полисахаридом после крахмала. Из растений

умеренного климата больше всего данный полисахарид содержится в цикории, топинамбуре и девясиле. Также инулин присутствует в таких растениях, как лук, чеснок, одуванчик, якон и др., но в меньших концентрациях [Roberfroid, 2007]. Основными промышленными инулинсодержащими растениями на сегодняшний день являются клубни топинамбура и корнеплоды цикория. В России наиболее широко используемым инулинсодержащим растением является топинабур, но перспективен также цикорий, который легче обрабатывать, благодаря удобной форме его корнеплодов [Kreuzberger, 2016].

Инулин является растворимым пищевым волокном, которое при его употреблении внутрь может помочь снизить уровень липопротеинов низкой плотности («плохого» холестерина). Кроме того, инулин не влияет на уровень глюкозы в крови, поэтому может без опасения использоваться в рационе людей, больных диабетом [Barkhatova et al., 2015]. Благодаря своим пребиотическим свойствам инулин проходит в неизменном состоянии до толстой кишки, где он способствует увеличению содержания полезных бифидобактерий и подавлению влияния вредных патогенных бактерий. Инулин и его производные также применяются в пищевой промышленности для улучшения питательных и функциональных свойств продуктов и используются в качестве заменителя жира, чтобы уменьшить

калорийность пищи [Kathy, 1999]. Таким образом, инулин является весьма ценным метаболитом, получаемым человеком из растений. Данная обзорная статья посвящена рассмотрению природных источников инулина, особенностей метаболизма и функций инулина в растениях, полезных для организма свойств инулина и его практического применения.

Природные источники инулина

Инулин был впервые выделен немецким исследователем Роуз из девясила еще в 1804 году и получил свое название от латинского наименования девясила – *Inula* [Voeckner et al., 2001]. Инулин содержится у нескольких десятков тысяч видов растений [Надежкина, Сагина, 2020], но его степень полимеризации и содержания в них может быть различной. Инулин является важнейшим запасным природным углеводом, уступая по распространенности лишь крахмалу. Инулин используется растениями, прежде всего, в качестве средства накопления энергии, чаще всего обнаруживается в листьях, корнях и корневищах [Kaur, Gupta, 2002]. Большинство инулинсодержащих растений являются представителями двудольных, относящихся к семействам астровых (*Asteraceae*) и колокольчиковых (*Campanulaceae*), у которых инулин заменяет собой крахмал. Также инулин встречается у некоторых однодольных растений семейств злаковых (*Poaceae*), лилейных (*Liliaceae*), а также амариллисовых (*Amaryllidaceae*). Некоторые инулинсодержащие растения используются в питании человека, такие как лук, чеснок, спаржа, топинамбур, цикорий и т.д. [Loo et al., 1995]. Список некоторых наиболее известных растений, содержащих инулин, представлен в табл. 1, лишь небольшая часть которых уже используется в промышленности, а другие являются потенциальными продуцентами этого ценного сырья.

В промышленных масштабах инулин получают из цикория, топинамбура и агавы. Основным источником инулина в европейских странах является цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*) – это вид многолетних трав семейства астровых. Наиболее известен как заменитель кофе, также применяется при производстве спирта, обладает широким спектром лечебного действия. Род *Cichorium* включает в себя два культурных вида (цикорий обыкновенный и цикорий салатный) и около шести диких видов. Содержание инулина в цикории составляет 12-30% на сырую массу в зависимости от сорта [Полянина и др. (Polanina et al.), 2019], также имеются сведения, что в сухих корнях цикория оно может даже достигать 75% [Baert, Bockstael, 1993]. В России были проведены

исследования 20 сортообразцов цикория и наибольшее содержание инулина было показано для сорта «Поляновицка» (28,1%) [Полянина и др. (Polanina et al.), 2019]. В нашей стране работы по селекции цикория ведутся в Ростовской овощной опытной станции по цикорию (Ярославская обл.), где, к примеру, сообщалось о выведении перспективного сортообразца цикория с высокими показателями урожайности и хозяйственно ценными свойствами, корнеплодом усечённой формы, пригодной для механизированной уборки. Необходимо отметить, что в России культивировать цикорий начали в 19 веке именно в Ростовском уезде (соврем. Ярославская обл.), где в некоторых хозяйствах цикорий занимал до половины всех посевных площадей [Вьютнова и др. (Vyutnova et al.), 2016]. Сообщается, что на сегодняшний день практика возделывания цикория в Ярославской области сохраняется, налажен выпуск пастообразного и сухого пакетированного продукта из корнеплодов цикория.

Инулин, содержащийся в цикории, обладает достаточно низкой растворимостью в воде (стандартный инулин не более 10%, при комнатной температуре), поэтому цикориевый инулин производят в виде порошка [Stolze, 2017]. У цикория существует один недостаток - гликозид интибин, который придает инулину горький привкус и требует дополнительной очистки [Kreuzberger, 2016].

Топинамбур (*Helianthus tuberosus*) – относится к семейству *Asteraceae* и считается одним из самых перспективных природных источников инулина в условиях России [Nazarenko, 2013]. Это растение имеет прямой стебель, который может достигать высоты до 5 м, в зависимости от условий выращивания. Соцветие топинамбура – это многоцветковая головка с яркими желтыми цветами. Его клубни могут иметь различную окраску: белую, пурпурно-красную, светло-коричневую. Клубни обычно имеют грушевидную форму. Средний вес клубней составляет от 10 до 100 г (обычно 30–80 г) в зависимости от сорта и области, где выращивалось растение [Barkhatova et al., 2015]. Содержание инулина в клубнях топинамбура в расчете на сырую массу составляет около 22%. Так как топинамбур обладает высокой устойчивостью к холодам и засухе, то он широко распространен и культивируется в России. Более того, топинамбур часто «убегает» из культуры и может произрастать как сорное инвазионное растение, что говорит о крайней его неприхотливости. Данный вид растений характеризуется большой биомассой как клубней, так и побега, а также быстрым ростом, что немаловажно для промышленного производства. Анализ литературных данных показывает, что топинамбур

является многофункциональной сельскохозяйственной культурой и может использоваться на различных производствах обычных, диетических и функциональных продуктов и являться биологически активной пищевой добавкой. Кроме того, топинамбур имеет перспективу использоваться в биотехнологических производствах. Его клубни и некоторые надземные части могут использоваться для производства этанола и микробиологического синтеза белков, глицерина, органических кислот. Однако из-за влияния различных факторов окружающей среды химический состав и биохимические свойства топинамбура могут изменяться. Например, от времени сбора урожая и его хранения зависят качественный и количественный состав олигофруктозы, содержание инулина и степень его полимеризации [Roberfroid, 2007]. С 2016-2017 гг. в Калужской области в рамках реализации Программы союзного государства (Россия-Белоруссия) идет строительство Инновационного Аграрно-Промышленного Парка «КиТ» по выращиванию и переработке клубней и зеленой массы топинамбура в инулин, фруктоолигосахариды (ФОС), диетическое и пребиотическое пюре и сокодержателе напитки по технологии, позволяющей максимально сохранить биологически активные компоненты топинамбура [Жучкова, Скрипников (Zhuchkova, Skrypnikov), 2017]. Таким образом, принимая во внимание физиологические и биохимические особенности топинамбура, он может стать основой для создания крупного промышленного производства инулина в России [Тарасенко (Tarasenko), 2014].

Еще одним представителем инулинсодержащих растений является якон (*Smallanthus sonchifolius*) из того же семейства астровых. Данное растение является близким родственником подсолнечника и топинамбура и культивируется в Южной Америке ради клубней. Больше всего инулин у якона как раз накапливается в клубнях, которые различаются по форме и размеру, при этом некоторые клубни могут достигать до 850-900 г и содержать около 16% инулина в расчете на сырую массу (табл. 1). В литературе обсуждается перспективность применения якона для производства инулина [Delgado et al., 2013].

Многообещающим, но пока что не используемым для этих целей инулинсодержащим растением является девясил, также из семейства астровых [Barkhatova et al., 2015]. В России произрастает более 30 видов девясила, из которых наиболее широко распространен девясил высокий (*Inula helenium*). Это крупное быстрорастущее многолетнее травянистое растение высотой около 1–2 м. Его корневище достигает 5 см в толщину и 50 см

в длину. Стебли прямостоячие, листья цельные и густопушенные, соцветия девясила представляют собой корзинки шириной 3-7 см на толстых цветоножках, цветки – золотисто-желтые [Nazarenko, 2013]. Девясил известен тем, что является перспективным источником многих биологически активных веществ. Содержание инулина в корнях и корневищах девясила высокого составляет 50,2–53,1% и 36,9–39,1% соответственно (табл. 1), при этом содержание инулина существенно не зависит от условий произрастания растения. Кроме того, имеется много сведений о лечебных свойствах девясила: он обладает противовоспалительным, желчегонным, адаптогенным действиями, а также проявляет антимикробную и противолучевую активности [Караева (Karaeva), 2016]. Из других широко известных лекарственных растений содержание инулина в корневищах на уровне 10% на сухую массу (в шроте) показано для эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea* (L.) Moench) [Бабаева и др. Babaeva et al., 2018] и для арники горной (*Arnica montana*) [Цицин (Tsitsin), 1962].

В последнее время проведено много исследований по одуванчику кок-сагызу (*Taraxacum kok-saghyz*), так как он является альтернативным источником для производства не только высококачественного каучука [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2015; Гаршин и др. (Garshin et al.), 2016], но и инулина [Van Beilen, Poigier, 2007]. Было выявлено, что инулин составляет основной углеводный запас в корнях кок-сагыза (около 16-20% от массы корня) [Ulmann, 1951]. Недавние исследования показывают, что в корнях кок-сагыза содержится в среднем 18% инулина и 20% сахарозы на сухую массу [Ramirez-Cadavid et al., 2017]. Однако, к настоящему моменту, исследований, посвященных изучению качества инулина, синтезируемого в корнях одуванчика кок-сагыза, проведено не так много. Отметим лишь то, что еще в середине прошлого века для производителей натурального кок-сагызного каучука ставилась задача одновременного получения инулина [Филлипов (Fillipov), 1953]. Причем, когда в начале 50-х гг. прошлого века интерес к каучуку из кок-сагыза уменьшился, продолжали выходить публикации, посвященные уже кок-сагызному инулину [Михлин, Ахунбаева (Mihlin, Ahunbaeva), 1956].

Еще одним перспективным каучуконосным видом одуванчиков является *Taraxacum hybernum* – одуванчик осенний, также известный как крым-сагыз [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2017; 2018]. В советской литературе имеются сведения не только о содержании высококачественного каучука в крым-сагызе, но и о накоплении в корнях инулина, причем до 50% в расчете на сухую массу [Аксельрод

(Axelrod), 1953]. К примеру, сообщается, что максимальное содержание инулина характерно для весеннего периода, тогда как к осени оно падает [Котов (Kotov), 1953]. С другой стороны, было показано, что наиболее интенсивное расходование инулина у крым-сагыза идет зимой и к началу весны в корнях инулина остается мало. Затем в летний период наблюдается накопление инулина, а с наступлением осени оно опять начинает падать [Аксельрод (Axelrod), 1953]. В корнях крым-сагыза также обнаруживался крахмал, но в очень небольших количествах. Таким образом, исходя из этих и некоторых других данных, советскими учеными был сделан вывод, что инулин является главным запасным веществом корня у одуванчика осеннего. Способность к накоплению в корнях инулина является характерным признаком рода *Taraxacum*. К примеру, близкий родственник кок-сагыза одуванчик короткорожковый *Taraxacum brevicorniculatum* Korol. в корнях содержит около 55,4% инулина на сухую массу [Post et al., 2012]. В советских источниках также имеются сведения о содержании инулина и у других перспективных каучуконосных растений, к примеру, у кузины *Cousinia tenuisecta* Juz. из семейства астровых [Иголкин (Igolkin), 1953]. Перспективными каучуконосами и одновременно источниками инулина являются представители рода *Scorzonera*, особое внимание при этом уделяется хорошо известной овощной культуре козельцу испанскому (*Scorzonera hispanica*), изучение и выведение сортообразцов которого ведется в Государственном аграрном университете Северного Зауралья (г. Тюмень, Россия) [Уфимцева, (Ufimceva), 2018].

Инулин может накапливаться в запасных органах не только у представителей вышеперечисленных семейств. К примеру, в семействе тыквенные (Cucurbitaceae) имеется группа растений, относящихся к роду *Thladiantha*, которые имеют подземные клубни [Швец, Кулуев (Shvets, Kuluev), 2017]. Из этого рода наиболее известным видом является тладианта сомнительная [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2019], в клубнях которого, согласно сообщению Митрохина с соавт. (Mitrokhina et al.) [2016], также содержится 4,1-4,5% инулина. В корнеплодах культивируемой в Южной Америке хикамы (*Pachyrhizus erosus*) из семейства бобовых и клубнях ямса (*Dioscorea* L.) из семейства диоскорейных также обнаруживается инулин [Hughes et al., 2017; Yuniastuti, Iswari, 2018]. Инулин также есть в корневищах микроцериса ланцетолистного (*Microseris lanceolata*) или мурнонга, употребляемого в пищу в Австралии и Тасмании [Meyer, Blaauwhoed, 2009]. В то же время

другие растения, такие к примеру, как картофель и батат в своих запасных органах в основном накапливают крахмал, а не инулин. Так как в биосинтезе инулина и крахмала участвуют одни и те же углеводные ресурсы, при стимулировании увеличения содержания инулина в запасных органах наблюдается падение содержания крахмала [Hellwege et al., 2000]. Вероятнее всего способность накапливать тот или иной полисахарид является в большей степени родовым признаком, чем признаком семейства растений. Однако растения семейств астровых, колокольчиковых, лилейных, лобелиевых и фиалковых все же чаще всего используют в качестве запасного полисахарида именно инулин.

