

УДК 577.13:581.1

## **ФРУКТАНИ. БІОСИНТЕЗ У ПРИРОДІ ТА В ТРАНСГЕННИХ РОСЛИНАХ**

Н.А. МАТВЄЄВА

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України  
Україна, 03680, Київ-143, вул. Заболотного, 148  
e-mail: joyna56@gmail.com

*У статті розглянуто основні напрямки досліджень, які стосуються біосинтезу фруктанів рослинами, що є природними продуцентами, а також трансгенними рослинами із вбудованими генами, які кодують синтез цих запасних полісахаридів.*

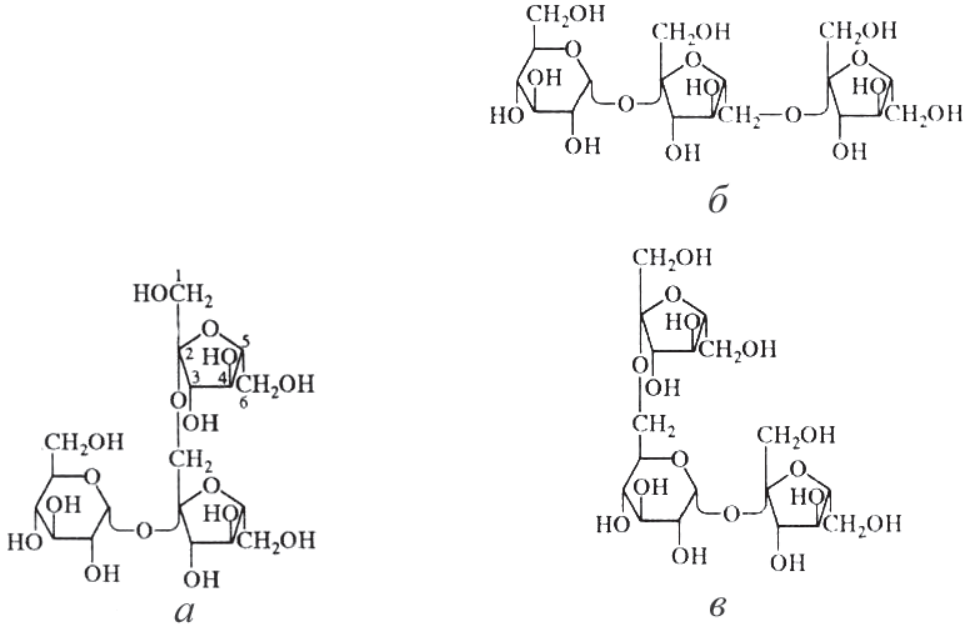
*Ключові слова: фруктани, інулін, пребіотик, фруктозилтрансфераза, трансгенні рослини.*

**Вступ.** Фруктани – полісахариди, молекула яких побудована із залишків *D*-фруктози. Ці запасні сполуки синтезуються численними рослинами, зеленими водоростями, бактеріями. Фруктани розрізняються за молекулярною будовою відповідно до ступеня полімеризації, розгалуженості та типу зв'язків між залишками фруктози і діляться на три основні типи: сполуки типу інуліну, типу левану та розгалужені сполуки, основою яких є відповідно трисахариди ізокестоза, 6-кестоза та неокестоза (рисунок). У фруктанів типу інуліну залишки фруктози з'єднуються β-(2-1) зв'язками [1], а у леванів – β-(2-6) зв'язками [2]. У розгалужених фруктанів є обидва типи зв'язків [3].

Інулін (від лат. *inula* — оман), (C<sub>6</sub>H<sub>10</sub>O<sub>5</sub>)*n* — високомолекулярний фруктан, що є полімером *D*-фруктози, молекули якої з'єднані між собою 1,2-глюкозидними зв'язками та мають термінальну молекулу глюкози [4]. Інулін солодкий на смак, добре розчиняється в гарячій воді.

Як правило, фруктани типу інуліну зустрічаються у рослин класу дводольних (наприклад, *Cichorium intybus*, *Inula helenium*, *Taraxacum officinalis*, *Helianthus tuberosus*) та у деяких однодольних, а у більшості холодостійких трав синтезуються фруктани всіх трьох типів, хоча вміст та структура цих сполук суттєво різняться [5–8]. В основному інулін отримують з цикорію [9], який культивують в Бельгії та Голландії. На світовому ринку промисловими виробниками є бельгійські компанії *Veneo-Orafti* та *Cosucra* і голандська компанія *Sensus*. Останнім часом зростає виробництво інуліну, особливо з топінамбуру, в Китаї (компанії *Shandong Baolingbao Biotechnology Co. Ltd.*, *Guangzhou Zeyu Biotechnology Co. Ltd*, *Shanghai Winway Biotech Co. Ltd* [10, 11].

