

CARBOIDRATOS DE RESERVA EM PLANTAS SUPERIORES E SUA IMPORTANCIA PARA O HOMEM

Por *Sonia M. C. Dietrich*^{1,3} y
*Rita C. L. Figueiredo Ribeiro*²

INTRODUÇÃO

Sementes, tubérculos, bulbos, rizomas e outros tipos de sistemas subterrâneos espessados acumulam compostos de reserva e constituem verdadeiros reservatórios energéticos, que podem ser utilizados tanto pelo homem, como fonte de carbono, energia e matérias primas para diversos fins, como pelas próprias plantas, para o desenvolvimento do embrião durante a germinação das sementes, ou das gemas, durante a brotação.

Dentre as reservas armazenadas pelas plantas, além das proteínas e lípidos, destacam-se os carboidratos, pela abundância, ubiquidade e multiplicidade de usos, podendo ocorrer na forma de açúcares solúveis de pequeno peso molecular, como a sacarose e os componentes da série rafinose, ou na forma de oligo e polissacarídeos, dentre os quais destacam-se o amido, a inulina, os glucanos, os galactanos, os mananos e seus derivados. Das características químicas e físico-químicas desses compostos dependem o seu metabolismo e utilização pelas plantas, assim como o seu aproveitamento pelo homem.

O presente trabalho pretende, sem ser exaustivo, abordar os principais aspectos sobre as características estruturais, o metabolismo e os usos dos carboidratos de plantas superiores, como uma con-

tribuição, para motivar maiores estudos sobre os mesmos, em plantas nativas da América Latina.

PRINCIPAIS CARBOIDRATOS DE RESERVA DAS PLANTAS: OCORRÊNCIA, PROPRIEDADES E USOS

Apesar da considerável diversidade de estruturas possíveis resultantes da variação das posições das hidroxilas nas moléculas de um açúcar e das recombinações dessas unidades entre si, os tipos de carboidratos de reserva comumente encontrados em plantas são em número bastante reduzido. Essa resenha será dedicada apenas a esses carboidratos, dada sua importância para as próprias plantas, como para o homem.

Açúcares solúveis de baixo peso molecular

A sacarose α -D-glucopiranosil (1-2) β -D-frutofuranosídeo) é o mais abundante e universal dissacarídeo das plantas. A estabilidade estrutural desse açúcar, bem como sua extrema solubilidade em água (179 g/100 ml) permitem que o mesmo seja o principal carboidrato translocável das plantas (Akasawa & Okamoto, 1980).

Os produtos oriundos da fotossíntese são translocados na forma de sacarose para os órgãos de reserva (sementes, bulbos, tubérculos, etc.) nos quais é, geralmente, transformada em outras substâncias (amido, inulina, etc.) podendo ser, entretanto, armazenada na forma livre em algumas espécies, como *Saccharum officinalis* (cana-de-açúcar) e *Beta vulgaris* (beterraba açucareira).

1,2 Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas, Instituto de Botânica, Caixa Postal 4005, 01000 São Paulo, S. P., Brasil.

3 La participación de la Dra. Sonia M. C. Dietrich en el IV Congreso Latinoamericano de Botánica fue financiada en gran parte por el Programa UNESCO/RELAB.

In vivo, a sacarose é hidrolisada pelas invertases, produzindo quantidades equimolares de glucose e frutose. Nos colmos de cana-de-açúcar (Hatch et al., 1963) e no xilopódio de *Ocimum nudicaule* (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1981) a maior atividade invertásica está associada ao período de intenso crescimento das plantas. Alternância de temperaturas baixas e altas (5°C e 28°C) estimulam a atividade dessa enzima em fragmentos de xilopódio de *O. nudicaule* (Figueiredo-Ribeiro & Dietrich, 1983).

Por outro lado, o acúmulo de sacarose observado em órgãos de reserva amiláceos armazenados a 2-5°C é devido à ativação, por baixas temperaturas, de várias enzimas hidrolíticas (Pollock & Rees, 1974). Nessas condições, o acúmulo de sacarose estimularia também a atividade invertásica, que é uma enzima cuja síntese é regulada pelo próprio substrato (Moll, 1972; Matsushita e Uritani, 1974).

