

FRUKTANY

Fructans

Romualda KARWOWSKA, Grzegorz MARSZAŁKOWSKI

Summary. Fructans are polymers of α -D-fructose. They are widely distributed in the plant kingdom. They are present not only in mono- and dicotyledons but also in green and blue-green algae. Our knowledge concerning the biosynthesis and degradation of fructans comes mainly from the work of Edelman and his co-workers carried out with the inulin type polymers present in Jerusalem artichoke tubers (*Helianthus tuberosus*). There is only few studies concerning enzymes involved in the synthesis and degradation of the phlein type fructans, and the metabolism of the phlein fructans has only recently been studied.

In Jerusalem artichoke tubers, Edelman and his group found several enzymes associated with fructan metabolism.

In general, fructans are distributed throughout the plants in which they occur, although the amounts in different part of the same plant vary considerably. Usually their concentration in leaves is very small and especially large in roots, bulbs, tubers, rhizomes and sometimes in immature fruits. Big differences in their concentrations occur during ontogenesis of the plants. There are also differences in plants deriving from different geographical regions (Fig. 1)

Key words: fructans, metabolism of carbohydrates, storage carbohydrates

Dr Romualda Karwinska, Dr Grzegorz Marszałkowski, Katedra Fizjologii Roślin, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Rakowiecka 26/30, 02528 Warszawa

Fruktany (fruktozany) są to wielocukry występujące powszechnie w roślinach wyższych i glonach. Ich obecność w roślinach wyższych wykryto na początku wieku XIX [16]. Fakt ten zapoczątkował dynamiczny rozwój badań chemicznych, biochemicznych i fizjologicznych nad ich występowaniem i funkcjami. W pierwszych pracach stwierdzono, że fruktany pełnią głównie rolę związków zapasowych [1, 18]. Dziś wiadomo, że fizjologiczna funkcja fruktanów jest znacznie bardziej zróżnicowana.

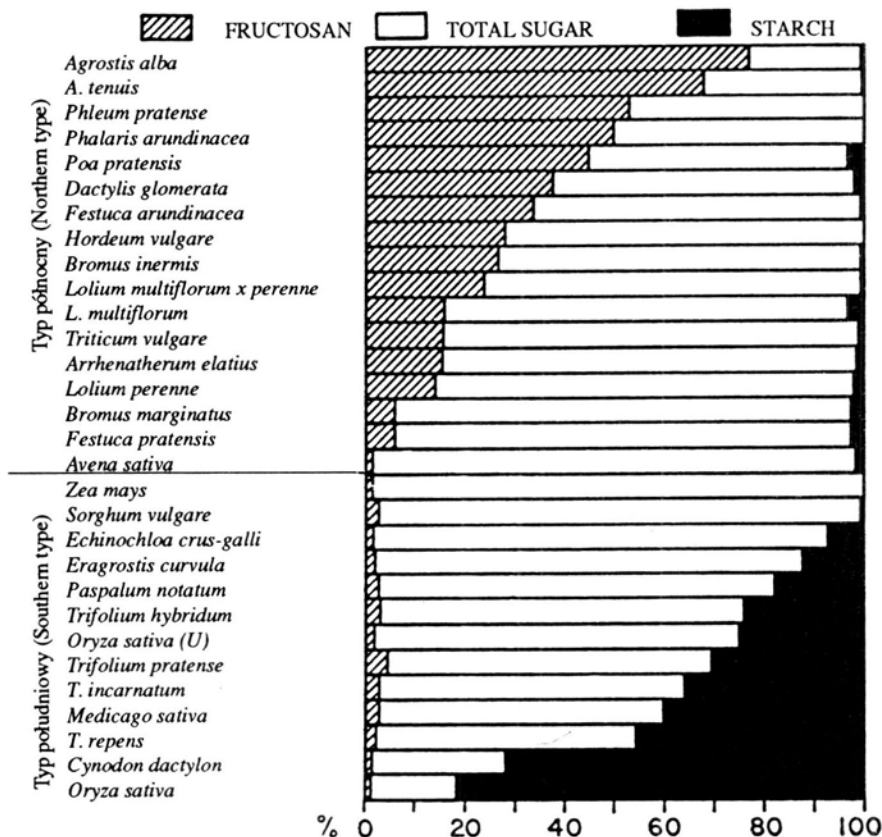
Wiele nowych prac przeglądowych dotyczy metabolizmu i budowy chemicznej tych związków [13, 15, 16]. Mimo to obecna wiedza o naturze fruktanów nie jest pełna, a ich występowanie stwierdzono w stosunkowo nielicznej jeszcze grupie roślin. Brak poważnego zaintereso-

