



INSTITUTO DE BOTÂNICA – IBt
Programa de Pós Graduação em
Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente
Curso de Capacitação de monitores e educadores

FRUTANOS: ORIGEM E PAPEL ECOLÓGICO EM PLANTAS SUPERIORES

Flavio Trevisan & Maria Ângela Machado de Carvalho

São Paulo Agosto de 2011

FRUTANOS: ORIGEM E PAPEL ECOLÓGICO EM PLANTAS SUPERIORES

Flavio Trevisan¹ & Maria Ângela Machado de Carvalho²

(1. Doutorando do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente do Instituto de Botânica; 2. Pesquisadora Científica do Instituto de Botânica)

Metabolismo e ocorrência

A fotossíntese promove a assimilação do CO₂ atmosférico pelas folhas resultando como produtos finais, por duas rotas separadas: sacarose no citosol e amido nos cloroplastos. A sacarose é o principal composto utilizado na movimentação do carbono fotoassimilado, para as partes não fotossintetizantes como raízes, órgãos de reserva, frutos entre outros. Já o amido é o principal carboidrato de reserva na maioria das plantas (Taiz & Zeiger, 2009).

No entanto existem variações para essas formas de armazenamento e transporte do carbono fixado, um grande número de oligossacarídeos (contendo entre 2 e 10 resíduos de açúcar) e açúcares álcoois já foram caracterizados e associados ao transporte de carbono em vegetais (Kandler & Hopf, 1980). Em oposição ao amido algumas espécies de plantas armazenam parte do carbono fixado pela fotossíntese como sacarose ou como frutanos (Hendry, 1995).

Os frutanos são polímeros de frutose sintetizados a partir da sacarose e ocorrem como principal carboidrato de reserva em membros de cinco ordens: Cyperales, Liliales, Asterales, Comarulales, Lamiales (Hendry & Wallace, 1993). Todas com exceção das Liliales são consideradas ordens mais derivadas, com origem mais recente. Esse tipo de polissacarídeo cuja unidade básica é a frutose pode substituir totalmente o amido em algumas plantas ou coexistir com o mesmo em outras (Pontis & del Campillo, 1985).

A tabela 1 adaptada de (Hendry & Wallace, 1993) mostra as distribuição dos organismos que contém frutanos. Dentro das plantas superiores (angiospermas) 5 de suas 75 ordens contém frutanos, no total são cerca de 45000 espécies que armazenam frutanos em adição ou substituição ao amido, cerca de 15% de toda a flora angiospérmica (Hendry, 1992).

Até o momento não foram identificadas plantas que armazenam frutanos entre as Gimnospermas ou angiospermas ancestrais. Outro fato marcante sobre a origem desses compostos é sua presença nas famílias mais evoluídas de monocotiledôneas e dicotiledôneas e não nas famílias menos evoluídas o que sugere uma origem independente para os genes envolvidos na síntese de frutanos nessas duas classes (Hendry, 1992).

De fato, como observado na figura 1, os frutanos do tipo inulina encontrados em espécies de dicotiledôneas são baseados no trissacarídeo 1-cestose e apresentam unidades de frutose unidas por ligações do tipo β -2,1, diferente dos frutanos do tipo levano, encontrados predominantemente em espécies de monocotiledôneas e bactérias, que são baseados no trissacarídeo 6-cestose e apresentam unidades de frutose unidas por ligações do tipo β -2,6 (Pollock, *et al.* 1996). Essa diferença estrutural encontrada nessas diferentes classes reforça hipótese da origem múltipla dos genes de síntese de frutanos.

Tabela 1. Ocorrência natural de frutanos em seres vivos.

