

# Metabolismo de carbohidratos en palmas de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) afectadas por marchitez letal

Metabolism of carbohydrates in oil palms (*Elaeis guineensis* Jacq.) affected by lethal wilt

Ángela Patricia Pérez C.<sup>1</sup> y Gerardo Cayón S.<sup>1,2</sup>

## RESUMEN

La enfermedad conocida como “marchitez letal” se presenta en plantaciones de la zona baja del río Upía, en palmas de siete años de sembradas. No se conoce el posible agente causal o factores que predisponen a las palmas a la enfermedad, y no se ha registrado hasta la fecha en otras zonas palmeras del país. Se analizó el metabolismo de carbohidratos en palmas de aceite con síntomas iniciales de la enfermedad, palmas sospechosas de presentar la enfermedad y palmas sanas dentro y fuera de un foco. Se tomaron muestras de hojas, raíces y estípites para determinar las concentraciones de almidón, azúcares reductores, no reductores y totales. La concentración de azúcares reductores tuvo un incremento en las palmas con síntomas iniciales y sospechosas; los azúcares totales presentaron mayor concentración en las palmas sospechosas de tener la enfermedad con respecto a las palmas con síntomas iniciales. Los azúcares no reductores en los diferentes órganos evaluados tuvieron una concentración muy baja. Los resultados observados en la alteración del metabolismo de los carbohidratos en las palmas enfermas probablemente sugieren que los fitoplasmas estén asociados a la enfermedad.

**Palabras clave:** enfermedades de las plantas, bioquímica de plantas, almidón, azúcares reductores, azúcares no reductores, azúcares totales.

## ABSTRACT

The palm disease known as “Lethal Wilt” is present in plantations of the area of the first floor of the Upía River, in seven year-old palms of having sowed. It is not known the possible causal agent or factors that predispose the palms to the disease and it has not registered so far in other areas palms of the country. The carbohydrate metabolism was analyzed in oil palms with initial symptoms of disease, suspicious palms of presenting the disease, and healthy palms inside and outside of a disease focus. Samples of leaves, roots and trunks was analyzed to determine the concentrations of starch, sugars reducers, sugars non reducers and total sugars. The concentration of sugars reducers increased in palms with initial symptoms and suspects; the total sugars concentration in the suspicious palms increased compared with concentrations in palms with initial symptoms. The sugars non reducers in the different evaluated organs had very low concentrations. This results has been observe on alteration of the metabolism of the carbohydrates in the palms with “Lethal Wilt” probably suggest that the phytoplasmas are associated to the disease.

**Key words:** plant diseases, plant biochemistry, starch, sugars reducers, sugars non reducers, total sugars.

## Introducción

El disturbio conocido como marchitez letal (ML), presente en la zona del bajo Upía, se reportó en julio de 1994 en la plantación Palmar del Oriente S.A., en 1999 en la plantación Palmas del Casanare, en 2000 en la plantación Palmeras Santana y recientemente en la plantación Palmeras del Upía. La enfermedad se presenta en palmas de más de siete años de sembradas, y no se conocen estudios sobre su(s) posible(s) agente(s) causal(es) o factores que pueden desencadenarla. La ML fue encontrada por primera vez en lotes sembrados con material Dami (Deli x Avros), en una área de sabanas inundables y esteros que fueron cultivados durante cinco años con arroz. Inicialmente se presentó en focos que avanzaron progresivamente, pero también

se observaron casos aislados que finalmente terminaron formando focos nuevos.

Las palmas afectadas por la ML presentan síntomas como amarillamiento de hojas (Fig. 1), secamiento progresivo de ápices y márgenes de los folíolos en las hojas de los tercios medio y superior (Fig. 2), necrosis de haces vasculares, pudrición gradual de raíces, inflorescencias y racimos y muerte progresiva y rápida de la palma (Calvache *et al.*, 2004; Tovar, 2005). La enfermedad progresa rápidamente y la palma muere en un periodo de tres a seis meses (Fig. 3) después de aparecer el primer síntoma (Gómez *et al.*, 2004). Estos síntomas de la ML de la palma se asemejan a los del amarillamiento letal del cocotero causado por un fitoplasma y descritos por Maust *et al.* (2003). Después de

Fecha de recepción: 26 de junio de 2009. Aceptado para publicación: 28 de julio de 2010

<sup>1</sup> Departamento de Agronomía, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

<sup>2</sup> Autor de correspondencia. dgcayon@unal.edu.co



**FIGURA 1.** Palma con síntomas iniciales de la enfermedad (amarillamiento de hojas superiores, una hoja inferior seca y secamiento apical de folíolos).