wania fruktanami wynika prawdopodobnie z niezrozumienia ich funkcji jak również z faktu, że w dotychczasowych badaniach więcej uwagi poświęcono fotosyntezie i regulatorom wzrostu (jako bezpośrednio związanych z wysokością i jakością plonów) niż właśnie fruktanom.

BUDOWA CHEMICZNA FRUKTANÓW

Fruktany są to wielocukry, w których podstawową jednostką jest α -D-fruktofuranosa. Wśród związków tego rodzaju występują wielocukry typu inuliny oraz typu fleiny. Oba typy wywodzą się biogenetycznie z sacharozy, która jest zarówno pierwszym akceptorem jak i dawcą reszt fruktozylowych w procesie polimeryzacji.

We fruktanach typu inuliny reszty fruktozy-



Ryc. 1. Udział fruktanów i skrobi w ogólnej puli węglowodanów zapasowych u roślin różnego pochodzenia geograficznego (Ojima i Isawa 1968, za zezwoleniem Autorów)

Fig. 1. Relative proportions of individual reserve carbohydrates in the aerial parts of various plants (with permission of the Authors)

lowe są powiązane wiązaniami β -2-1 glikozydowymi, natomiast wielocukry typu fleiny zawierają wiązania β -2-6- glikozydowe. W obu typach występuje na początku łańcucha jedna reszta glukozylowa połączona z pierwszą cząsteczką fruktozy wiązaniem β -1-2-glikozydowym. Inulina składa się najczęściej z 30 - 35 reszt cukru prostego. Fruktany typu fleiny (zwane także lewanami) mają cząsteczki większe od inuliny. Stopień polimeryzacji (DP) może wynosić 260 u tymotki (*Phleum pratense*) [18] i 314 u kupkówki (*Dactylis glomerata*) [23]. Obie grupy frukta-

nów mogą mieć formę łańcuchową bądź też rozgałęzioną [15].

METABOLIZM

Biosynteza fruktanów nie jest w pełni wyjaśniona. Najwięcej wiemy o przemianach inuliny w bulwach topinambura (*Helianthus tuberosus*) dzięki pracom wykonanym przez Edelmana i współpracowników w latach 60-tych [5]. Wiedza o syntezie i degradacji fruktanów typu fleiny jest bardzo skąpa i dopiero teraz rozpoczynają się

badania w tym kierunku. Brak jest informacji na temat metabolizmu fruktanów w glonach.

Enzymy uczestniczące w metabolizmie fruktanów wykryto w wakuoli jęczmienia i topinambura [6, 20]. Topinambur jest wdzięcznym obiektem badań ponieważ cukrowce występują tu jedynie w formie trójcukru kestozy i inuliny. Dlatego metabolizm fruktanów w tej roślinie został najlepiej poznany.

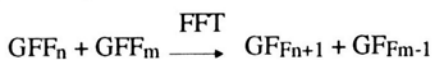
Dotychczas stwierdzono, że w biosyntezie fruktanów uczestniczą dwa enzymy.

Pierwszy, sacharozo-sacharozo-fruktozylo transferaza (SST) katalizuje syntezę trójcukru glukozo-fruktozo-fruktozy (GFF) z dwu cząsteczek sacharozy (GF)



