

## ГАЛАКТОМАННАНЫ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *FABACEAE* LINDL. S.L. В ПРОЦЕССАХ СОЗРЕВАНИЯ И ПРОРАСТАНИЯ

И.Е. ЛОБАНОВА<sup>1</sup>, О.В. АНУЛОВ<sup>2</sup>, В.Д. ЩЕРБУХИН<sup>2</sup>

## GALACTOMANNANS OF SEEDS OF SOME SPECIES OF THE FAMILY *FABACEAE* LINDL. S.L. DURING RIPENING AND GERMINATION

I.E. LOBANOVA<sup>1</sup>, O.V. ANULOV<sup>2</sup>, V.D. SHCHERBUKHIN<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 630090 Новосибирск, ул.Золотодолинская, 101  
Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, 630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya st., 101

Fax: +7(338) 330-19-86, e-mail: lobanova@csbg.nsc.ru

<sup>2</sup>Институт биохимии им. А.Н. Баха РАН, 117071 Москва, Ленинский просп., 33

A. N. Bakh Institute of Biochemistry, RAS, 117071 Moscow, Leninskii av., 33

Fax: +7(495) 954-27-32, e-mail: inbio@online.ru

Проведено сравнительное изучение процессов накопления и деградации галактоманнанов (ГМ) семян некоторых видов семейства *Fabaceae* Lindl. s.l. Определены количественные характеристики содержания галактоманнанов и соотношение маннозы : галактозы в молекуле ГМ в периоды созревания и прорастания семян видов родов *Galega* Lam. и *Astragalus* L. Полученные данные могут служить основанием для поиска источников ГМ, адаптированных к условиям умеренных широт.

**Ключевые слова:** полисахариды, семена, бобовые, галактоманнаны, созревание, прорастание.

A comparative study of the processes of accumulation and degradation of galactomannans of seeds of some species of the family *Fabaceae* Lindl. s.l. was carried out. Quantitative characteristics of galactomannan content and mannose : galactose ratio in a galactomannan molecule were determined during ripening and germination of seeds of the species of the genus *Galega* and *Astragalus*. The data obtained may serve as the basis for search of sources of galactomannans adapted to the conditions of the temperate latitudes.

**Key words:** polysaccharides, seeds, legumes, galactomannans, ripening, germination.

### ВВЕДЕНИЕ

Полисахаридный запас семян видов семейства *Fabaceae* с эндоспермом разной степени развитости представлен, в основном, галактоманнанами (ГМ). Как известно, гетерополисахариды галактоманнаны состоят из двух моносахаридов D-маннозы и D-галактозы и локализованы в клеточных стенках эндоспермальной ткани. Теоретический интерес вызывает полифункциональность, присущая этим фитополисахаридам (Buckeridge, Reid, 1996). Для них характерны функции энергетического резерва, регуляторов водного баланса семени при прорастании и защитная (Daoud, 1932).

Благодаря своим уникальным физико-химическим свойствам гидроколлоидов и отсутствию токсичности, ГМ имеют широкий спектр применения в различных областях промышленности и в медицине в качестве пищевых добавок, стабилизаторов, флокулянтов, загустителей и гелеобразователей (в бинарных смесях) (Chudzikowski, 1971; Vulpin et al., 1990; Щербухин, Анулов, 1999). По масштабам использования в различных областях промышленности ГМ и их производные занимают среди полисахаридов первое место после целлюлозы и крахмала. Несмотря на большой теоретический и

практический интерес к ГМ, наиболее исследованными по-прежнему остаются растения семейства *Fabaceae* тропического и субтропического поясов, тогда как виды *Fabaceae* умеренных широт изучены недостаточно.

Цель настоящего исследования — сравнительное изучение накопления и деградации ГМ в процессах созревания и прорастания семян некоторых видов родов *Galega* и *Astragalus* семейства *Fabaceae*, произрастающих в условиях умеренных широт.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись многолетние растения трибы *Galegeae* (Bonn) Torr. et Gray подсемейства *Faboideae* DC. семейства *Fabaceae* из коллекции интродуцентов лаборатории Интродукции редких и исчезающих видов растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН: *Galega orientalis* Lam., *Astragalus falcatus* Lam. и *A. cicer* L.

### Изучение динамики накопления галактоманнанов в процессе созревания семян

Для изучения динамики накопления ГМ семян в процессе их созревания пробы отбирали в несколько сроков в конце массового цветения, когда на растении имелись одновременно плоды разной степени зрелости. По степени развития семя делили на шесть групп, используя в качестве критерия массу семян и их влажность. Фазу, в которой семя можно было отделить от плодов, принимали за начало формирования семени (фаза 1). Далее выделяли промежуточные фазы 2 и 3, затем фазу 4 — зеленых семян (молочной спелости), фазу 5 — восковой спелости и фазу 6 — полной спелости. Семена разной степени зрелости освобождали от створок бобов и высушивали на воздухе.

