

Cambios estacionales en la concentración de azúcares solubles en órganos perennes de nogal [(*Carya illinoensis* (Wangenh.) Koch)]

Seasonal changes in soluble sugar concentration in pecan perennial organs (*Carya illinoensis* [Wangenh.] Koch)

Luis Manuel Valenzuela-Núñez¹, Edwin Amir Briceño-Contreras², Juan Ramón Esparza-Rivera³, Cristina García-De la Peña^{1*}, Geremías Rodríguez-Bautista⁴, Juan Antonio Núñez-Colima²

¹Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango. Av. Universidad s/n. Fracc. Filadelfia, Gómez Palacio, Durango, México. C.P. 35010. *Correo electrónico: cristina.garcia@ujed.mx

²Programa de Posgrado en Ciencias en Producción Agropecuaria, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.

³Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Juárez del Estado de Durango.

⁴ Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara.

*Autor de correspondencia

Resumen

El transporte de azúcares de tejidos de asimilación a tejidos de reserva determina el crecimiento o el almacenamiento reproductivo vegetal. El objetivo fue determinar las concentraciones de azúcares solubles en nogal pecanero crecidos en una huerta ubicada en Torreón, Coahuila, durante las etapas de producción y letargo. Se tomaron muestras de raíz, tallo, rama y brote emitido del año (crecimiento anual) en cuatro árboles adultos. Durante el letargo se observaron mayores concentraciones de azúcares solubles que durante la etapa de producción. La raíz y los brotes anuales tuvieron concentraciones similares, más altas que los otros dos órganos. La menor concentración se encontró siempre en las ramas. El tallo presentó una concentración similar a las ramas durante la etapa de producción, mientras que, en la etapa de letargo, el tallo tuvo mayor concentración de azúcares que las ramas. A pesar de que la raíz presenta las mayores concentraciones de azúcares solubles, el tallo, por su tamaño, acumula la mayor cantidad de azúcares totales a nivel de todo el árbol. Se estimó que el porcentaje de los azúcares solubles del total del carbono contenido en la biomasa representa un valor porcentual de 66%.

Palabras clave: Carbohidratos; frutales; fenología; carbono; *Carya illinoensis*.

Abstract

Transport of sugars from assimilation tissues to reserve tissues determines growth or reproductive storage. The objective was to determine the concentrations of soluble sugars in pecan tree grown in an orchard located in Torreón, Coahuila, during the stages of production and dormancy. Samples of root, stem, branch, and bud emitted from the year (annual growth) were taken from four adult trees. During the dormancy higher concentrations of soluble sugars were observed than during the production stage. Root and annual outbreaks had similar concentrations, higher than the other two organs. The lowest concentration was always found in branches. Stem had a concentration similar to the branches during the production stage, while in the dormant stage, the stem had a higher concentration of sugars than the branches. Although the root has the highest concentrations of soluble sugars, the stem, by its size, accumulates the greatest amount of total sugars in the whole tree. It was estimated that the percentage of soluble sugars of the total carbon contained in the biomass represents a percentage value of 66%.

Keywords: Carbohydrates; fruit trees; phenology; carbon; *Carya illinoensis*.

Recibido: 29 de octubre de 2018

Aceptado: 15 de agosto de 2019

Publicado: 30 de octubre de 2019

Como citar: Valenzuela-Núñez, L. M., Briceño-Contreras, E. A., Esparza-Rivera, J. R., García-De la Peña, C., Rodríguez-Bautista, G., & Núñez-Colima, J. A. (2019). Cambios estacionales en la concentración de azúcares solubles en órganos perennes de nogal [(*Carya illinoensis* (Wangenh.) Koch)]. *Acta Universitaria* 29, e2423. doi: <http://doi.org/10.15174/au.2019.2423>