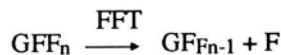
SST została częściowo scharakteryzowana u sześciu gatunków roślin [3, 15]. Optimum pH dla tego enzymu wynosi ok. 5.2 i jest typowe dla enzymów wakuoli, masa cząsteczkowa 65 - 70 kDa, K_m dla sacharozy 57 - 600 mM. Biosynteza fruktanów jest kontrolowana głównie przez aktywność SST i zaopatrzenie w sacharozę. Wysoka zawartość sacharozy indukuje syntezę *de novo* SST w liściach jęczmienia. Brak lub niska zawartość sacharozy obniża aktywność SST, co może mieć miejsce w nocy (brak fotosyntezy) lub przy niskim stężeniu CO_2 (niska wydajność fotosyntezy) [21]. Nie stwierdzono aktywności SST w bulwach topinambura będących w stanie spoczynku lub kiełkujących, tj. w okresie kiedy zawartość sacharozy jest niska [5]. Dane te potwierdzają przypuszczenie, że biosynteza fruktanów może być jednym z ogniw szlaku metabolicznego sacharozy i dlatego odpowiedni poziom tego cukru jest konieczny do indukcji syntezy fruktanów [10].

Drugi enzym, fruktozo-fruktozo-fruktozylo transferaza (FFT) katalizuje przeniesienie reszty fruktozylowej fruktozy z jednej cząsteczki inuliny na inną



W ten sposób mogą powstawać polimery fruktanowe o różnej długości łańcucha. O tym, który oligomer fruktanowy stanowi donor a który akceptor z FFT decyduje wielkość cząsteczek oligosacharydów oraz ich stężenia [15].

Edelman i Jefford wykryli również obecność dwu egzohydrolaz fruktanowych (FEH) w bulwach topinambura. Oba enzymy katalizują odłączanie reszt fruktozylowych z końca łańcucha fruktanowego aż do powstania sacharozy.



Sacharozą nie podlega już dalszemu trawieniu przez te enzymy.

WYSTĘPOWANIE

Fruktany występują powszechnie w świecie roślin. Są obecne w roślinach jedno- i dwuliściennych oraz w glonach i bakteriach [11]. Część roślin akumuluje fruktany jako główny materiał zapasowy podczas gdy inne gatunki roślin gromadzą głównie skrobię. Decydujący wpływ na rodzaj gromadzonego cukru mają warunki klimatyczne. Stwierdzono, że w warunkach klimatu umiarkowanego i zimnego wiele gatunków traw gromadzi fruktany jako główny materiał zapasowy, natomiast trawy ze strefy tropikalnej i subtropikalnej zawierają skrobię (Ryc. 1) [4, 13, 14].

Trawy klimatu umiarkowanego można podzielić na te, które akumulują wysoko- i niskocząsteczkowe fruktany [18]. Są to fruktany głównie typu fleiny, chociaż w niektórych gatunkach roślin występuje prawdopodobnie również inulina [15, 19]. Zboża (pszenica, jęczmień) mają tendencję do akumulowania niskopolimeryzowanych fruktanów, które mogą być mieszaniną flein, inulin i rozgałęzionych polimerów. Obecność fruktanów stwierdzono także w roślinach jednoliściennych należących do rodzin: *Liliaceae*, *Agavaceae*, *Amaryllidaceae*, *Iridaceae* i *Poaceae*.

Rośliny dwuliścienne akumulują inulinę. Jej

obecność stwierdzono w gatunkach należących do rodzin: *Compositae*, *Campanulaceae*, *Boraginaceae*, *Lobeliaceae*, *Gentianaceae*, *Primulaceae* i *Violaceae* [13].

Najlepiej przebadaną rośliną jest topinambur. Zawiera on inulinę o DP 60 i trójcukier 1-kestożę. Ogólnie można stwierdzić, że zawartość fruktanów jest największa w tkankach zapasowych. Stężenie fruktanów w tkankach roślin zmienia się w zależności od fazy wzrostu [1, 18] i warunków zewnętrznych [2, 9]. Wysoka radiacja i niska temperatura sprzyjają akumulacji fruktanów w tkankach [10], podczas gdy wysokie nawożenie azotowe i niskie potasem hamuje gromadzenie fruktanów [1]. Akumulacja fruktanów w liściach zachodzi przede wszystkim w warunkach ograniczonego wzrostu, niskiego tak oddychania jak i eksportu asymilatów przy niskiej aktywności procesu fotosyntezy. Na terenie komórki fruktany gromadzone są w wakuolach i mogą stanowić nawet 70% suchej masy [20].