**FIGURA 2.** Secamiento de ápices y márgenes de folíolos en las hojas de los tercios medio y superior.



**FIGURA 3.** Palma con marchitez letal, cuatro a seis meses después de la aparición de los primeros síntomas.

la penetración en las plantas, y durante sus procesos de colonización e infección de los tejidos, los microorganismos dependen para su supervivencia y desarrollo de los compuestos celulares producidos por las plantas. Muchos patógenos requieren para su desarrollo de los compuestos básicos del metabolismo celular de los tejidos que afectan, los cuales consiguen a expensas de la alteración irreversible de la fisiología de los organelos de síntesis o de la acumulación de dichos compuestos. Estos efectos causados en la

bioquímica y fisiología de la planta se pueden estudiar y relacionar para tratar de interpretar y determinar la importancia de la interacción planta-patógeno y sus efectos patogénicos en los hospedantes. Llácer *et al.* (2000) sostienen que la infección por fitoplasmas implica alteraciones en el metabolismo de carbohidratos, aumentando la síntesis de hexosas más que las de celulosa y hemicelulosa, y que la concentración general de carbohidratos también es incrementada así como la tasa de respiración y la actividad de las enzimas oxidantes. Maust *et al.* (2003) también estudiaron el metabolismo de carbohidratos, observando alteraciones notables en las palmas de cocotero afectadas por el amarillamiento letal.

Cenipalma ha realizado estudios para determinar el agente causal de la enfermedad sin resultados contundentes, pero con hipótesis dirigidas hacia pudriciones bacteriales de raíces y organismos como fitoplasmas (Gómez *et al.*, 2004). Otros estudios descartan la presencia de hongos, bacterias, virus, nematodos o phytomonas, y reconocen a los fitoplasmas como causantes de la enfermedad en estadios inicial, intermedio y avanzado de la enfermedad; igualmente precisaron que en la transmisión de la enfermedad está involucrado como vector un insecto chupador “saltahojas” del orden Homoptera (Álvarez, 2004). Aunque son evidentes los efectos fisiológicos que causan los patógenos en las plantas, muchos de los daños metabólicos que ocurren están poco documentados o entendidos. El objetivo de este trabajo fue estudiar los aspectos generales del metabolismo de carbohidratos en palmas afectadas por ML, determinando las concentraciones de almidón y azúcares en los órganos de las palmas afectadas, para tener una información básica que contribuya a la identificación del agente causal, sustentada en las características del daño fisiológico causado por los patógenos probablemente involucrados.

## Materiales y métodos

El trabajo de investigación se realizó en la Plantación Palmar del Oriente S.A., ubicada en la zona oriental del país, a 24 km del municipio de Villanueva (Casanare), a 4°30'15" N y 72°56'20" W, 27°C temperatura media, precipitación de 2.426 mm año<sup>-1</sup> y brillo solar de 1.860 h año<sup>-1</sup>. Para el estudio se tomaron cuatro grupos de cinco palmas: 1) palmas sanas fuera de los lotes foco (SFF); 2) palmas sanas dentro de los lotes foco (SDF); 3) palmas sospechosas de presentar la enfermedad (SOS) y 4) palmas con síntomas iniciales la enfermedad (INI). Las palmas sanas seleccionadas no presentaban deficiencias nutricionales visibles ni daños producidos por insectos (y tampoco se observó

clorosis en ningún tercio foliar), flecha sana y tamaño normal, con racimos sanos, brillantes y de buen tamaño. Las palmas sospechosas presentaban amarillamiento tenue en el tercio superior de las hojas (1-4), flechas sanas y pérdida de brillo en uno de los racimos presentes. Las palmas con síntomas iniciales presentaban flechas sanas, amarillamiento en el tercio superior, necrosis en algunos folíolos, racimos con pérdida de brillo y alguna hoja seca en el tercio inferior.