Filo ou Divisão	Frequência da ocorrência	
	de frutanos	Exemplos
Angiospermas	Seis ordens	Asterales, Poales
Gnetófitas	Ausente	-
Pinophyta	Ausente	-
Cycadophyta	Ausente	-
Pinophyta	Ausente	-
Lycopodiophyta	Ausente	-
Hepaticophyta	Em toda uma classe principal	jungermaniales
Bryophyta	Restrito a um único gênero	<i>Sphagnum</i>
Algae	Duas ordens de algas verdes	Dasycladales, Cladophorales
Fungi	Raro	<i>Aspergillus</i>
Bacteria	Generalizado	<i>Streptococcus</i>

(Adaptado de Hendry & Wallace, 1993)

Uma ampla variação no peso molecular dos frutanos pode ocorrer em diferentes espécies; no geral o tamanho da cadeia varia entre 30 a 50 grupos frutossil, frutose incorporada a molécula de frutano, mas ocasionalmente comprimentos da ordem de 200 grupos podem ser observados. Além disso os diferentes grupos de plantas possuem uma grande variedade nos tipos de ligações entre as unidades de frutose. Nas plantas superiores cinco grandes tipos de frutanos podem ser observados, dependendo do tipo de ligação entre as unidades de frutose e da presença/ausência de ramificações. Esses tipos são: inulina, levano, frutanos de ligações mistas, neoserie da inulina e neoserie de levanos.