**Біосинтез фруктанів.** Синтез фруктів – це ферментативний процес, який здійснюють сахарозо:сахарозо-1-фруктозилтрансфераза (1-*SST*), фруктан:фруктан-1-фруктозилтрансфераза (1-*FFT*), сахарозо:фруктан-6-фруктозилтрансфераза (6-*SFT*), фруктан:фруктан-6*G*-фруктозилтрансфераза (6*G*-*FFT*). Наприклад, у *Helianthus tuberosus* L. фермент 1-*SST* каталізує реакцію синтезу



**Рисунок.** Будова молекул трисахаридів ізокестози (а), 6-кестози (б) та некестози (в)

трисахаридів. Цей фермент є активним при концентрації сахарози 6–15%. Інший фермент, 1-FFT, каталізує транспортування залишку фруктози та утворення ланцюга [12], причому ступінь полімеризації (СП) може бути різним: 2–10 (фруктоолігосахариди, ФОС) та 10–200 залишків фруктози залежно від виду рослин [13–14]. Синтез фруктанів з  $\beta$ -(2–6) зв'язками (наприклад у *Hordeum vulgare* L.) каталізується ферментом 6-SFT [15–170]. 6-SFT може синтезувати сполуки, що відрізняються за будовою залежно від акцептора, який використовується (сахароза, 6-кестоза, 1-кестоза).

Фруктани є природними метаболітами бактерій, грибів, рослин. Так, їх знайдено у грибах *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Pestalotiopsis*, *Myrothecium*, *Trichoderma*, *Phytophthora* sp. Найчастіше це сполуки з малим ступенем полімеризації – ФОС. Сполуки типу левану синтезуються у великій кількості видів

бактерій (грам-позитивних та грам-негативних). Інуліновий тип фруктанів знайдено в обмеженій кількості видів бактерій, наприклад у *Streptococcus mutans*, *Lactobacillus reuteri* і *Leuconostoc citreum* [18, 19]. Бактеріальні фруктани типу левану та інуліну довголанцюгові та мають СП до  $10^6$ .

*In vivo* біосинтез фруктанів відбувається у вакуолях клітин [20–22]. Рослини класу дводольних родини *Asteraceae* *Cichorium intybus*, *Helianthus tuberosus* синтезують фруктани з  $\beta$ -(2–1) зв'язками типу інуліну з різною кількістю фруктозних залишків (в основному 10–60). У рослини *Cynara scolymus* молекула значно довша – до 200 залишків фруктози [23]. Фруктани рослин класу однодольних відрізняються за молекулярною будовою. Наприклад, у рослин родини *Poaceae* синтезується лінійний леван [24], в той час як у *Triticum aestivum* та *Hordeum vulgare* знайдено розгалужені молекули фруктанів з  $\beta$ -(2–6) та  $\beta$ -(2–1) зв'язками [25]. Рослини *Allium*

сепа та *Asparagus officinalis* синтезують неінулін [26]. У рослин роду *Agave* синтезуються фруктоолігосахариди, інулін, неоінулін, розгалужені фруктани [27].

Оскільки фруктани є запасними речовинами, їхній внутрішньоклітинний гідроліз стимулюється природними факторами, а також залежить від фізіологічного стану рослин (цвітіння, проростання тощо) [28, 29].

**Біологічна роль фруктанів.** Фруктани є запасним полісахаридом у рослинних та бактеріальних клітинах. Разом з тим, вони відіграють роль осморегуляторів та антифризів. Завдяки наявності механізмів синтезу, змінам ступеня полімеризації та гідролізу фруктани беруть участь у пристосуванні (стійкості) рослин до стресових факторів, зокрема низьких температур, нестачі вологи [30, 31]. Наприклад, досліджували вплив низьких температур та дефоліації на синтез фруктанів у рослинах *Vernonia herbacea*. Вміст фруктанів був майже вдвічі вищим у рослинах, що культивувалися за низьких температур [30]. Участь фруктанів у холодостійкості рослин підтверджено, зокрема, при вивченні стійкості трансгенних рослин, здатних синтезувати фруктани, до абіотичних стресів [32].