Se establecieron las concentraciones de azúcares totales, azúcares reductores y azúcares no reductores en muestras de raíces, hojas y estipes de cada una de las palmas seleccionadas. Para las determinaciones de laboratorio se tomaron muestras de ocho folíolos centrales de las hojas 1, 9, 17, 25 y 33; se seleccionaron folíolos que no presentarían deficiencias nutricionales ni daños mecánicos o por insectos fitófagos. Se tomaron tres muestras en la parte alta, media y baja del estípote de cada palma; cada muestra se extrajo con cincel tomando de la parte central un cubo, acción que se llevó a cabo para no tumbar la palma, y se analizó la parte central del cubo de tejido del estipe. Los resultados de los análisis de la parte alta, media y baja del estipe se promediaron para expresar la concentración de carbohidratos en el estipe. Las muestras de raíces se tomaron a 15 cm de profundidad, una muestra se tomó entre las calles y la otra muestra se tomó entre las palmas, cada una con cinco repeticiones. Las muestras de raíces, hojas y estipes se secaron en horno de ventilación forzada a 105°C durante 24 h hasta peso constante, luego se molieron, se homogeneizaron las submuestras y se dejó una muestra por cada órgano de la palma. A cada una de las muestras secas se les determinó azúcares totales (antrona), azúcares reductores (método de Nelson) y, por diferencia, los azúcares no reductores, en el Laboratorio de Agroempresas Rurales del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Los datos generados fueron sometidos a análisis de varianza, y para la comparación de medias se utilizó la prueba de rango múltiple de Tukey ( $P \leq 0,05$ ) utilizando el programa estadístico SAS® (Cary, NC).