В семенах *Galega orientalis* определяли суммарное количество водорастворимых полисахаридов (ВП) и содержащихся в них ГМ на разных этапах развития семян, влажность семян, а также соотношение манноза : галактоза в молекуле галактоманнана в период созревания.

Для растений *Astragalus falcatus* и *A. cicer* был использован такой же (как для *G. orientalis*) принцип отбора проб семян, но в сокращенном модифицированном виде: семена *A. falcatus* и *A. cicer* отбирали, начиная со 2-й и 3-й промежуточных фаз развития, соответственно. В семенах *A. falcatus* определяли те же показатели, что и для *G. orientalis*, а в семенах *A. cicer* были определены только суммарное количество ВП и содержащихся в них ГМ в течение периода созревания.

### Изучение деградации галактоманнанов в процессе прорастания семян (*in vitro*)

Опыт по изучению деградации ГМ в процессе прорастания семян (*in vitro*) был представлен

шестью вариантами: семена проращивали в лабораторном помещении при температуре 22–24 °С в чашках Петри на фильтровальной бумаге с дистиллированной водой в течение 1/3, 1, 24, 48, 72, 96 ч. Для преодоления твердосемянности семена *G. orientalis* и *A. cicer* выдерживали в концентрированной серной кислоте (плотность 1.83) 75 мин, а затем промывали 5–6-кратным количеством дистиллированной воды (Николаева и др., 1985). Контролем служили сухие семена и семена, обработанные серной кислотой в течение 75 мин., а затем промытые 5–6-кратной сменой дистиллированной воды. Взвешивание проводили дважды: сухих семян и семян после набухания и прорастания.

В опыте по изучению деградации ГМ семян *G. orientalis* определяли количество семян в навеске, количество поглощенной воды и количество воды, поглощенной одним семенем при набухании и прорастании, а также суммарное количество ВП и содержащихся в них ГМ, соотношение манноза : галактоза в молекуле галактоманнана на разных этапах прорастания семян.

Для *A. cicer* опыт проводили по методике, изложенной выше, несколько изменив время набухания и прорастания (1/3, 1, 24, 48, 72, 96, 168, 240 ч) и количество определяемых в опыте показателей. Были определены динамика оводненности одного семени *A. cicer* и динамика мобилизации суммарных ВП. Сравнивали мобилизацию ВП (суммарное количество) и динамику оводненности одного семени у *G. orientalis* и *A. cicer*.

Опыты по динамике накопления ГМ при формировании семян и деградации ГМ при прорастании были повторены дважды. Характер тенденций при повторении опытов воспроизводился.

### Выделение суммарных водорастворимых полисахаридов и галактоманнанов

Водорастворимые полисахариды и галактоманнаны выделяли по единой схеме, которая включала в себя следующие этапы: водную экстракцию измельченных до консистенции «муки» семян при температуре 80 °С при постоянном перемешивании, осаждение суммы ВП этанолом, выделение ГМ и дальнейшую их очистку по общепринятой

методике (Анулов и др., 1995). Очищенные ВП и ГМ высушивали в эксикаторе до постоянной массы и взвешивали.

### Анализ полученных образцов

Для определения молярного соотношения маннозы и галактозы проводили газожидкостную хро-

матографию смеси сахаров на хромосорбе прибора ЛХМ-80-3 (СССР), используя колонку 300 × 0,3 см с 3 % OV-225 при 240 °С. Предварительно смеси моносахаридов в гидролизатах восстанавливали и ацетилювали, переводя их в ацетаты полиолов. Площади пиков на хроматограммах рассчитывали графическим методом (Щербухин и др., 1997).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведено сравнительное изучение накопления маннозосодержащих полисахаридов в процессе созревания в семенах некоторых таксонов трибы *Galegeae*: *Galega orientalis*, *Astragalus cicer* и *A. falcatus*, интродуцированных на экспериментальном участке лаборатории Интродукции редких и исчезающих видов растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (г. Новосибирск). Результаты данного исследования представлены на рис. 1–7 и в табл. 1.

Общим моментом в процессе накопления галактоманнанов в семенах *G. orientalis* и в семенах двух видов рода *Astragalus* — *A. cicer* и *A. falcatus* является обнаружение галактоманнанов на самых ранних стадиях формирования семени и дальнейшее постепенное увеличение их содержания до наступления фазы «зеленые семена» (рис. 1–3). Резкое увеличение содержания ГМ происходит у исследованных видов в фазу «зеленых семян».