Концентрація інуліну в рослинах варіює. Так, у різних сортів *Allium sepa* кількість інуліну становить 0,8–31, *Helianthus tuberosum* – 16–20, *Asparagus officinalis* – 1,4–3, *Cynara scolymus* – 2,8–6,8, *Triticum sp.* – 0,2–4, *Hordeum vulgare* – 0,1–1, *Taraxacum officinale* – 8–15, *Cichorium intybus* – 35–47 г на 100 г ваги [33].

Вміст фруктанів та ступінь полімеризації залежать від наявності азоту, умов вирощування і зберігання [34, 35]. Показано, що при вирощуванні цикорію у польових умовах концентрація інуліну та відсоток молекул з більшою довжиною ланцюга збільшувалися до настання заморозків. У той же час, через 45 діб після зниження температури відсоток довголанцюгового інуліну зменшувався з 23 до 13% [36].

У дослідженні [37] вміст фруктану був вищим при тривалому вирощуванні рослин в умовах дефіциту вологи. У той же час, показано відсутність залежності довжини молекули фруктану від водного режиму.

Синтез фруктанів відбувається також при культивуванні рослин в умовах *in vitro*. Так, концентрація інуліну в коренях цикорію в культурі *in vitro* була вищою, ніж вміст інуліну в коренях рослин, що вирощувалися *in vivo* [38].

Нами досліджено вплив складу живильного середовища на вміст інуліну у коренях та листках рослин цикорію *Cichorium intybus var foliosum*. Показано, що синтез інуліну при рості рослин в стерильних умовах залежить від концентрації у середовищі макроелементів та наявності регуляторів росту. При зменшенні вдвічі концентрації макроелементів вміст інуліну у листках 40-денних рослин зменшувався у 1,7 раза. У той же час, зменшення вмісту макроелементів призводило до підвищення концентрації інуліну у коренях. Додавання до живильного середовища індолілмасляної кислоти практично не впливало на концентрацію інуліну в листках та значно її підвищувало (у 3–4 рази) у коренях.

**Використання фруктанів.** Хімічні, біохімічні властивості фруктанів відкривають численні напрямки для використання цих сполук. Фруктани знаходять застосування у харчовій промисловості та у медицині, але фактично тільки інулін виробляється у великих об'ємах. Інулін є технологічним інгредієнтом у виробництві морозива, молочних продуктів, кондитерських виробів. Інулін має низьку калорійність (1,5 ккал/г) та використовується у виробництві спеціальних продуктів харчування.

Фруктани використовують як дієтичну добавку при порушеннях вуглеводного обміну, а також як лікувальний засіб при дисбактеріозах, діабеті, серцево-судинних захворюваннях [39]. Інулін є повноцінним заміником глюкози, позитивно впли-

ваючи на обмін речовин. Він має гіпоглікемізуючий ефект, знижуючи рівень цукру, суттєво знижує вміст холестерину та тригліцеридів у крові хворих на діабет [40].

Оскільки фруктани не перетравлюються у шлунку, їх називають харчовими волокнами. Інулін є сорбентом, що сприяє виведенню токсичних речовин зі шлунково-кишкового тракту [41]. У медичній практиці препарати інуліну використовують також як пребіотик, оскільки інулін сприяє росту корисної мікрофлори кишечника – лакто- та біфідобактерій [42, 43]. Таким позитивним ефектом особливо відрізняються коротколанцюгові фруктани [44, 45]. Встановлено, що фруктани можуть застосовуватися як допоміжний засіб при лікуванні деяких форм онкологічних захворювань [46–48]. Застосування інуліну сприяє нормалізації обміну кальцію та магнію [49], а також ліпідів [50–53]. Завдяки останній властивості інулін використовують як дієтичну харчову добавку у раціоні хворих зі збільшеною вагою.

**Трансгенні рослини, що синтезують фруктани.** Дослідження синтезу фруктанів на молекулярному рівні становлять як теоретичний, так і практичний інтерес [54]. Вивчено поліморфізм 6-*SFT* генів у 21 виду рослин [55]. Показано, що експресія генів 6-*SFT* та 1-*SST* залежить від сахарози [56, 57]. Клонування генів, що кодують фруктозилтрансферази та екзогідролази, дає можливість не тільки вивчати механізми біосинтезу фруктанів, але і методами генетичної інженерії створювати модифіковані рослини, що продукують ці сполуки.

