

*Anna Kasperowicz  
Instytut Fizjologii i Żywienia Zwierząt  
im. Jana Kielanowskiego PAN w Jabłonie*

## **Fruktany**

### **Część I.**

# **Charakterystyka fruktanów, występowanie i znaczenie w roślinach wyższych**

## **Wstęp**

---

Fruktany są węglowodanami zapasowymi gromadzonymi przez wiele gatunków roślin, między innymi przez trawy i zboża. Stanowią zatem istotny składnik pasz dla zwierząt przeżuwających. Fruktany są rozkładane i wykorzystywane w żwaczu przez drobnoustroje. W piśmiennictwie jest jednak niewiele danych dotyczących tego zagadnienia. Stąd w Instytucie Fizjologii i Żywienia Zwierząt PAN podjęto prace nad wyizolowaniem bakterii żwaczowych i ich enzymów rozkładających fruktany oraz ich charakterystyką. Pierwsze wyniki badań opublikowano w 1992 roku [18], a dalsze prace są w toku. Materiał prezentowany w niniejszym artykule jest przeglądem literatury na temat fruktanów, ich charakterystyki chemicznej, występowania oraz roli, jaką pełnią w fizjologii roślin wyższych.

Przez wiele lat fruktany znajdowały się na marginesie zainteresowań biochemików i fizjologów roślin. Uważano, że pełnią one jedynie funkcję cukrów zapasowych, podobnie jak skrobia i sacharoza. Obecnie panuje pogląd, że pełnią ważną rolę w metabolizmie węglowodanów w roślinach.