Introducción

El nogal pecanero (*Carya illinoensis* [Wangenh.] K. Koch) es un frutal caducifolio de la familia Juglandaceae (*United States Department of Agriculture* [USDA]-*Natural Resources Conservation Service* [NRCS], 2016) que puede medir 30 m con una longevidad de hasta 100 años (Madero, 2003; Muncharaz-Pou, 2012). Es una especie cultivada bajo riego en México con 121 613 ha para su aprovechamiento comercial (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera [SIAP]- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación [Sagarpa], 2017), principalmente en las regiones que presentan régimen climático de árido a semiárido (Gardea, Martínez-Téllez & Yahia, 2011; Martínez-Díaz & Jiménez-León, 2008). La producción de nuez en México se concentra en los estados del norte (Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Durango y Sonora), con un total de 92% de la producción nacional (García-Hernández *et al.*, 2009; Orona Castillo *et al.*, 2006; Zermeño-González *et al.*, 2014).

El nogal como cultivo se introdujo en la Comarca Lagunera en 1948 (Potisek, González, Valenzuela, González & Velásquez, 2010) donde el valor de la producción ocupa el primer lugar entre los frutales (García-Hernández *et al.*, 2009), con una producción de 9376.6 t, un valor aproximado de 29,608.82 USD y una superficie sembrada de 8914.4 ha (Briceño Contreras *et al.*, 2018; SIAP-Sagarpa, 2015). El rendimiento máximo de la producción de nuez en 2015 fue de 1.20 t•ha⁻¹ a 1.33 t•ha⁻¹, con un mínimo de 0.64 t•ha⁻¹ a 0.95 t•ha⁻¹ (Briceño Contreras *et al.*, 2018; Medina-Morales & Cano-Ríos, 2002; SIAP-Sagarpa, 2015).

Uno de los aspectos importantes para la estimación de la captura de carbono es el estudio de los carbohidratos no estructurales, que son de vital importancia para las estrategias de sobrevivencia de los árboles y las plantas leñosas perennes (Gilson *et al.*, 2014). Los carbohidratos no estructurales constituyen la fracción de carbohidratos que no son parte de la pared celular en las plantas y que son movilizados para realizar funciones metabólicas como aportación de energía, así como la formación de otros compuestos como los fenólicos. Son reservas potenciales de carbono en muchos tipos de árboles, incluyendo las especies caducifolias. Los carbohidratos no estructurales pueden ser solubles como la sacarosa, la glucosa y los fructanos, o no solubles como la amilosa y la amilopectina (almidón).

En las coníferas y latifoliadas, los azúcares solubles son los principales carbohidratos de transporte (Hagedorn *et al.*, 2016; Lehmann, Gamarra, Kahmen, Siegwolf & Saurer, 2017). Al igual que en las plantas herbáceas, los fotoasimilados en los árboles se transportan desde tejidos fotosintéticos a los tejidos no fotosintéticos (Chrestin, Marin, Jacob & D'Auzac, 2018; Woodruff, 2014).

Los órganos perennes (ramas y tronco) no solo están involucrados en el transporte del carbono, sino que los tejidos de la albura y la corteza son también los principales compartimentos de almacenamiento de carbono (Lemoine *et al.*, 2013; Li, Xiong, Gu, Wang & Guo, 2015). Durante la formación del duramen, los carbohidratos son los substratos primarios para la síntesis de metabolitos secundarios, como los fenólicos, compuestos que contribuyen al color y la durabilidad natural de la madera (Magel, Jay-Allemand & Ziegler, 1994). El contenido de carbohidratos en la raíz también es importante para la interacción de la planta con las micorrizas y otras simbiosis microbianas para la adquisición de minerales en el suelo (Dovis *et al.*, 2014; Hartmann & Trumbore, 2016).