Для увеличения накопления растениями инулина могут быть использованы методы геной инженерии. К примеру, были получены трансгенные растения картофеля с конститутивной экспрессией генов биосинтеза инулина: *I-SST* (сахароза:1-фруктозилтрансфераза сахарозы) и *I-FFT* (фруктан:1-фруктозилтрансфераза фруктана) артишока, которые в итоге накапливали 5% инулина на сухую массу клубней [Hellwege et al., 2000]. Самым главным достижением данных авторов является получение трансгенных растений картофеля, синтезирующих высокополимерный инулин, не отличающийся от фруктанов артишока, которые известны своей высокой степенью полимеризации. В более ранней работе содержатся сведения о создании трансгенных растений петунии, экспрессирующих гены *I-SST* и *I-FFT* топинамбура [van der Meer et al., 1998]. Олигофруктаны накапливались только в растениях петунии с геном *I-SST*, тогда как для фермента фруктан:1-фруктозилтрансферазы фруктана в этом растении, видимо, не было подходящих субстратов. К такому выводу авторы данной работы пришли из-за того, что белковые экстракты трансгенных по гену *I-FFT* растений петунии были все же способны удлинять цепи олигофруктанов. Всего в природе известно около 36000 растений, содержащих инулин [Puchkova, 2019]. В табл. 1 представлен список некоторых инулиносодержащих растений, в том числе используемых в производстве.

Кроме перечисленных в табл. 1 растений, инулин содержится и у других видов многочисленного семейства астровых. К примеру, инулин есть в таких выращиваемых в разных странах мира культурах как артишок (*Cynara* L.), мать-и-мачеха (*Tussilago* L.), козлобородник пореелистный (*Tragopogon porrifolius* L.) [Соромотина (Soromotina), 2016]. В целом, можно сделать вывод, что инулин является одним из основных запасных углеводов у растений семейства астровых.

Таблица 1.

Некоторые известные инулинсодержащие растения [по Аксельрод (Axelrod), 1953; Loo et al., 1995; Partida et al., 1998; Gupta, Kaur, 1997; Dolota, Dabrowska, 2004; Kuniyal et al., 2005; Meyer, Blaauwhoed, 2009; Post et al., 2012; Shoaib et al., 2016; Митрохин и др. (Mitrohin et al.), 2016; Ramirez-Cadavid et al., 2017; Yuniastuti, Iswari, 2018; Бабаева и др. (Babaeva et al.), 2018].

Table 1. Some known inulin containing plants

Вид Species	Органы Organs	Содержание инулина, % Inulin, %
Агава американская <i>Agave americana</i>	Клубни Tubers	7-10*
Лук-порей <i>Allium porrum</i>	Луковица Bulb	3-10*
Лук репчатый <i>Allium cepa</i>	Луковица Bulb	2-6*
Чеснок <i>Allium sativum</i>	Луковица Bulb	9-16*; 14-23*
Лопух <i>Arctium sp.</i>	Корни Roots	3,5-4,0; 8,3-9,9; 37-45*
Спаржа лекарственная <i>Asparagus officinalis</i>	Клубни Tubers	10-15
Стевия медовая <i>Stevia rebaudiana</i>	Листья Leaves	18-23*
Камассия <i>Camassia spp.</i>	Луковица Bulb	12-22*
Цикорий обыкновенный <i>Cichorium intybus</i>	Корни Roots	12-30 75*
Артишок испанский <i>Cynara cardunculus</i>	Листья Leaves	3-10*
Георгина <i>Dahlia sp.</i>	Клубни Tubers	15-20*
Топинамбур <i>Helianthus tuberosus</i>	Клубни Tubers	14-22
Ячмень обыкновенный <i>Hordeum vulgare</i>	Зерна Grains	0,5-1,5; 18-20*
Микросерис ланцетолистный <i>Microseris lanceolata</i>	Корни Roots	8-13
Банан заостренный <i>Musa acuminata</i>	Плоды Fruits	0,3-0,7*
Рожь <i>Secale cereale</i>	Зерна Grains	0,5-1,0*
Мягкая пшеница <i>Triticum aestivum</i>	Зерна Grains	1-4*
Одуванчик лекарственный <i>Taraxacum officinale</i>	Листья Leaves	12-15 40*
Одуванчик кок-сагыз <i>Taraxacum kok-saghyz</i>	Корни Roots	17-18*
Одуванчик осенний <i>Taraxacum hybernum</i>	Корни Roots	до 50*
Одуванчик короткорожковый <i>Taraxacum brevicorniculatum</i>	Корни Roots	55,4*
Козлобородник <i>Tragopogon sp.</i>	Корни Roots	15-20
Козелец испанский <i>Scorzonera hispanica</i>	Корни Roots	8,15-10,75
Соссюрея <i>Saussurea lappa</i>	Корни Roots	18-20
Якон <i>Smallanthus sonchifolius</i>	Корни Roots	3-19; 35*
Девясил высокий <i>(Inula helenium)</i>	Корневища Rhizomes	50,2– 53,1*
Гладианта сомнительная <i>Thladiantha dubia</i>	Клубни Tuber	4,3-4,5
Ямс <i>Dioscorea L.</i>	Клубни Tubers	12

* На сухую массу корня. Остальные данные приводятся на сырую массу или данная информация не уточняется.

*To the dry root weight. The remaining data are given on a fresh weight or this information is not specified.

На сегодняшний день на рынке России присутствует в основном импортный инулин [Устюжанинова, Мартинсон (Ustyuzhaninova, Martinson), 2018]. Однако исходя из вышеприведенной информации, можно сделать вывод о том, что в условиях России имеется возможность промышленного выращивания различных видов инулинсодержащих растений с целью получения ценного сырья. Пожалуй, наиболее перспективным для России является выращивание цикория и топинамбура ввиду того, что эти растения уже окультурены, сорта районированы в регионах нашей страны, содержат много инулина и отличаются высокой продуктивностью в условиях континентального умеренного климата средней полосы России. Большой интерес также представляет девясил высокий, который отличается большим содержанием инулина, однако это растение является дикорастущим, что пока ограничивает использование этого растения. К примеру, девясил в отличие от культурных растений характеризуется низкой всхожестью семян, недружностью всходов, неравномерным созреванием и относительно низкой продуктивностью корневищ. Поэтому перспективным представляется возможность доместикации девясила, тем более, что в его корневищах кроме инулина обнаруживаются каучукоподобные вещества [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2019] и более ценные вторичные метаболиты [Матасова и др. (Matasova et al.), 1999]. Очень перспективными для доместикации являются также крым-сагыз и кок-сагыз, которые в корнях накапливают в большом количестве не только инулин, но и натуральный каучук высокого качества [Гаршин и др. (Garshin et al.), 2016; Гаршин, Кулуев (Garshin, Kuluev), 2018]. Данные инулинсодержащие растения могут выращиваться на полях, в гидропонике [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2017] или же в биореакторах с использованием технологии волосовидных корней (hairy roots) [Михайлова и др. (Mikhailova et al.), 2017]. О перспективности выращивания волосовидных корней для получения инулина говорит также заявка на патент №0002691604 [Соловьева, Степанова (Solovyova, Stepanova), 2019], который призван защитить технологию получения и культивирования культуры волосовидных корней кок-сагыз и их использования для продуцирования инулина.

Строение, метаболизм и функции инулина в растениях

Инулин представляет собой полимер, состоящий из нескольких остатков фруктозы (от 10 до 36) в форме фуранозы (β , D-фруктофуранозы) и одного остатка глюкозы в форме пиранозы (α , D-

глюкопиранозы), связанных через β -2,1 гликозидные связи [Караева (Karaeva), 2016] (рис. 1). Его молекулярная масса составляет около 5000-6000 Да. Инулин является полифруктозаном, который может быть получен в виде аморфного порошка и в виде кристаллов, легко растворяется в горячей воде и трудно в холодной.

Во время кислотного или ферментативного гидролиза из инулина образуется D-фруктоза и небольшое количество глюкозы. Промежуточные продукты лизиса инулина (инулиды) не имеют восстанавливающих способностей [Puchkova, 2019]. Как уже говорилось выше, инулин является запасным углеводом [Тарасенко (Tarasenko), 2014]. Он образуется в листьях в процессе фотосинтеза и накапливается в стеблях и корнях растений. Инулин хранится в вакуолях в виде сферокристаллов. Кристаллы инулина в некоторых инулинсодержащих растениях сгруппированы в вакуолях паренхиматозных клеток корня, которые близко располагаются к тканям флоэмы [Van den Ende et al., 2000]. Было показано, что обилие фотоассимилированных веществ в течение летнего периода приводит к непрерывному накоплению инулина во время вегетационного периода у цикория, топинамбура и одуванчиков. Осенью снижение уровня фотоассимилятов способствует деградации инулина [Van den Ende et al., 2000].

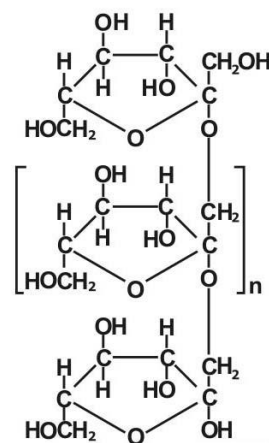


Рис. 1. Структурная формула инулина
Fig. 1. The structural formula of inulin

Инулин относится к фруктанам, которые являются линейными или разветвленными углеводами, полученными из сахарозы. На основании структурных различий выделяют три типа фруктанов: инулин (связь β 2 \rightarrow 1), леван (связь β 2 \rightarrow 6) и граминан (связи β 2 \rightarrow 1 и β 2 \rightarrow 6). Длина цепи растительных фруктанов, определяемая степенью полимеризации - DP (Degree of Polymerization) является переменной. При этом есть виды растений

(например, *Viguiera discolor*; *Echinops ritro*), продуцирующие фруктаны с более высоким DP благодаря специфическим фруктозилтрансферазам. Также фруктаны с высоким значением DP характерны для артишока (DP от 32 до 42) [Zeaïter et al., 2019]. Фруктаны с короткой цепью (DP<10) часто называют фруктоолигосахаридами (ФОС), тогда как полимеры с длинной цепью с DP>10 обычно называют инулином или ITF [Dobrange et al., 2019]. Таким образом, фруктаны различаются по длине: от трисахаридов (1-кестотриозы, 6-кестотриозы) до полимеров. Существует также классификация фруктанов с их разделением на шесть групп, в зависимости от типа связи между фруктозильными остатками и положением глюкозы:

- 1) инулины - линейные фруктановые полимеры, имеющие концевой глюкозный остаток и - $\beta 2 \rightarrow 1$ гликозидные связи;
- 2) леваны - в них фруктозные звенья связаны через $\beta 2 \rightarrow 6$ гликозидные связи. Они встречаются у злаков, к примеру, у *Phleum pratense* (тимофеевка луговая) и *Lolium perenne* (плевел многолетний);
- 3) граминаны - имеют как - $\beta 2 \rightarrow 1$, так и $\beta 2 \rightarrow 6$ связи и обнаружены в пшенице, ячмене и некоторых представителей семейства спаржевых;
- 4) неоинулиновый тип - преобладают β -2,1-связи, которые характерны для фруктанов, содержащихся в луке и спаргагусе. Имеют внутреннюю глюкозу, связанную в положениях C1 и C6, с двумя толерантными фруктозильными цепями, связанными $\beta 2 \rightarrow 1$ связями;
- 5) неолевановый тип - преобладают β -2,6-связи, обнаруженные в овсе. Представляют собой полимеры, образованные $\beta 2 \rightarrow 1$ и $\beta 2 \rightarrow 6$ связями между фруктофуранозильными звеньями на любом конце центральной молекулы сахарозы;
- 6) агавины - разветвленные граминаны и неофруктаны, имеют связи $\beta 2 \rightarrow 1$ и $\beta 2 \rightarrow 6$, обнаруживаются в агаве [Suarez-Gonzalez et al., 2013].

Как уже говорилось выше, фруктаны синтезируются и хранятся в вакуолях клеток растений. Их синтез регулируется несколькими ферментами фруктозилтрансферазами, такими как: сахароза:сахароза-1-фруктозилтрансфераза (1-SST) (EC 2.4.1.99), сахароза:фруктан-6-фруктозилтрансфераза (6-SFT), фруктан:фруктан-1-фруктозилтрансфераза (1-FFT) (EC 2.4.1.100), фруктан:фруктан 6G-фруктозилтрансфераза (6G-FFT). Расщепление фруктанов катализируется несколькими экзогидролазами (FEN), которые расщепляют инулины, леваны и граминаны [Suárez-González et al., 2013]. Были обнаружены несколько типов FEN: 1-FEN (EC 3.2.1.80) - преимущественно деградирующие фруктаны инулинового типа, 6-FEN - преимущественно разлагающие фруктаны

леванового типа, 6,1-FEN - расщепляющие как инулин, так и леван, 6-КЕН - ферментирующие 6-кестотриозу [Van den Ende et al., 2000]. Ферменты FEN во фруктаноаккумулирующих растениях связаны с несколькими физиологическими функциями. Во-первых они способны гидролизовать запасы фруктана, когда необходима мобилизация энергии и запасов углеводов для роста растений или отрастания после дефолиации, во-вторых они способствуют повышению концентрации олигофруктана в состоянии стресса [Van den Ende, 1996], а также увеличивают устойчивость к морозам и засухе через стабилизацию клеточных мембран [Roover et al., 1999].