Шляхом генетичної трансформації можна цілеспрямовано змінити метаболізм тих рослин, яким не властивий синтез фруктанів, та створити рослини – продуценти цих сполук. Такі експерименти базуються на попередньому вивченні молекулярних основ біосинтезу фруктанів та клонуванні генів, які відповідають за синтез. Отримання модифікованих рослин,

що синтезують фруктан, дає можливість не тільки розширити перелік видів рослин – біосинтетиків фруктанів, але й підтвердити раніше висловлені припущення щодо ролі та біологічних функцій фруктанів у рослинах. Так, встановлено, що трансгенні фруктансинтезуючі рослини тютюну набули стійкості до посухи [32], а трансформовані рослини райграсу стали більш стійкими до замерзання, ніж вихідні [58].

Модифіковані рослини, що синтезують фруктани, отримують шляхом вбудовування бактеріальних або рослинних генів, що кодують біосинтез цих сполук. При створенні конструкції для трансформації використовують конституційні або органоспецифічні промотори. Місцем локалізації цільового продукту можуть бути вакуолі, апопласт, пластиди. Так, за використання бактеріальних генів (з *Bacillus subtilis*, *Bacillus amyloliquefaciens*, *Erwinia amylovora*) створено трансгенні рослини тютюну [59], картоплі [60, 61], кукурудзи [62], цукрового буряка [63]. Вміст інуліну в цих рослинах коливався у досить широких межах та становив від 1 мг/г у буряка до 160 мг/г в рослинах картоплі [64]. З використанням генів 1-*SST*, 1-*FFT* рослинного походження створено трансформовані рослини тютюну [65], картоплі [23, 66], цикорію [67], петунії [68], цукрового буряку [69]. Отже, шляхом введення в рослинний геном генів, що відповідають за синтез фруктанів, можна отримати рослини з поліпшеними властивостями (стійкі до абіотичних стресових чинників), які також є новим продуцентом комерційного продукту.

Особливості метаболізму фруктанів вивчали ще у 70–90 рр. минулого століття. Разом із тим, цей напрямок досліджень і досі є актуальним, зважаючи, зокрема, на роль фруктанів у реакціях пристосування рослин до чинників навколишнього середовища. Фруктани використовують у промисловості як сировину для отримання фруктози та полімерних матеріалів, що

піддаються біодеструкції. Ці сполуки знаходять застосування у харчовій та медичній промисловості. Останнім часом увага дослідників спрямована на вивчення лікарських властивостей цих сполук, адже лікарські засоби та біологічно активні добавки на основі фруктанів (інуліну) є комерційними продуктами. Крім того, виходячи зі світової тенденції до здорового харчування, використання фруктанів у дієтичних продуктах є актуальним для людей зі збільшеною масою тіла. Новий поштовх дослідження фруктанів отримали після розроблення та впровадження методів створення трансгенних рослин. На основі вивчення механізмів регуляції біосинтезу фруктанів із використанням методів генетичної інженерії створюються рослини, що продукують фруктан та є стійкими до абіотичних стресових факторів. Світовий ринок фруктану досі ненасичений та може бути поповнений завдяки впровадженню новітніх біотехнологій.