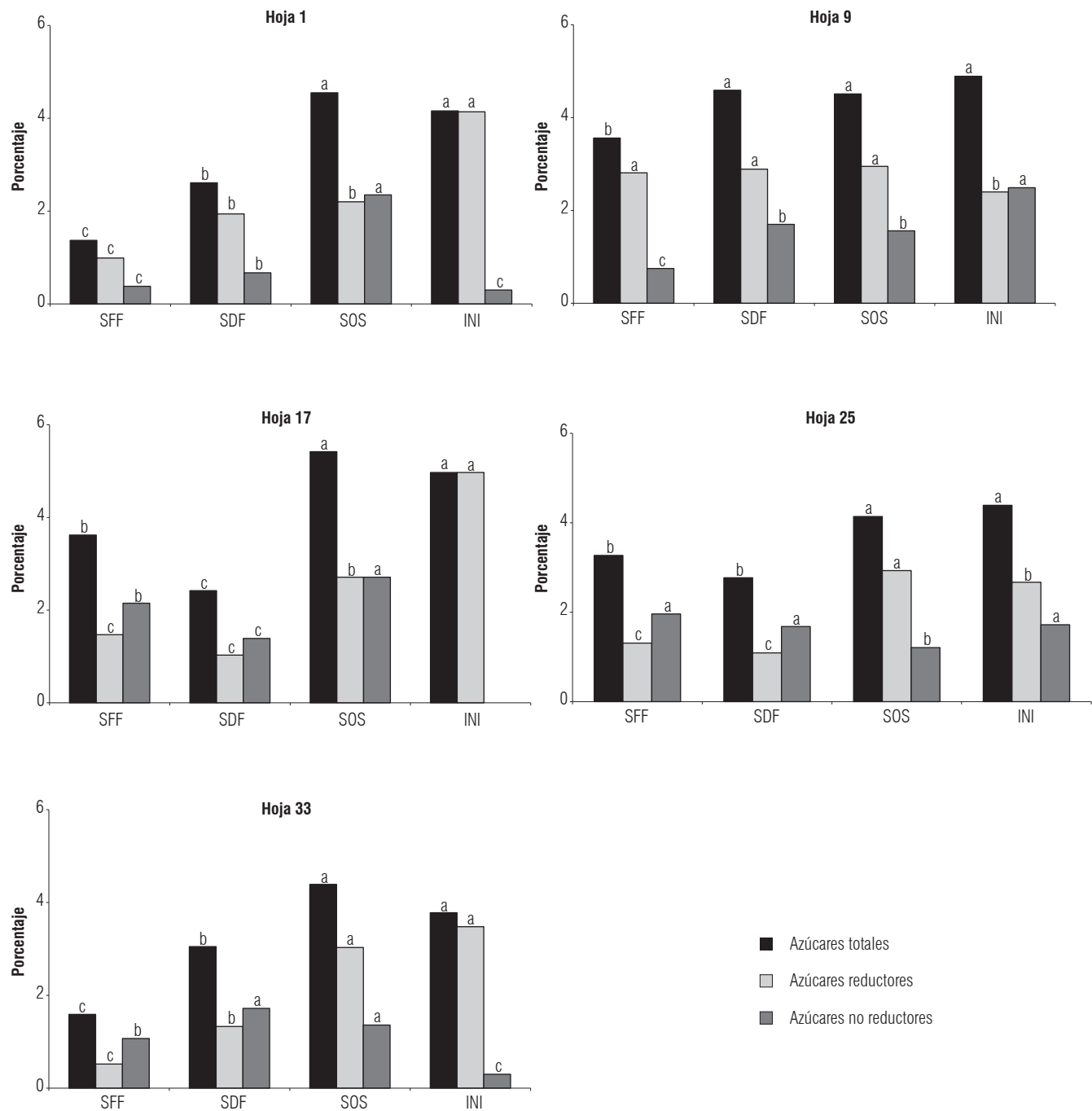
## Resultados y discusión

En la naturaleza se encuentran azúcares como sacarosa, glucosa, fructosa, manosa y galactosa, siendo la glucosa el monosacárido más abundante. Todos los azúcares monosacáridos son compuestos reductores, es decir, carbohidratos que contienen un grupo aldehído libre, y son capaces de transferir electrones (reducir) a los iones metálicos de una solución. Los principales productos de almacenamiento en la hoja que se acumulan en las horas de luz suelen ser

sacarosa (azúcar no reductor) y almidón, pero sólo la sacarosa es transportada hacia los demás órganos de la planta. Los azúcares reductores, como glucosa y fructosa, son mucho menos abundantes que la sacarosa en las células fotosintéticas (Salisbury y Ross, 2000). El almidón es el principal carbohidrato de reserva en la mayoría de las plantas (Jenner, 1982).

La Fig. 4 presenta las concentraciones de azúcares en las hojas del mismo espiral filotáxico de las palmas estudiadas. En todas las hojas, se observa que los azúcares reductores representan la mayor proporción de los azúcares totales, y ambos se incrementaron significativamente en las palmas con síntomas iniciales de presentar la enfermedad (INI) y en las sospechosas de presentar la enfermedad (SOS), en comparación con las palmas sanas fuera y dentro del foco (SFF y SDF); los azúcares no reductores, por el contrario, se redujeron notablemente en las hojas de nivel 1, 17 y 33 de las palmas con síntomas iniciales (INI). Estos hallazgos coinciden con estudios realizados por Maust *et al.* (2003) sobre el efecto de la enfermedad, amarillamiento letal del cocotero (causado por un fitoplasma) y sobre el metabolismo de los carbohidratos, donde encontraron que las concentraciones de almidón y azúcares se incrementaron lentamente en hojas recientemente expandidas (hoja 4) y más rápidamente en hojas intermedias (hoja 14) con el avance de la enfermedad, antes de disminuir en los estados más avanzados de la misma. El incremento más rápido de los niveles de carbohidratos en hojas intermedias que en hojas jóvenes desarrolladas podría estar relacionado con el hecho de que las hojas intermedias presentan racimos en su axila y son la principal fuente de fotoasimilados para el desarrollo de estos, mientras que las hojas jóvenes recientemente expandidas apenas comienzan a convertirse en fuentes (Maust *et al.*, 2003). En palmas de coco afectadas por fitoplasmas, las concentraciones de azúcares totales y reductores se incrementaron en las hojas mientras disminuyeron en las raíces por impedimento del transporte en el floema (Mathew, 1977). La mayor acumulación de azúcares en hojas de árboles de perales afectados por fitoplasmas se atribuye a la reducción del transporte de fotoasimilados en el floema (Catlin *et al.*, 1975).