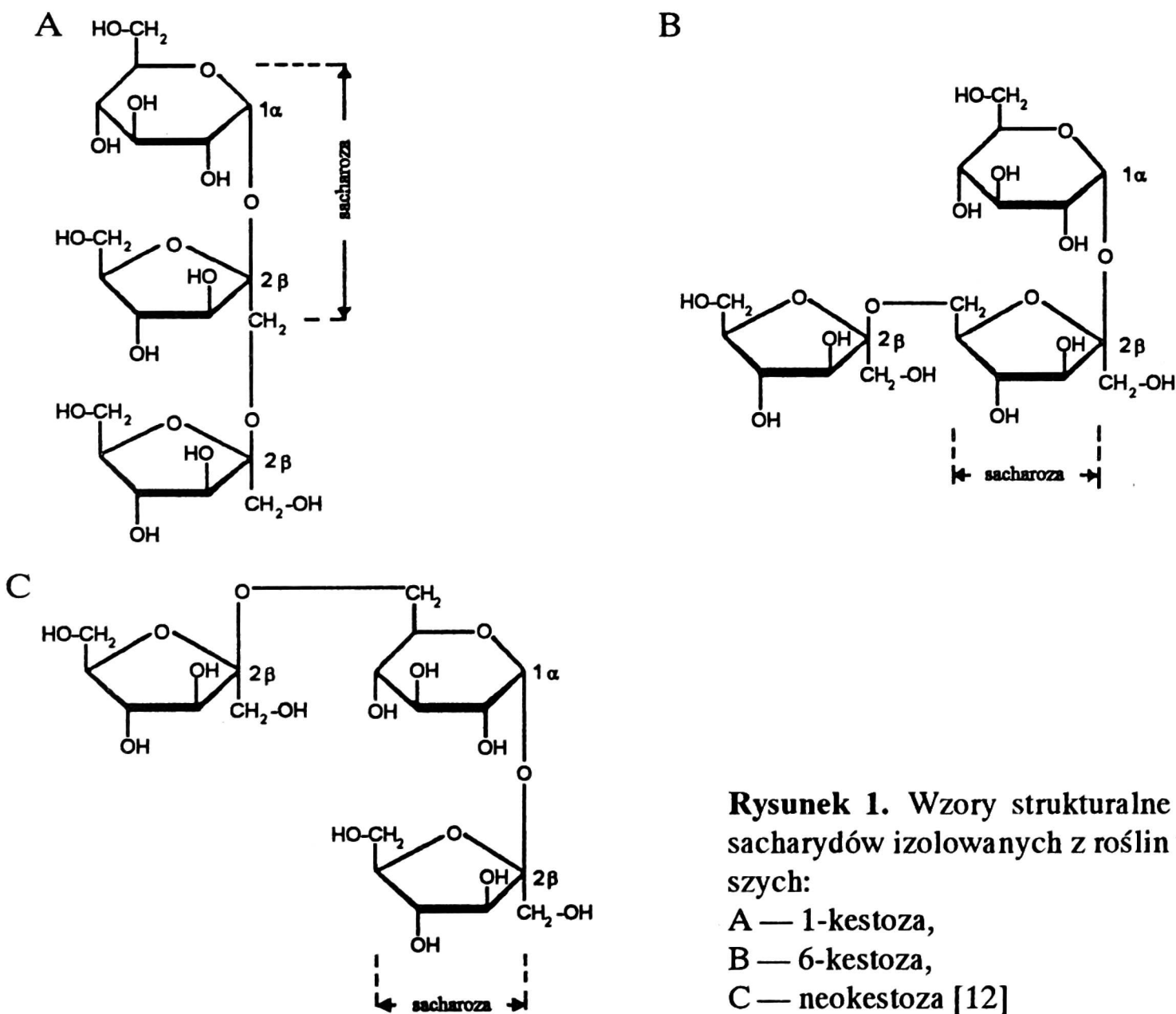
## **Budowa i cechy chemiczne**

---

Fruktany są wielocukrami. Zbudowane są z jednostek B-D fruktozy i jednej, na ogół na końcu łańcucha, cząsteczki sacharozy, tworząc rzadko spotykane w przyrodzie łańcuchy składające się z pięcioczłonowych pierścieni furanozowych. W zależności od typu wiązań między jednostkami fruktozy, miejsca cząsteczki sacharozy w łańcuchu oraz struktury cząsteczki wyróżnia się cztery grupy fruktanów [5, 13]:

1. Inuliny — jednostki B-D fruktozy połączone są wiązaniami 2→1. Częsteczka sacharozy znajduje się na końcu łańcucha.
2. Fruktany typu "phlein" — B-D fruktoza połączona jest wiązaniami 2→6. Częsteczka sacharozy jest jednostką końcową podobnie jak w inulinach.
3. Fruktany typu neokestozy — sacharoza znajduje się wewnątrz łańcucha wielocukru; z obu jej stron, od strony pierwszego atomu węgla cząsteczki fruktozy i szóstego atomu węgla cząsteczki glukozy dobudowane są łańcuchy złożone z B-D fruktozy połączonej wiązaniami 2→1. Fruktany tego typu nie są szeroko rozpowszechnione.
4. Fruktany rozgałęzione — składają się z inuliny lub fruktanu typu "phlein" z przyłączonymi do wolnych grup wodorotlenowych fruktozy w łańcuchu głównym dodatkowymi cząsteczkami fruktozy [8, 13]. Struktura fruktanów rozgałęzionych nie jest w pełni poznana [8].

Stopień polimeryzacji fruktanów zależy od fazy wegetacji rośliny, od czynników środowiskowych, a także jest warunkowany genetycznie [12]. Największe rozmiary



**Rysunek 1.** Wzory strukturalne trój-sacharydów izolowanych z roślin wyższych:

A — 1-kestoza,

B — 6-kestoza,

C — neokestoza [12]

osiągają fruktany rozgałęzione produkowane przez bakterie; stopień ich polimeryzacji wynosić może kilka tysięcy, ciężar cząsteczkowy szacowany jest na około 3mD [12]. Stopień polimeryzacji fruktanów typu "phlein" może wynosić najwyżej 300 (w kupkówce — *Dactylis glomerata*); w tymotce (*Phleum pratense*) jest nieco mniejszy i wynosi 260 [8]. Inuliny i fruktany typu neokestozy tworzą krótkie łańcuchy; DP w inulinach może osiągnąć najwyżej 100, we fruktanach typu neokestozy zaś 30, zwykle jednak w inulinach nie przekracza 30–35, a we fruktanach typu neokestozy — 18 [8, 12].