### Перелік літератури

1. Pontis H.G., del Campillo E. Fructans / Biochemistry of storage carbohydrates in green plants (Ed. Dey P.M., Dixon R.A.). – New York: Academic Press, 1985. – P. 205–227.
2. Suzuki M., Pollock C.J. Extraction and characterization of the enzymes of fructan biosynthesis in timothy (*Phleum pratense*) // Can. J. Bot. – 1986. – Vol. 64, № 9. – P. 1884–1886.
3. Carpita N.C., Kanabus J., Housley T.L. Linkage structure of fructans and fructan oligomers from *Triticum aestivum* and *Festuca arundinacea* leaves // J. Plant Physiol. – 1989. – Vol. 134, № 2. – P. 162–168.
4. Van den Ende, Michiels W., A., De Roover J., Van Laere A. Fructan biosynthetic and breakdown enzymes in dicots evolved from different invertases. Expression of functional genes throughout chicory development. // Sci. World J. – 2002. – Vol. 11, № 2. – P. 1273–1287.
5. Pollock C.J., Cairns, A.J. Fructan metabolism in grasses and cereals // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. – 1991. – Vol. 42, № 1. – P. 77–101.
6. Chatterton N.J., Harrison P.A., Bennett J.H., Asay K.H. Carbohydrate partitioning in 185 accessions of Gramineae grown under warm and cool temperatures // J. Plant Physiol. 1989. – Vol. 134, № 1. – P. 169–179.
7. Chatterton N.J., Harrison P.A., Thornley W.R., Draper E.A. Oligosaccharides in foliage of *Agropyron*, *Bromus*, *Dactylis*, *Festuca*, *Lolium* and *Phleum* // New Phytol. – 1990. – Vol. 114, № 2. – P. 167–171.
8. Chatterton N.J., Harrison P.A., Thornley W.R., Bennett J.H. Structure of fructan oligomers in cheatgrass (*Bromus tectorum* L.) // New Phytol. – 1993. – Vol. 124, № 1. – P. 389–396.
9. Baert J.R.A., Van Bockstaele E.J. Cultivation and breeding of root chicory for inulin production // Industrial Crops and Products. – 1992. – Vol. 1, № 2–4. – P. 229–234.
10. <http://www.made-in-china.com/showroom/baolingbaolinda#page4>
11. <http://www.tradev.com/vc-inulin/>
12. Edelman J., Jefford T.G. The mechanism of fructosan metabolism in higher plants as exemplified in *Helianthus tuberosus* // New Phytol. – 1968. – Vol. 67. – P. 517–531.
13. Van den Ende W., Clerens S., Vergauwen R. et al. Cloning and functional analysis of a high DP fructan:fructan 1-fructosyl transferase from *Echinops ritro* (Asteraceae): comparison of the native and recombinant enzymes // J. Exp. Bot. – 2006. – Vol. 57, № 4. – P. 775–789.
14. Van den Ende W., Van Laere A. De-novo synthesis of fructans from sucrose *in vitro* by a combination of two purified enzymes (sucrose:sucrose 1-fructosyltransferase and fructan:fructan 1-fructosyltransferase) from chicory roots (*Cichorium intibus* L.) // Planta. – 1996. – Vol. 200, № 3. – P. 335–342.
15. Sprenger N., Bortlik K., Brandt A. et al. Purification, cloning, and functional expression of sucrose: fructan 6-fructosyltransferase, a key enzyme of fructan synthesis in barley // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 1995. – Vol. 92, № 35. – P. 11652–11656.
16. Simmen U., Obenland D., Boller T., Wiemken A. Fructan synthesis in excised barley leaves; identification of two sucrose: sucrose fructosyltransferases induced by light and their separation from constitutive invertases // Plant Physiol. – 1993. – Vol. 101, № 2. – P. 459–468.
17. Duchateau N., Bortlik K., Simmen U. et al. Sucrose:fructan 6-fructosyltransferase, a key enzyme for diverting carbon from sucrose to fructan in barley leaves // Plant Physiol. – 1995. – Vol. 107, № 4. – P. 1249–1255.
18. Van Balken J.A.M., Van Dooren J.G.M., Van den Tweel W.J.J. et al. Production of 1-kestose with intact mycelium of *Aspergillus phoenicis* containing sucrose-1-fructosyltransferase // Appl. Microbiol. Biotechnol. – 1991. – Vol. 35, № 2. – P. 216–221.