Считается, что все фруктозилтрансферазы эволюционировали от вакуолярных инвертаз (VI), и этот процесс происходил независимо у однодольных и двудольных растений. Напротив, фруктановые экзогидролазы (FEN) произошли от β -фруктозидаз, способных расщеплять как сахарозу, так и фруктаны [Roover et al., 1999].

Метаболический путь биосинтеза инулина включает в себя три основных фермента, которые относятся к семейству гликозилгидролаз 32 (GH32) [Henrissat, 1991]. Сам синтез инулина катализируется двумя фруктозилтрансферазами. На первом этапе принимает участие сахароза, перенесенная из апопласта или синтезированная из глюкозы и фруктозы в цитозоле паренхимных клеток корня. Сахароза транспортируется в вакуоль и используется в качестве субстрата для биосинтеза инулина. Сахароза-1-фруктозилтрансфераза (1-SST) продуцирует трисахарид-1-кестозу путем переноса остатка фруктозы из одной молекулы сахарозы в другую. Дальнейшее удлинение фруктозной цепи катализируется фруктан-1-фруктозилтрансферазой (1-FFT). А расщепление инулина - фруктан-1-экзогидролазой (1-FEN), которая последовательно гидролизует концевые остатки фруктозы из молекул фруктана до тех пор, пока не останется только единица сахарозы. Затем происходит разложение сахарозы, которое катализируется инвертазами.

Известно, что в одуванчике избыточные свободные сахара (фруктоза и сахароза), которые образуются при деградации инулина, могут использоваться для синтеза изопентенилпирофосфата (IPP), что способствует увеличению выработки тритерпенов и полиизопрена (каучука). Советскими исследователями впервые было показано, что дикорастущий *T. kok-saghyz* способен накапливать каучук в большем количестве, когда уровень инулина снижается, причем этот научный приоритет в те годы признавался зарубежными коллегами [Ulmann, 1951]. Схожие данные, но с другой стороны, были показаны в исследованиях Post et al. [2012] на примере

близкого к кок-сагызу растения *T. brevicorniculatum*, который накапливал больше инулина из-за ингибирования активности фермента цис-пренилтрансферазы (СРТ), катализирующего удлинение цепи полиизопрена, что в итоге приводило к снижению содержания натурального каучука. Также было показано, что сверхэкспрессия в трансгенных одуванчиках кок-сагызе и *T. brevicorniculatum* гена, кодирующего фермент фруктан 1-эктогидролазу, ответственного за расщепление инулина на фруктозу и глюкозу, приводит к увеличению содержания каучука в корнях этих растений в два раза [Stolze et al., 2017]. CRISPR/Cas9 редактирование генома одуванчика кок-сагыза *T. kok-saghyz*, в ходе которого было произведено нокаутирование гена *1-FFT*, вовлеченного в биосинтез инулина, также привело к увеличению содержания каучука [Iaffalando et al., 2016]. Все эти данные говорят о том, что пути биосинтеза каучука и инулина в корнях одуванчиков находятся в антагонистических отношениях, в первую очередь из-за конкуренции за одни и те же фотоассимиляционные ресурсы.

Фруктаны в растениях выполняют не только запасные функции. Благодаря растворимости в воде и устойчивости к кристаллизации при температурах заморозания, фруктаны способны при низких температурах стабилизировать фосфолипидные мембраны, регулируют осмотическое давление путем высвобождения гексозных сахаров, также действуют как поглотители активных форм кислорода. Считается, что фруктаны способствуют защите от абиотического стресса, вызванного холодом, засолением, засухой и окислительным стрессом [Kerepesi, Galiba, 2000].

Влияние засухи на содержание фруктанов и активность фруктозилтрансфераз были изучены на травянистых растениях. Во время засухи толерантные генотипы растений накапливали более высокие концентрации фруктана, чем чувствительные формы. В листе печеночника *Porella platyphylla* засуха привела к накоплению высокомолекулярного фруктана [Marschall et al., 1998]. Также инулин обладает функцией быстродоступного источника энергии и, таким образом, может защищать растение во время засухи или другого стресса, в том числе путем влияния на стабилизацию мембран [Van den Ende, 2008]. Kooiker et al. [2013] показали, что индуцируемый засухой транскрипционный фактор TaMYB13-1 мягкой пшеницы способен активировать промоторы генов *1-SST* и *6-SFT*. Авторами было установлено, что сверхэкспрессия гена *TaMYB13-1* в пшенице приводит к усиленному накоплению фруктанов в листьях и стеблях, а также к увеличению массы

колоса и массы зерна у трансгенных растений в условиях засухи. Эти данные свидетельствуют о том, что TaMYB13-1 играет важную роль в скоординированной активации генов, необходимых для синтеза фруктанов [Kooiker et al., 2013]. В другой работе было показано, что гены *1-SST* и *6-SFT* из мягкой пшеницы, обозначенные как *wft2* и *wft1*, участвуют в накоплении фруктанов при холодовом стрессе [Kawakami et al., 2008]. Таким образом, инулин может играть определенную роль также в обеспечении холодоустойчивости растений.

Исходя из накопленных знаний о генах биосинтеза фруктанов, ведутся также работы по модификации свойств инулина и ФОС путем получения трансгенных растений. Пожалуй, самый важный фактор, который определяет качество инулина - длина полимера (DP - degree of polymerization), к примеру, считается, что цикорий с более высокой DP больше всего подходит для промышленного применения [Vergauwen et al., 2003]. Активность 1-фруктозилтрансферазы (*1-SST*) очень важна для биосинтеза длинноцепочечного инулина растений семейства Asteraceae. С целью увеличения длины цепи инулина, в исследованиях Maroufi et al. [2018] были получены трансгенные растения цикория (*Cichorium intybus*) со сверхэкспрессией гена *1-SST* под контролем 35S CaMV промотора. Количественная оценка уровня экспрессии транскрипта *1-SST* показала, что трансгенные растения обладают более высоким уровнем экспрессии трансгена, чем растения дикого типа. Кроме того, было доказано, что у трансгенных растений в корнях значительно увеличивается содержание фруктанов. Эти результаты показали, что *1-SST* один из ключевых генов в биосинтезе инулина, и он может быть использован для создания растений содержащих больше инулина с высоким DP [Maroufi et al., 2018].

Гены ферментов, связанных с биосинтезом фруктанов, были клонированы из различных растений: *1-SST* и *1-FFT* из *C. intybus* (цикорий), *Cynara scolymus* (артишок) и *H. tuberosus* (топинамбур); *1-SST* и *6G-FFT* из *Allium cepa* (лук); *1-SST* и *6-SFT* из *Festuca arundinacea* (овсяница высокая), *Agropyron cistatum* (пырей хохлатый), *Poa secunda* (мятлик большой), *Lolium perenne* (райграс многолетний) и *Hordeum vulgare* (ячмень). Были получены соответствующие генетически модифицированные растения с целью увеличения содержания фруктанов в корнях, листьях или стеблях. Также гены фруктозилтрансфераз были введены в нефруктаноаккумулирующие растения, такие как *Nicotiana tabacum* (табак), *Solanum tuberosum* (картофель), *Beta vulgaris* (сахарная свекла), рис (*Oryza sativa*) и *Zea mays* (кукуруза), что

приводило к изменениям в углеводном составе. К примеру, повышенная экспрессия *1-SST*, клонированного из *H. tuberosus*, в листьях сахарной свеклы привело к изменению содержания углеводов в стержневом корне, при этом не оказывая видимого влияния на морфологию и скорость его роста. Hisano et al. [2004] выявили, что трансгенный райграсс многолетний, содержащий ген *6-SFT* пшеницы, накапливал больше фруктанов и приобрел более высокую толерантность к замораживанию на клеточном уровне по сравнению с нетрансгенными растениями. Райграсс многолетний, сверхэкспрессирующий ген *1-SST* лука, показал в 3 раза увеличенный уровень фруктана в тканях листьев и стеблях по сравнению с нетрансформированными линиями [Diedhiou et al., 2012]. Рис (*O. sativa*) очень чувствителен к понижению температуры, и не может синтезировать фруктаны. Были получены трансгенные растения риса, сверхэкспрессирующие гены *wft1* и *wft2*, кодирующие ферменты 6-SFT и 1-SST, соответственно. Трансгенные растения риса с геном *wft2* накапливали значительно более высокие концентрации олиго- и полисахаридов, чем нетрансгенные растения риса, и проявили повышенную устойчивость к низким температурам. Концентрация олиго- и полисахаридов в проростках, содержащих ген *wft1*, была явно ниже, чем у линий экспрессирующих *wft2*, хотя у этих растений также обнаруживалась устойчивость к холоду [Diedhiou et al., 2012].

Трансгенные растения, несущие гены, кодирующие растительные фруктозилтрансферазы, в основном используются для функциональной идентификации введенных генов и для анализа накопления фруктана в растениях, не синтезирующих фруктаны. Два гена фруктозилтрансфераз, кодирующие 1-SST и 6-SFT, могут оказаться полезными инструментами для производства фруктанов в нефруктановых растениях, так как оба фермента способны катализировать биосинтез фруктанов из сахарозы в качестве единственного субстрата [Kawakami et al., 2008].

Полезные свойства и применение инулина

Наибольший потенциал применения инулин и другие фруктаны имеют в пищевой и фармацевтической промышленности. Инулин обладает уникальными физиологическими свойствами, поэтому его все чаще используют, как функциональный ингредиент продуктов питания. В США в среднем один человек потребляет 2,6 г инулина в день, в Европе существенно выше: 3-11 г. Однако даже европейская диета не всегда достигает потребности человека в инулине – от 10 до 20 г в день [Mensink et al., 2015a]. Таким образом, в мире

имеется огромный потенциал для увеличения производства и потребления инулина.

Известно, что потребление инулина с пищей обеспечивает создание оптимальных условий для роста и развития нормальной микрофлоры кишечника; профилактику зоба; повышенную устойчивость к бактериальным и вирусным инфекциям пищеварительной системы. Инулин способствует нормализации обмена веществ: в отличие от неиспользованных молекул глюкозы, которые в итоге превращаются в продукты жирового обмена, фруктоза используется организмом полностью, предотвращая развитие ожирения и атеросклероза сосудов. Потребление инулина также способствует снижению массы тела через активацию процесса удаления жира, связанного с процессами переваривания глюкозы; нормализации уровня сахара в крови. Фруктоза гораздо легче усваивается организмом, чем глюкоза. Также инулин способствует синтезу гликогена путем улучшения утилизации глюкозы, что обеспечивает более высокий уровень энергетического обмена. Кроме того, за счет улучшения утилизации глюкозы происходит стимуляция синтеза белка, холестерина и желчных кислот. Также инулин значительно облегчает работу печени, так как удаляет токсичные вещества из кишечника и крови [Roberfroid, 2007].

Полезный для человека и животных эффект инулина и ФОС часто объясняется их способностью стимулировать рост и размножение полезных кишечных бактерий, функционированием в качестве сигнальных молекул, а также нейтрализацией активных форм кислорода [Dobrange et al., 2019]. Действительно, инулин артишока способствовал поддержанию роста пяти видов *Lactobacillus* и четырех видов *Bifidobacterium* [Zeaiter et al., 2019]. Цикориевый инулин в количестве 10-12 г в сутки улучшает стул у людей, страдающих запорами, и авторы объясняют этот эффект влиянием на кишечную микрофлору [Watson et al., 2019]. Действительно кишечные микроорганизмы переваривают инулин и продуцируют короткоцепочечные жирные кислоты (SCFA), которые оказывают благотворное влияние как на саму нормальную микрофлору, так и на кишечник человека [Le Bastard et al., 2019]. Дело в том, что SCFA могут усиливать местный иммунный ответ, снижать pH толстой кишки и, следовательно, подавлять воспаление и в более долгосрочной перспективе развитие колоректального рака [Wong et al., 2006]. Наиболее доказанным эффектом при приеме инулина в качестве пребиотика было увеличение содержания *Bifidobacterium*, также есть доказательства увеличения количества микроорганизмов *Anaerostipes*, *Faecalibacterium* и

Lactobacillus и уменьшение содержания представителей рода *Bacteroides* [Le Bastard et al., 2019]. Имеются также сведения о позитивном влиянии инулина на барьерную функцию кишечника и иммунитет. На примере цыплят, зараженных сальмонеллезом, было показано, что инулиновые добавки к корму способствуют сдвигу уровня экспрессии ряда генов, связанных с иммунной и кишечной барьерной функцией, в характерную для неинфицированных цыплят. Также инулин способствовал увеличению высоты ворсин и уменьшению глубины крипт в двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишках. В целом, инулин облегчал восстановление индуцированного сальмонеллой повреждения кишечника, уменьшая провоспалительный ответ и повышая иммунитет слизистой оболочки у цыплят [Song et al., 2020]. Инулин предлагается также использовать в качестве альтернативы антибиотикам при выращивании кур и это на сегодняшний день очень актуальное направление исследований, так как Евросоюз уже запретил использование антибиотиков при выращивании цыплят [Buclaw, 2016; Guaragni et al., 2019]. Было показано улучшение роста цыплят, зараженных *Clostridium perfringens*, при добавлении в рацион 25 мг/кг инулина. Также имеются сообщения о том, что введение инулина в рацион кур-несушек увеличивает показатели яйценоскости, улучшает состояние микробиоты [Shang et al., 2019a], а также способствует повышению антиоксидантного статуса яиц и их более долгому хранению в холодильниках [Shang et al., 2019b]. В целом, инулин на сегодняшний день рассматривается одним из самых перспективных кормовых добавок для кур, который позволяет добиваться улучшения здоровья и повышения продуктивности этих птиц при промышленном производстве без использования антибиотиков [Buclaw, 2016]. Инулин совместно с бактериями *Lactobacillus acidophilus* предлагают использовать для повышения эффективности пероральной вакцинации от *Salmonella typhimurium* у поросят [Lerine et al., 2019]. Однако результат, по мнению авторов, достигался только за счет улучшения общего состояния пищеварительной системы после проведенной вакцинации, а не прямого влияния на эффективность самой процедуры иммунизации. Имеются также сведения об увеличении среднесуточного прироста и многих других показателей у поросят, которым в корм добавляли инулин [Wang et al., 2019b].