Os oligossacarídeos da série rafinose, ou seja o trissacarídeo rafinose (α -D-galactopiranosil -(1-6)- α -D-glucopiranosil-(1-2)- β -D-frutofuranosídeo) e o tetrassacarídeo estaquiose (α -D-galactopiranosil-(1-6)- α -D-galactopiranosil -(1-6)- α -D-glucopiranosil-(1-2)- β -D-frutofuranosídeo) são também bastante difundidos, ocorrendo em todas as partes da planta, principalmente em órgãos de reserva. Esses compostos são sintetizados a partir da incorporação de unidades de galactose à molécula de sacarose e, quando hidrolisados pela ação da α -galactosidase, liberam galactose livre (que normalmente é rapidamente metabolizada) e sacarose.

Dessa forma, esses oligossacarídeos atuam como compostos de reserva de rápida disponibilidade para a planta, além de estarem associados, juntamente com a sacarose, à crioproteção, em plantas de clima frio (Beck & Hopf, 1982; Keller & Matile, 1985).

A maioria das sementes possui pequenas quantidades de açúcares solúveis, quando maduras, com exceção de algumas espécies, como *Acer saccharum*, *Glycine max* e *Lupinus* spp. (Halmer, 1985); na maioria desses casos, rafinose é o principal componente.

A sacarose é utilizada pelo homem, principalmente na alimentação e como adoçante. Entretanto, com o advento da alcoolquímica, tornou-se o substrato mais empregado para fermentações microbiológicas, na produção de álcool. Os oligossacarídeos da série rafinose têm tido utilização semelhante, devido a sua fácil conversão a sacarose (Beck & Hopf, 1982).

Amido

O amido é o mais importante polissacarídeo de reserva das plantas e, sendo insolúvel em água,

pode ser estocado nas células vegetais em grande quantidade, sem afetar a pressão osmótica das mesmas. Nas plantas superiores, este composto é armazenado em plastídeos especiais, os amiloplastos, onde é formado, como já dito, principalmente a partir da sacarose translocada para esses órgãos. É um polímero constituído de unidades de D-glucose unidas por ligações α -(1-4) e ramificações α -(1-6). O amido ocorre na planta como uma mistura de dois glucanos estruturalmente distintos, a amilose, de cadeia linear e a amilopectina, de cadeia ramificada. As proporções desses dois componentes varia de espécie para espécie e, na mesma espécie, das condições fisiológicas ou do grau de desenvolvimento do órgão (Whistler & Smart, 1953; Stumpf & Conn, 1980).

Durante o processo de germinação de sementes e durante a brotação de gemas de órgãos vegetativos de reserva, o amido é degradado através da ação das amilases e das fosforilases produzindo fundamentalmente glucose, para o metabolismo do órgão e para a síntese de sacarose a ser translocada para o embrião ou para as gemas. O processo de degradação do amido pela α -amilase: nas sementes, é regulado pelo eixo embrionário no caso de cereais, enquanto que em leguminosas o controle da atividade hidrolítica parece situar-se diretamente no cotilédone. No primeiro grupo, as giberelinas desempenham papel promotor, enquanto que no segundo essa correlação ainda não está bem estabelecida (Halmer, 1985).

Nos órgãos subterrâneos de reserva o amido é geralmente mobilizado durante o processo de brotação de gemas, sendo a sua degradação estimulada por baixas temperaturas (Pollock & Rees, 1974) e por reguladores de crescimento, especialmente giberelinas (Salisbury & Ross, 1978). Em tubérculos de batata (*Solanum tuberosum*) a temperatura baixa estimula a ação da α -amilase (Emilsson & Lindblom, 1963) e das fosforilases (Wetzstein & Sterling, 1979). Temperaturas baixas estimulando a atividade de amilases também foram observadas em bulbos de várias plantas ornamentais de clima temperado (Nowak et al., 1974; Haaland, 1974), sendo esse efeito verificado após 4 a 6 semanas de tratamento.

O amido é utilizado pelo homem como alimento, mas encontra, também, numerosas aplicações industriais, seja diretamente ou após transformações químicas. Destas, podemos citar como principais a indústria textil (na proteção de fios na telagem), na manufatura de papel (para melhor adesão das fibras e conseqüente melhora da estrutura e superfície do mesmo), na produção de gomas, na produção de xaropes, açúcar ou dextrinas usadas na indústria alimentícia e, mais recentemente no desenvolvimento da alcoolquímica (Whistler & Smart, 1953; Lima & Malavolta, 1976; Princen, 1982). Por um processo especial de polimerização o amido é transformado em um produto de inigua-

láveis propriedades absorventes que já está sendo utilizado como envoltório para germinação de sementes ao ar (evitando dessecação), bem como em fraldas, bandagens cirúrgicas, etc. (Princen, 1982).