En hojas de banano afectadas por el hongo *Mycosphaerella fijiensis*, causante de la sigatoka negra, también se observó que el patógeno alteró el metabolismo de los carbohidratos al incrementarse el contenido de azúcares totales, reductores y no reductores en las hojas como consecuencia de la acción del hongo en los tejidos foliares, lo cual se relaciona con la menor cantidad de fotoasimilados en el floema, principalmente sacarosa, cuya síntesis en la hoja y translocación

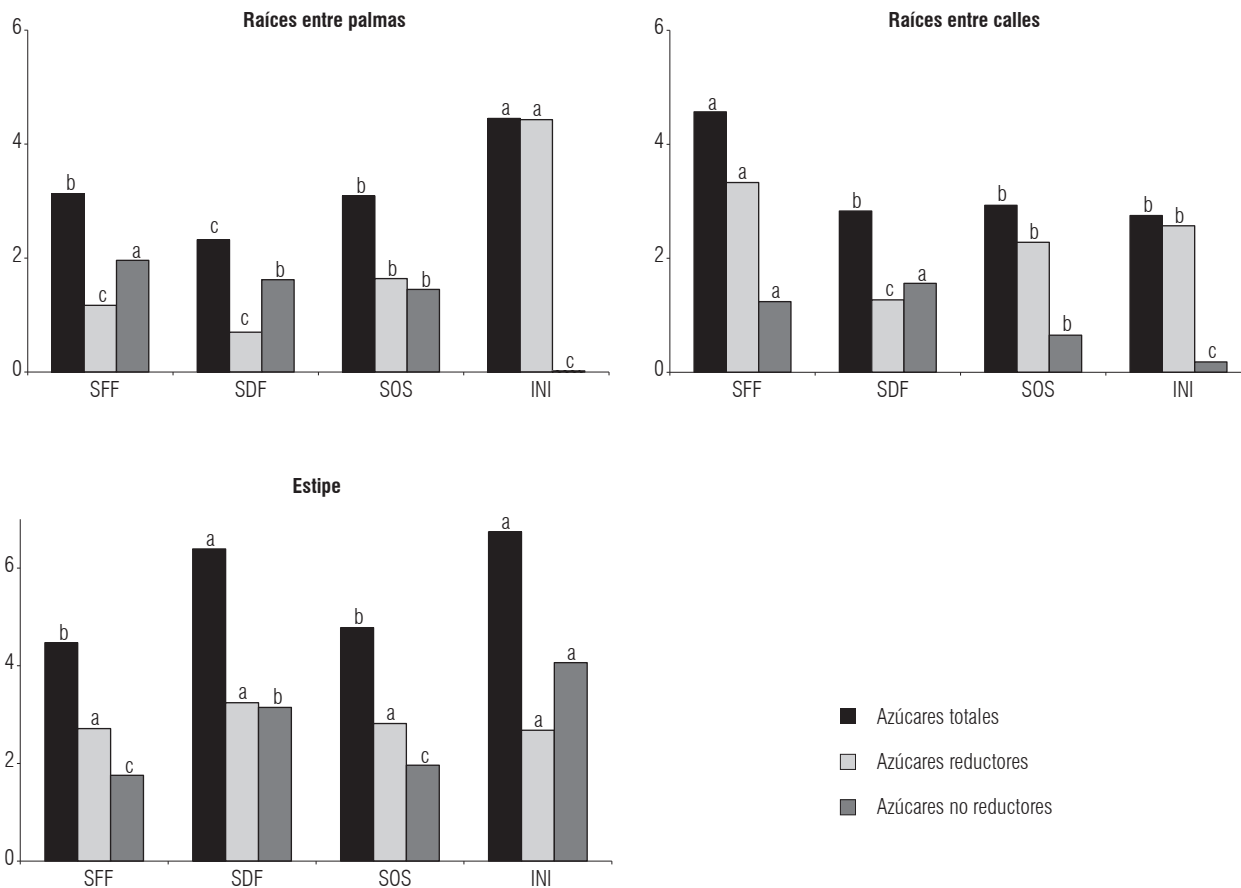


**FIGURA 4.** Concentración de azúcares en hojas de palmas afectadas por marchitez letal (ML). Sanas fuera del foco (SFF), sanas dentro de foco (SDF), sospechosas (SOS), iniciales (INI). Para cada grupo de carbohidratos, los promedios con letras distintas indican diferencia según prueba de Tukey ( $P \leq 0,05$ ).