Najprostszymi fruktanami, reprezentantami trzech pierwszych typów fruktanów, są trójsacharydy: 1-kestoza, 6-kestoza i neokestoza (rys. 1) [8, 12].

Fruktany nie mają zdolności redukujących, skracają w lewo płaszczyznę światła spolaryzowanego, różnią się między sobą rozpuszczalnością w zimnej wodzie, dobrze rozpuszczają się w wodzie gorącej, w komórce roślinnej występują w postaci roztworu. Nie rozpuszczają się w absolutnym alkoholu, są wrażliwe na działanie kwasów, czasami tworzą mikrokryształy [12, 13]. Badania promieniami Roentgena i ugięcia elektronów wykazały spiralną strukturę przestrzenną cząsteczki [12].

## Występowanie

Fruktany są szeroko rozpowszechnione w przyrodzie. Zdolność ich syntezy mają bakterie, grzyby, glony, mszaki [9] oraz około 36 000 gatunków roślin wyższych, które stanowią 12% ogółu roślin okrytonasiennych [6].

Zdolność roślin do gromadzenia fruktanów powstała prawdopodobnie w przeszłości, około 10–30 milionów lat temu jako reakcja na oddziaływające wówczas czynniki. Dzisiaj próbuje się te czynniki określić, ale ciągle brak jednoznacznej odpowiedzi. Badania nad florą Wielkiej Brytanii wykazały, że fruktany występowały w 20 ze 130 zbadanych gatunków. Były wśród nich rośliny wieloletnie, jednoroczne i wczesnowiosenne. W obrębie tych samych nisz ekologicznych występowały gatunki gromadzące fruktany i gromadzące skrobię [6].

Rośliny mające zdolność syntezy i gromadzenia fruktanów występują w dwóch klasach, pięciu rzędach i dziesięciu rodzinach (tab. 1) [6].

Większość prac nad fruktanami dotyczy czterech rodzin: traw (*Gramineae*), roślin złożonych (*Compositae*), liliowatych (*Liliaceae*) i agawowatych (*Agavaceae*) [12]. Stwierdzono, że fruktany typu "phlein", wraz z towarzyszącymi im inulinami, występują przede wszystkim w trawach wieloletnich, niskocząsteczkowe fruktany rozgałęzione — w zbożach, chociaż zawiera je również *Agave vera-cruz* należąca do *Agavaceae* [8, 9]. Fruktany typu neokestozy stwierdzono w szparagach (*Asparagus officinalis*), gdzie występują obok inulin [9], oraz w kokoryczce wonnej (*Polygonatum odoratum*) [8]; oba gatunki należą do *Liliaceae*. Rośliny dwuliścienne wytwarzają

Tabela 1. Występowanie fruktanów w roślinach wyższych [6]