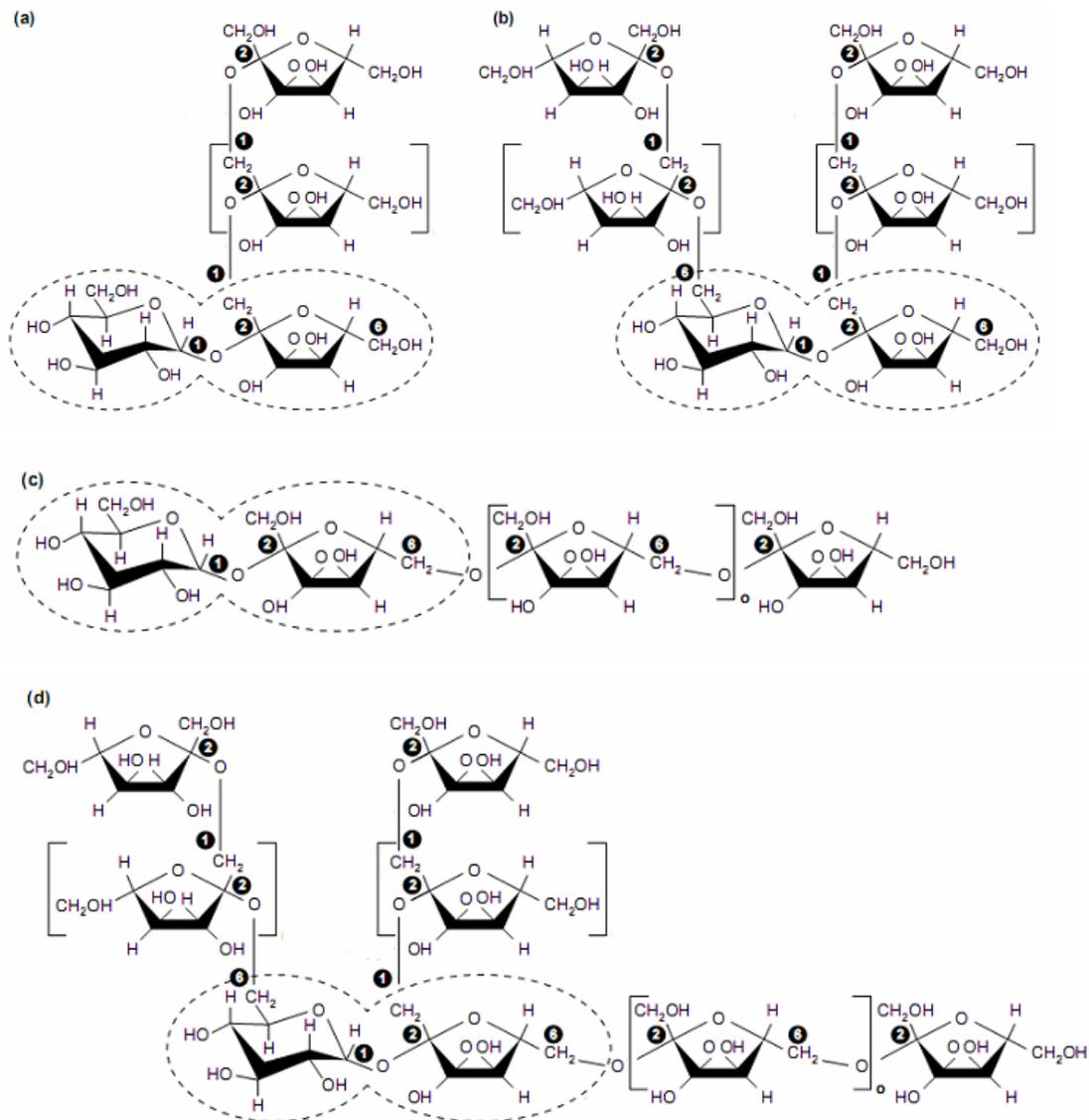


Figura 1. Tipos de frutanos encontrados nas espécies de plantas superiores. (a) inulina, (b) neoserie de inulina, (c) levano e (d) levano misto. A molécula de sacarose está circulada (Ritsema & Smeekens 2003, modificado).

Os frutanos podem ser sintetizados em uma grande gama de tecidos vegetais, em órgãos especializados em estocagem, como rizóforos, mas quando as condições favorecem a síntese sobre a demanda, os frutanos podem ser acumulados em tecidos não especializados em armazenamento de carboidratos de longo prazo (Pollock, 1986).

No entanto a estocagem de longo prazo de frutanos ocorre normalmente em órgãos de reserva especializados (Edelman & Jefford, 1968; Meier & Reid, 1982; Carvalho & Dietrich, 1993 e Isejima & Figueiredo-Ribeiro 1993), com exceção das gramíneas e cereais de clima temperado onde esse acúmulo ocorre normalmente nos caules (Archbold, 1940). Os frutanos também podem ser encontrados em sementes. Estudos em gramíneas indicam um acúmulo de frutanos de 1 a 2 % do peso seco em grãos (MacLeod & McCorquodale, 1958).

O substrato utilizado na produção dos frutanos é a sacarose e ambos são estocados nos vacúolos celulares; o metabolismo dos frutanos é coordenado por diferentes enzimas que são espécie específicas; os diferentes tipos estruturais de frutanos acumulados em diferentes espécies resultam da ação dessas enzimas.

Segundo Edelman & Jefford (1968), duas enzimas atuam na síntese da inulina, o mais simples frutano presente em plantas. A sacarose:sacarose 1-frutossiltransferase (1-SST) que catalisa a transferência de uma frutose de uma molécula de sacarose para outra, produzindo o trissacarídeo 1-kestose, e a frutano:frutano 1-frutossiltransferase (1-FFT), que catalisa a transferência reversível da frutose de uma molécula de frutano com grau de polimerização ≥ 3 para outra molécula de frutano ou de sacarose resultando em moléculas de frutanos com comprimentos de cadeias variáveis. Como pode ser observado na figura 2 a síntese dos diferentes tipos de frutanos é função de um conjunto de enzimas.

A despolimerização das moléculas de frutanos é catalisada pela enzima frutano-exohidrolase (FEH), que hidrolisa de forma exolítica a unidade de frutose terminal da cadeia de frutano. A enzima não atua sobre a ligação glicosídica da sacarose e seus principais produtos são a frutose e a sacarose (Edelman & Jefford, 1968).