Одним из перспективных функциональных продуктов питания считается якон, который культивируется в Китае, Японии, Южной Корее. Имеются сведения о благотворном влиянии якона на содержание липопротеинов низкой плотности в

крови, а также его применении при диабете и для борьбы с ожирением [Yan et al., 2019]. Эти и другие эффекты якона связывают с высоким содержанием в клубнях этой культуры ФОС и инулина (80% всех углеводов).

Одной из очень острых мировых проблем является дефицит витамина D₃, что особенно актуально для стран, расположенных на высоких широтах. Показано, что инулиновые добавки к пище способствуют повышению продукции провитамина D₃ - 7-дегидрохолестерина в кишечнике, который в свою очередь при воздействии ультрафиолетового излучения в коже превращается в витамин D₃ [Gokhale, Bhaduri, 2019]. Авторы объясняют этот эффект позитивным влиянием на микрофлору кишечника, продуцирующая лактат, ацетат и пируват, которые в свою очередь поглощаются клетками кишечника активируя биосинтез 7-дегидрохолестерина.

В некоторых медицинских источниках фруктаны с низкой степенью полимеризации ($DP \leq 9$) считаются низкоэффективными, тогда как инулин со степенью полимеризации более 23 – высокоэффективным. К примеру, на мышах, живших на рационе с высоким содержанием жиров, было показано, что добавление в пищу высокополимерного инулина ($DP \geq 23$) способствует более эффективному уменьшению резистентности печени к инсулину через активацию пути IRS1/PI3K/Akt и уменьшению экспрессии провоспалительных факторов NF-κB и IL-6, чем при добавлении в рацион низкополимерных форм инулина ($DP \leq 9$). В целом высокополимерные формы инулина оказывали более плодотворное влияние на все основные показатели печени и состояния микробиоты по сравнению с низкополимерным инулином [Hairing et al., 2020]. С другой стороны, кормление поросят низкополимерным инулином ($DP \leq 10$) способствовало увеличению отношения высоты ворсинки к глубине крипты в тощей кишке, также в этом отделе кишечника были отмечены позитивное влияние на сократительную функцию и уровень экспрессии гена интерлейкина IL-12p40. А вот при кормлении поросят высокополимерным инулином ($DP \geq 23$) такие позитивные эффекты не обнаруживались ни в одном из отделов кишечника. Из полученных данных авторы заключают о более высокой эффективности низкополимерного инулина при кормлении поросят [Barszcz et al., 2019].

В литературе имеются данные об антидепрессивных свойствах инулина и различных инулин-подобных ФОС. К примеру, на крысах была показана высокая антидепрессивная активность ФОС из моринды лекарственной (*Morinda officinalis*). Авторы объясняют полученные ими результаты тем,

что ФОС в кишечнике крыс способствовали уменьшению содержания микроорганизмов, ассоциированных с депрессией и увеличению нормальной микрофлоры, которые выделяют вещества с антидепрессивными свойствами. Причем ФОС из моринды были даже более эффективными, чем такой широко известный синтетический антидепрессант, как флуоксетин [Chi et al., 2019].

В одной недавней обзорной статье по результатам 33 исследований, включающих 1346 участников, показано, что инулин способствует снижению концентрации глюкозы в крови, гликозилированного гемоглобина, инсулина, резистентности к инсулину особенно у людей с предиабетом и диабетом 2 типа [Wang et al., 2019a]. Авторы делают вывод о том, что использование инулина в качестве добавки к пище (10 г в сутки) имеет клиническую ценность при лечении предиабета и диабета 2 типа. На примере мышей показан позитивный эффект инулина при алкогольной болезни печени за счет уменьшения воспалительного процесса через влияние на индуцированное короткоцепочечными жирными кислотами подавление макрофагов M1. Инулин способствовал увеличению содержания пропионата, бутирата, валериановой кислоты, макрофагов M2, аргиназы 1, интерлейкина IL-10, а также уменьшению содержания макрофагов M1, синтазы оксида азота и фактора некроза опухоли TNF- α , что в целом способствовало улучшению состояния при алкогольной болезни печени у мышей из-за снижения уровня воспаления [Wang et al., 2020]. На крысах с индуцированным диабетом была испытана смесь инулина и экстракта Аморфофаллуса коньяк (*Amorphophallus konjac*), которая способствовала снижению уровня глюкозы и триглицеридов в крови, а также улучшало выработку инсулина в островках Лангерганса или уменьшало развитие ожирения у крыс с индуцированным диабетом [Gao et al., 2019].

Инулин оказывает благотворный эффект при синдроме раздраженного кишечника, язвенном колите, болезни Крона и других болезнях кишечника, связанных с воспалительным процессом. Также имеются доказательства защитного действия инулина от возможного развития рака толстой и прямой кишки, улучшение усвоения магния, кальция, железа и других минералов в кишечнике [Shoaib et al., 2016]. С другой стороны подробный анализ литературы показал, что данные о положительном влиянии инулина на исход раковых заболеваний неубедительны и требуют дальнейших более тщательных проверок [Mazraeh et al., 2019]. Есть данные, говорящие об иммуномодулирующем и антивирусном действии фруктанов, которое реализуется через увеличение выработки оксида

азота NO (ингибитор вирусной репликации) и таких известных иммуностимулирующих факторов, как интерлейкины IL-1 β , IL-6, IL-10, интерферон γ , фактор некроза опухоли TNF- α [Dobrange et al., 2019]. Результаты исследований показывают, что иммуномодулирующий и антивирусный эффект таких широко известных лекарственных растений как чеснок (*A. sativum*), лук (*A. cepa*), пушкеры (*Inula racemosa*), бомбакс капоковый (*Bombax ceiba*), якон (*Smallanthus sonchifolius*), куркума (*Curcuma kwangsiensis*), голубая агава (*Agave tequilana*) и полынь (*Artemisia vulgaris*) может обуславливаться высоким содержанием в них фруктанов. Для инулина также показаны антиоксидантные свойства и как следствие противовоспалительный эффект (Dobrange et al., 2019). Показано, что добавки инулина способствуют уменьшению систолического давления у женщин с раком молочной железы, которые проходят неoadьювантную химиотерапию (Vecerril-Alarcon et al., 2019). На примере модельных объектов - мышей с атеросклерозом было показано, что инулин может снижать уровень церамид в плазме за счет снижения экспрессии и активности нейтральной сфингомиелиназы, тем самым способствуя снижению риска развития кардиометаболических заболеваний [Deng et al., 2020].

Исходя из вышесказанного, можно заключить, что инулин должен стать в будущем одним из важных растительных метаболитов для фармацевтической промышленности и медицинского применения в качестве БАДов и лекарственных препаратов. Кроме того, инулин имеет следующие потенциальные применения в медицине: добавки в таблетки с лекарствами для повышения скорости растворения лекарственного компонента, а также для таргетной доставки в толстую кишку; также в качестве стабилизатора и адьюванта вакцины [Mensink et al., 2015b]. Как говорилось выше, инулин взаимодействует с мембранами клетки, способствуя его стабилизации, что к примеру у растений проявляется повышением стрессоустойчивости [Mensink et al., 2015b]. Также инулин увеличивает стабильность белков, что показано на примере гемагглютинина из вакцины против гриппа, который хорошо сохранялся с инулином после замораживания и высушивания на холоду. Инулин также используется в медицине в качестве диагностического средства для определения функции почек, то есть скорости клубочковой фильтрации [Mensink et al., 2015a]. Для этого инулин вводят внутривенно, после чего он выводится почками. Поскольку инулин естественным образом не присутствует в организме и не метаболизируется в кровотоке, количество инулина, выделяемого с мочой, дает информацию о функции почек.

Исходя из данных о многочисленных положительных эффектах для организма человека, инулин получает все большее распространение как пищевая добавка в качестве функционального ингредиента. Калорийность инулина всего 1-1,5 ккал/г, благодаря чему он используется в качестве заменителя высококалорийных составляющих различных продуктов питания [Надежкина, Сагина (Nadezhkina, Sagina), 2020]. Инулин во всем мире все чаще применяется в качестве добавки к таким пищевым продуктам, как хлопья для завтрака, молочные продукты, мясные продукты, замороженные десерты, пищевые наполнители, заправки для салатов, шоколад, различные диетические продукты в качестве пребиотика, для сохранения влаги, заменителя сахара и жира, для достижения необходимой текстуры и стабильности, для уменьшения энергетической ценности и др. Также инулин применяют при изготовлении таблеток в качестве сахарозаменителя, пищевого волокна и пребиотика [Shoaib et al., 2016]. Инулин широко используется в обработанных пищевых продуктах как заменитель жира или сахара, дает только 25-35% энергии по сравнению с усваиваемыми углеводами. Уровень сладости инулина составляет около 10% от сахарозы [Shoaib et al., 2016].

Инулин способен образовывать гелеобразную текстуру вместе с водой и таким образом имитировать наличие жира в диетических продуктах [Barkhatova et al., 2015]. Диетическая норма потребления инулина составляет 5–8 г в сутки. В одной порции пищевого продукта может содержаться около 10–50% от рекомендуемой суточной дозы. Если же добавление инулина имеет технологическое назначение, то дозировка может быть выше, потому что инулин начинает работать как текстура и усилитель вкуса в концентрациях более 2% [Советская энциклопедия, т.10, 1972]. Инулин используют в производстве различных видов хлеба из пшеничной и ржано-пшеничной муки, тортов, вафель и т.п. Было доказано, что добавление инулина делает хлеб более полезным и улучшает ряд технологических эффектов: стабильную форму, пористость. Таким образом, улучшается внешний вид и вкус хлеба, замедляется затвердевание [Kathy, 1999]. Благодаря своей универсальности инулин также нашел применение в молочной промышленности. Его добавляют при производстве молока, молочных продуктов, сливочного масла, сыров, мороженого. На сегодняшний день самой известной инулиносодержащей продукцией является кефир «Биомакс эффективный» компании Вимм-Билль-Данн и линия йогуртов «Эрмигурт» пребиотика от компании «Ermann». Также разработан новый продукт группой компании

«Галактика» - пастеризованное молоко, обогащенное инулином. Этот продукт идеально подходит для диетического питания, так как такое молоко с инулином содержит только 1% жира. Всего 200 г такого молока обеспечивает 20% рекомендуемой суточной потребности инулина для организма. Инулин широко применяется при производстве детского питания: «Агуша», «Здрайверы», каши, смеси «Хайнс», «Фрутоняня» и «Умница». Известно применение инулина в РФ и в других продуктах пищевого назначения: каши быстрого приготовления типа «Быстров» и др.; в производстве соков марки «J7 Иммуно»; шоколада без сахара; в кофе для похудения компании «Леовит Нутрио» и др. [Надежкина, Сагина (Nadezhkina, Sagina), 2020]. В литературе также обсуждается перспективность использования инулина в качестве основного носителя при изготовлении сухих экстрактов различных плодов. К примеру, добавление инулина при вакуумной сушке сока смородины способствовало лучшему сохранению антоцианов, чем при использовании мальтодекстрина [Michalska et al., 2019].

Все вышеперечисленные свойства инулина способствовали широкому развитию исследований, которые привели к разработке технологий выделения, очистки и внедрения инулина в пищевую промышленность. Мировой объем производства инулина - 100 тыс. тонн в год. На мировом рынке имеется только три крупных производителя инулина: 70% рынка занимает бельгийская компания Beneo Orafti, остальную долю делят примерно поровну компании Cosucra, также из Бельгии, и Sensus из Голландии. Ожидается, что мировой рынок инулина будет расти в среднем на 3,6% в течение следующих пяти лет и достигнет 350 миллионов долларов США в 2024 году по сравнению с 290 миллионами долларов США в 2019 году [Надежкина, Сагина (Nadezhkina, Sagina), 2020]. В европейских компаниях в качестве источника инулина используют только цикорий, который характеризуется более удобной формой корнеплодов, несколько большим DP инулина, чем у топинамбура. Наиболее перспективным источником инулина в России являются топинамбур, ввиду своей неприхотливости к условиям нашей страны, а также цикорий. Однако крупных заводов по производству инулина в России до сих пор нет, хотя спрос на сырье очень большой и он имеет тенденцию к росту. Сообщается, что проект завода по производству пищевого и медицинского инулина в Данковском районе в Липецкой области уже шесть лет ищет инвесторов. Данный проект был остановлен еще на старте из-за устаревшего китайского оборудования, которое собирались ставить в заводе [https://iz.ru/698067/2018-01-

20/zavod-po-proizvodstvu-inulina-v-lipetckoi-oblasti-6-let-ishchet-investorov]. Имеется также проект строительства завода по производству инулина в Краснодарском крае [https://www.inproex.ru/project/641], причем в обоих проектах предполагается использовать топинамбур в качестве природного сырья. Третий проект по строительству завода по производству инулина из топинамбура предполагался в Челябинской области за счет поддержки китайских инвесторов, однако идею также пока не удалось реализовать [https://pravdaurfo.ru/articles/132440-kitaysu-pedovezli-do-tlk-yuzhnoouralskiy-70]. В то же время Томская инновационная компания «Красота. Сила. Молодость» запустила опытное производство инулина из топинамбура. Уникальные детали для промышленной установки разработали специалисты Томского государственного университета. Данная компания производит нектары и другие напитки «КрасотИН» обогащенные инулином [http://inotomsk.ru/companies-catalog/ooo-krasota-sm/products/].