posterior están afectadas por acción del hongo (Rodríguez y Cayón, 2008).

La Fig. 5 presenta la concentración de azúcares en las raíces y estipe de las palmas afectadas por ML. Se aprecia que todos los azúcares (totales, reductores y no reductores) disminuyeron significativamente en las raíces ubicadas

entre las calles de las palmas con síntomas iniciales (INI), sospechosas (SOS) e incluso en las sanas dentro del foco (SDF), mientras que en las raíces ubicadas entre las palmas esta tendencia a disminuir los azúcares solo se observó para los azúcares no reductores, los cuales fueron muy bajos en las palmas SOS y con síntomas iniciales (INI); no obstante, en contraste con lo anterior, los azúcares



**FIGURA 5.** Concentración de azúcares en raíces y estipe de palmas afectadas por marchitez letal (ML). Sanas fuera del foco (SFF), sanas dentro de foco (SDF), sospechosas (SOS), iniciales (INI). Para cada grupo de carbohidratos, los promedios con letras distintas indican diferencia según prueba de Tukey (Tukey  $P \leq 0,05$ ).

reductores y totales de las raíces entre palmas aumentaron notablemente en las palmas con síntomas de la ML (SOS, INI). Esta reducción del contenido de azúcares en las raíces en los estados iniciales de la enfermedad sugiere que la infección induce un estrés fisiológico generalizado de las raíces. En investigaciones exploratorias realizadas en la plantación Palmar del Oriente se observó que las raíces en las palmas afectadas por ML fueron muy pocas, lo cual sugiere que estas no pueden tomar adecuadamente el agua requerida para la nutrición y regulación de su temperatura foliar (Avellaneda, 2006; Avellaneda *et al.*, 2007; Ramírez *et al.*, 2004). En las raíces de palmas de coco con síntomas iniciales del “amarillamiento letal”, las concentraciones de azúcares reductores disminuyeron 65% comparados con las concentraciones en las raíces de plantas sanas (Maust *et al.*, 2003). Las tasas de respiración de las raíces también decrecieron en los estadios tempranos de la enfermedad, como consecuencia de la reducción de la concentración de azúcares en las raíces (Maust *et al.*, 2003; Islas-Flores *et al.*, 1999). Esta reducción de los carbohidratos en las

raíces podría deberse a la reducción de la fotosíntesis y a la incorporación de  $\text{CO}_2$  en carbohidratos con el desarrollo de la enfermedad. Sin embargo, estos autores sostienen que la reducción de las tasas fotosintéticas con el avance de los síntomas y el incremento de los niveles de carbohidratos durante los primeros estadios del “amarillamiento letal” sugiere que el transporte de azúcares desde las hojas hacia las raíces es más afectado por los fitoplasmas que por la reducción en la síntesis de carbohidratos.

Aunque en los estipes no se pudo observar una tendencia definida y contrastante en la concentración de azúcares en las palmas del estudio (Fig. 5), se evidenció que los azúcares totales fueron ligeramente mayores en las palmas con síntomas iniciales de la enfermedad (INI).