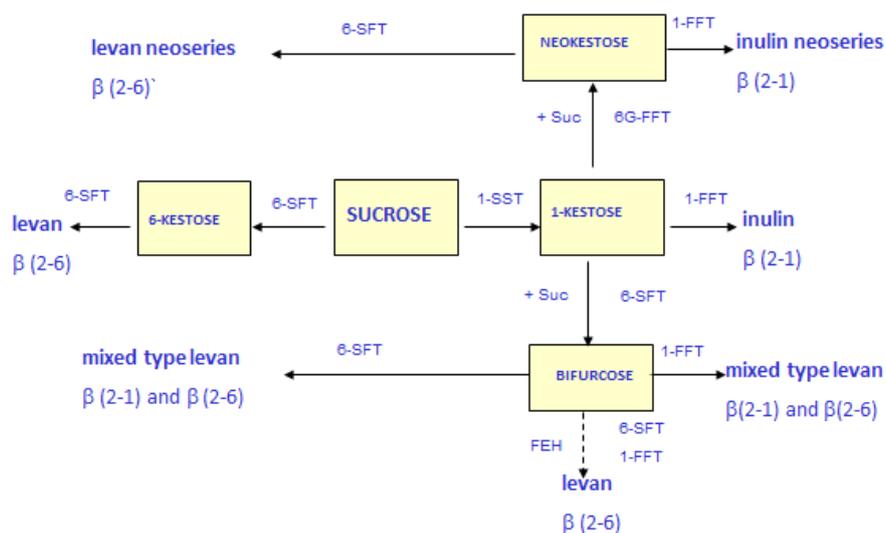


Figura 2. Modelo da biossíntese de frutanos em plantas e enzimas envolvidas.

Origem da flora produtora de frutanos

O período do surgimento da flora sintetizadora de frutanos vai desde o Oligoceno (32-25 milhões anos atrás) ao Mioceno (24-15 milhões anos atrás). O Oligoceno é caracterizado por ser um período seco com desertificação localizada, acompanhado por uma grande regressão no nível dos mares (Hendry, 1995). Comparações entre as fisionomias das formas de folhas em fósseis indicaram uma ampla distribuição de adaptações ao clima semi-árido (Wolfe, 1980). O período seguinte, Mioceno apresentou uma tendência para a contínua

redução das temperaturas e o desenvolvimento da cobertura de gelo permanente na Antártica, e o desenvolvimento de regiões extremamente secas. Nesse contexto desenvolveu-se uma vegetação adaptada a um clima que apresentava uma disponibilidade sazonal de água no solo com precipitação concentrada em uma época restrita (Hendry, 1995).

Um exemplo dessa vegetação adaptada é a família Asteraceae cuja origem esta situada cerca de 25 milhões de anos atrás, com subsequente irradiação sob o ambiente xeromórfico do Mioceno. Outro é a família Poaceae cuja origem 12-10 milhões anos atrás coincidiu com o desenvolvimento de grande regiões com clima seco a semi-árido, ou regiões com precipitação sazonal.

A distribuição contemporânea da família Asteraceae sugere que a família segue um padrão reflexo de suas origens, uma vez que atualmente a família é continuamente associada a regiões de clima seco com precipitação considerável, porém sazonal (Hendry, 1995).

O papel fisiológico dos frutanos

Os frutanos são sintetizados a partir da sacarose sendo acumulados nos vacúolos, onde podem alcançar níveis superiores a 70% de massa seca sem promover inibição na fotossíntese. Além disso, ao contrário do amido os frutanos são solúveis em água (Vijn & Smeekens, 1999).

O contexto ecológico no qual os frutanos evoluíram está associado a uma condição climática de baixa disponibilidade de água. O fato dos frutanos serem sintetizados por representantes de duas famílias com grande sucesso ecológico, Asteraceae com um grande número de espécies e Poaceae com sua ampla distribuição, sugere que esse tipo de carboidrato apresenta alguma vantagem adaptativa (Hendry, 1995).

Os frutanos diferem do amido em suas propriedades físicas, sítio de estocagem e em suas vias biossintéticas; muitas foram as hipóteses para explicar o desenvolvimento dessa rota alternativa para estocagem de carbono. O principal papel ecológico dos frutanos é o armazenamento de reservas, no entanto a distribuição relativamente pequena desse tipo de carboidrato, apenas 15% da flora de angiospérmicas, sugere que outros fatores poderiam estar associados a sua presença (Pollock, C.J.; Chatterton, N.J. 1988). De fato, os frutanos são encontrados em quantidades apreciáveis em plantas consideradas mais evoluídas, o que indica que eles não constituem apenas mais uma diversificação biológica, mas poderiam contribuir para uma vantagem seletiva em condições específicas (Hendry & Wallace, 1993).