Outros polissacarídeos

Existem, também, em certos órgãos de reserva, outros polissacarídeos, que podem ser armazenados fora do plasmalema, em forma solúvel nos vacúolos ou em estado altamente coloidal (Mercier, 1985). Nas sementes, tais polissacarídeos são denominados "polissacarídeos de reserva das paredes celulares" (Meier & Reid, 1982) e podem ser agrupados em mananos (incluindo os mananos puros, os gluco e os galactomananos) os xiloglucanos e os galactanos. Nos órgãos subterrâneos de reserva os frutanos (como a inulina) e os mananos e glucomananos são os predominantes e se localizam no vacúolo.

Frutanos

Os frutanos das dicotiledôneas são todos do tipo inulina, que consiste de uma cadeia de cerca de 35 resíduos frutofuranosil ligados por ligações β -(1-2) e terminando por um resíduo não redutor de sacarose. A biossíntese da inulina difere do esquema básico de biossíntese dos demais polissacarídeos, nos quais o alongamento ou as ramificações da cadeia ocorrem por transferências de novas unidades a partir de nucleotídeos-açúcar.

A síntese de inulina ocorre em duas etapas, a primeira envolvendo a transferência de um resíduo de frutossil de uma molécula de sacarose a outra, formando um trissacarídeo e em seguida, transferências de resíduos de frutossil entre moléculas de distintos graus de polimerização (Edelman & Jefford, 1968). Sua degradação ocorre por um processo de despolimerização, no qual atuam principalmente duas hidrolases, uma que hidrolisa as unidades frutofuranosídicas do frutano e outra que hidrolisa as unidades terminais de sacarose (Haaland, 1974).

Entre as monocotiledôneas, os frutanos ocorrem, juntamente com o amido e os glucomananos, como principal material de reserva de tubérculos, bulbos e rizomas de plantas da família Liliaceae (*Allium*, *Tulipa*, *Asparagus*, etc.); entretanto, foram melhor estudados entre as Poaceae, nas quais foram encontrados em elevadas quantidades nas bases caulinares (30,5% em *Phleum pratense* e 16,5% em *Bromus inermis*). Em algumas plantas, em determinados estádios de desenvolvimento, podem atingir até 90% do peso seco do órgão, como nos bulbos de *Allium ursinum* (Meier & Reid, 1982).

Muitas plantas que contêm frutanos são aquelas que suportam um período de frio ou de seca duran-

te o ciclo de vida. Como estão presentes na célula como solutos ou em estado coloidal, os frutanos são osmoticamente ativos, podendo seu potencial osmótico ser facilmente alterado por rápida polimerização ou despolimerização. Segundo Edelman & Jefford (1968) o mecanismo avançado do metabolismo desses compostos permite mobilização rápida das moléculas, diferentemente do amido, que é sólido.

Em 1953, Whistler & Smart asseveravam que os frutanos não apresentavam qualquer aplicação comercial importante, embora fossem investigados os tubérculos ricos em frutanos como fontes de frutose, para o caso de aumento da demanda desse açúcar.

Atualmente, os frutanos têm sido vistos como passíveis de aproveitamento, especialmente após hidrólise, pois a frutose pode substituir com vantagem a sacarose. A frutose é menos cariogênica que a sacarose e, sendo mais doce que esta, contém menos calorias num nível equivalente de doçura. Além disso, o metabolismo da frutose nos seres humanos praticamente independe da insulina, o que o torna um adoçante alternativo para diabéticos (Kosaric et al., 1984).

Mananos, Glucanos, Galactanos

Galactanos, mananos e glucanos não amiláceos puros são pouco frequentes como compostos de reserva entre as plantas superiores, ocorrendo principalmente como heteropolímeros, tais como xiloglucanos, galactomananos ou glucomananos. São encontrados em sementes de espécies de algumas famílias, sendo armazenados externamente ao plasmalema, constituindo o grupo dos polissacarídeos de reserva das paredes celulares (Meier & Reid, 1982).