У *Galega orientalis* в фазе «зеленые семена» (молочная спелость) масса одного семени составляет более 12 мг и соответствует резкому увеличению

количества ГМ (в 3–4 раза). В дальнейшем увеличивается масса семени, объем и вес эндосперма, а значит, и содержание галактоманнанов. Количество ГМ достигает максимума в фазу восковой спелости, несколько понижаясь к фазе полного созревания (см. рис. 1). В фазу восковой спелости максимальна также и масса одного семени — более 18 мг.

В фазу полной спелости при максимальном содержании ГМ масса одного семени снижается до 7.23 мг (рис. 4).

Для *A. falcatus*, начиная с фазы «зеленых семян» до фазы «полной спелости», содержание ГМ остается практически на одном уровне (см. рис. 2). Резкому увеличению количества ГМ соответствует и максимальная масса одного семени. Она составляет 12.25 мг. К фазе восковой и полной спелости масса одного семени *A. falcatus* плавно снижается до 7.63 и 4.91 мг, соответственно (рис. 5).

У *A. cicer* содержание галактоманнанов, начиная с фазы «зеленых семян», так же как и у двух предыдущих видов, постепенно увеличивается и достигает

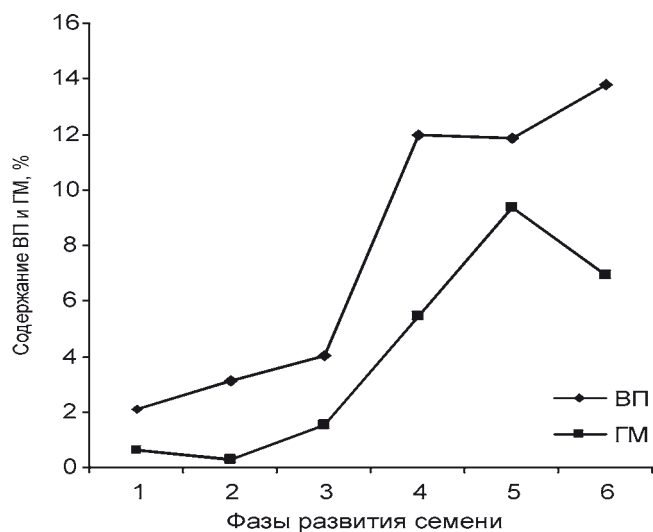


Рис. 1. Накопление ВП и ГМ в их составе в семенах *G. orientalis* при созревании.

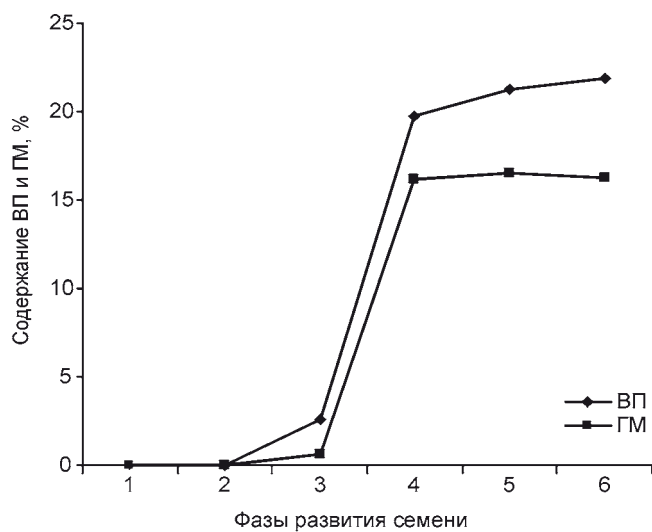


Рис. 2. Накопление ВП и ГМ в их составе в семенах *A. falcatus*.

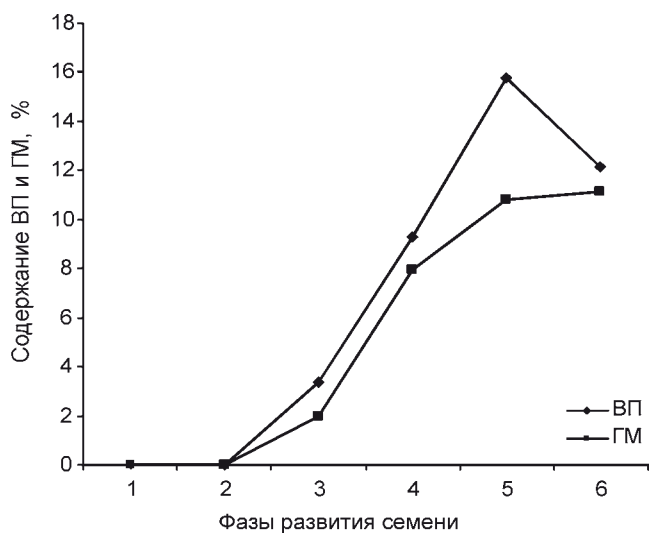


Рис. 3. Накопление ВП и ГМ в их составе в семенах *A. cicer*.