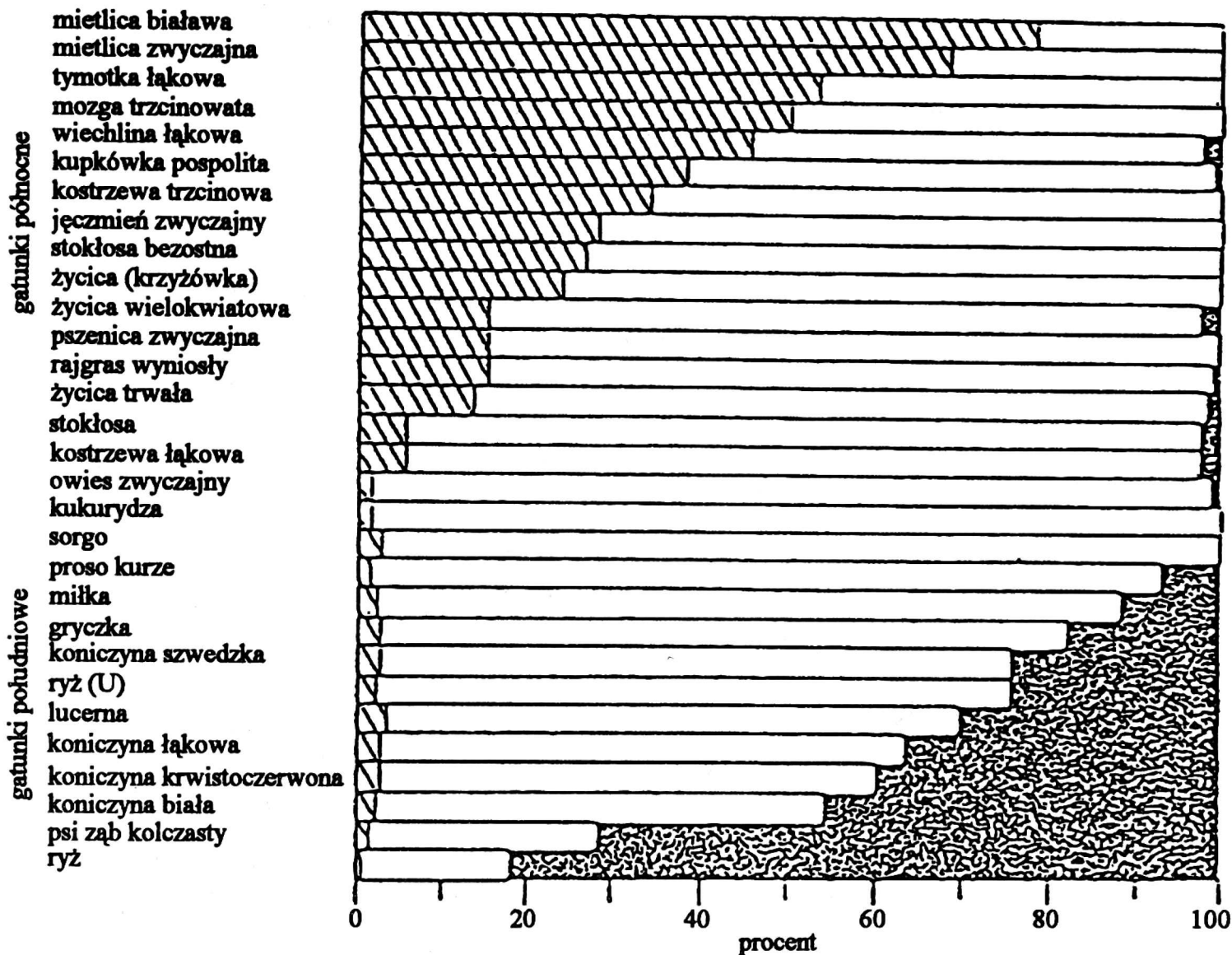
Klasa i rząd	Rodzina	Liczba gatunków	Warunki klimatyczne
<i>Monocotyledonae</i>			
<i>Cyprales</i>	<i>Gramineae</i>	1200	klimat umiarkowany
<i>Liliales</i>	<i>Haemodoraceae</i>		tropikalny, ciepły
	<i>Liliaceae</i>		powszechnie występujące
	<i>Iridaceae</i>	6300	ciepły, umiarkowany
	<i>Agavaceae</i>		podzwrotnikowy, suchy
<i>Dicotyledonae</i>			
<i>Asterales</i>	<i>Compositae</i>	24 000	powszechnie występujące
<i>Campanulales</i>	<i>Campanulaceae</i>		umiarkowany
	<i>Stylidaceae</i>	2500	
	<i>Godeniaceae</i>		
<i>Laminales</i>	<i>Boraginaceae</i>	2000	umiarkowany, podzwrotnikowy

przede wszystkim inuliny. Stwierdzono, że występują one między innymi u wielu gatunków należących do rodzin *Compositae* i *Boraginaceae* [8, 9].