19. Hang Y.D., Woodams E.E. Enzymatic conversion of fructose to kestose by fungal extracellular fructosyltransferase // *Biotech. Lett.* – 1995. – Vol. 17. – P. 295–298.
20. Darwen C.E., John P. Localization of the enzymes of fructan metabolism in vacuoles isolated by a mechanical method from tubers of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) // *Plant Physiol.* – 1989. – Vol. 89, № 2. – P. 658–663.
21. Keller F., Frehner M., Wiemken A. Sucrose synthase, a cytosolic enzyme in protoplasts of Jerusalem artichoke tubers (*Helianthus tuberosus* L.) // *J. Plant Physiol.* – 1988. – Vol. 88, № 2. – P. 239–241.
22. Bhatia I. S., Nandra K. S. Studies on fructosyl transferase from *Agave americana* // *Phytochemistry.* – 1979. – Vol. 18, № 6. – P. 923–927.
23. Hellwege E.M., Czaplá S., Jahnke A. et al. Transgenic potato (*Solanum tuberosum*) tubers synthesize the full spectrum of inulin molecules naturally occurring in globe artichoke (*Cynara scolymus*) roots // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2000. – Vol. 97, № 15. – P. 8699–8704.
24. Wei J.Z., Chatterton N.J., Harrison P.A. et al. Characterization of fructan biosynthesis in big bluegrass (*Poa secunda*) // *J. Plant Physiol.* – 2002. – Vol. 159, № 7. – P. 705–715.
25. Bancal P., Carpita N.C., Gaudillère J.P. Differences in fructan accumulation in induced and field-grown wheat plants: an elongation-trimming pathway for their synthesis // *New Phytol.* – 1992. – Vol. 120, № 3. – P. 313–321.
26. Shiomi N. Properties of fructosyltransferases involved in the synthesis of fructan in Liliaceous plants // *J. Plant Physiol.* – 1989. – Vol. 134, № 1. – P. 151–155.
27. Lopez M.G., Mancilla Margalli N.A., Mendoza Dnaz G. Molecular structures of fructans from *Agave tequilana* Weber var *azul* // *J. Agric. Food Chem.* – 2003. – Vol. 51, № 27. – P. 7835–7840.
28. Vergauwen R., Van den Ende W., Van Leare A. The role of fructan in flowering of *Campanula rapunculoides* // *J. Exp. Bot.* – 2000. – Vol. 51, № 348. – P. 1261–1266.
29. Van den Ende W., Michiels A., Van Wouterghem D. et al. Defoliation induces 1-FEH II (fructan 1- $\alpha$ -xylohydrolase II) in Witloof chicory roots. Cloning and purification of two isoforms (1-FEH IIa and 1-FEH IIb). Mass fingerprint of the 1-FEH II enzymes // *Plant Physiol.* – 2001. – Vol. 126, № 3. – P. 1186–1195.
30. Portesa M. T., de Cássia R., Figueiredo-Ribeiro L., de Carvalho M.A.M. Low temperature and defoliation affect fructan-metabolizing enzymes in different regions of the rhizophores of *Vernonia herbacea* // *Journal of Plant Physiology.* – 2008. – Vol. 165, № 15. – P. 1572–1581.
31. Hinch D.K., Zuther E., Hellwege E.M., Heyer A. Specific effects of fructo- and glucooligosaccharides in the preservation of liposomes during drying // *Glycobiol.* – 2002. – Vol. 12, № 2. – P. 103–110.
32. Pilon-Smits E.A.H., Ebskamp M.J.M., Paul M.J. et al. Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress // *Plant Physiol.* – 1995. – Vol. 107, № 1. – P. 125–130.
33. Sharma Arun Dev. Advances in microbial inulinases: its production and properties in: *Progress in food engineering research and development* Ed.J.M.Cantor. Nova Science publishers Inc. – 2008. – P. 175–195.
34. Gupta A.K., Kaur N. Fructan metabolism in Jerusalem artichoke and chicory // *Developments in Crop Science.* – 2000. – Vol. 26. – P. 223–248.
35. Ernst M., Chatterton N. J., Harrison P. A. Carbohydrate changes in chicory (*Cichorium intybus* L. var. *foliosum*) during growth and storage // *Sci. Horticult.* – 1995. – Vol. 63, № 3–4. – P. 251–261.
36. Wilson R.G., Smith J.A., Yonts C.D. Chicory root yield and carbohydrate composition is influenced by cultivar selection, planting and harvest date // *Crop Sci.* – 2004. – Vol. 44, № 3. – P. 748–752.
37. Monti A., Amaducci M. T., Pritoni G., Venturi G. Growth, fructan yield, and quality of chicory (*Cichorium intybus* L.) as related to photosynthetic capacity, harvest time, and water regime // *J. Exp. Bot.* – 2005. – Vol. 56, № 415. – P. 1389–1395.
38. Ranjitha Kumari B.D., Velayutham P., Anitha S.A. Comparative Study on inulin and esculin content of in vitro and in vivo plants of chicory (*Cichorium intybus* L. cv. Lucknow Local) // *Advances in Biol. Res.* – 2007. – Vol. 1, № 1–2. – P. 22–25.
39. Roberfroid M.B. Introducing inulin-type fructans // *Br. J. Nutr.* – 2005. – Vol. 93, № 1. – P. 13–25.
40. Kaur N., Gupta A.K. Applications of inulin and oligofructose in health and nutrition // *J. Biosci.* – 2002. – Vol. 27, № 7. – P. 703–714.
41. Kelly G. Inulin-type prebiotics-a review: part 1 // *Altern. Med. Rev.* – 2008. – Vol. 13, № 4. – P. 315–329.
42. Özer D., Akin S., Özer B. Effect of inulin and lactulose on survival of *Lactobacillus acidophilus* LA-5 and *Bifidobacterium bifidum* BB-02 in acidophilus-bifidus yoghurt // *Food Sci. and Technol. International.* – 2005. – Vol. 11, № 1. – P. 19–24.
43. Roberfroid M.B., Van Loo J., Gibson G.R. The bifidogenic nature of chicory inulin and its hydrolysis products // *J. Nutr.* – 1998. – Vol. 128, № 1. – P. 11–19.
44. Van der Meulen R., Avonts L., De Vuyst L. Short fractions of oligofructose are preferentially meta-