FIZJOLOGICZNA ROLA FRUKTANÓW

Na podstawie dotychczasowej wiedzy o fruktanach wiadomo, że główna ich funkcja w roślinie to tworzenie puli węglowodanowej, niekiedy bardzo pokażnej, pozostającej jako rezerwa. Ogólnie można stwierdzić, że akumulacja fruktanów ma miejsce wtedy, gdy zapotrzebowanie na sacharozę jest większe od zapotrzebowania na nią. Fruktany mogą stanowić nawet 50% suchej masy podstawy łodygi i *ca* 35% suchej masy liści traw [18]. W bulwach topinambura zawartość fruktanów przekracza 60%. Oprócz spełnienia funkcji typowych materiałów zapasowych, fruktany mogą również spełniać rolę węglowodanów krótkoterminowego magazynowania. W cyklu dobowym dojrzałe liście akumulują fruktany w ciągu dnia, a uruchamiają je w nocy dla podtrzymania transportu asymilatów z liści [15].

Dokładna rola fruktanów zlokalizowanych w wakuoli i ich metabolizm nie są jeszcze wyjaśnione. Są dane wskazujące na właściwości fruktanów umożliwiające bądź ułatwiające procesy

adaptacyjne roślin. Wiadomo na przykład, że zwiększona akumulacja skrobi w chloroplastach, szczególnie w niskich temperaturach, prowadzi do obniżenia intensywności fotosyntezy. Rośliny akumulujące fruktany mogą utrzymywać niski poziom skrobi kierując zasymilowany CO₂ do syntezy fruktanów. Może to wyjaśniać, dlaczego gatunki akumulujące fruktany mogą fotosyntetyzować w niskich temperaturach, nawet bliskich 0°C, pozwalając roślinie na przystosowanie fotosyntezy i wzrostu do niskich temperatur [15].

Obecność niskocząsteczkowych fruktanów w strefach elongacyjnych może świadczyć o ich osmoregulacyjnej funkcji [22]. Wykazano, że mogą one obniżać potencjał osmotyczny w komórkach szybko wydłużających się o -0.2 MPa, czyli prawie tyle samo co heksozy czy sacharoza [17]. Fruktany mogą także ułatwiać rozładunek floemu z sacharozy [7, 8]. Polimeryzacja sacharozy do fruktanów pozwala na utrzymanie gradientu sacharozy między floemem a akceptorem asymilatów.

Dane zawarte w literaturze wskazują, że jesteśmy na początku drogi prowadzącej do poznania mechanizmu syntezy i rozpadu fruktanów. Jeszcze mniej wiadomo na temat regulacji ich metabolizmu. Wiemy, że uczestniczą tu regulatory wzrostu, ale nie potrafimy dokładnie wyjaśnić ich roli. Informacja na temat udziału enzymów uczestniczących w metabolizmie fruktanów też nie jest pełna. Biochemia i funkcja fizjologiczna fruktanów jest bardzo bogata. Istnieje pilna potrzeba rozwijania badań, które mogą być pomocne w zrozumieniu natury tych związków.

LITERATURA

- [1] ARCHBOLD H. K., 1940. Fructosans in the monocotyledons. A review. *New Phytol.* 39: 185-219.
- [2] BANCAL P., GAUDILLERE J. P., 1989. Rate of accumulation of fructan oligomers in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) during the early stages of chilling treatment. *New Phytol.* 112: 459-463.
- [3] CAIRNS A. J., POLLOCK C. J., 1988. Fructan biosynthesis in excised leaves of *Lolium temulentum* L. II. Changes in fructosyl transferase activity following excision