O grupo dos mananos tem a estrutura baseada em um esqueleto linear de unidades de manose, ligadas por ligações glicosídicas β -(1-4). Nos glucomananos as unidades de manose são intercaladas (aparentemente ao acaso) com moléculas de D-glucose e, nos galactomananos o manano linear é ramificado em ligações α -(1-6) por unidades de D-galactose, cujas proporções variam com a espécie. Nas sementes, esse grupo de polissacarídeos ocorre somente no endosperma.

Polissacarídeos do grupo dos mananos ocorrem como reserva em órgãos vegetativos, especialmente em raízes, tubérculos e bulbos de plantas das famílias Liliaceae, Amaryllidaceae, Orchidaceae, Araceae e Dioscoreaceae, principalmente na forma de glucomananos lineares (Beck & Kopf, 1982). O mais conhecido é o glucomanano de cormos tuberosos de *Amorphophallus konjac* (Araceae).

Mananos puros constituem grande parte das sementes de diversas espécies de palmeiras, sendo os mais conhecidos o da tâmara (*Phoenix dactylifera*) e do marfim vegetal (*Phytelephas macrocarpa*) e de umbelíferas. Nas sementes da tâmara o manano tem indubitavelmente o papel de reserva, uma vez que é degradado durante a germinação (Meier & Reid, 1982).

Glucomananos ocorrem em sementes de algumas Liliaceae e Iridaceae. Em *Asparagus officinalis* esse composto é degradado durante a germinação por enzimas, que se acredita, sejam sintetizadas no cotilédone (Goldberg & Roland, 1971).

Os galactomananos são encontrados em todas as sementes de leguminosas que contêm endosperma (Meier & Reid, 1982) e em sementes de algumas outras famílias como Annonaceae e Convolvulaceae.

Os conhecimentos sobre a formação, bem como a degradação e mobilização dos galactomananos durante a germinação, baseiam-se em trabalhos realizados com poucas espécies de leguminosas: *Trigonella foenum-graecum*, *Cyamopsis tetragonoloba* (guar) e *Ceratonia siliqua* ("carob") (Reid, 1971; 1985; Mc Clendon et al., 1976; McCleary, 1980; Reid & Meier, 1973).

A hidrólise desse polímero é realizada pela ação de três enzimas: α -galactosidase, que retira as unidades de galactose das cadeias laterais; β -endomananase, que quebra a cadeia principal do manano, produzindo oligo e dissacarídeos de manose; β -manosidase, que hidrolisa os oligo e dissacarídeos, produzindo manose livre, rapidamente metabolizada (Mc Cleary, 1980).

Acredita-se que, além do papel de reserva, os galactomananos atuam na regulação do balanço de água para a semente em germinação (Reid & Bewley, 1980). Da mesma forma, os glucomananos de bulbos de lírio estão relacionados com a capacidade de retenção de água pelas escamas e com a brotação dos mesmos, uma vez que também são degradados durante esse processo (Matsuo & Mizuno, 1974).

Os galactomananos, por suas características estruturais, são compostos de alta viscosidade quando em solução aquosa, podendo, ainda, formar complexos como outros polissacarídeos (como as xantanas) aumentando consideravelmente sua força de gel. Além disso, quando secos, produzem películas transparentes de alta resistência e maleabilidade.

Por essas características, os galactomananos encontram uso generalizado na indústria, desde a alimentícia, na melhora da consistência de sorvetes, pudins, geléias, etc., até a de explosivos, bem como na preparação de tintas e corantes, na manufatura de papel, etc. (Dea & Morrison, 1975).

Xiloglucanos de sementes possuem um esqueleto linear de resíduos de D-glucopirranose unidos por ligações β -(1-4), do tipo da celulose, ramificados por resíduos de D-xilose e D-galactose em diferentes proporções, dependendo da espécie. Tais polímeros coram-se com iodo-iodeto de potássio, semelhantemente ao amido e por isso receberam a designação de "amilóides". Ocorrem em sementes de espécies de várias famílias de dicotiledôneas, tanto no endosperma como nos cotilédones (Kooiman, 1960). Sementes de *Tropaeolum majus* (Tropaeolaceae), *Tamarindus indica* e *Impatiens balsamina* (Balsaminaceae) foram as mais estudadas. Em *Tropaeolum majus* foi demonstrado que o polímero é consumido logo após o início da germinação pela ação de β -galactosidase, α -xilosidase e β -endoglucanase (Edwards et al., 1985).