- bolized by *Bifidobacterium animalis* DN-173 010 // Appl. Environm. Microbiol. – 2004. – Vol. 70, № 4. – P. 1923-1930.
45. Kilian S., Kritzinger S., Rycroft C. et al. The effects of the novel bifidogenic trisaccharide, neokes-tose, on the human colonic microbiota // World J. Microbiol. Biotechnol. – 2002. – Vol. 18, № 7. – P. 637–644.
  46. Pool-Zobel B. L. Inulin-type fructans and reduc-tion in colon cancer risk: review of experimen-tal and human data // British J. of Nutr. – 2005. – Vol. 93, № 1. – P. 73–90.
  47. Taper H.S., Lemort C., Roberfroid M.B. Inhibi-tion effect of dietary inulin and oligofructose on the growth of transplantable mouse tumour // An-ticancer Res. – 1998. – Vol. 18, № 6. – P. 4123–4126.
  48. Taper H.S., Roberfroid M.B. Nontoxic potentiation of cancer chemotherapy by dietary oligofructose or inulin // Nutr. Cancer. – 2000. – Vol. 38, № 1. – P. 1–5.
  49. Abrams S. A, Griffin I. J., Hawthorne K. M. et al. A combination of prebiotic short- and long-chain inulin-type fructans enhances calcium absorption and bone mineralization in young adolescents // Am. J. Clin. Nutr. – 2005. – Vol. 82, № 2. – P. 471–476.
  50. Kok N.N., Taper H.S., Delzenne N.M. Oligofructose modulates lipid metabolism alterations induced by a fat-rich diet in rats // J. Appl. Toxicol. – 1998. – Vol. 18, № 1. – P. 47–53.
  51. Delzenne N.M., Kok N. Effects of fructans-type prebiotics on lipid metabolism // Am. J. Clin Nutr. – 2001. – Vol. 73, № 1–2. – P. 456–458.
  52. Delzenne N.M., Daubioul C., Neyrinck A. et al. Inulin and oligofructose modulate lipid metabolism in animals: review of biochemical events and future prospects // Br. J. Nutr. – 2002. – Vol. 87, № 2. – P. 255–259.
  53. Williams C.M., Jackson K.G. Inulin and oligofructose: effects on lipid metabolism from human studies // Br. J. Nutr. – 2002. – Vol. 87, № 2. – P. 261–264.
  54. Ritsema T., Smeekens S. How to Fructans: benef-icial for plants and humans // Curr. Opinion in Plant Biol. – 2003. – Vol. 6, № 3. – P. 223–230.
  55. Wei Jun-Zhi, Chatterton N. J., Larson S. R., Wang R.R.-C. Linkage mapping and nucleotide polymorphisms of the 6-SFT gene of cool-sea-son grasses // Genome. – 2000. – Vol. 43, № 6. – P. 931–938.
  56. Pollock C.J., Cairns A.J. Fructan metabolism in grasses and cereals // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol. – 1991. – Vol. 42. – P. 77–101.
  57. Singh Randhir, Bhatia I. S. Substrate specificity of fructosyl transferase from chicory roots // Phyto-chem. – 1971. – Vol. 10, № 9. – P. 2037–2039.
  58. Hisano H., Kanazawa A., Kawakami A. et al. Trans-genic perennial ryegrass plants expressing wheat fructosyltransferase genes accumulate increased amounts of fructan and acquire increased toler-ance on a cellular level to freezing // Plant Sci. – 2004. – Vol. 167, № 4. – P. 861–868.
  59. Ebskamp M.J.M., der Meer I.M., Spronk B.A. et al. Accumulation of fructose polymers in trans-genic tobacco // BioTechnol. – 1994. – Vol. 12. – P. 272–275.
  60. Pilon-Smits E.A.H., Ebskamp M.J.M., Jeuken M.J.W. et al. Microbial fructan production in transgenic potato plants and tubers // Ind. Crops Prod. – 1996. – Vol. 5, № 1. – P. 35–46.
  61. Van der Meer I.M., Ebskamp M.J.M., Visser R.G.F. et al. Fructan as a new carbohydrate sink in trans-genic potato plants // Plant Cell. – 1994. – Vol. 6, № 4. – P. 561–570.
  62. Caimi P.G., McCole L.M., Klein T.M., Kerr P.S. Fructan accumulation and sucrose metabolism in transgenic maize endosperm expressing a *Bacil-lus amyloliquefaciens sacB* gene // Plant Physi-ol. – 1996. – Vol. 110, № 2. – P. 355–363.
  63. Pilon-Smits E.A.H., Terry N., Sears T., van Dun K. Enhanced drought resistance in fructanproducing sugar beet // Plant Physiol. Biochem. – 1999. – Vol. 37, № 4. – P. 313–317.
  64. Banguela A., Lózaró Herróndez. Fructans: from natural sources to transgenic plants // Biotec-nología Aplicada. – 2006. – Vol. 23. – P. 202–210.
  65. Sprenger N., Schellenbaum L., Van Dun K. et al. Fructan synthesis in transgenic tobacco and chic-ory plants expressing barley sucrose: fructan 6-fructosyl transferase // FEBS Lett. – 1997. – Vol. 400, № 3. – P. 355–358.
  66. Hellwege E.M., Gritscher D., Willmitzer L., He-yer A.G. Transgenic potato tubers accumulate high levels of 1-kestose and nystose: function-al identification of a sucrose sucrose1-fructosyl transferase of artichoke (*Cynara scolymus*) blos-som discs // Plant J. – 1997. – Vol. 12, № 5. – P. 1057–1065.
  67. Vijn I., van Dijken A., Sprenger N. et al. Fructan of the inulin neoseris is synthesized in transgenic chicory plants (*Cichorium intybus* L.) harbouring onion (*Allium cepa* L.) fructan:fructan 6G-fructo-syltransferase // Plant J. – 1997. – Vol. 11, № 3. – P. 387–398.
  68. Van der Meer I.M., Koops A.J., Hakkert J.C., Van Tunen A.J. Cloning of the fructan biosynthe-sis pathway of Jerusalem artichoke // Plant J. – 1998. – Vol. 15, № 4. – P. 489–500.