Foi proposto que os frutanos constituem uma forma natural de proteção a baixas temperaturas nas angiospermas, no entanto essa afirmação é questionada uma vez que a flora produtora de frutanos não está limitada as zonas temperadas. Hendry (1995) argumentou que com base na origem da flora produtora de frutanos, poderíamos esperar que esse tipo de carboidrato de reserva estaria associado a uma maior sobrevivência em ambientes propícios a estresse hídrico.

De fato os frutanos são comumente descritos como protetores contra a seca. Desta forma, além da função de reserva, vários trabalhos sugerem que os frutanos conferem às plantas resistência à seca e/ou tolerância ao frio (Pilon-Smits et al. 1995, Livingston & Henson 1998, Pilon-Smits et al. 1999, Van den Ende et al. 2000).

Vale ressaltar que os nichos ecológicos ocupados pelas plantas produtoras de frutanos são também ocupados por plantas que sintetizam amido, o que indica que o metabolismo de frutanos não é o único recurso utilizado pelas plantas superiores para sobreviverem nas condições de estresse hídrico.

Mecanismos envolvidos nas vantagens ecológicas conferidas pelos frutanos

A forma pela qual os frutanos conferem vantagens nos ambientes com déficit hídrico induzido pela falta de água ou pelo congelamento ainda não foi totalmente elucidada, no entanto indícios apontam para mecanismos distintos.

Devido a sua solubilidade em água os frutanos poderiam promover o ajuste osmótico celular através da variação do seu grau de polimerização (Vijn & Smeeckens, 1999).

Em *Vernonia herbacea*, Dias-Tagliacozzo e colaboradores (2004) observaram que a indução ao estresse hídrico produz mudanças no metabolismo de frutanos com aumento no conteúdo de frutose, sacarose e na razão entre oligo:polissacarídeos nos órgãos de reserva subterrâneos. De fato foi observado que o estresse hídrico na espécie induziu a atividade das enzimas FEH e invertase promovendo o acúmulo de açúcares redutores e frutooligosacarídeos, os quais foram associados à manutenção do turgor em rizóforos, reforçando o papel dos frutanos como reguladores osmóticos. Desse modo a planta é capaz de reter água em seus rizóforos por longos períodos em solo com reduzido conteúdo de água (Garcia et al, 2011).

Gramíneas perenes de regiões temperadas estão naturalmente expostas a prolongados períodos de temperaturas baixas e os frutanos são os principais polissacarídeos armazenados nos tecidos vegetativos dessas plantas (Figueiredo-Ribeiro, 1993). Foi proposto que por sua alta solubilidade em água os frutanos atuam como crioprotetores, reduzindo a temperatura de congelamento do vacúolo e aumentando a resistência celular ao mesmo pela redução da taxa de desidratação pelo frio, ou pelo menos conferindo tolerância às plantas sob baixas temperaturas (Levitt, 1980, Pontis & Del Campillo, 1985; Nelson & Spollen, 1987; Hendry, 1987).

Outra forma de atuação dos frutanos seria como protetores da membrana plasmática. Uma vez que as membranas são danificadas por ambos congelamento e dessecação, foi sugerido que os frutanos podem apresentar uma interação direta com a estabilidade das membranas sob essas condições de estresse. O resultado do estresse promovido pelo dessecação é o deslocamento das proteínas de membrana que contribui para a perda da integridade da membrana, da seletividade, interrupção da compartimentalização celular e perda das atividades enzimáticas. Estudos recentes demonstraram que os frutanos atuam na

estabilização de membranas em condições de estresse (Demel et al. 1998, Hinch et al. 2000, Vereyken et al. 2001, Hinch et al. 2002).

Flora brasileira produtora de frutanos

No Brasil a ocorrência de espécies que acumulam frutanos se dá no bioma cerrado, que corresponde a 21% do território brasileiro, caracterizado por seu clima com sazonalidade hídrica bem definida com um verão úmido e um inverno seco com até 5 meses de duração (Coutinho, 2002).