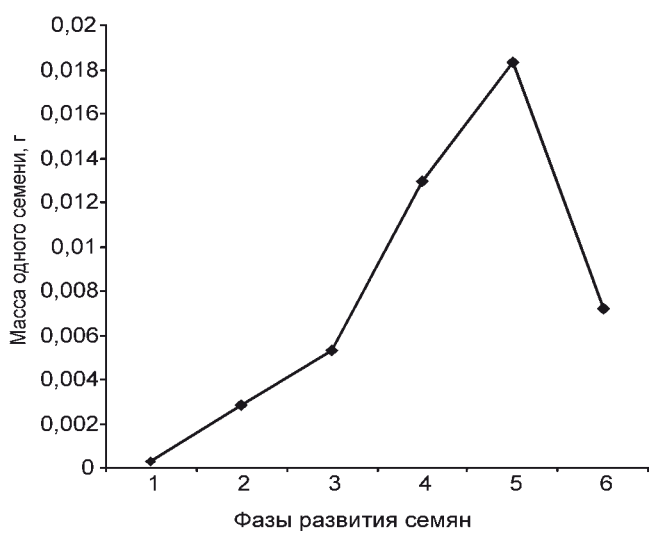


Рис. 4. Масса одного семени *G. orientalis* при созревании.

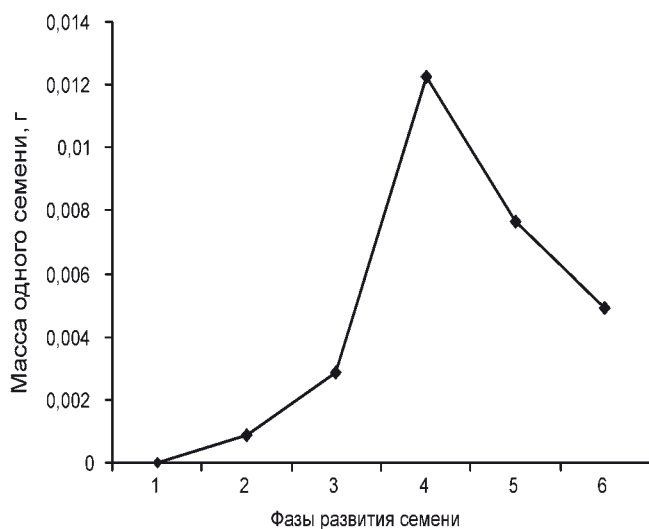


Рис. 5. Масса одного семени *A. falcatus* при созревании.

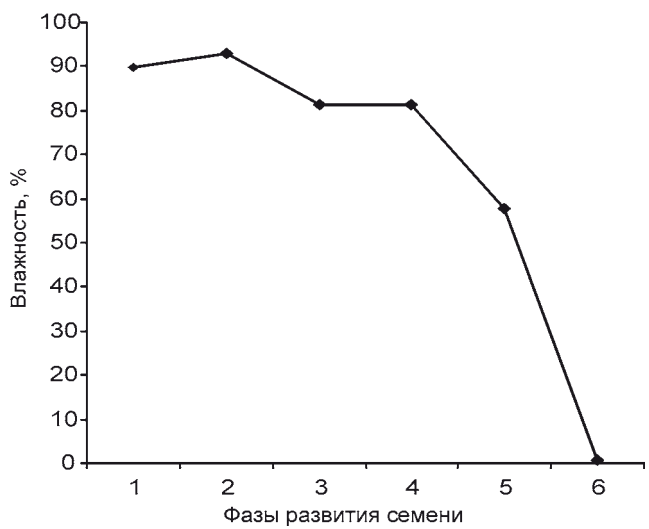


Рис. 6. Влажность семян *G. orientalis* при созревании.

максимальных значений в фазу «полной спелости» (см. рис. 3).

В целом, можно говорить о некотором сходстве в тенденциях накопления галактоманнанов при созревании семян у трех исследованных видов трибы *Galegeae*, интродуцированных в условиях умеренных широт. Полученные нами результаты находятся в согласии с литературными данными. Так, например, в детальном исследовании биосинтеза ГМ в семенах пажитника (род *Trigonella*, триба *Hedysareae*) из аридных и семиаридных областей было показано, что содержание ГМ в семенах видов рода *Trigonella* (семена с обильным эндоспермом, считающиеся классическим объектом для изучения отложения ГМ в запас при созревании)

достигает максимума приблизительно через 55 дней после завязывания семян, а затем уменьшается (Reid, Meier, 1970; Campbell, Thesis, 1978).