Эксперты оценивают ежегодную потребность российского рынка в инулине в 15–20 тыс. т в год [https://www.kommersant.ru/doc/3374404], то есть проблем в сбыте продукции быть не должно. В 2017 г. сообщалось, что себестоимость производства инулина из топинамбура около 30 рублей/кг, цена на импортный более 160 рублей/кг. В связи с отсутствием отечественного инулина, предприятия производящие детское питание и здоровое питание для взрослых полностью зависят от импорта. Таким образом, рынок производства инулина в России до сих ждет своего инвестора. На сегодняшний день в России также существует проблема с выращиванием топинамбура, пока его возделывают на очень небольших площадях. Топинамбур в промышленных масштабах возделывается в РФ на площади всего лишь немногим более 2 тыс. га. Основная проблема, сдерживающая распространение топинамбура, заключается в том, что не сформирован спрос на эту ценную культуру, являющуюся источником инулина, фруктозы и пектина. В настоящее время лишь планируется инвестирование в строительство предприятий по переработке топинамбура на инулин, но отсутствие в промышленных масштабах сырья и отсутствие на рынке комплекса машин для механизированной технологии возделывания топинамбура ставит под угрозу реализацию этих инвестиционных проектов [https://www.topinambour.ru/]. Поэтому потенциальные производители инулина должны обратить внимание и на цикорий, который возделывается в России в Ярославской области для

получения кофе и кофейных напитков. Однако и здесь количество российского сырья не покрывает и пятой части потребностей перерабатывающих предприятий, которые вынуждены закупать сушёный цикорий во Франции, Индии, Украине [http://www.floraprice.ru/articles/ogorod/tsikoriy-istoriya-primeneniya-v-rossii.html].

Заключение

Наиболее ценными природными источниками инулина являются растения семейства Asteraceae, из которых в промышленности используется в основном цикорий обыкновенный. Для увеличения рентабельности производства инулина представляется перспективным получение из одного и того же растительного сырья нескольких видов продукции. Этой задаче отвечают лекарственные фруктанокапливающие растения, такие как девясил высокий, из которого кроме инулина одновременно можно получить большое количество ценных метаболитов для медицинского применения. Большой интерес также представляют кок-сагыз и крым-сагыз, являющиеся источником как инулина, так и высококачественного натурального каучука. В этой связи представляется актуальным введение новых культур в качестве продуцентов инулина и других ценных метаболитов, а также введение в эксплуатацию заводов по их производству.

Интерес к данной теме вызван исследованиями в рамках государственного задания №АААА-А19-119021190011-0 проводимых ИБГ УФИЦ РАН совместно с коллегами из Башкирского государственного университета.

Литература

1. Аксельрод Д.М. Культура крымсагыза // *В книге Каучук и каучуконосы. Под ред. М.М. Ильина.* 1953. С. 237–315.
2. Атлас лекарственных растений СССР / Гл. ред. Н. В. Цицин. М.: Медгиз, 1962. С. 50–52.
3. Бабаева Е.Ю., Зверева В.И., Семкина О.А. Содержание фруктозанов инулиноподобного типа в подземных органах эхинацеи пурпурной и продуктах их переработки // *Химико-фармацевтический журнал.* 2018. Т. 52. №7. С. 26–29.
4. Большая советская энциклопедия, изд. 3-е, М. *Советская энциклопедия.* Т.10. 1972 г., С. 344.
5. Бьютнова О.М. История и распространение культуры цикория // *Овоци России.* 2016. № 1. С. 52–53.
6. Бьютнова О.М., Полянина Т.Ю., Новикова И.А. Перспективный образец корневого цикория // *Овоци России.* 2019. № 6. С. 159–161.

7. Гаршин М.В., Картуха А.И., Кулуев Б.Р. Коксагыз: особенности культивирования, перспективы возделывания и внедрения в современное производство // *Biomics*. 2016. V.8(4). С. 323–333.
8. Гаршин М.В., Кулуев Б.Р. Крым-сагыз: особенности растения, перспективы возделывания и селекции (обзор) // *Аграрная Россия*. 2018. №4. С. 40–48.
9. Жучкова М.А., Скрипников С.Г. Топинамбур - растение XXI века // *Овощи России*. 2017. № 1. С. 31–33.
10. Иголкин Г.И. Каучуконосные кузины // В книге *Каучук и каучуконосы*. Под ред. М.М. Ильина. 1953. С. 637–642.
11. Караева И.Т., Хмелевская А.В., Черчесова С.К. Исследование основных классов биологически активных веществ девясила высокого (*Inula helenium* L.), произрастающего в Республике Северная Осетия–Алания // *Известия Горского государственного аграрного университета*. 2016. №53. С. 147–149.
12. Кулуев Б.Р., Гарафутдинов Р.Р., Максимов И.В., Сагитов А.М., Чемерис Д.А., Князев А.В., Вершинина З.Р., Баймиев Ан.Х., Мулдашев А.А., Баймиев Ал.Х., Чемерис А.В. Натуральный каучук, его источники и составные части // *Biomics*. 2015. V.7(4). С. 224–283.
13. Кулуев Б.Р., Картуха А.И., Князев А.В., Фатерыга А.В., Чемерис А.В. Опыт выращивания *Taraxacum hybernum* (Asteraceae) // *Растительные ресурсы*. 2017. №4. С. 543–554.
14. Кулуев Б.Р., Бережнева З.А., Чемерис А.В. Гидропонное и аэропонное выращивание одуванчика *Taraxacum kok-saghyz* Rodin // *Biomics*. 2017. V.9(2). С. 96–100.
15. Кулуев Б.Р., Фатерыга А.В., Кулуев А.Р., Михайлова Е.В., Чемерис А.В. Молекулярно-генетическое исследование одуванчика осеннего (*Taraxacum hybernum* Steven) с использованием SSR-, RAPD- и ISSR-маркеров // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018. Т. 22. С. 102–107. DOI 10.18699/VJ18.337
16. Кулуев Б.Р., Мулдашев А.А., Минченков Н.Д., Чемерис А.В. Поиск потенциальных каучуконосов во флоре Республики Башкортостан // *Растительные ресурсы*. 2019. Т. 55. № 3. С. 317–333. doi: 10.1134/S0033994619030105
17. Кулуев Б.Р., Швец Д.Ю., Голованов Я.М., Пробатова Н.С. Тладианта сомнительная (*Thladiantha dubia*, Cucurbitaceae) в Башкортостане - опасный сорняк с высоким инвазионным потенциалом // *Российский журнал биологических инвазий*. 2019. №1. С. 66–78.
18. Котов М.И. Крымсагыз (*Taraxacum hybernum* Stev.) // В книге *Каучук и каучуконосы*. Под ред. М.М. Ильина. 1953. С. 220–229.
19. Митрохин М.А., Чесноков Н.Н., Подгорная Т.П., Щекочихина В.А. Тладианта сомнительная (*Thladiantha dubia* Bunge) как перспективная культура для использования в ландшафтной архитектуре и производства продуктов здорового питания // *Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию со дня рождения заслуженного работника высшей школы РФ, доктора с.-х. наук, профессора Ю.Г. Скрипникова*. 2016. С. 194–196.
20. Михайлова Е.В., Кулуев Б.Р., Ясыбаева Г.Р., Чемерис А.В. Создание культур бородатых корней *Withania somnifera* и оценка параметров их роста при выращивании на твердых и жидких питательных средах // *Вестник биотехнологии и физико-химической биологии им. Ю.А. Овчинникова*. 2017. Т. 13. №2. С. 40–45.
21. Михлин Д.М., Ахунбаева Б.О. Фруктозаны корней кок-сагыза // *Биохимия*. 1956. Т. 21. №2.
22. Матасова С.А., Митина Н.А., Рыжова Г.Л., Жуганов Д.О., Дычко К.А. Получение сухого экстракта из корней девясила высокого и изучение его химического состава // *Химия растительного сырья*. 1999. № 2. С. 119–123.
23. Надежкина М.С., Сагина О.А. Инулин: свойства, применение. Мировой рынок инулина // *Modern Science*. 2020. № 1-2. С. 76–80.
24. Полянина Т.Ю., Вьютнова О.М., Новикова И.А. Хозяйственное значение, химический состав и целебные свойства цикория // *Известия ФНЦО*. 2019. № 2. С. 94–97.
25. Соромотина Т.В. Редкие огородные культуры от А до Я: справочник / Т.В. Соромотина; М-во с.-х. РФ, федеральное гос. бюджетное образов. учреждение высшего образования «Пермская гос. с.-х. акад. им. акад. Д.Н. Прянишникова». Пермь. ИПЦ «Прокрость». 2016. 295 с.
26. Соловьева А.И., Степанова А.Ю. Патент 0002691604 «Способ получения культуры корня растения одуванчик кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin)» от 14.06.2019.
27. Тарасенко Н.А. Инулин и олигофруктоза: эффективность в качестве пребиотического волокна для кондитерской промышленности // *Фундаментальные исследования*. 2014. № 9-6. С. 1216–1219
28. Устюжанинова Л.В., Мартинсон Е.А. Определение оптимальных параметров

- экстракции из клубней топинамбура // *Сборник статей XVIII Всероссийской научно-практической конференции в 3 т.* Вятский государственный университет. 2018. С. 204–213.
29. Уфимцева М.Г. Скорцонера (*Scorzonera hispanica*) как источник инулинсодержащего сырья // *Агропродовольственная политика России*. 2018. № 3. С. 34–37.
30. Филиппов Д.И. Культура коксагыза // *В книге Каучук и каучуконосы. Под ред. М.М. Ильина*. 1953. С. 173–219.
31. Швец Д.Ю., Кулуев Б.Р. Тладианта сомнительная: биология, ареал распространения и практическое применение // *Доклады Башкирского университета*. 2017. Т. 2. №5. С. 725–735.
32. Barkhatova T.V., Nazarenko M.N., Kozhukhova M.A., Khripko I.A. Obtaining and identification of inulin from Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers // *Foods and Raw Materials*. 2015. V. 3. No. 2, P. 13–22.
33. Barszcz M., Taciak M., Tuśnio A., Świąch E., Skomial J. Dose-dependent effects of two inulin types differing in chain length on the small intestinal morphology, contractility and proinflammatory cytokine gene expression in piglets // *Arch Anim Nutr*. 2019. P. 1–14. doi: 10.1080/1745039X.2019.1697140
34. Becerril-Alarcon Y., Campos-Gomez S., Valdez-Andrade J.J., Campos-Gomez K.A., Reyes-Barretero D.Y., Benítez-Arciniega A.D., Valdes-Ramos R., Soto-Pina A.E. Inulin supplementation reduces systolic blood pressure in women with breast cancer undergoing neoadjuvant chemotherapy // *Cardiovasc Ther*. 2019. 5707150. doi: 10.1155/2019/5707150
35. Boeckner L.S.; Schnepf M.I., Tunland B.C. Inulin: a review of nutritional and health implications // *Advances in Food and Nutrition Research*. 2001. V. 43. P. 1–63.
36. Chi L., Khan I., Lin Z., Zhang J., Lee M.Y.S., Leong W., Hsiao W.L.W., Zheng Y. Fructo-oligosaccharides from *Morinda officinalis* remodeled gut microbiota and alleviated depression features in a stress rat model // *Phytomedicine*. 2019. V. 67:153157. doi: 10.1016/j.phymed.2019.153157
37. Delgado G., Tamashiro W. M., Maróstica M.J. Yacon (*Smallanthus sonchifolius*): a functional food // *Plant Foods for Human Nutrition*. V. 68. 2013. P. 222–228
38. Deng P., Hoffman J.B., Petriello M.C., Wang C.Y., Li X.S., Kraemer M.P. Morris A.J., Hennig B. Dietary inulin decreases circulating ceramides by suppressing neutral sphingomyelinase expression and activity in mice // *J Lipid Res*. 2020. V. 61. P. 45–53. doi: 10.1194/jlr.RA119000346
39. Diedhiou C., Gaudet D., Liang Y., Sun J., Lu Z. Carbohydrate profiling in seeds and seedlings of transgenic triticale modified in the expression of sucrose:sucrose-1-fructosyltransferase (1-SST) and sucrose:fructan-6-fructosyltransferase (6-SFT) // *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2012. V. 114. No. 4. P. 371–378.
40. Dobraange E., Peshev D., Loedolff B., Van den Ende W. Fructans as immunomodulatory and antiviral agents: the case of *Echinacea* // *Biomolecules*. 2019. V. 9(10). pii: E615. doi: 10.3390/biom9100615
41. Gao T., Jiao Y., Liu Y., Li T., Wang Z., Wang D. Protective effects of konjac and inulin extracts on type 1 and type 2 diabetes // *J Diabetes Res*. 2019. 3872182. doi: 10.1155/2019/3872182
42. Gokhale S., Bhaduri A. Provitamin D3 modulation through prebiotics supplementation: simulation based assessment // *Sci Rep*. 2019. V. 9(1):19267. doi: 10.1038/s41598-019-55699-2
43. Guaragni A., Boiagio M.M., Bottari N.B., Morsch V.M., Lopes T.F., Schafer da Silva A. Feed supplementation with inulin on broiler performance and meat quality challenged with *Clostridium perfringens*: Infection and prebiotic impacts // *Microb Pathog*. 2019. V. 139:103889. doi: 10.1016/j.micpath.2019.103889
44. Haiping D., Zhao A., Qi W., Yang X., Ren D. Supplementation of inulin with various degree of polymerization ameliorates liver injury and gut microbiota dysbiosis in high fat-fed obese mice // *J Agric Food Chem*. 2020. doi: 10.1021/acs.jafc.9b06571
45. Henrissat, B. A classification of glycosyl hydrolases based on amino acid sequence similarities // *Biochem. J*. 1991. V. 280. P. 309–316.
46. Hellwege E.M., Czaplá S., Jahnke A., Willmitzer L., Heyer A.G. Transgenic potato (*Solanum tuberosum*) tubers synthesize the full spectrum of inulin molecules naturally occurring in globe artichoke (*Cynara scolymus*) roots // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2000. V. 97. P. 8699–8704.
47. Hisano H., Kanazawa A., Kawakami A., Yoshida M., Shimamoto Y., & Yamada, T. (2004). Transgenic perennial ryegrass plants expressing wheat fructosyltransferase genes accumulate increased amounts of fructan and acquire increased tolerance on a cellular level to freezing // *Plant Science*. V. 167. P. 861–868. doi: 10.1016/j.plantsci.2004.05.037
48. Hughes S.R., Qureshi N., López-Núñez J.C., Jones M.A., Jarodsky J.M., Galindo-Leva L.A., Lindquist M.R. Utilization of inulin-containing