Sua vegetação apresenta um estrato arbóreo constituído por árvores e arbustos com troncos tortuosos, revestidos por casca espessa, com folhas coriáceas, duras e brilhantes ou revestidas por pelos e estrato herbáceo é caracterizado por uma alta diversidade de espécies englobando pelo menos 500 gêneros. Ambos estratos são heliófilos, ou seja, se desenvolvem plenamente em condições de intensa luminosidade solar.

Em um estudo realizado em uma área de cerrado na Estação Experimental e Reserva Biológica de Mogi-Guaçu/SP, foram coletadas 35 espécies pertencentes a família Asteraceae, dessas 80% apresentaram frutanos do tipo inulina em órgãos de reserva subterrâneos (Tertuliano & Figueiredo-Ribeiro, 1993).

Dentre essas duas espécies, *Vernonia herbacea* e *Viguiera discolor*, destacaram-se por sua alta concentração de frutanos, com cerca de 80% de massa seca nos órgãos de reserva subterrâneos (Carvalho & Dietrich, 1993; Isejima & Figueiredo-Ribeiro, 1993).

O papel de proteção contra a seca conferido pelos frutanos é consistente com sua ampla distribuição no Cerrado, um bioma que possui um período de seca sazonal.

Bibliografia Bibliográficas

Archbold, H.H. 1940. *New Phytol.* 39, 185-219

Carvalho, M.A.M. & Dietrich, S.M. 1993. Variation in fructan content in the underground organs of *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby at different phenological phases. *New Phytologist* 123: 735-740.

Coutinho, L.M. 2002. *Eugen Warming e o Cerrado Brasileiro: um século depois*. A.L. Klein (org), Unesp/Imprensa oficial do Estado de São Paulo, São Paulo, 77.

Dias-Tagliacozzo, G.M., Itaya, N.M., Carvalho, M.A.M., Figueiredo-Ribeiro, R.C.L.; Dietrich, S.M.C. 2004. Fructans and water suppression on intact and fragmented rhizophores of *Vernonia herbacea*. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47: 363-373.

Demel, R.A.; Dorrepaal, E.; Ebskamp, M.J.M.; Smeekens, J.C.M.; De Kruijff, B. 1998. Fructans interact strongly with model membranes. *Biochimica et Biophysica Acta—Biomembranes* 1375: 36-42.

Edelman, J.; Jefford, T.G. 1968. The mechanism of fructosan metabolism in higher plants as exemplified in *Helianthus tuberosus*. *New Phytologist* 67:517-531.

Figueiredo-ribeiro, R.C.L. 1993. Distribuição, aspectos estruturais e funcionais dos frutanos, com ênfase em plantas herbáceas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 5(2):203-208.

Garcia, P.M.A.; Asega, A.F.; Silva, E.A.; Carvalho, M.A.M. 2011. Effect of drought and watering on fructan metabolism in *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby. *Plant Physiology and Biochemistry*. 49: 664-670.

Hendry, G.A.F. 1987. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. *New Phytologist*, 106:201-216.

Hendry, G.A.F. 1992. Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. *New Phytol.*, 123:3-14.

Hendry, G.A.F. 1995. Fructan and the ecology and evolution of the compositae - The Compositae, ed by Jeffrey, Royal Botanic Gardens, Kew 1995.

Hendry, G.A.F. & Wallace, R.K. 1993. The origin, distribution and evolutionary significance of fructans. In: *Science and Technology of Fructans* (M. Suzuki & J.N. Chatterton, eds). CRC Press, Boca Raton. pp. 119-139.

Hincha, D.K.; Hellwege, E.M.; Heyer, A.G.; Crowe, J.H.; 2000. Plant fructans stabilize phosphatidylcholine liposomes during freeze-drying. *European Journal of Biochemistry*. 267: 535–540.

Hincha, D.K.; Zuther, E.; Hellwege, E.M.; Heyer, A.G. 2002. Specific effects of fructo and glucooligosaccharides in the preservation of liposomes during drying. *Glycobiology* 12: 103-110.