Одной из основных биохимических характеристик галактоманнанов, определяющих их физико-химические свойства и биологические функции, является соотношение мономеров манноза : галактоза (М : Г) в молекуле галактоманнана. Нами было определено соотношение мономеров М : Г в суммарных препаратах водорастворимых полисахаридов и очищенных галактоманнанов в семенах *G. orientalis* в процессе их созревания. Полученные данные показали, что соотношение М : Г в молекуле ГМ и в суммарных препаратах ВП остается неизменным на протяжении периодов: «зеленые

семена» (молочная спелость), «восковая спелость» и «полная спелость». Можно говорить о том, что галактоманнан *G. orientalis* в период созревания, формируясь высокозамещенным, в течение всего периода созревания остается таковым (табл. 1).

Однако среди исследователей до сих пор нет единого мнения о том, изменяется ли соотношение М : Г в процессе формирования семян у видов семейства *Fabaceae*. Так, например, известно, что в галактоманнанах *Trigonella foenum-graecum* (Reid, 1970), *Cyatopsis tetragonoloba*, *Gleditsia ferox* (Courtois, L\*Dizet, 1963; Reid et al., 1992) при формировании семян соотношение М : Г не меняется или изменяется очень мало, как у *Gleditsia triacanthos* (Mallet et al., 1987). В противоположность этому, соотношение М : Г в семенах *Senna occicleantalis* (L.) Link. меняется существенно: с 2.3 на ранних стадиях до 3.5 в фазу полной спелости (Edwards, Reid, 1995).

Дегградация галактоманнанов наступает при прорастании. Нами было проведено сравнительное исследование изменения содержания суммарных количеств водорастворимых полисахаридов (ВП) и галактоманнанов (ГМ), в семенах *G. orientalis* и *A. cicer* в процессе прорастания. Результаты представлены на рис. 8–12 и в табл. 2, 3.

При сравнении процессов дегградации суммарных количеств ВП во временном интервале 1/3–24 ч

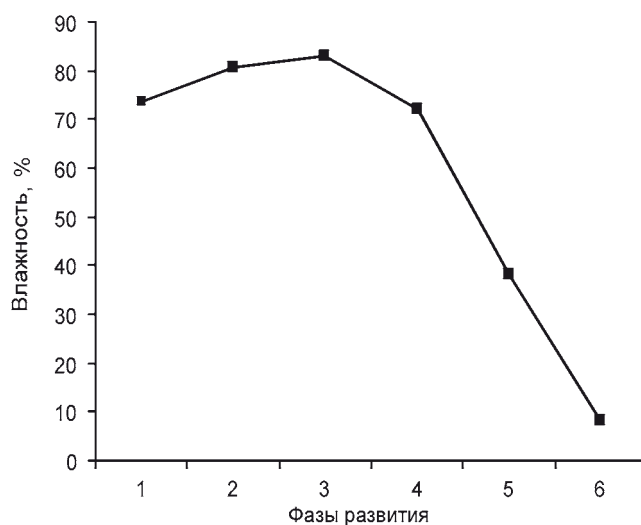


Рис. 7. Влажность семян *A. falcatus* при созревании.

для *G. orientalis* и *A. cicer*, содержание ВП остается неизменным, на уровне первоначального, несмотря на увеличение уровня оводненности одного семени этих видов в 71 и 15 раз, соответственно, по сравнению с минимальным.

Резкое уменьшение количеств ВП происходит при увеличении уровня оводненности одного семени *G. orientalis* в 115 раз (до 7.89 % ВП от первоначального их количества), а для *A. cicer* в 20 раз по

Таблица 1

Соотношение М : Г в водорастворимых полисахаридах и очищенных галактоманнанах созревающих семян *Galega orientalis*

Фаза созревания семян	Соотношение манноза : галактоза	
	в ВП	в ГМ
«Зеленые семена»	1.22 ± 0.02	1.14 ± 0.05
«Восковой спелости»	1.22 ± 0.01	1.26 ± 0.02
«Спелые семена»	1.23 ± 0.02	1.24 ± 0.01

Таблица 2

Изменение уровня оводненности семян *Galega orientalis* и *Astragalus cicer*

Вариант опыта по проращиванию	Увеличение уровня оводненности 1 семени <i>Galega orientalis</i> по сравнению с первоначальным	Увеличение уровня оводненности 1 семени <i>Astragalus cicer</i> по сравнению с первоначальным
Контроль, необраб. семена	нет	нет
Контроль, семена, обраб. серной кисл.	нет	нет
1/3 ч	первоначальный, минимальный	первоначальный, минимальный
1 ч	в 4 раза	в 3.5 раза
24 ч	в 71 раз	в 15 раз
48 ч	в 115 раз	в 16 раз
72 ч	в 133 раза	не определяли
96 ч	в 166 раз	в 20 раз
168 ч	не определяли	в 31 раз
240 ч	не определяли	в 36 раз