Fruktany są cukrami charakterystycznymi dla zbóż i traw występujących w klimacie umiarkowanym. Badanie geograficznego i klimatycznego rozmieszczenia gatunków należących do rodziny *Gramineae* pozwoliło wyłonić "gatunki północne", występujące w strefie klimatu umiarkowanego i subarktycznego, oraz "gatunki południowe", rosnące w klimacie tropikalnym i podzwrotnikowym. "Gatunki północne" wytwarzają i gromadzą fruktany, "gatunki południowe" zaś gromadzą skrobię i sacharozę (rys. 2) [13].

Fruktany gromadzone są zazwyczaj w blaszkach liściowych, u nasady łodyg (do pierwszego międzywęźla), w niedojrzałych nasionach, czasami także w komórkach wzrostowych w zbożach i trawach. Stanowią one 35% suchej masy tkanki liści i 50% suchej masy tkanki łodyg w trawach. Inne rośliny gromadzą fruktany w swoich tkankach zapasowych: w bulwach, korzeniach, rizomach, czasami w niedojrzałych owocach. W bulwach topinamburu (*Helianthus tuberosus*, *Compositae*) stanowią one 60% suchej masy [8, 9, 12].

Fruktany gromadzone są wtedy, gdy zapotrzebowanie rośliny na sacharozę jest mniejsze niż jej ilość powstała w następstwie fotosyntezy. Gromadzeniu fruktanów sprzyjają dobre oświetlenie i niska temperatura, a także mała zawartość azotu w glebie, niedostateczna wilgotność, grzybicze choroby roślin i częściowa utrata liści, czyli takie warunki fizjologiczne i środowiskowe, które umożliwiają asymilację CO<sub>2</sub>, ale ograniczają wzrost rośliny [6].



Rysunek 2. Występowanie fruktanów (▨), skrobi (▩) i innych cukrów ogółem (□) w zbożach i trawach pochodzących z różnych stref klimatycznych [13]

## Funkcje

Fruktany pełnią rolę materiału zapasowego, tak doraźnego, tzw. krótkoterminowego, jak i długoterminowego, który jest przechowywany przez dłuższy czas. Krótkoterminowe gromadzenie fruktanów dotyczy blaszek liściowych zbóż i traw i jest odpowiedzią na zbyt duże nagromadzenie sacharozy. Brak możliwości jej natychmiastowego wykorzystania lub odprowadzenia do innych części rośliny uruchamia mechanizm syntezy fruktanów. W odróżnieniu, długoterminowe gromadzenie fruktanów odbywa się przede wszystkim w wyspecjalizowanych tkankach zapasowych roślin wieloletnich i w łodygach zbóż i traw. Jest ono związane z "importem" sacharozy i prawdopodobnie pomaga zachować różnicę stężeń sacharozy między tkankami przewodzącymi i tkankami zapasowymi, co ułatwia jej transport [8, 9, 12]. Krótkoterminowe zapasy fruktanu wykorzystywane są w cyklu dobowym, długoterminowe

zaś uruchamiane są w okresie, kiedy fotosynteza ustaje (zimowy spoczynek) lub nie pokrywa zapotrzebowania rośliny [9, 12]. Wykorzystanie dłużej przechowywanych zapasów fruktanów obserwuje się w czasie wiosennego kiełkowania bulw topinamburu i wzrostu zbóż ozimych. Towarzyszy ono wykształcaniu się ziaren zbóż ozimych i jarych i odrostowi traw pastewnych po skoszeniu [1, 17].