Isejima, E.M. & Figueiredo-Ribeiro, R.C.L. 1993. Dynamics of fructans in tuberous roots of *Viguiera discolor* Baker (Asteraceae) as influenced by phenology. *Plant Cell Physiology* 34: 723-727.

Kandler, O.; Hopf, H. Occurrence, metabolism and function of oligosaccharides. In: PREISS, J. (ED) *The Biochemistry of Plants*, New York: Academic Press, 1980, v.3, p.221-270.

Levitt, J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses*. Vol. 1, 2nd Ed. Press, New York.

Livingston, D.P. & Henson, C.A. 1998. Apoplastic sugars, fructans, fructan exohidrolase, and invertase in winter oat: responses to second-phase cold hardening. *Plant Physiology* 116: 403-408.

MacLeod, A.M.; McCorquodale, H. 1958. Water-soluble carbohydrates of seeds of the Gramineae. *New Phytol*. 57:168-182.

Meier, H. & Reid, J.S.G. 1982. Reserve polysaccharides other than starch in higher plants. Pp. 418-471. In: F.A. Loewus & W. Tanner (eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series V. 13A. *Plant Carbohydrates I*. Heidelberg, Springer-Verlag.

Nelson, C.J. & Spollen, W.G. 1987. Fructan. *Physiologia Plantarum*, 71:512-519.

Pilon-Smits, E.A.H., Ebskamp, M.J.M., Paul, M.J., Jeuken, M.J.W., Weisbeek, P.J. & Smeekens, S.C.M. 1995. Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant Physiology* 107: 125-130.

Pilon-Smits, E.A.H., Terry, N., Sears, T. & Van Dun, K. 1999. Enhanced drought resistance in fructan-producing sugar beet. *Plant Physiology and Biochemistry* 37: 313-317.

Pollock, C.J.; Cairns, A.J.; Sims, I.M. & Housley, T.L. 1996. Fructans as Reserve Carbohydrates in Crop Plants. In: *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source – Sink Relationships*. (E. Zamski & A.A. Shaffer, eds.). Marcel Dekker Inc, New York, pp. 97-113.

Pollock, C.J. & Chatterton, N.J. Fructans. In: Preiss J, ed. *The biochemistry of plants: a comprehensive treatise*. New York, Academic Press, 1988. v. 14, p. 109-140.

Pollock, C.J., Eagles, C.F.; Sims, I.M. 1988. Effect of photoperiod and irradiance changes upon development of freezing tolerance and accumulation of soluble carbohydrates in seedlings of *Lolium temulentum* grown at 2°C. *Annals of Botany*, 62:95-100.

Pontis, H. G., and del Campillo, E. (1985) *Fructans: In Biochemistry of Storage Carbohydrates in Green Plants*, P. M. Dey and R. A. Dixon, eds., Academic Press, London, pp. 205–227

Ritsema, T. & Smeekens, S.C.M. 2003. Fructans: beneficial for plants and humans. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 223-230.

Taiz, L.; Zeiger, E. *Fisiologia vegetal*. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 819p

Tertuliano, M.F.; Figueiredo-Ribeiro, R.C.L. 1993. Distribution of fructan polymers in herbaceous species of Asteraceae from cerrado. *New Phytol.* 123:741-749

Van den Ende, W., Michiels, A., De Roover, J., Verhaert, P. & Van Laere, A. 2000. Cloning and functional analysis of chicory root fructan 1-exohydrolase I (1-FEH I): a vacuolar enzyme derived from a cell-wall invertase ancestor? Mass fingerprint of the 1-FEH I enzyme. *Plant Journal* 24: 447-456.

Vereyken, I.J.; Chupin, V.; Demel, R.A.; Smeekens, S.C.M.; Kuijff, B.D. 2001. Fructans insert between the headgroups of phospholipids. *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*. 1510: 307-320.

Vijn, I.; Smeekens S. 1999. Fructan: More than a reserve carbohydrate? *Plant Physiology*. 120:351-359.

Wolfe, J.A. 1980. Tertiary climates and floristic relationships at high latitudes in the northern hemisphere. *Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 30:313-323.