La asignación y distribución de carbohidratos entre y dentro de los órganos individuales de un árbol depende de los efectos ontogenéticos (Saveyn, Steppe, Ubierna & Dawson, 2010), nutrición mineral (Brunetto, Wellington Bastos de Melo, Toselli, Quartieri & Tagliavini, 2015), gases tóxicos (Magel, Einig & Hampp, 2000), clima (Osakabe, Osakabe, Shinozaki & Tran, 2014), interacciones patogénicas (Veillet, Gaillard, Coutos-Thévenot & La Camera, 2016; Zhao, Liu, Wang & Xu, 2013) e interacciones simbióticas (Bonfante & Genre, 2010).

Las especies caducifolias pierden su follaje durante el periodo invernal, permaneciendo viables en estado latente gracias a las reservas almacenadas en los órganos perennes, lo que les permite mantener el metabolismo en esta etapa (letargo), ya que la asimilación de nutrientes de la planta disminuye notablemente o es casi nula debido a que el aparato fotosintético no es funcional (Bazot, Barthes, Blanot & Fresneau, 2013; Tarkowski & Van den Ende, 2015; Valenzuela-Núñez, Maillard, González-Barríos & González-Cervantes, 2014). Por otra parte, la hidrólisis del almidón en azúcares solubles permite, resistir a las temperaturas bajas funcionando como agentes osmóticos (Nägele & Heyer, 2013; Peng, Zhu, Duan & Liu 2014). Una vez que finaliza el período de letargo, las reservas almacenadas en los órganos perennes permiten que se inicie la formación de follaje nuevo (Ashton & Kelty, 2017; Knapp, Olson & Dey, 2017; Nzunda, Griffiths & Lawes, 2008).

Los compuestos de reserva o reservas vegetativas son componentes o elementos acumulados durante un período de abundancia con el fin de que estén disponibles en una etapa posterior, o ser utilizados durante temporadas desfavorables (Chapin, Schulze & Mooney, 1990). Las principales reservas vegetativas de las plantas perennes son el almidón y los azúcares solubles (Dickson, 1989; Kramer & Kozlowski, 1979; Titus & Kang, 1982). La dinámica de los carbohidratos es un proceso metabólico que depende de la síntesis, almacenamiento, transporte y degradación de cada compuesto. La asimilación del carbono se da en los tejidos fotosintéticos como las hojas verdes, y el carbono después se distribuye hacia los órganos de reserva, como los tallos y raíces. Los azúcares solubles son los principales carbohidratos que se transportan a larga distancia en muchas especies vegetales a través del floema y se almacenan en los tejidos de los órganos perennes (Julius, Leach, Tran, Mertz & Braun, 2017). El transporte de azúcares solubles de los tejidos de asimilación a los tejidos de reserva es uno de los principales factores determinantes del crecimiento de las plantas y la producción de frutos y semillas (Durand *et al.*, 2018; Gilson *et al.*, 2014; Richardson *et al.*, 2013), por lo que el objetivo de la presente investigación fue cuantificar las concentraciones de azúcares solubles en dos etapas vegetativas en árboles de *Carya illinoensis*, así como la contribución de estos carbohidratos a la fracción de carbono contenido en la biomasa.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la huerta experimental de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro Unidad Laguna ubicada en las coordenadas 25° 33' 22.63" LO y -103° 22' 07.77" LW, ubicada en Torreón, Coahuila, México. Se encuentra bajo manejo agronómico con riego por inundación con agua de pozo. La edad de los árboles en promedio es de 40 años; la variedad establecida es Western; la densidad de plantación es de 100 árboles ha⁻¹ establecidos en marco real. El calendario incluye ocho riegos con intervalos de 12 a 47 días, dependiendo de la etapa fenológica con lámina de riego total de 748 mm al año. El pH del agua es 8.2 y la conductividad eléctrica 1480 microohmios cm⁻¹.

El clima de la región es seco desértico, con una precipitación principalmente durante el verano, con una media anual de 230 mm (Instituto Mexicano de Tecnología del Agua [IMTA], 2005) y con una altitud de 1120 m s.n.m. (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI], 2012).