Os xiloglucanos poderiam ser utilizados na produção de xilose e seus derivados industriais; o xilitol, por exemplo, atualmente obtido dos xilanos de madeiras, é usado como adoçante para diabéticos ou como inibidor de cáries dentárias (Wegener, 1983).

Os cotilédones de algumas espécies de *Lupinus* contêm maciças quantidades de polissacarídeo rico em galactose, que decresce durante a germinação. A estrutura desse polímero não está totalmente estabelecida, mas Hirst et al. (1947), demonstraram que pelo menos a fração solúvel em água é constituída de β -(1-4) galactano.

Os galactanos de sementes de *Lupinus* são utilizados na produção de gomas industriais, adesivos, agentes ligantes para pílulas e espessantes para barro de perfuradoras.

PLANTAS UTILIZADAS COMO FONTE DE CARBOIDRATOS

O homem depende das plantas para sua sobrevivência; à medida em que a população mundial aumenta, há necessidade de se produzir mais por unidade de área, bem como há necessidade de preservar as fontes naturais de produtos vegetais e proteger o ambiente que possibilita sua produção (Chapman & Carter, 1976).

Com relação ao uso de plantas na alimentação, segundo a FAO, o homem utiliza 3.000 espécies vegetais. Destas, cerca de 150 são cultivadas, das quais apenas 15 (10%) são utilizadas mundialmente.

Os órgãos subterrâneos de reserva convencionalmente utilizados na alimentação humana são ricos em água (80-90%) e contêm como principais carboidratos de reserva o amido (ex. batata, mandioca, etc.) ou açúcares solúveis de baixo peso molecular (betarraba, cenoura, etc.). Com relação às sementes o principal carboidrato de reserva acumulado é o amido (ervilha, feijão, soja, milho,

trigo, etc.), associado, geralmente, a um conteúdo proteico relativamente alto.

Além das plantas convencionalmente cultivadas, muitas outras plantas portadoras de órgãos subterrâneos de reserva são frequentemente consumidas e até mesmo comercializadas pelas populações nativas das regiões tropicais (N. A. S., 1978). Destacam-se entre essas plantas as Araceae comestíveis dos gêneros *Colocasia* e *Xanthosoma*, conhecidas como "inhames", os "carás" (*Dioscorea* spp), da família Dioscoreaceae, muitas Maranthaceae, principalmente do gênero *Marantha*, utilizadas pelos índios do Mato Grosso, *Oxalis tuberosa* (Oxalidaceae), a "oca" das regiões andinas, e algumas espécies de outras famílias: Umbelliferae, Compositae, Leguminosae, etc. (Purseglove, 1972; Schery, 1972; Ketiku & Oyenuga, 1973; Rizzini & Mors, 1976; Wickham et al., 1981).

Da mesma forma, muitas sementes e grãos ricos em carboidratos têm sido explorados regionalmente, principalmente para a alimentação humana e de animais. Esse é o caso, por exemplo, das sementes de certas Amaranthaceae ricas em amido e proteína, utilizadas pelas populações indígenas da América Latina: *Amaranthus caudatus* na região andina da Argentina, Perú e Bolívia, *A. cruentus* na Guatemala e *A. hypochondriacus* no México (N. A. S., 1978). Outra espécie de cultivo regionalizado é *Chenopodium quinoa* (Chenopodiaceae) das regiões altas da Bolívia, Chile e Equador. As sementes são ricas em amido (58%) e proteína (12-19%), sendo utilizadas para consumo humano e de animais.

De crescente interesse e importância destacam-se as espécies do gênero *Prosopis* (Leguminosae), utilizadas como forageiras em regiões áridas das Américas. As "cápsulas" (vagens) de *P. tamarugo* nativa do Chile, (N. A. S., 1978), são consumidas juntamente com a folhagem, pelo gado ovino, enquanto que as sementes de outra espécie (possivelmente *P. juliflora*) são utilizadas para fabricação caseira de pães, no nordeste brasileiro.

A utilização de plantas produtoras de carboidratos de reserva na indústria é ampla, porém o número de espécies mundialmente utilizadas é ainda mais restrito do que as alimentícias.