- waste in industrial fermentations to produce biofuels and bio-based chemicals // *World Journal of Microbiology & Biotechnology*. 2017. V. 33. doi:10.1007/s11274-017-2241
49. Iaffalando B., Zhang Y., Cornish K. CRISPR/Cas9 genome editing of rubber producing dandelion *Taraxacum kok-saghyz* using *Agrobacterium rhizogenes* without selection // *Ind. Crops Prod.* 2016. V. 89. P. 356–362. doi: 0.1016/j.indcrop.2016.05.029
 50. Kathy R. Inulin and oligofructose: what are they? // *The Journal of Nutrition*. 1999. V. 129. P. 1402–1406.
 51. Kawakami A., Sato Y., Yoshida M. Genetic engineering of rice capable of synthesizing fructans and enhancing chilling tolerance // *Journal of Experimental Botany*. 2008. V. 59. No. 4. P. 793–802.
 52. Kerepesi I., Galiba G., Banyai E. Osmotic and salt stresses induced differential alteration in water-soluble carbohydrate content in wheat seedlings // *J Agric Food Chem*. 1998. V. 46. P. 5347–354.
 53. Kooiker M., Drenth J., Glassop D., C. Lynne McIntyre, TaMYB13-1, a R2R3 MYB transcription factor, regulates the fructan synthetic pathway and contributes to enhanced fructan accumulation in bread wheat // *Journal of Experimental Botany*. 2013. V. 64. No. 12. P. 3681–3696.
 54. Kreuzberger M., Hahn T., Zibek S., Schiemanna J. Seasonal pattern of biomass and rubber and inulin of wild Russian dandelion (*Taraxacum koksaghyz* L. Rodin) under experimental field conditions // *Europ. J. Agronomy*. 2016. V. 80. P. 66–77.
 55. Le Bastard Q., Chapelet G., Javaudin F., Lepelletier D., Batard E., Montassier E. The effects of inulin on gut microbial composition: a systematic review of evidence from human studies // *Eur J Clin Microbiol Infect Dis*. 2019. V. 39. P. 403–413. doi: 10.1007/s10096-019-03721-w
 56. Lepine A.F.P., Konstanti P., Borewicz K., Resink J.W., de Wit N.J., Vos P., Smidt H., Mes J.J. Combined dietary supplementation of long chain inulin and *Lactobacillus acidophilus* W37 supports oral vaccination efficacy against *Salmonella typhimurium* in piglets // *Sci Rep*. 2019. V. 9. 18017. doi: 10.1038/s41598-019-54353-1
 57. Maroufi A., Karimi M., Mehdikhanlou K., Loose M. Inulin chain length modification using a transgenic approach opening new perspectives for chicory // *Biotech*. 2018. V. 8:349. P. 1–8.
 58. Marschall M., Proctor M.C.F., Smirno N. Carbohydrate composition and invertase activity of the leafy liverwort *Porella platyphylla* // *New Phytol*. 1998. V. 138. P. 343–353.
 59. Mazraeh R., Azizi-Soleiman F., Jazayeri S.M.H.M., Noori S.M.A. Effect of inulin-type fructans in patients undergoing cancer treatments: A systematic review // *Pak J Med Sci*. 2019. V. 35. P. 575–580. doi: 10.12669/pjms.35.2.701
 60. Mensink M.A., Frijlink H.W., van der Voort Maarschalk K., Hinrichs W.L. Inulin, a flexible oligosaccharide I: Review of its physicochemical characteristics // *Carbohydr Polym*. 2015a. V. 130. P. 405–419. doi: 10.1016/j.carbpol.2015.05.026
 61. Mensink M.A., Frijlink H.W., van der Voort Maarschalk K., Hinrichs W.L. Inulin, a flexible oligosaccharide. II: Review of its pharmaceutical applications // *Carbohydr Polym*. 2015b. V. 134. 418–428. doi: 10.1016/j.carbpol.2015.08.022
 62. Meyer D., Blaauwhoe J.-P. Inulin. In handbook of hydrocolloids (second edition). 2009.
 63. Michalska A., Wojdyło A., Brzezowska J., Majerska J., Ciska E. The Influence of inulin on the retention of polyphenolic compounds during the drying of blackcurrant juice // *Molecules*. 2019. V. 24. pii: E4167. doi: 10.3390/molecules24224167
 64. Nazarenko M.N., Barkhatova T.V., Kozhukhova M.A., Khripko I.A., Burlakova E.V. Inulin changes in Jerusalem artichoke tubers during storage // *Scientific Journal of KubSAU*. 2013. V. 10. No. 94. P. 13–22.
 65. Post J., van Deenen N., Fricke J., Kowalski N., Wurbs D., Schaller H., Eisenreich W., Huber C., Twyman R.M., Prüfer D., Gronover C.S. Laticifer-specific cis-prenyltransferase silencing affects the rubber, triterpene, and inulin content of *Taraxacum brevicorniculatum* // *Plant Physiol*. 2012. V. 158. P. 1406–1417.
 66. Puchkova T., Pikhalo D., Karasyova M., About the universal technology of processing Jerusalem artichoke and chicory for inulin all-Russian research institute for starch products // *Food systems*. 2019. V. 2. No. 2. P. 36–43.
 67. Ramirez-Cadavid D.A., Cornish K., Michel F.C. Jr. *Taraxacum kok-saghyz* (TK): compositional analysis of a feedstock for natural rubber and other bioproducts // *Industrial Crops and Products*. 2017. V. 107. P. 624–640.
 68. Roberfroid M.B. Inulin-type fructans: functional food ingredients // *J Nutr*. 2007. V. 137. P. 2493S–2502S. doi: 10.1093/jn/137.11.2493S
 69. Roover J., Vandenbranden K., Van Laere A., Van den Ende W. Drought induces fructan synthesis and 1-SST (sucrose:sucrose fructosyltransferase) in roots and leaves of chicory seedlings (*Cichorium intybus* L.) // *Planta*. 2000. V. 210. P. 808–814.
 70. Schroeven L., Lammens W., Kawakami A., Yoshida M., Van Laere A., Van den Ende W. Creating S-type characteristics in the F-type enzyme

- fructan:fructan 1-fructosyltransferase of *Triticum aestivum* L. // *Journal of Experimental Botany*. 2009. V. 60. No. 13. P. 3687–3696.
71. Shang H., Zhao J., Dong X., Guo Y., Zhang H., Cheng J., Zhou H. Inulin improves the egg production performance and affects the cecum microbiota of laying hens // *Int J Biol Macromol*. 2019a. pii: S0141-8130(19)37832-8. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2019.11.137
 72. Shang H., Zhang H., Guo Y., Wu H., Zhang N. Effects of inulin supplementation in laying hens diet on the antioxidant capacity of refrigerated stored eggs // *Int J Biol Macromol*. 2019b. pii: S0141-8130(19)33781-X. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2019.10.234
 73. Shoaib M., Shehzad A., Omar M., Rakha A., Raza H., Sharif H.R., Shakeel A., Ansari A., Niazi S. Inulin: properties, health benefits and food applications // *Carbohydr Polym*. 2016. V. 147. P. 444–454. doi: 10.1016/j.carbpol.2016.04.020
 74. Song J., Li Q., Everaert N., Liu R., Zheng M., Zhao G., Wen J. Effects of inulin supplementation on intestinal barrier function and immunity in specific pathogen-free chickens with Salmonella infection // *J Anim Sci*. 2020. pii: skz396. doi: 10.1093/jas/skz396
 75. Stolze A., Wanke A., van Deenen N., Geyer R., Prüfer D., Schulze Gronover C. Development of rubber-enriched dandelion varieties by metabolic engineering of the inulin pathway // *Plant Biotechnology Journal*. 2017. V. 15. P. 740–753.
 76. Sturm A. Invertases. Primary structures, functions, and roles in plant development and sucrose partitioning // *Plant Physiol*. 1999. V. 121. P. 1–8.
 77. Suarez-Gonzalez E.M., Lopez M.G., Delano-Frier, J.P., Gomez-Leyva J.F. Expression of the 1-SST and 1-FFT genes and consequent fructan accumulation in *Agave tequilana* and *A. inaequidens* is differentially induced by diverse (a)biotic-stress related elicitors // *Journal of Plant Physiology*. 2013. V. 171. P. 359-372. doi: 10.1016/j.jplph.2013.08.002
 78. Ulmann M. Wertvolle Kautschukpflanzen des gemäßigten Klimas dargestellt aufgrund sowjetischer Forschungsarbeiten. Berlin (Germany): Akademie-Verlag GmbH. 1951. 562 s.
 79. Van den Ende W., Van Wonterghem D., Verhaert P., Dewil E., De Loof A., Van Laere A. Purification and characterization of 1-SST, the key enzyme initiating fructan biosynthesis in young chicory roots (*Cichorium intybus* L.) // *Physiol Plant*. 1996. V. 98. P. 455–466.
 80. Van den Ende, Valluru R. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects // *J. Exp. Bot*. V. 59, 2008. P. 2905–2916.
 81. Van Laere A., Van den Ende W. Inulin metabolism in dicots: chicory as a model system // *Plant, Cell and Environment*. 2002. V. 25. P. 803–813. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00865.x
 82. Van Der Meer I.M., Koops A.J., Hakkert J.C., van Tunen A.J. Cloning of the fructan biosynthesis pathway of Jerusalem artichoke // *Plant J*. 1998. V. 15. P. 489–500.
 83. Vergauwen R., Van Laere A. Properties of fructan:fructan 1-fructosyltransferases from chicory and globe thistle, two Asteracean plants storing greatly different types of inulin // *Plant Physiol*. 2003. V. 133. P. 391–401.
 84. Wang L., Yang H., Huang H., Zhang C., Zuo H.X., Xu P., Niu Y.M., Wu S.S. Inulin-type fructans supplementation improves glycemic control for the prediabetes and type 2 diabetes populations: results from a GRADE-assessed systematic review and dose-response meta-analysis of 33 randomized controlled trials // *J Transl Med*. 2019a. V. 17:410. doi: 10.1186/s12967-019-02159-0
 85. Wang Z., Zhang X., Zhu L., Yang X., He F., Wang T., Bao T., Lu H., Wang H., Yang S. Inulin alleviates inflammation of alcoholic liver disease via SCFAs-inducing suppression of M1 and facilitation of M2 macrophages in mice // *Int Immunopharmacol*. 2020. V. 78:106062. doi: 10.1016/j.intimp.2019.106062
 86. Wang W., Chen D., Yu B., Huang Z., Luo Y., Zheng P., Mao X., Yu J., Luo J., He J. Effect of dietary inulin supplementation on growth performance, carcass traits, and meat quality in growing-finishing pigs // *Animals (Basel)*. 2019b. V. 9. pii: E840. doi: 10.3390/ani9100840
 87. Watson A.W., Houghton D., Avery P.J., Stewart C., Vaughan E.E., Meyer P.D., de Bos Kuil M.J.J., Weijs P.J.M., Brandt K. Changes in stool frequency following chicory inulin consumption, and effects on stool consistency, quality of life and composition of gut microbiota // *Food Hydrocoll*. 2019. V. 96. P. 688–698. doi: 10.1016/j.foodhyd.2019.06.006
 88. Wong J.M., de Souza R., Kendall C.W., Emam A., Jenkins D.J. Colonic health: fermentation and short chain fatty acids // *J Clin Gastroenterol*. 2006. V. 40. P. 235–243.
 89. Yan M.R., Welch R., Rush E.C., Xiang X., Wang X. A Sustainable wholesome foodstuff; health effects and potential dietotherapy applications of yacon // *Nutrients*. 2019. V. 11. pii: E2632. doi: 10.3390/nu11112632
 90. Yuniastuti A. Iswari R.S. Isolation and identification of inulin and FOS from *Dioscorea*

esculenta // *UNNES International Conference on Research Innovation and Commercialization*. 2018. V. 2019. P. 41-46. doi: 10.18502/kss.v3i18.4696