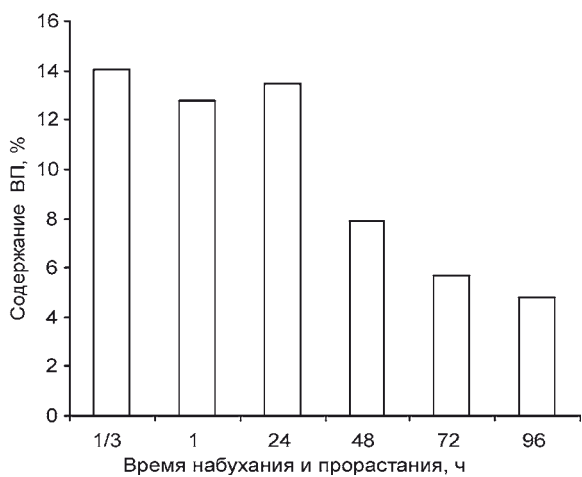


Рис. 8. Мобилизация ВП в семенах *G. orientalis* при набухании и прорастании.

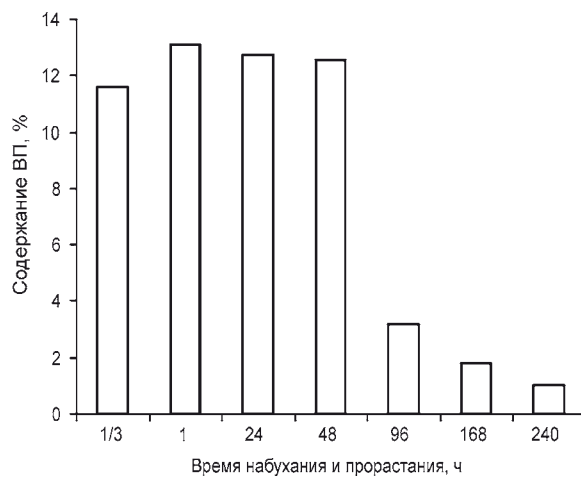


Рис. 9. Мобилизация ВП в семенах *A. cicer* при набухании и прорастании.

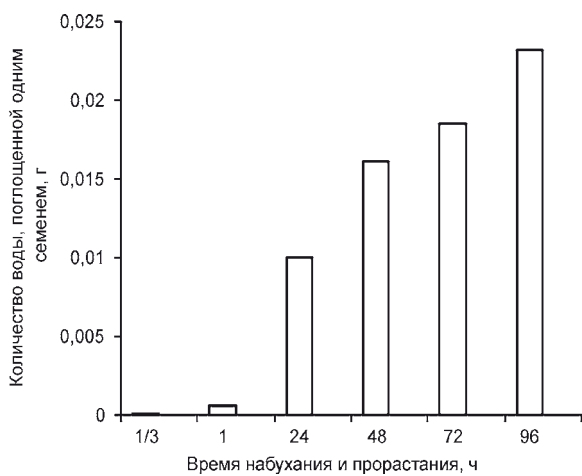


Рис. 10. Оводненность одного семени *G. orientalis* при набухании и прорастании.

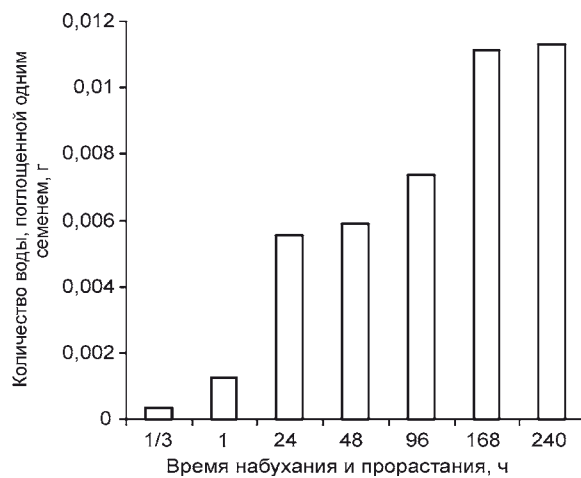


Рис. 11. Оводненность одного семени *A. cicer* при набухании и прорастании.

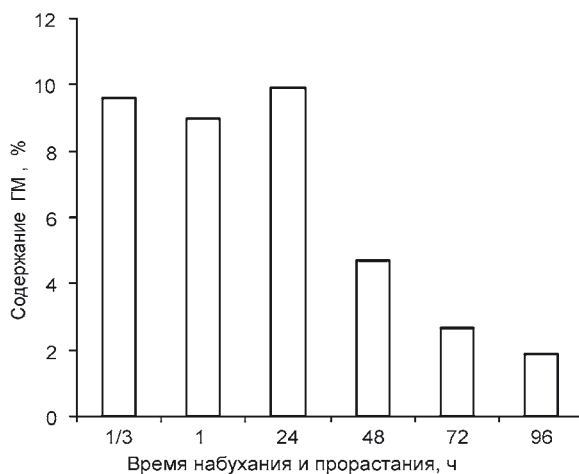


Рис. 12. Мобилизация ГМ в семенах *G. orientalis* при набухании и прорастании.