- and application of inhibitors of gene expression. *New Phytol.* **109**: 407–413.
- [4] CHATTERTON N. J., HARRISON P. A., BENNETT J. H., ASAY K. H., 1989. Carbohydrate partitioning in 185 accessions of *Gramineae* grown under warm and cool temperatures. *J. Plant Physiol.* **134**: 169–179.
- [5] EDELMAN J., JEFFORD T. G., 1968. The mechanism of fructosan metabolism in higher plants as exemplified in *Helianthus tuberosus*. *New Phytol.* **67**: 517–531.
- [6] FREHNER M., KELLER F., WIEMKEN A., 1984. Localization of fructan metabolism in the vacuoles isolated from protoplasts of Jerusalem artichoke tubers (*Helianthus tuberosus* L.). *J. Plant Physiol.* **116**: 197–208.
- [7] HENDRIX J. E., LINDEN J. C., SMITH D. H., ROSS C. W., PARK J. K., 1986. Relationship of pre-anthesis fructan metabolism to grain numbers in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Aust. J. Plant Physiol.* **13**: 391–398.
- [8] HO L. C., GIFFORD R. M., 1984. Accumulation and conversion of sugars by developing wheat grains. V. The endosperm apoplast and apoplast transport. *J. Exp. Bot.* **35**: 58–73.
- [9] JEONG B.-R., HOUSLEY T. L., 1990. Fructan metabolism in wheat in alternating warm and cold temperatures. *Plant. Physiol.* **93**: 902–906.
- [10] LABHARDT Ch., NOSBERGER J., NELSON C. J., 1983. Photosynthesis and degree of polymerization of fructan during reproductive growth of meadow fescue at two temperatures and two photon fluxes. *J. Exp. Bot.* **34**: 1037–1046.
- [11] LEWIS D. H., 1984. Occurrence and distribution of carbohydrates in vascular plants. W: H. LEWIS (red.), *Storage Carbohydrates in vascular Plants D.* ss. 1–52, Cambridge University Press, Cambridge.
- [12] LONG S. P., WOODWARD F. I. eds., 1988. Plants and temperature. Symp. Soc. Exp. Biol. No XXXXII. *Soc. Exp. Biol.* 1988, ISBN 0 948601 20 5.
- [13] MEIER H., REID J. S. G., 1982. Reserve polysaccharides other than starch in higher plants. In: *Encyclopaedia of Plant Physiology*, New Series (F. A. Loewus, W. Tanereds), Vol. 13A, ss. 418–471.
- [14] OJIMA K., ISAWA T., 1968. The variation of carbohydrates in various species of grasses and legumes. *Can. J. Bot.* **46**: 1507–1511.
- [15] POLLOCK C. J., 1986. Fructosans and the metabolism of sucrose in higher plants. *New Phytol.* **104**: 1–24.
- [16] PONTIS H. G., del CAMPILLO E., 1985. Fructans. W: P. M. DAY, R. A. DIXON (red.), *Biochemistry of Storage Carbohydrates in Green Plants* pp. 205–227, Academic Press, London.
- [17] SCHNYDER H., NELSON C. J., 1987. Growth rates and carbohydrate fluxes within the elongation zone of tall fescue leaf blades. *Plant Physiol.* **85**: 548–553.
- [18] SMITH D., 1972. Carbohydrate reserves of grasses. W: C. M. MCKELL, V. B. YOUNGER (red.), *The Biology and Utilization of Grasses* ss. 318–333, Academic Press, New York.
- [19] SPOLLEN W. G., NELSON C. J., 1986. Water-soluble carbohydrate composition of leaf elongation zones and mature leaf blades of three grass species. W: D. D. RANDALL, C. D. MILES, C. J. NELSON, D. G. BLEVINS, J. A. MIERNYK (red.), *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology* **5**: 201, Univ. Missouri, Columbia.
- [20] WAGNER W., KELLER F., WIEMKEN A., 1983. Fructan metabolism in cereals: Induction in leaves and compartmentation in protoplasts and vacuoles. *Z. Pflanzenphysiol.* **112**: 359–372.
- [21] WAGNER W., WIEMKEN A., 1986. Properties and sub-cellular localization of fructan hydrolase in the leaves of barley (*Hordeum vulgare* L. cv. Gerbel). *J. Plant Physiol.* **123**: 429–439.
- [22] VOLENEC J. J., NELSON C. J., 1984. Carbohydrate metabolism in leaf meristems of tall fescue. I. Relationship to genetically altered leaf elongation rates. *Plant Physiol.* **74**: 590–594.
- [23] YAMAMOTO S., MINO Y., 1985. Partial purification and properties of phleinandase induced in stem base of orchard grass after defoliation. *Plant Physiol.* **78**: 591–595.