91. Zeaiter Z., Regonesi M.E., Cavini S., Labra M., Sello G., Di Gennaro P. Extraction and characterization of inulin-type fructans from artichoke wastes and their effect on the growth of intestinal bacteria associated with health // *Biomed Res Int*. 2019. 1083952. doi: 10.1155/2019/1083952

References

1. Aksel'rod D.M. Kul'tura krymsagyza [Culture of krym-saghyz] // *V knige Kauchuk i kauchukonosy. Pod red. M.M. Il'ina*. 1953. P. 237–315. In Russian.
2. Atlas lekarstvennykh rasteniy SSSR [Atlas of medicinal plants of the USSR] / Gl. red. N. V. Tsitsin. M.: Medgiz, 1962. P. 50-52. In Russian.
3. Babayeva Ye.YU., Zvereva V.I., Semkina O.A. Soderzhaniye fruktozanov inulinopodobnogo tipa v podzemnykh organakh ekhinatsei purpurnoy i produktakh ikh pererabotki [The content of inulin-like fructosans in the underground organs of purple coneflower and products of their processing]. *Khimiko-farmatsevticheskiy zhurnal*. 2018. V. 52. No.7. P. 26–29. In Russian.
4. Bol'shaya sovetskaya entsiklopediya [The Great Soviet Encyclopedia], izd. 3-ye, M., *Sovetskaya entsiklopediya*. 1972. V.10. P. 344. In Russian.
5. Barkhatova T.V., Nazarenko M.N., Kozhukhova M.A., Khripko I.A. Obtaining and identification of inulin from jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers. *Foods and Raw Materials*. 2015. V. 3. No. 2. P. 13–22.
6. Barszcz M., Taciak M., Tuśnio A., Świąch E., Skomial J. Dose-dependent effects of two inulin types differing in chain length on the small intestinal morphology, contractility and proinflammatory cytokine gene expression in piglets. *Arch Anim Nutr*. 2019. P. 1-14. doi: 10.1080/1745039X.2019.1697140
7. Becerril-Alarcon Y., Campos-Gomez S., Valdez-Andrade J.J., Campos-Gomez K.A., Reyes-Barretero D.Y., Benítez-Arciniega A.D., Valdes-Ramos R., Soto-Pina A.E. Inulin supplementation reduces systolic blood pressure in women with breast cancer undergoing neoadjuvant chemotherapy. *Cardiovasc Ther*. 2019. 5707150. doi: 10.1155/2019/5707150
8. Boeckner L.S.; Schnepf M.I., Tunland B.C. Inulin: a review of nutritional and health implications. *Advances in Food and Nutrition Research*. 2001. V. 43. P. 1–63.
9. Chi L., Khan I., Lin Z., Zhang J., Lee M.Y.S., Leong W., Hsiao W.L.W., Zheng Y. Fructooligosaccharides from *Morinda officinalis* remodeled gut microbiota and alleviated depression features in a stress rat model. *Phytomedicine*. 2019. V. 67:153157. doi: 10.1016/j.phymed.2019.153157
10. Delgado G., Tamashiro W. M., Maróstica M.J. Yacon (Smallanthus sonchifolius): a functional food. *Plant Foods for Human Nutritio*. V. 68. 2013. P. 222–228
11. Deng P., Hoffman J.B., Petriello M.C., Wang C.Y., Li X.S., Kraemer M.P. Morris A.J., Hennig B. Dietary inulin decreases circulating ceramides by suppressing neutral sphingomyelinase expression and activity in mice. *J Lipid Res*. 2020. V. 61. P. 45–53. doi: 10.1194/jlr.RA119000346
12. Diedhiou C., Gaudet D., Liang Y., Sun J., Lu Z. Carbohydrate profiling in seeds and seedlings of transgenic triticale modified in the expression of sucrose:sucrose-1-fructosyltransferase (1-SST) and sucrose:fructan-6-fructosyltransferase (6-SFT). *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2012. V. 114. No. 4. P. 371–378.
13. Dobraange E., Peshev D., Loedolff B., Van den Ende W. Fructans as immunomodulatory and antiviral agents: the case of Echinacea. *Biomolecules*. 2019. V. 9(10). pii: E615. doi: 10.3390/biom9100615
14. Filippov D.I. Kul'tura koksagyza (Culture of kok-saghyz). *V knige Kauchuk i kauchukonosy. Pod red. M.M. Il'ina*. 1953. P. 173–219. In Russian.
15. Gao T., Jiao Y., Liu Y., Li T., Wang Z., Wang D. Protective effects of konjac and inulin extracts on type 1 and type 2 diabetes. *J Diabetes Res*. 2019. 3872182. doi: 10.1155/2019/3872182
16. Garshin M.V., Kartuha A.I., Kuluev B. R. Taraxacum kok-saghyz: cultivation features and perspectives of introduction to modern production. *Biomics*. 2016. V. 8(4). P. 323–333. In Russian.
17. Garshin M.V., Kuluev B.R. Krym-saghyz: features of the plant, prospect of cultivation and selections (review). *Agrarnaya Rossiya (Agrarian Russia)*. 2018. No. 4. P. 40–48. (In Russian).
18. Gokhale S., Bhaduri A. Provitamin D3 modulation through prebiotics supplementation: simulation based assessment. *Sci Rep*. 2019. V. 9(1):19267. doi: 10.1038/s41598-019-55699-2
19. Guaragni A., Boiago M.M., Bottari N.B., Morsch V.M., Lopes T.F., Schafer da Silva A. Feed supplementation with inulin on broiler performance and meat quality challenged with *Clostridium perfringens*: Infection and prebiotic impacts. *Microb Pathog*. 2019. V. 139:103889. doi: 10.1016/j.micpath.2019.103889
20. Haiping D., Zhao A., Qi W., Yang X., Ren D. Supplementation of inulin with various degree of polymerization ameliorates liver injury and gut microbiota dysbiosis in high fat-fed obese mice. *J*

- Agric Food Chem.* 2020. doi: 10.1021/acs.jafc.9b06571
21. Henrissat, B. A classification of glycosyl hydrolases based on amino acid sequence similarities. *Biochem. J.* 1991. V. 280. P. 309–316.
 22. Hellwege E.M., Czaplá S., Jahnke A., Willmitzer L., Heyer A.G. Transgenic potato (*Solanum tuberosum*) tubers synthesize the full spectrum of inulin molecules naturally occurring in globe artichoke (*Cynara scolymus*) roots. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2000. V. 97. P. 8699–8704.
 23. Hisano H., Kanazawa A., Kawakami A., Yoshida M., Shimamoto Y., & Yamada, T. (2004). Transgenic perennial ryegrass plants expressing wheat fructosyltransferase genes accumulate increased amounts of fructan and acquire increased tolerance on a cellular level to freezing. *Plant Science.* V. 167. P. 861–868. doi: 10.1016/j.plantsci.2004.05.037
 24. Hughes S.R., Qureshi N., López-Núñez J.C., Jones M.A., Jarodsky J.M., Galindo-Leva L.A., Lindquist M.R. Utilization of inulin-containing waste in industrial fermentations to produce biofuels and bio-based chemicals. *World Journal of Microbiology & Biotechnology.* 2017. V. 33. doi:10.1007/s11274-017-2241
 25. Iaffalando B., Zhang Y., Cornish K. CRISPR/Cas9 genome editing of rubber producing dandelion *Taraxacum kok-saghyz* using *Agrobacterium rhizogenes* without selection. *Ind. Crops Prod.* 2016. V. 89. P. 356–362. doi: 0.1016/j.indcrop.2016.05.029
 26. Igolkin G.I. Kauchukonosnyye kuzinii [Rubber-bearing cousins] // *V knige Kauchuk i kauchukonosy. Pod red. M.M. Il'ina.* 1953. P. 637–642. In Russian.
 27. Karayeva I.T., Khmelevskaya A.V., Cheresova S.K. Issledovaniye osnovnykh klassov biologicheskii aktivnykh veshchestv devyasila vysokogo *Inula helenium*), proizrastayushchego v Respublike Severnaya Osetiya–Alaniya [The study of the main classes of biologically active substances of elecampane high (*Inula helenium*), growing in the Republic of North Ossetia-Alania]. *Izvestiya Gorskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta.* 2016. No. 53. P. 147–149. In Russian.
 28. Kathy R. Inulin and oligofructose: what are they? *The Journal of Nutrition.* 1999. V. 129. P. 1402–1406.
 29. Kawakami A., Sato Y., Yoshida M. Genetic engineering of rice capable of synthesizing fructans and enhancing chilling tolerance. *Journal of Experimental Botany.* 2008. V. 59. No. 4. P. 793–802.
 30. Kerepesi I., Galiba G., Banyai E. Osmotic and salt stresses induced differential alteration in water-soluble carbohydrate content in wheat seedlings. *J Agric Food Chem.* 1998. V. 46. P. 5347–354.
 31. Kuluev B.R., Garafutdinov R.R., Maksimov I.V., Sagitov A.M., Chemeris D.A., Knyazev A.V., Vershinina Z.R., Baymiev An.K., Muldashev A.A., Baymiev Al.K. Chemeris A.V. Natural rubber, its sources and components. *Biomics.* 2017a. V. 7. No. 4. P. 224–283. In Russian.
 32. Kuluev B.R., Kartuha A.I., Knyazev A.V., Fateryga A.F., Chemeris A.V. Growing experience of *Taraxacum hybernum* (Asteraceae). *Rastitelnye resursy.* 2017b. V. 53. No. 4. P. 543–554. In Russian.
 33. Kuluev B.R., Berezhneva Z.A., Chemeris A.V. Hydroponic and aeroponic growing of Russian dandelion *Taraxacum kok-saghyz* Rodin. *Biomics.* 2017. V. 9. No. 2. P. 96–100. In Russian.
 34. Kuluev B.R., Fateryga A.V., Kuluev A.R., Mikhaylova E.V., Chemeris A.V. The molecular genetic study of krim-saghyz (*Taraxacum hybernum* Steven) using SSR, RAPD and ISSR markers. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2018. V. 22. P. 102–107. doi: 10.18699/VJ18.337. In Russian.
 35. Kuluev B. R., Muldashev A. A., Minchenkov N. D., Chemeris A. V. Searching for potential rubber-bearing plants in the flora of the Republic of Bashkortostan. *Rastitelnye resursy.* 2019a. V. 55. No. 3. P. 317–333. In Russian.
 36. Kuluev B.R., Shvets D.Yu., Golovanov Ya., Probatova N.S. *Thladiantha dubia* (Cucurbitaceae) in the Republic of Bashkortostan as a dangerous weed with high invasive potential. *Russian Journal of Biological Invasions.* 2019b. V. 10. P. 160–170. doi: 10.1134/S2075111719020097
 37. Kooiker M., Drenth J., Glassop D., C. Lynne McIntyre, TaMYB13-1, a R2R3 MYB transcription factor, regulates the fructan synthetic pathway and contributes to enhanced fructan accumulation in bread wheat. *Journal of Experimental Botany.* 2013. V. 64. No. 12. P. 3681–3696.
 38. Kotov M.I. Krym-sagyz (*Taraxacum hybernum* Stev.). *V knige Kauchuk i kauchukonosy. Pod red. M.M. Il'ina.* 1953. P. 220–229. In Russian.
 39. Kreuzberger M., Hahn T., Zibek S., Schiemanna J. Seasonal pattern of biomass and rubber and inulin of wild Russian dandelion (*Taraxacum koksaghyz* L. Rodin) under experimental field conditions. *Europ. J. Agronomy.* 2016. V. 80. P. 66–77.
 40. Le Bastard Q., Chapelet G., Javaudin F., Lepelletier D., Batard E., Montassier E. The effects of inulin on gut microbial composition: a systematic