Na indústria de álcool, 13% da produção mundial se baseia na fermentação de carboidratos vegetais, especialmente da cana-de-açúcar ou da betarraba (ambas fontes de sacarose, como já anteriormente mencionado). Nesse particular, alguns cultivos bem adaptados às condições tropicais (Sewada, 1980), tais como a mandioca (*Manihot esculenta*) e a batata-doce (*Ipomoea batatas*), ambas armazenadoras de amido em órgãos subterrâneos de reserva, estão sendo pesquisados como fontes alternativas de biomassa para a produção de álcool combustível (Informativo Embrapa, 1980), embora a utilização econômica de substratos ami-

láceos e de outros polissacaríficos também seja preconizada (Lima & Malavolta, 1976).

Quanto aos outros usos industriais de carboidratos, seja na produção de gomas, adesivos ou lubrificantes, etc., as mesmas espécies já mencionadas são utilizadas mundialmente, acrescidas de outras que produzem polissacarídeos especiais. Tal é o caso dos galactomananos, cujas únicas fontes comerciais são as sementes do guar (*Cyamopsis tetragonoloba*) e do "carob" (*Ceratonia siliqua*), ambas da família Leguminosae, oriundas do Oriente Médio e Europa. Algumas poucas espécies têm uso regionalizado, como é o caso das sementes de *Hymenaea parviflora* das quais se extrai, na Amazônia, uma mucilagem usada na concentração do látex da seringueira e das sementes de *Phytalephas macrocarpa* (marfim vegetal) cujo endocarpo (contendo manano) era usado para a fabricação de botões (Rizzini & Mors, 1976).

É de se salientar que, nas regiões tropicais, utiliza-se em larga escala, tanto para a alimentação, como para a indústria, plantas de clima temperado. No entanto, o número de plantas nativas de eventual interesse econômico é enorme (Pio Correa, 1926; N. A. S., 1978). A quase ausência de plantas tropicais na economia dessa região é devida, em grande parte, à escassez de informações básicas sobre a morfologia, fitossociologia e sistemática das espécies tropicais (Jansen, 1980), associada à inexistência de dados sobre fisiologia, bioquímica e cultivo das mesmas. Esses fatos, além de limitarem o uso das nossas plantas, poderão contribuir para o seu gradual desaparecimento, uma vez que as elevadas taxas de desmatamento e as modificações do hábito alimentar ainda são baseadas em uma economia puramente extrativa (Labouriau, 1971).

Uma triagem recentemente realizada no laboratório de Fisiologia e Bioquímica do Instituto de Botânica de São Paulo, para análise da composição de órgãos subterrâneos de 17 plantas nativas oriundas dos cerrados e matas do Brasil meridional, indicou a existência de plantas com teores de amido, proteína, inulina, açúcares solúveis iguais ou superiores aos das plantas convencionalmente utilizadas como fontes desses compostos. Destacaram-se, entre essas: *Asterostigma lividum* (Araceae) 45% de amido e 9% de proteína; *Vernonia herba-cea* e *Viguiera discolor* (Compositae) com 24 e 38% de frutanos, respectivamente; *Gomphrena officinalis* e *Ruellia geminiflora* com cerca de 50% do peso seco em açúcares solúveis. Igualmente, o estudo de uma triagem de sementes de 23 espécies de Leguminosae nativas para a detecção de galactomananos, revelou espécies com teores altos de galactomananos, com distintas proporções de manose e galactose. Apresentaram-se como fontes promissoras de galactomananos as sementes de: *Stryphnodendron adstringens*, *Sesbania virgata* e *Cassia sulcata*. É de se salientar que, em ambos os casos, as plantas se encontravam em estado selvagem, no seu habitat

natural e que o conhecimento de seus requisitos ótimos para cultivo bem como a seleção por melhoramento genético, poderão influir favoravelmente no aumento dos teores dos componentes de inte-

resse econômico. Alia-se a estes, o fato de serem plantas de clima tropical e, portanto, já adaptadas ao ambiente onde poderão vir a ser cultivadas e racionalmente exploradas.