Los azúcares son el componente mayoritario de fluido del floema, ya que representan normalmente entre el 80 y el 90% de la materia seca total del fluido. La sacarosa es normalmente el azúcar más abundante, en ocasiones el único, del fluido del floema, y una de sus características

más importantes es su carácter no reductor (los carbonos anoméricos de los grupos aldehído y cetona están combinados formando un enlace glicosídico). En el floema no se encuentran azúcares reductores (glucosa, fructosa), siendo la sacarosa el azúcar de transporte preferencial en el floema (Salisbury y Ross, 2000; Azcón-Bieto y Talón, 2001). Las altas concentraciones de azúcares totales y reductores en las hojas de las palmas afectadas por ML y las muy bajas de azúcares no reductores (sacarosa) (Fig. 4) están indicando que, probablemente, el transporte de sacarosa en el floema está afectado por la infección inicial de ML y no por la síntesis de azúcares en las hojas. Esto muestra una alteración del metabolismo de los carbohidratos propia de los fitoplasmas, microorganismos sin pared celular que se localizan en el floema de las plantas, y sus concentraciones más altas ocurren en las áreas meristemáticas, como las puntas de las raíces, la región de crecimiento rápido de las hojas (raquis) y las inflorescencias en desarrollo, todos estos tejidos importadores de azúcares. Así mismo, los fitoplasmas, como muchos otros patógenos, pueden alterar la actividad de algunas enzimas en las plantas, como la invertasa para satisfacer sus necesidades de energía durante el crecimiento, afectando así el transporte de azúcares (Beakbane *et al.*, 1972; Van Die y Tammes, 1975; Escamilla *et al.*, 1995). Los fitoplasmas no son abundantes en las hojas ya formadas y otros órganos que son fuentes de azúcares, y son diseminados a través de la planta por el floema. Van Die y Tammes (1975) reportan que la necrosis del floema y la baja exudación de savia en palmas de coco afectadas por el fitoplasma sugieren que el transporte de azúcares por el floema está bloqueado debido a que la infección y multiplicación de los fitoplasmas en el floema pueden reducir drásticamente el transporte de azúcares hacia las raíces, porque en más del 94% de los sólidos solubles presentes en la savia floemática es sacarosa el azúcar de transporte. La multiplicación de los fitoplasmas en el floema causa reducción del transporte de sacarosa, lo cual lleva a una acumulación de carbohidratos en las hojas, inhibición de la fotosíntesis y reducción del suministro de azúcares desde las hojas hacia las raíces (Maust *et al.*, 2003).

La reducción del transporte de azúcares en el floema también se ha observado en estipes cortados de palmas de coco afectadas por el amarillamiento letal, en comparación con palmas sanas (Eden-Green y Waters, 1982) y en árboles de olmo afectados por la necrosis causada por fitoplasmas (Braun y Sinclair, 1978). La reducción del transporte de azúcares podría ser causada por el bloqueo físico de los tubos cribosos del floema por los fitoplasmas, por la formación de materiales como calosa en respuesta a la infección, o por la reducción de la carga de sacarosa en el floema (Maust *et al.*,

2003). La multiplicación de los fitoplasmas en el floema trae como consecuencia la reducción del transporte de sacarosa desde las hojas hacia las raíces (Maust *et al.*, 2003), lo cual concuerda con los resultados de este estudio, según el cual el transporte de los azúcares también fue disminuido en las palmas enfermas (Fig. 4).

Los resultados de este trabajo, al igual que los de Maust *et al.* (2003) en palmas de coco, demuestran la alteración en el metabolismo de los carbohidratos en las palmas de aceite afectadas por la ML, lo cual sugiere que los fitoplasmas también estén asociados con la enfermedad, por lo cual es recomendable profundizar y realizar otros estudios para determinar con precisión que el agente causal de la marchitez letal es un fitoplasma.

## Agradecimientos

Los autores expresan sus agradecimientos a la empresa Palmar del Oriente S.A., a Carlos Beltrán, Fernando Rodríguez y Rodrigo Bedoya, por permitirnos realizar el trabajo en la empresa, al señor Rubén Darío Bedoya y al personal de Sanidad vegetal por su valiosa colaboración en campo, a los Laboratorios de Biotecnología y Control de Calidad de la Extractora del Sur del Casanare, por su colaboración en el pesado y secado de las muestras para análisis, y a Teresa Sánchez del Laboratorio de Agroempresas Rurales del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), por su colaboración en el análisis de los carbohidratos.