Соотношение мономеров в водорастворимых полисахаридах и галактоманнанах в процессе прорастания семян *Galega orientalis*

Время опыта	Молярное соотношение манноза : галактоза	
	в ВП	в ГМ
Контроль 1 (сухие семена)	1,04±0,01	1,10±0,02
Контроль 2 (с серной кислотой)	1,03±0,04	1,09±0,01
1/3 ч	1,04±0,02	1,11±0,05
1 ч	1,05±0,01	1,09±0,02
24 ч	1,03±0,01	1,07±0,04
48 ч	1,03±0,01	1,08±0,01
72 ч	1,02±0,03	1,06±0,02
96 ч	1,02±0,01	1,07±0,01

сравнению с минимальным (до 3.2 % ВП от первоначального их количества). И далее, при увеличении уровня оводненности одного семени для *G. orientalis* в 166 раз, а для *A. cicer* в 36 раз, по сравнению с минимальными, содержание ВП от первоначального уровня снижается до 4.79 и 1.01 %, соответственно (рис. 10, 11, табл. 2).

Характер изменений количеств суммарных водорастворимых полисахаридов *G. orientalis* подобен таковому для очищенных галактоманнанов (рис. 8, 12).

Содержание галактоманнанов *G. orientalis* в процессе набухания и прорастания также не изменяется в течение 1/3–24 ч. Резкое уменьшение содержания ГМ в семенах происходит при увеличении уровня оводненности одного семени в 115 раз, по сравнению с минимальным. При дальнейшем увеличении уровня оводненности семени (в 133 раза относительно минимального) содержание ГМ уменьшается более чем в 1.5 раза. Минимальное количество ГМ — 1.89 % от первоначального их количества — совпадает с максимальной оводненностью семени (рис. 10, 12). Это происходит с появлением хорошо выраженных зеленых семядольных листочков через 96 ч после начала набухания. Полная утилизация ГМ совпадает, вероятно, с началом перехода проростков к автотрофному питанию.

Молярное соотношение М : Г в молекуле ГМ, определенное нами для *G. orientalis* в процессе прорастания, от начала набухания семени до появления зеленых семядольных листочков, оставалось неизменным, на уровне первоначального, как в суммарных препаратах ВП, так и в препаратах очищенных ГМ (табл. 3). Но среди исследователей отсутствует единое мнение о том, как протекают процессы мобилизации ГМ в семенах различных видов семейства *Fabaceae* при прорастании. Так, например, ряд авторов считает, что процесс мобилизации галактоманнанов в семенах *Ceratonia siliqua* (триба *Cassieae*, подсемейство *Caesalpinioideae*, М : Г 4) и *Cyatopsis tetragonoloba* (триба *Indigofereae*, подсемейство *Faboideae*, М : Г 2) подобен мобилизации галактоманнана *Trigonella foenum-graecum* (триба *Trifolieae*, подсемейство *Faboideae*, М : Г 1.3), несмотря на таксономические различия и различие в соотношении манноза : галактоза в молекуле галактоманнана вышеназванных видов (Dea, Morrison, 1975; McCledon, 1976; Seiler, 1977). Но, при этом, само соотношение мономеров в молекуле галактоманнана — М : Г в процессе прорастания семян *Trigonella foenum-graecum* не менялось, а в процессе прорастания семян *Sesbania marginata* Benth на 4-й день, наоборот, было отмечено увеличение соотношения мономеров (Reid, 1970; Reid and Meier, 1970; Buckeridge, Dietrich, 1996).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В семенах интродуцированных в условиях умеренных широт Сибири видов трибы *Galegeae*: *Galega orientalis*, *Astragalus falcatus* и *A. cicer* (подсемейство *Faboideae*) было исследовано содержание галактоманнанов в периоды формирования семян при созревании и мобилизации при прорастании. Было обнаружено, что галактоманна-

ны в минимальных количествах появляются уже на первых стадиях формирования семян, резко увеличиваясь к фазе «зеленых семян» (молочной спелости). Максимальное накопление галактоманнанов наблюдается у исследованных видов в фазу «восковой-полной» спелости. Дегградация галактоманнанов в семенах при прорастании на-

чинается при определенном уровне оводненности семени. Максимальный уровень оводненности семени соответствует минимальному количеству галактоманнанов.

Соотношение мономеров маннозы и галактозы в молекуле галактоманнана *G. orientalis* при созревании семян и в процессе их прорастания

остаётся практически неизменным, на уровне первоначального, как в суммарных препаратах водорастворимых полисахаридов, так и в очищенных галактоманнах. Это свидетельствует о том, что галактоманнан *G. orientalis*, формируясь высокозамещенным, остаётся таковым в течение процессов созревания и прорастания семян данного вида.