Muestreo

Los árboles (variedad Western) se eligieron de forma intercalada en la parte media de la parcela (para evitar el efecto de borde) a cuatro árboles adultos, con edad promedio de 40 años. En cada árbol se tomaron dos muestras de las siguientes partes: raíz principal (30 cm de profundidad), tallo (una viruta con un taladro

Pressler® a 1.30 m de altura), rama (una viruta con un taladro Pressler® en la parte media de la rama, con un promedio de 2 cm de grosor) y brote emitido del año (crecimiento anual, con un promedio de 10 cm de largo). Las etapas fenológicas que se evaluaron fueron: producción (muestreo en el mes de agosto, durante la época de lluvias, cuando el árbol se encuentra en producción de frutos y con el máximo crecimiento vegetativo) y letargo (muestreo en los meses de diciembre y enero, durante la época de secas, cuando el árbol se encuentra defoliado sin crecimiento vegetativo).

Las muestras de tallo y ramas se tomaron en forma de virutas con la ayuda de un taladro Pressler (Haglöf ® Långsele, Sweden). Las muestras de crecimientos anuales fueron obtenidas con la ayuda de un serrucho convencional, y para la muestra de raíz se llevó a cabo la extracción haciendo una zanja pequeña para localizar la raíz principal.

Las muestras se limpiaron y se colocaron en bolsas de aluminio perforadas para almacenarlas en una hielera y ser congeladas inmediatamente con nitrógeno líquido, con la finalidad de detener todos los procesos bioquímicos en los tejidos. Las muestras se almacenaron a -70 °C en un ultracongelador (Revco Value Plus® ThermoScientific® Waltham, United States) y, posteriormente, se liofilizaron (Labconco Freezone Triad® Freeze Dry Systems® Kansas City, United States) durante siete días a -40 °C para deshidratar las muestras y detener la actividad metabólica. Las muestras deshidratadas se pulverizaron con un molino de cuchillas (Fritsch Pulverisette 15® Idar-Oberstein, Germany) para obtener un polvo fino. Posteriormente, se pesaron 10 mg de materia seca en microtubos (MCT-200-C Clear Axygen Scientific® Schwerte, Germany) en una balanza analítica (PW 250 Adam® Oxford, United States).

Determinación de la biomasa

Para calcular el contenido total de carbohidratos de toda la planta, las concentraciones de azúcares solubles en cada tejido se multiplicaron por la biomasa estimada de cada uno de los árboles. Barbaroux & Bréda (2002) demostraron que el duramen no contiene ningún tipo de reservas y, en dado caso de existir, no se removilizan, puesto que está constituido de células muertas. La longitud de la albura se midió directamente en las virutas de madera muestreada. La albura del nogal es visualmente reconocible por su color más claro y la ausencia de grandes vasos en la madera temprana. En ramas y raíces no se visualizó madera correspondiente a duramen, por lo que se consideró que toda la madera era la albura. La biomasa de raíces se determinó a partir de los diámetros de acuerdo con la metodología de Drexhage, Chauvière, Colin & Nielsen (1999):

$$[1] \log(\text{biomasa de raíz en kg}) = -1.56 + 2.44 * \log(\text{diámetro a 1.30m})$$

La biomasa de ramas se estimó por diferencia entre la biomasa total del árbol [2], y la biomasa del tallo [3] de acuerdo con Brucciamacchie (1982):

$$[2] \text{biomasa total del árbol (g)} = 484.7 * \text{diámetro a 1.30m} * 414.4 * \text{diámetro a 1.30m}^2$$

$$[3] \text{biomasa del tallo (g)} = -320.9 * \text{diámetro a 1.30} * 332.2 * \text{diámetro a 1.30}^2$$

$$[4] \text{biomasa de ramas (g)} = [1] - [2]$$

Para calcular el volumen de cada órgano de los árboles, se utilizaron los valores de densidad de la madera determinados para nogal por el Instituto Nacional de Tecnología Industrial (INTI)- Centro de Investigación y Desarrollo de la Industria de la Madera y Afines (CITEMA) (2003) y las ecuaciones alométricas en *Carya* según Rodríguez Laguna, Jiménez Pérez, Aguirre Calderón & Treviño Garza (2006).