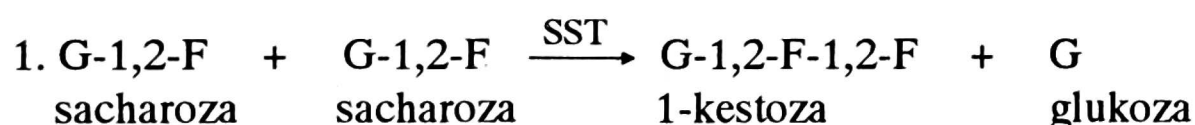
Fruktanom przypisuje się rolę czynników regulujących ciśnienie osmotyczne w komórce i zwiększających wytrzymałość roślin na zimno poprzez obniżanie punktu zamarzania [6]. Pontis i del Campillo [13] utrzymują, że fruktany mogą pełnić rolę zabezpieczenia osmotycznego w roślinach narażonych na zimno lub suszę. Obecność niskocząsteczkowych fruktanów zwiększających ciśnienie osmotyczne stwierdzono w komórkach rozwijającej się cebuli (*Allium cepa*, *Liliaceae*) i w bulwach topinamburu w okresie wzmożonego pobierania wody, poprzedzającym wegetację [9]. Gunn i Walton [6]] wykazali, że oporność traw subarktycznych na mróz wynika z ich zdolności gromadzenia fruktanów. W życie (*Secale cereale*) przetrzymywanym w temperaturze  $-3^{\circ}\text{C}$  występuje zwiększone stężenie powstałych w wyniku depolimeryzacji fruktanu — sacharozy i fruktozy, których obecność może zapobiec krystalizacji lodu [6, 12]. Jednak Pollock [9] i Hendry [6] podają argumenty wnoszące zastrzeżenia do teorii o ochronnej roli fruktanów: a) obliczenia wykazały, że obniżenie temperatury zamarzania, wynikające z depolimeryzacji fruktanów, może wynosić najwyżej  $0,2-0,5^{\circ}\text{C}$ , b) w niskich temperaturach rosną również gatunki gromadzące skrobię, c) gromadzenie przez rośliny największych ilości niskocząsteczkowych fruktanów nie zawsze jest związane z najniższymi temperaturami otoczenia.

Poszukiwania osmotycznie czynnych niskocząsteczkowych fruktanów wśród gatunków należących do rodziny *Gramineae* wykazały, że w wielu z nich występują fruktany o średnich lub długich łańcuchach [9].

## Synteza

Synteza fruktanów odbywa się w wakuolach, a substratem do ich powstania jest sacharoza. Warunkiem rozpoczęcia syntezy jest odpowiednio duże, tzw. progowe stężenie substratu [11, 16]. Model syntezy fruktanów opracowany został przez Edelmanna i Jefforda w roku 1968 na przykładzie syntezy inuliny w bulwach topinamburu [2, 4]. Utrzymuje on, że produktem pośrednim syntezy jest 1-kestoza. W syntezie biorą udział dwa enzymy: SST (fruktozylotransferaza sacharoza-sacharoza — EC 2.4.1.99) i FFT (fruktozylotransferaza fruktan-fruktan — EC 2.4.1.100).

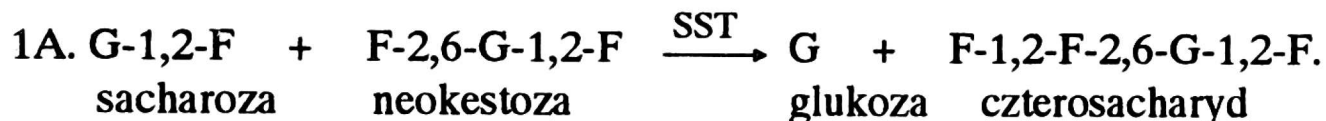
SST katalizuje reakcję powstawania 1-kestozy wg schematu:



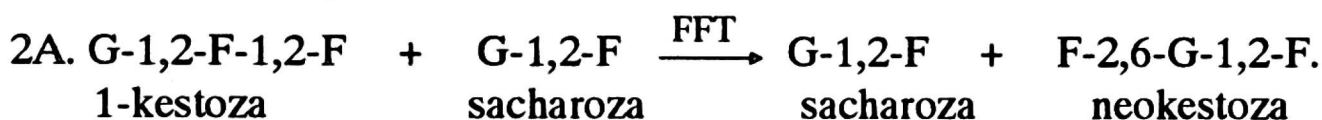
FFT jest odpowiedzialny za wydłużenie łańcucha fruktanu wg reakcji:



Schemat ten został uzupełniony i potwierdzony badaniami nad syntezą fruktanów w korzeniach szparagów [2, 9, 14, 15]. Wyizolowano z nich enzym SST, który katalizował reakcję:



oraz dwa enzymy FFT —  $1^{\text{F}}$ -FFT, podobny do FFT w topinamburze, i  $6^{\text{G}}$ -FFT, który katalizował reakcję:

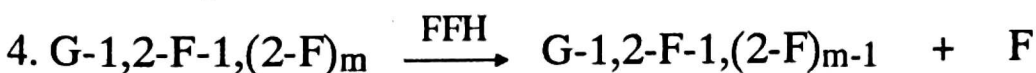


Tłumaczą one drogi syntezy fruktanów typu neokestozy obecne w korzeniach szparagów.

Stwierdzono, że enzymy SST i FFT są bardziej odporne na niskie temperatury niż enzymy syntetyzujące skrobię; zdolność syntezy fruktanów może więc mieć szczególne znaczenie u tych gatunków, których wegetacja przebiega w dużym stopniu w niskich temperaturach [12].

Mechanizmy odpowiedzialne za powstawanie różnych typów fruktanów w trawach i zbożach nie są w pełni poznane. W większości gatunków 1-kestoza jest pierwszym etapem syntezy, co pozwala przypuszczać, że pozostałe trimery (6-kestoza i neokestoza) powstają z 1-kestozy [3, 4, 7, 11]. Stwierdzono jednak, że możliwe są też bezpośrednie drogi syntezy 6-kestozy (w jęczmieniu i liściach żyta) [7, 16]. Dane wskazują, że powstawanie różnorodnych struktur fruktanów w trawach jest możliwe dzięki enzymom o cechach FFT [2, 3, 10].

Depolimeryzacja fruktanu odbywa się przy udziale enzymu FEH (hydrolazy fruktanowej — EC 3.2.1.XX), którego natura nie została jeszcze poznana [8]. Katalizuje on rozkład fruktanów poprzez odłączenie reszty fruktozylowej z łańcucha polimeru zgodnie ze schematem:



Przyjmuje się, że aktywność FEH towarzyszy wykorzystywaniu fruktanów. Może być hamowana przez nadmierne stężenie sacharozy, co stwierdzono w bulwach topinamburu [17].

## Podsumowanie

Funkcje fruktanów, ich lokalizacja w wakuolach i korzyści dla rośliny płynące ze zdolności ich syntezy, nie są w pełni poznane. Przedstawione zagadnienia są próbą

uporządkowania wiadomości na ten temat; wiele jest jednak w nich zastrzeżeń i ograniczeń nie pozwalających na jednoznaczne przedstawienie problemu. Wyjaśnienie ich wymaga dalszych, wnikliwych badań.