BIBLIOGRAFIA

- AKASAWA, T. & K. OKAMOTO 1980. Biosynthesis and metabolism of sucrose. In: Preiss, J. (ed.), The Biochemistry of Plants. Vol. 3. Acad. Press, New York, p. 644.
- BECK, E. & H. HOPF 1982. Carbohydrate Metabolism. In: Progress In Botany 44: 132-153.
- CHAPMAN, S. R. & L. P. CARTER 1976. Crop Production. Principles and Practices. W. H. Freeman Co. U. S. A. 566 pp. ilustr.
- DEA, I. C. M. & E. MORRISON 1975. Chemistry and interactions of seed galactomannans. J. Adv. Chem. Bioch. 31: 241-312.
- EDELMAN, J. & T. G. JEFFORD 1968. The mechanism of fructose metabolism in higher plants as exemplified in *Helianthus tuberosus*. New Phytol. 67: 517-531.
- EDWARDS, M., I. C. M., DEA, P. V. BULPIN & J. S. G. REID 1985. Xyloglucan (amyloid) mobilisation in the cotyledons of *Tropaneolium majus* L. seeds following germination. Planta 163: 133-140.
- EMILSSON, B. & H. LINDBLOM 1963. Physiological mechanisms concerned in sprout growth. In Ivins, J. D. & Milthorpe, F. L. (eds.), The Growth of the Potato, p. 45-62. Butherworths, London.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. & S. M. C. DIETRICH 1981. Variações estacionais nos compostos de reserva e no metabolismo do xilopódio de *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. (Labiatae). Revta Brasil. Bot. 4: 73-82.
- FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. & S. M. C. DIETRICH 1983. Sugar content and metabolic activities in cold-stored fragmented xylopodium of *Ocimum nudicaule* Benth. var. *anisifolia* Giul. (Labiatae). J. exp. Bot. 34: 476-483.
- GOLDBERG, R. & J. C. ROLAND 1971. Etude de l'utilisation des glucomannes au cours de la germination des graines d'*Asparagus officinalis*. Rev. Gen. Bot. 78: 75-102.
- HAALAND, E. 1974. The effect of cold storage on some enzyme activities in tulip bulbs. Plant Physiol. 30: 331-333.
- HALMER, P. 1985. The mobilization of storage carbohydrates in germinated seeds. Physiol. Vég. 23 (1): 107-125.
- HATCH, M. D., J. SACHER & K. T. GLASZIOU 1963. Sugar accumulation cycle in sugar cane. I. Studies on enzymes of the cycle. Plant Physiol. 38: 338-343.
- HIRST, E. L., J. K. N. JONES & W. O. WALKER 1947. Pectic substances. Part 7. The constitution of the galactan from *Lupinus albus*. J. Chem. Soc.: 1225-1229.
- INFORMATIVO EMBRAPA 1980. Boletim No. 36, 8 pp.
- JANSEN, D. H. 1980. Ecologia Vegetal dos Trópicos. EPU e EDUSP, São Paulo. 79 pp.
- KELLER, F. & PH. MATILE 1985. The role of vacuole in storage and mobilization of stachyose in tubers of *Stachys sieboldii*. J. Plant Physiol. 119: 369-380.
- KETIKU, A. O. & V. A. OYENUGA 1973. Changes in the carbohydrate constituents of yam tuber (*Dioscorea rotundata*) during growth. Sci. Fd. Agric. 24: 367-373.
- KOOIMAN, P. 1960. On the occurrence of amyloids in plant seeds. Acta Botanica Neerlandica 9: 208-219.
- KOSARIC, N., G. P. COSENTINO, A. WIECZOREK & Z. DUVN-JAK 1984. The Jerusalem artichoke as an agricultural crop. Biomass 5: 1-36.
- LABOURIAU, L. F. G. 1971. Problemas de fisiología ecológica dos cerrados. In 1o. Simposio sobre o Cerrado. Editora Edgard Blucher Ltda., p. 203-241.
- LIMA, V. A. & E. MALAVOLTA 1976. Energia no Brasil. Goldemberg, J. (Coord.). Acad. Ciências do Estado de São Paulo, SP. p. 95-100.
- MATSUO, T. & T. MIZUNO 1974. Changes in amounts of two kinds of reserve glucose containing polysaccharides during germination of the easter lily bulb. Plant Cell Physiol. 15: 555-558.
- MATSUSHITA, K. & I. URITANI 1974. Changes in invertase activity of sweet potato in response to wounding and purification and properties of its invertases. Plant Physiol. 54: 60-66.
- MEIER, H. & J. S. G. REID 1982. Reserve polysaccharides other than starch in higher plants. In Encyclopedia of Plant Physiology. New Series, Volume 13A. Plant Carbohydrates I. F. A. Loewus & W. Tanner (eds.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 418-471.
- MERCIER, C. 1985. Biosynthesis and accumulation of polysaccharides in seeds and tubers. Physiol. Vég. 23: 231-242.
- MCCLEARY, B. V. 1980. Hydrolysis of legume seed D-galacto-D-mannans by α -D-galactosidases and β -D-mannanses. In Marshall, J. J. (ed.), Mechanisms of Saccharide Polymerization and Depolymerization. Acad. Press, London, p. 285-300.
- MCCLENDON, J. H., W. G. NOLAN & H. F. WENZLER 1976. The role of the endosperm in the germination of legumes: galactomannan, nitrogen, and phosphorus changes in the germination of guar (*Cyamopsis tetragonoloba*; Leguminosae). Amer. J. Bot. 63 (6): 790-797.
- MOLL, A. 1972. Invertase in metabolism of potato tuber. IV. Regulation of synthesis of invertase. Biochem. Physiol. Pflanz. 161: 81-90.
- N. A. S. 1978. Underexploited Tropical Plants with Promising Economic Value. National Academy of Sciences, Washington, D. C. 189 pp.
- NOWAK, J., M. SANIEWSKI & R. M. RUDNICK 1974. Studies on the physiology of hyacinth bulbs *Hyacinthus orientalis* L. I. Sugar content and metabolic activities in bulbs exposed to low temperature. J. Hort. Sci. 49: 383-390.
- PIO CORREA, M. 1926. Dicionario das Plantas Uteis do Brasil e das Exóticas Cultivadas. Imprensa Nacional, R. J.
- PRINCEN, L. H. 1982. Alternate industrial feedstocks from agriculture. Economic Bot. 36 (3): 302-312.
- POLLOCK, C. J. & T. AP. REES 1974. Activities of enzymes of sugar metabolism in cold-stored tubers of *Solanum tuberosum*. Phytochemistry 14: 613-618.
- PURSEGLOVE, J. W. 1972. Tropical Crops: Monocotyledons. Vols. 1 e 2. John Wiley & Sons, N. Y. 607 pp.