Análisis bioquímico

Para cuantificar los azúcares solubles se estableció una curva de calibración utilizando glucosa (*Sigma Aldrich® Saint Louis, United States*) como estándar, realizando concentraciones conocidas para su lectura a 625 nm en el espectrofotómetro UV-Visible (*Genesys 20® Thermo Scientific® Waltham, United States*).

Para determinar la concentración de azúcares solubles se utilizó la metodología de Van Handel (1968). Se pesaron 10 mg de polvo de la biomasa liofilizada en un tubo Eppendorf de 2 mL (MCT-200-C Clear Axygen Scientific® Schwerte, Germany) en una balanza analítica (PW 250 Adam® Oxford, United States), se le colocó un balín de acero inoxidable y 500 µL de una solución de extracción (metanol/agua 70/30). Posteriormente, se pasó a un agitador (Vortex Mixer® Scilogex® Rocky Hill, United States) durante 5 min. Las muestras se centrifugaron (Spectrafuge 16M® Labnet International, Edison, United States) a 10 000 rpm a una temperatura de 4 °C por 15 min. La extracción se colocó en un tubo Eppendorf limpio de 2 mL (MCT-200-C Clear Axygen Scientific® Schwerte, Germany). La extracción se repitió dos veces más.

Los tres extractos crudos se mezclaron en un solo microtubo y de esta mezcla se extrajeron 100 µL y se conjuntó con 1 mL de solución compuesta por 76 mL of H₂SO₄, 30 mL of H₂O en 150 mg de antrona; posteriormente, se hirvieron durante 10 minutos y después se dejaron enfriar a temperatura ambiente. Una vez enfriados, la lectura de la absorbancia se tomó a 625 nm. Los análisis se realizaron por triplicado.

Determinación del C-total

La determinación del carbono total en las muestras se llevó a cabo mediante los procedimientos establecidos en la *American Society of Testing Materials* (ASTM) (2001) D02-84R07: *Test Method for Ash in Wood*.

Contribución de los azúcares solubles al C-total. El contenido de azúcares solubles en la biomasa se convirtió en mg de C/g de materia seca con la finalidad de estimar la contribución de los azúcares solubles al C-total usando el factor de conversión derivado de la masa molecular de la glucosa, que corresponde a 0.40 g de C/g de glucosa (Valenzuela-Núñez et al., 2014).

Análisis estadístico

Para comparar las concentraciones de azúcares solubles entre los distintos órganos perennes del nogal se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis; en caso de observarse diferencia significativa, se empleó la prueba de comparación múltiple de medianas de Conover. Asimismo, para probar diferencia significativa entre etapas fenológicas se utilizó la prueba de Mann-Whitney. Estas pruebas se consideraron significativas a nivel de $p \leq 0.05$.

Resultados

Los resultados obtenidos mostraron que existen diferencias significativas entre medianas de concentración de azúcares solubles entre órganos ($H = 17.15$ g.l. = 3, $2 p = 0.000$, figura 1), siendo la raíz ($\bar{X} = 43.55$ mg•g MS⁻¹), el tallo ($\bar{X} = 41.86$ mg•g MS⁻¹) y los brotes anuales ($\bar{X} = 42.85$ mg•g MS⁻¹) los que presentaron mayor concentración de azúcares solubles en la etapa de letargo, mientras que la rama presentó la concentración menor ($\bar{X} = 35.29$ mg•g MS⁻¹). En la etapa de producción, la raíz ($\bar{X} = 28.81$ mg•g MS⁻¹) y los brotes anuales ($\bar{X} = 20.24$ mg•g MS⁻¹) presentaron las concentraciones mayores de azúcares solubles, mientras que el tallo ($\bar{X} = 17.32$ mg•g MS⁻¹) y la rama ($\bar{X} = 15.62$ mg•g MS⁻¹) presentaron las concentraciones menores. Las mayores concentraciones de azúcares solubles fueron significativamente mayores durante la etapa de letargo que durante la etapa de producción ($U = 0.000$, $p = 0.001$, tabla 1).