## Literatura

- [1] Blackblow W.M., Darbyshire B., Pheloung P. 1984. Fructans polymerised and depolymerised in the internodes of winter wheat as grain filling progressed. *Plant Sci. Letters* **36**: 213–218.
- [2] Cairns A.J. 1992. A reconsideration of fructan biosynthesis in storage roots of *Asparagus officinalis* L. *New Phytol.* **120**: 463–473.
- [3] Cairns A. J., Pollock C. J. 1988. Fructan biosynthesis in excised leaves of *Lolium temulentum* L. I. Chromatographic characterisation of oligofructans and their labelling patterns following  $^{14}\text{CO}_2$  feeding. *New Phytol.* **109**: 399–405.
- [4] Cairns A. J., Winters A., Pollock C. J. 1989. Fructan biosynthesis in excised leaves of *Lolium temulentum* L. III. A comparison of the in vitro properties of fructosyl transferase activity with the characteristics of in vivo fructan accumulation. *New Phytol.* **112**: 343–352.
- [5] Carpita C.N., Keller F., Gibeaut D.M., Housley T.L., Matile P. 1991. Synthesis of inulin oligomers in tissue slices, protoplasts and intact vacuoles of Jerusalem artichoke. *J.Plant Physiol.* **138**: 204–210.
- [6] Hendry G. 1987. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. *New Phytol.* **106** (suppl.): 201–216.
- [7] Livingston D.P., Knievel D.P., Gildow F.E. 1994. Fructan synthesis in oat. I. Oligomer accumulation in stems during cold hardening and their in vitro synthesis in a crude enzyme extract. *New Phytol.* **127**: 27–36.
- [8] Nelson C.J., Spollen W.G. 1987. Fructans. *Physiol. Plant.* **71**: 512–516.
- [9] Pollock C.J. 1986. Fructans and the metabolism of sucrose in vascular plants. *New Phytol.* **104**: 1–24.
- [10] Pollock C.J., Cairns A.J. 1991. Fructan metabolism in grasses and cereals. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **42**: 77–101.
- [11] Pollock C.J., Cairns A.J., Collins B.E., Walker R.P. 1989. Direct effect of low temperature upon components of fructan metabolism in leaves of *Lolium temulentum* L. *J. Plant Physiol.* **134**: 203–208.
- [12] Pollock C.J., Chatterton N.J. 1988. Fructans. W: *The Biochemistry of Plants*, vol. 14. Ed. Preiss J., Academic Press, New York, 109–139.
- [13] Pontis H.G., Del Campillo E., 1985. Fructans. W: *Biochemistry of Storage Carbohydrates in Green Plants*. Eds. Dey P.M., Dixon R. A., Academic Press, New York, 205–227.
- [14] Shomi N. 1989. Properties of fructosyltransferases involved in the synthesis of fructan in liliaceous plants. *J.Plant. Physiol.* **134**: 151–155.
- [15] Shomi N., Yamada Jiro., Izawa M. 1979. A novel pentasaccharide in the roots of asparagus (*Asparagus officinalis* L.). *Agric. Biol. Chem.* **43**: 1375–1377.
- [16] Spollen W.G., Nelson C. J. 1988. Characterization of fructan from mature leaf blades and elongation zones of developing leaf blades of wheat, tall fescue and timothy. *Plant Physiol.* **88**: 1349–1353.
- [17] Wagner W., Wiemken A. 1986. Properties and subcellular localization of fructan hydrolase in the leaves of barley (*Hordeum vulgare* L. cv Gerbel). *J. Plant Physiol.* **123**: 429–439
- [18] Ziotecki A., Guczyńska W., Wojciechowicz M. 1992. Some rumen bacteria degrading fructan. *Letters Appl. Microbiol.* **15**: 244–247.



**Fructans****Part I.****The characterization of fructans, occurrence,  
and importance**

---

**Summary**

The characterization of fructan structure, occurrence, pathways of synthesis and possible functions in the light of current views are presented.

Fructans are polymers of fructose. They occur in numerous species of higher plants, i.e. in vegetative tissues of temperate grasses and cereals. Fructans play a role as reserve carbohydrates. The possible roles of fructans in cryoprotection and in osmotic potential regulation are also discussed.

Fructans are synthesized from sucrose. Two enzymes are involved in fructan biosynthesis: sucrose fructosyl transferase (SST) and fructan fructosyl transferase (FFT). A fructan exohydrolase (FEH) catalyzes the depolymerization and remobilization of stored fructans.