## Literatura citada

- Álvarez, E. 2004. Identificación de un fitoplasma asociado con la Marchitez Letal en palma de aceite (*Elaeis guineensis*). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.
- Avellaneda, C. 2006. Aspectos fisiológicos asociados a la marchitez letal de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). Trabajo de grado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Avellaneda, C., G. Cayón y F. Rodríguez. 2007. Aspectos fisiológicos asociados a la marchitez letal de la palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.). Palmas 28, 373-382.
- Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 2001. Fundamentos de fisiología vegetal. McGraw-Hill/Interamericana, Barcelona, España.
- Beakbane, A.B., C.H.W. Slater y A.F. Posnett. 1972. Mycoplasmas in the phloem of coconut, *Cocos nucifera* L., with lethal yellowing disease. J. Hort. Sci. 47, 265-267.
- Braun, E.J. y W.A. Sinclair. 1978. Translocation in phloem necrosis diseased American elm seedlings. Phytopathol. 68, 1733-1737.
- Calvache, H., C. Castilla, J. Sánchez, J. Tovar, D. Gutiérrez, M. Hernández, J. Berdugo y J. Ramírez. 2004. Avances en el estudio de la Marchitez Letal. Palmas 25(2), 205-209.

- Catlin, P.B., E.A. Olson y J.A. Beutel. 1975. Reduced translocation of carbon and nitrogen from leaves with symptoms of pearl curl. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100, 184-187.
- Eden-Green, S.J. y H. Waters. 1982. Collection and properties of phloem sap from healthy and LY-disease coconut palms in Jamaica. *Phytopathol.* 72(6), 667-672.
- Escamilla, J.A., N.A. Harrison, H. Núñez, L. Alpizar, I. Córdova, I. Isla-Flores y C. Oropeza. 1995. Practical use of DNA probes for the detection of lethal yellowing of *Cocos nucifera* L. in Mexico. pp. 93-99. En: Oropeza, C., F.W. Howard y G.R. Ashburner (eds.). *Lethal yellowing: research and practical aspects*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- Gómez, P.L., F. Munévar y J.P. Tovar. 2004. Characteristics and management of the main diseases of oil palm in Colombia. p. 14. En: *International Conference on Pest and Diseases of Importance to the Oil Palm Industry. Fostering Global Cooperation in Instituting Quarantine Shield*. MPOB, Kuala Lumpur, Malaysia.
- Islas-Flores, I., J.M. Santamaría, I. Córdova y C. Oropeza. 1999. Biochemical changes in roots of coconut palms (*Cocos nucifera* L.) affected by lethal yellowing. *J. Plant Physiol.* 155, 48-53.
- Jenner, C.F. 1982. Storage of starch. pp. 700-747. En: Loewus, F.A. y W. Tanner (eds.). *Encyclopedia of plant physiology*. New series, 13A. Plant carbohydrates I. Intracellular carbohydrates. Springer-Verlag, Berlín.
- Llácer, G., M.R. López, A. Trapero y A. Bello. 2000. *Patología vegetal*. Tomo I. Grupo Mundi-Prensa, Madrid.
- Mathew, C. 1977. Changes in carbohydrate contents of coconut palm affected by root wilt disease. *J. Plant. Crops* 5, 84-88.
- Maust, B.E., F. Espadas, C. Talavera, M. Aguilar, J.M. Santamaría y C. Oropeza. 2003. Changes in carbohydrate metabolism in coconut palms infected with the lethal yellowing phytoplasma. *Phytopathol.* 93(8), 976-981.
- Rodríguez, P. y G. Cayón. 2008. Efecto de *Mycosphaerella fijiensis* sobre la fisiología de la hoja de banano. *Agron. Colomb.* 26(2), 256-265.
- Salisbury, F.B. y C.W. Ross. 2000. *Fisiología de las plantas*. Tomo 2. Bioquímica vegetal. International Thomson Editores, Madrid.
- Van Die, J. y P.M.L. Tammes. 1975. Phloem exudation from monocotyledonous axes. pp. 196-222. En: Zimmerman, M.H. y J.A. Milburn (eds.). *Encyclopedia of plant physiology*. New Series. Volumen I. Transport in plants. I. Phloem transport. Springer-Verlag, New York, NY.