69. *Sevenier R., Hall R.D., Van der Meer I.M. et al.* High level fructan accumulation in a transgenic sugar beet // *Nat. Biotechnol.* – 1998. – Vol. 16, № 9. – P. 843–846.
70. *Weyens G., Ritsema T., Van Dun K. et al.* Production of tailor-made fructans in sugar beet by expression of onion fructosyltransferase genes // *Plant Biotech. J.* – 2004. – Vol. 2, № 4. – P. 321–327.

*Представлено В.А. Кунахом  
Надійшла 13.05.2010*

**ФРУКТАНЫ, ИХ БИОСИНТЕЗ *IN VIVO*  
И В ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЯХ**

*Н.А. Матвеева*

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины  
Украина, 03680, Киев-143, ул. Заболотного, 148  
e-mail: joyna56@gmail.com

В статье рассмотрены основные направления исследований, которые касаются биосинтеза фруктанов растениями, которые яв-

ляются природными продуцентами, а также трансгенными растениями с генами, кодирующими синтез этих запасных полисахаридов.

*Ключевые слова:* фруктаны, инулин, пребиотик, фруктозилтрансфераза, трансгенные растения.

**FRUCTANS. BIOSYNTHESIS *IN VIVO*  
AND IN TRANSGENIC PLANTS**

*N.A. Matvieieva*

Institute of Cell Biology and Genetic Engineering  
of National Academy of Sciences of Ukraine  
Ukraine, 03680, Kyiv, Zabolotnogo str., 148  
e-mail: joyna56@gmail.com

In this article the main research trends which concern fructans biosynthesis *in vivo* and in transgenic plants as well as the opportunities of their use in the food-processing industry and medicine were considered.

*Key words:* fructans, inulun, prebiotics, fructosiltransferase, transgenic plants.