- review of evidence from human studies. *Eur J Clin Microbiol Infect Dis*. 2019. V. 39. P. 403–413. doi: 10.1007/s10096-019-03721-w
41. Lepine A.F.P., Konstanti P., Borewicz K., Resink J.W., de Wit N.J., Vos P., Smidt H., Mes J.J. Combined dietary supplementation of long chain inulin and *Lactobacillus acidophilus* W37 supports oral vaccination efficacy against *Salmonella typhimurium* in piglets. *Sci Rep*. 2019. V. 9. 18017. doi: 10.1038/s41598-019-54353-1
 42. Maroufi A., Karimi M., Mehdikhanlou K., Loose M. Inulin chain length modification using a transgenic approach opening new perspectives for chicory. *Biotech*. 2018. V. 8:349. P. 1–8.
 43. Matasova S.A., Mitina N.A., Ryzhova G.L., Zhuganov D.O., Dychko K.A. Poluchenije sukhogo ekstrakta iz korney devyasila vysokogo i izucheniye yego khimicheskogo sostava [Obtaining a dry extract from the roots of Elecampane high and the study of its chemical composition. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*. 1999. No. 2. P. 119–123. In Russian.
 44. Marschall M., Proctor M.C.F., Smirno N. Carbohydrate composition and invertase activity of the leafy liverwort *Porella platyphylla*. *New Phytol*. 1998. V. 138. P. 343–353.
 45. Mazraeh R., Azizi-Soleiman F., Jazayeri S.M.H.M., Noori S.M.A. Effect of inulin-type fructans in patients undergoing cancer treatments: A systematic review. *Pak J Med Sci*. 2019. V. 35. P. 575–580. doi: 10.12669/pjms.35.2.701
 46. Mensink M.A., Frijlink H.W., van der Voort Maarschalk K., Hinrichs W.L. Inulin, a flexible oligosaccharide I: Review of its physicochemical characteristics. *Carbohydr Polym*. 2015a. V. 130. P. 405–419. doi: 10.1016/j.carbpol.2015.05.026
 47. Mensink M.A., Frijlink H.W., van der Voort Maarschalk K., Hinrichs W.L. Inulin, a flexible oligosaccharide. II: Review of its pharmaceutical applications. *Carbohydr Polym*. 2015b. V. 134. 418–428. doi: 10.1016/j.carbpol.2015.08.022
 48. Meyer D., Blaauwhoed J.-P. Inulin. In handbook of hydrocolloids (second edition). 2009.
 49. Michalska A., Wojdyło A., Brzezowska J., Majerska J., Ciska E. The Influence of inulin on the retention of polyphenolic compounds during the drying of blackcurrant juice. *Molecules*. 2019. V. 24. pii: E4167. doi: 10.3390/molecules24224167
 50. Mikhaylova E.V., Kuluev B.R., Yasybaeva G.R., Chemeris A.V. Creation of *Withania somnifera* hairy root cultures and estimation of their growth parameters on solid and liquid medium. *Yu.A. Ovchinnikov Bulletin of Biotechnology and Physical and Chemical Biology*. 2017. V. 13. No. 2. P. 40–45. In Russian.
 51. Mikhlin D.M., Akhunbaeva B.O. Fructosans of the roots of kok-saghyz. *Biochemistry*. 1956. V. 21. No. 2. In Russian.
 52. Mitrokhin M.A., Chesnokov N.N., Podgornaya T.P., Shchekochikhina V.A. Tladianta somnitel'naya (*Thladiantha dubia* Bunge) kak perspektivnaya kul'tura dlya ispol'zovaniya v landshaftnoy arkhitekture i proizvodstva produktov zdorovogo pitaniya [*Thladiantha dubia* Bunge as a promising culture for use in landscape architecture and the production of healthy food] // *Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 85-letiyu so dnya rozhdeniya zasluzhennogo rabotnika vysshey shkoly RF, doktora s.-kh. nauk, professora YU.G. Skripnikova*. 2016. P. 194–196. In Russian.
 53. Nadezhkina M.S., Sagina O.A. Inulin: svoystva, primeneniye. Mirovoy rynek inulina (Inulin: properties, application. World market of inulin). *Modern Science*. 2020. No. 1-2. P. 76–80. In Russian.
 54. Nazarenko M.N., Barkhatova T.V., Kozhukhova M.A., Khripko I.A., Burlakova E.V. Inulin changes in Jerusalem artichoke tubers during storage. *Scientific Journal of KubSAU*. 2013. V. 10. No. 94. P. 13-22.
 55. Polyamina T.YU., V'yutnova O.M., Novikova I.A. Khozyaystvennoye znachenije, khimicheskij sostav i tselebnyye svoystva tsikoriya (Economic value, chemical composition and healing properties of chicory). *Izvestiya FNTSO*. 2019. No. 2. P. 94–97. In Russian.
 56. Post J., van Deenen N., Fricke J., Kowalski N., Wurbs D., Schaller H., Eisenreich W., Huber C., Twyman R.M., Prüfer D., Gronover C.S. Laticifer-specific cis-prenyltransferase silencing affects the rubber, triterpene, and inulin content of *Taraxacum brevicorniculatum*. *Plant Physiol*. 2012. V. 158. P. 1406–1417.
 57. Puchkova T., Pikhalo D., Karasyova M., About the universal technology of processing Jerusalem artichoke and chicory for inulin all-Russian research institute for starch products. *Food systems*. 2019. V. 2. No. 2. P. 36–43.
 58. Ramirez-Cadavid D.A., Cornish K., Michel F.C. Jr. *Taraxacum kok-saghyz* (TK): compositional analysis of a feedstock for natural rubber and other bioproducts. *Industrial Crops and Products*. 2017. V. 107. P. 624–640.
 59. Roberfroid M.B. Inulin-type fructans: functional food ingredients. *J Nutr*. 2007. V. 137. P. 2493S–2502S. doi: 10.1093/jn/137.11.2493S
 60. Roover J., Vandenbranden K., Van Laere A., Van den Ende W. Drought induces fructan synthesis and 1-SST (sucrose:sucrose fructosyltransferase) in

- roots and leaves of chicory seedlings (*Cichorium intybus* L.). *Planta*. 2000. V. 210. P. 808–814.
61. Schroeven L., Lammens W., Kawakami A., Yoshida M., Van Laere A., Van den Ende W. Creating S-type characteristics in the F-type enzyme fructan:fructan 1-fructosyltransferase of *Triticum aestivum* L. *Journal of Experimental Botany*. 2009. V. 60. No. 13. P. 3687–3696.
 62. Shang H., Zhao J., Dong X., Guo Y., Zhang H., Cheng J., Zhou H. Inulin improves the egg production performance and affects the cecum microbiota of laying hens. *Int J Biol Macromol*. 2019a. pii: S0141-8130(19)37832-8. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2019.11.137
 63. Shang H., Zhang H., Guo Y., Wu H., Zhang N. Effects of inulin supplementation in laying hens diet on the antioxidant capacity of refrigerated stored eggs. *Int J Biol Macromol*. 2019b. pii: S0141-8130(19)33781-X. doi: 10.1016/j.ijbiomac.2019.10.234
 64. Shoaib M., Shehzad A., Omar M., Rakha A., Raza H., Sharif H.R., Shakeel A., Ansari A., Niazi S. Inulin: properties, health benefits and food applications. *Carbohydr Polym*. 2016. V. 147. P. 444–454. doi: 10.1016/j.carbpol.2016.04.020
 65. Shvets D.Yu., Kuluev B.R. *Thladiantha Dubia*: biology, habitat, distribution area and practical application. *Reports of the Bashkir University*. 2017. V. 2. No. 5. P. 725–735. In Russian.
 66. Solovyova A.I., Stepanova A.Yu. Patent 0002691604 "A method of obtaining a root culture of a kok-sagyz dandelion (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin)" from 06/14/2019. In Russian.
 67. Song J., Li Q., Everaert N., Liu R., Zheng M., Zhao G., Wen J. Effects of inulin supplementation on intestinal barrier function and immunity in specific pathogen-free chickens with *Salmonella* infection. *J Anim Sci*. 2020. pii: skz396. doi: 10.1093/jas/skz396
 68. Soromotina T.V. Redkiye ogorodnyye kul'tury ot A do YA.: spravochnik [Rare garden crops from A to Z: reference book] / T.V. Soromotina; M-vo s.-kh. RF, federal'noye gos. byudzhethnoye obrazov. uchrezhdeniye vysshego obrazovaniya «Permskaya gos. s.-kh. akad. im. akad. D.N. Pryanishnikova». – Perm': IPTS «Prokrost». 2016. 295 pp. In Russian.
 69. Stolze A., Wanke A., van Deenen N., Geyer R., Prüfer D., Schulze Gronover C. Development of rubber-enriched dandelion varieties by metabolic engineering of the inulin pathway. *Plant Biotechnology Journal*. 2017. V. 15. P. 740–753.
 70. Sturm A. Invertases. Primary structures, functions, and roles in plant development and sucrose partitioning. *Plant Physiol*. 1999. V. 121. P. 1–8.
 71. Suarez-Gonzalez E.M., Lopez M.G., Delano-Frier, J.P., Gomez-Leyva J.F. Expression of the 1-SST and 1-FFT genes and consequent fructan accumulation in *Agave tequilana* and *A. inaequidens* is differentially induced by diverse (a)biotic-stress related elicitors. *Journal of Plant Physiology*. 2013. V. 171. P. 359–372. doi: 10.1016/j.jplph.2013.08.002
 72. Tarasenko N.A. Inulin i oligofruktoza: effektivnost' v kachestve prebioticheskogo volokna dlya konditerskoy promyshlennosti [Inulin and oligofructose: efficacy as a prebiotic fiber for the confectionery industry]. *Fundamental'nyye issledovaniya*. 2014. No. 9-6. P. 1216–1219. In Russian.
 73. Ufimtseva M.G. Ckortsonera (*Scorzonera hispanica*) kak istochnik inulinsoderzhashchego syr'ya (Scorzonera (*Scorzonera hispanica*) as a source of inulin-containing raw materials). *Agroprodovol'stvennaya politika Rossii*. 2018. No. 3. P. 34–37. In Russian.
 74. Ulmann M. Wertvolle Kautschukpflanzen des gemäßigten Klimas dargestellt aufgrund sowjetischer Forschungsarbeiten. Berlin (Germany): Akademie-Verlag GmbH. 1951. 562 s.
 75. Ustyuzhaninova L.V., Martinson Ye.A. Opredeleniye optimal'nykh parametrov ekstraktsii iz klubney topinambura [Determination of optimal extraction parameters from Jerusalem artichoke tubers]. *Sbornik statey XVIII Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii v 3 t. Vyatskiy gosudarstvennyy universitet*. 2018. P. 204–213. In Russian.
 76. Van den Ende W., Van Wouterghem D., Verhaert P., Dewil E., De Loof A., Van Laere A. Purification and characterization of 1-SST, the key enzyme initiating fructan biosynthesis in young chicory roots (*Cichorium intybus* L.). *Physiol Plant*. 1996. V. 98. P. 455–466.
 77. Van den Ende, Valluru R. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects. *J. Exp. Bot*. V. 59, 2008. P. 2905–2916.
 78. Van Laere A., Van den Ende W. Inulin metabolism in dicots: chicory as a model system. *Plant, Cell and Environment*. 2002. V. 25. P. 803–813. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00865.x
 79. Van Der Meer I.M., Koops A.J., Hakkert J.C., van Tunen A.J. Cloning of the fructan biosynthesis pathway of Jerusalem artichoke. *Plant J*. 1998. V. 15. P. 489–500.
 80. Vergauwen R., Van Laere A. Properties of fructan:fructan 1-fructosyltransferases from chicory and globe thistle, two Asteracean plants storing greatly different types of inulin. *Plant Physiol*. 2003. V. 133. P. 391–401.

81. V'yutnova O.M. Istoriya i rasprostraneniye kul'tury tsikoriya (History and distribution of chicory culture). *Ovoshchi Rossii*. 2016. No. 1. P. 52–53. In Russian.
82. V'yutnova O.M., Polyanina T.YU., Novikova I.A. Perspektivnyy obrazets korneвого tsikoriya (A promising sample of chicory root). *Ovoshchi Rossii*. 2019. № 6. P. 159–161. In Russian.
83. Wang L., Yang H., Huang H., Zhang C., Zuo H.X., Xu P., Niu Y.M., Wu S.S. Inulin-type fructans supplementation improves glycemic control for the prediabetes and type 2 diabetes populations: results from a GRADE-assessed systematic review and dose-response meta-analysis of 33 randomized controlled trials. *J Transl Med*. 2019a. V. 17:410. doi: 10.1186/s12967-019-02159-0
84. Wang Z., Zhang X., Zhu L., Yang X., He F., Wang T., Bao T., Lu H., Wang H., Yang S. Inulin alleviates inflammation of alcoholic liver disease via SCFAs-inducing suppression of M1 and facilitation of M2 macrophages in mice. *Int Immunopharmacol*. 2020. V. 78:106062. doi: 10.1016/j.intimp.2019.106062
85. Wang W., Chen D., Yu B., Huang Z., Luo Y., Zheng P., Mao X., Yu J., Luo J., He J. Effect of dietary inulin supplementation on growth performance, carcass traits, and meat quality in growing-finishing pigs. *Animals (Basel)*. 2019b. V. 9. pii: E840. doi: 10.3390/ani9100840
86. Watson A.W., Houghton D., Avery P.J., Stewart C., Vaughan E.E., Meyer P.D., de Bos Kuil M.J.J., Weijs P.J.M., Brandt K. Changes in stool frequency following chicory inulin consumption, and effects on stool consistency, quality of life and composition of gut microbiota. *Food Hydrocoll*. 2019. V. 96. P. 688–698. doi: 10.1016/j.foodhyd.2019.06.006
87. Wong J.M., de Souza R., Kendall C.W., Emam A., Jenkins D.J. Colonic health: fermentation and short chain fatty acids. *J Clin Gastroenterol*. 2006. V. 40. P. 235–243.
88. Yan M.R., Welch R., Rush E.C., Xiang X., Wang X. A Sustainable wholesome foodstuff; health effects and potential dietotherapy applications of yacon. *Nutrients*. 2019. V. 11. pii: E2632. doi: 10.3390/nu11112632
89. Yuniastuti A., Iswari R.S. Isolation and identification of inulin and FOS from *Dioscorea esculenta*. *UNNES International Conference on Research Innovation and Commercialization*. 2018. V. 2019. P. 41-46. doi: 10.18502/kss.v3i18.4696
90. Zeaiter Z., Regonesi M.E., Cavini S., Labra M., Sello G., Di Gennaro P. Extraction and characterization of inulin-type fructans from artichoke wastes and their effect on the growth of intestinal bacteria associated with health. *Biomed Res Int*. 2019. 1083952. doi: 10.1155/2019/1083952.
91. Zhuchkova M.A., Skripnikov S.G. Topinambur - rasteniye XXI veka (Jerusalem artichoke is a plant of the 21st century). *Ovoshchi Rossii*. 2017. No. 1. P. 31–33. In Russian.