## ЛИТЕРАТУРА

- Анулов О.В., Смирнова Н.И., Местечкина Н.М., Шретер И.А., Щербухин В.Д. Характеристика и структура галактоманнана астрагала серпоплодного (*Astragalus falcatus* Lam.) // Прикл. биохимия и микробиол. 1995. Т. 31. № 6. С. 645–649.
- Егоров А.В. Изучение структуры замещенных  $\beta$ -маннанов семян бобовых и синтез их биологически активных сульфатированных производных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 25 с.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по прорастанию покоящихся семян. Л., 1985. 347 с.
- Смирнова Н.И., Довлетмуратов К., Щербухин В.Д. Изучение структуры и свойств галактоманнана семян *Lagonychium farctum* // Прикл. биохимия и микробиол. 1987. Т. 23. № 4. С. 467–471.
- Щербухин В.Д., Местечкина Н.М., Смирнова Н.И., Анулов О.В. Галактоманнан гледичии обыкновенной (*Gleditsia triacanthos* L.), интродуцированной в России // Прикл. биохимия и микробиол. 1997. Т. 33. № 2. С. 213–216.
- Щербухин В.Д., Анулов О.В. Галактоманнаны семян бобовых (обзор) // Прикл. биохим. и микробиол. 1999. Т. 35. № 3. С. 257–274.
- Buckeridge M.S., Dietrich S.M.C. Mobilization of the raffinose family oligosaccharides and galactomannan in germinating seeds of *Sesbania marginata* Benth. (*Leguminosae* — *Faboideae*) // Plant Science, 1996, Vol. 117. P. 33–43.
- Buckeridge M.S., Reid J.S.G. Major cell wall storage polysaccharides in legume seeds: Structure, catabolism and biological functions // Ciencia e Cultura. 1996. Vol. 48 (3). P. 153–162.
- Bulpin P.V., Gidley M.J., Jeffcoat R., Underwood D.R. Development of a biotechnological process for the modification of galactomannan polymers with plant  $\alpha$ -galactosidase // Carbohydr. Polym. 1990. Vol. 12. № 2. P. 155–168.
- Campbell J., Thesis Ph. D. The biosynthesis of storage galactomannans in developing seeds of fenugreek (*Trigonella foenum-graecum*, *Leguminosae*) and related chemotaxonomic studies // Univ. Stirling, Scotland, 1978.
- Chudzikowski R.J. Guar gum and its applications // J. Soc. Cosmet. Chem. 1971. Vol. 22. P. 43–60.
- Courtois J.E., Le Dizet P. Action of some enzyme preparations on galactomannans of clover and gleditsia // Bull. Soc. Chem. Biol. 1963. Vol. 45. P. 731.
- Daoud K.M. The reserve polysaccharide of the seed of fenugreek: its oligestibility and its fate during germination // Biochem. J. 1932. Vol. 26. P. 255–263.
- Dea I.C.M., Morrison A. Chemistry and interaction of the seed galactomannan // Adv. in carbohydr. chem. and biochem. 1975. Vol. 31. P. 241–312.
- Edwards M.E., Reid J.S.G. Galactomannans and other cell wall storage polysaccharides in seeds // Food Polysaccharides and their application. N.Y.: Marcel Dekker, Inc. 1995. P. 155–185.
- Mallet L., McCleary B.V., Matheson N.K. Galactomannan changes in developing *Gleditsia triacanthos* seeds // Phytochemistry, 1987. Vol. 26. № 7. P. 1889–1884.
- McCledon J.H., Nolan W.G., Wenzler H.F. The role of the endosperm in the germination of legumes. Galactomannans, nitrogen and phosphorus changes in the germination of guar (*Cyamopsis tetragonoloba*, *Leguminosae*) // Am. J. Bot. 1976. Vol. 63. P. 790–797.
- Reid J.S.G., Meier M. Chemotaxonomic aspects of the reserve galactomannans in leguminous seeds // Z. Pflanzenphysiologie. 1970. Vol. 62. № 1. P. 89–92.
- Reid J.S.G., Meier H. Formation of reserve GM in the seeds *Trigonella foenum-graecum* // Phytochemistry. 1970. Vol. 9. № 3. P. 513–520.
- Reid J.S.G. Reserve galactomannan metabolism in germinating seeds of *Trigonella foenum-graecum* L. (*Leguminosae*) // Planta. 1971. Vol. 100. P. 131–142.
- Reid J.S.G., Edwards M.E., Gidley M.J., Clark A.H. Mechanism and regulation of galactomannan biosynthesis in developing leguminous seeds // Biochem. Soc. Transaction. 1992. Vol. 20, № 1. P. 23–26.
- Seiler A. Galactomannanabbau in keimenden Johannisbrodsamen (*Ceratonia siliqua* L.) // Planta. 1977. Vol. 134. P. 209–221.