- REID, J. S. G. 1971. Reserve carbohydrate metabolism in germinating seeds of *Trigonella foenum-graecum* L. (Leguminosae). *Planta* 100: 131-142.
- REID, J. S. G. & H. MEIER 1973. Enzymic activities and galactomannan mobilisation in germinating seeds of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L., Leguminosae). Secretion of α galactosidase and β -mannosidase by the aleurone layer. *Planta* 112: 301-308.
- REID, J. S. G. & J. D. BEWLEY 1980. A dual role for the endosperm and its galactomannan reserves in the germination physiology of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) and endospermic leguminous seed. *Planta* 147: 145-150.
- REID, J. S. G. 1985. Galactomannans. In *Biochemistry of Storage Carbohydrates in Green Plants*. Acad. Press, London, p. 265-288.
- RIZZINI, C. T. e W. B. MORS 1976. *Botânica Econômica Brasileira*. E.P.U., EDUSP. 207 pp+ ilustrs.
- SALISBURY, F. B. & C. W. ROSS 1978. *Plant physiology*, 2a. Ed., Wadsworth Publ. Co. Inc., California 422 pp.
- SCHERY, R. W. 1972. *Plants for man*. Prentice Hall, Inc. Englewood, New Jersey. viii+ 657 pp.
- SEWADA, I. M. N. 1980. Contribuição ao estudo da obtenção de etanol a partir da mandioca por fermentação contínua. Tese de Doutorado. Fac. Eng. Alimentos e Agrícola. UNICAMP, In Informativo Anual (8). F. E. A. A., p. 51.
- STUMPF, P. K. & E. E. CONN 1980. *The Biochemistry of Plants. A Comprehensive Treatise*. Vol. 3. Carbohydrates: Structure and Function. J. Preiss (Ed.) Academic Press. N. Y. 644 pp.
- WEGENER, G. 1983. Wood as fuel and chemical feedstock. *Plant Research and Development* 18: 8-36.
- WETZTEIN, H. Y. & C. STERLING 1979. Sugar content and phosphorylase activity in stored potatoes. *Z. Pflanzenphysiol.* 92: 171-175.
- WICKHAM, L. D., L. A. WILSON & H. C. PASSAM 1981. Tuber germination and early growth in four edible *Dioscorea* species. *Ann. Bot.* 47: 87-95.
- WHISTLER, R. L. & C. L. SMART 1953. *Polysaccharide Chemistry*. Academic Press Inc., Publ. New York, 493 pp.