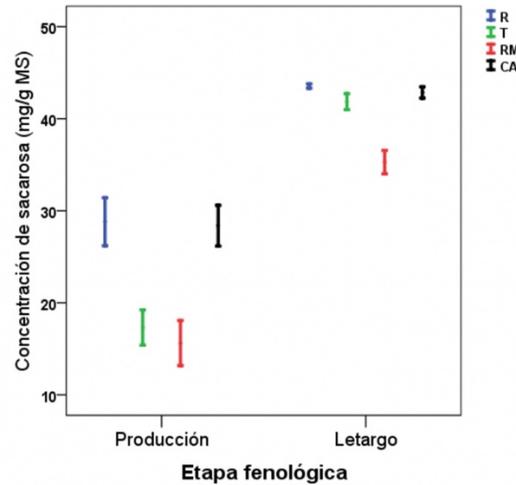


Figura 1. Media y error estándar de la concentración en mg de azúcares solubles $\cdot g^{-1}$ MS en raíz (R), tronco (T), rama (RM) y brote anual (CA) en dos etapas fenológicas en nogal pecanero (*Carya illinoensis*).
Fuente: Elaboración propia al procesar los datos estadísticos obtenidos en el estudio.

Tabla 1. Prueba de Mann-Whitney para la concentración de azúcares solubles (mg de azúcares solubles por gramo de materia seca en raíz (R), tronco (T), rama (RM) y brote anual (CA) en dos etapas fenológicas en nogal pecanero [*Carya illinoensis*]).

	Raíz	Tallo	Rama	CA
U de Mann-Whitney	0.000	0.000	0.000	0.000
P	0.001	0.001	0.001	0.001

Fuente: Elaboración propia a partir de las pruebas estadísticas aplicadas a los datos obtenidos en el estudio.

La biomasa expresada en kg de cada uno de los árboles se muestra en la tabla 2. Los resultados de contenido de carbono en azúcares solubles y carbono contenido en los azúcares solubles (C-azúcares solubles) con respecto a la biomasa total del árbol se muestran en las figuras 3 y 4, en los que puede observarse un alto contenido de azúcares solubles y C-azúcares solubles en la etapa de letargo. El contenido es mucho mayor en el tallo con respecto a la raíz, siendo que es la raíz la que presenta las mayores concentraciones de azúcares solubles. Se pudo observar que el porcentaje del C-azúcares solubles corresponde a alrededor del 66% con respecto al contenido total de azúcares solubles.

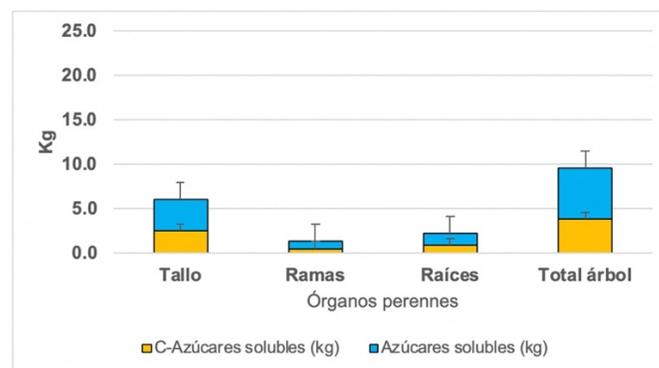


Figura 2. Contenido de azúcares solubles y contribución del carbono contenido en azúcares solubles (kg) con respecto a la biomasa en órganos perennes de nogal (*Carya illinoensis*) en la etapa de producción.

Fuente: Elaboración propia a partir de los datos obtenidos en el estudio.

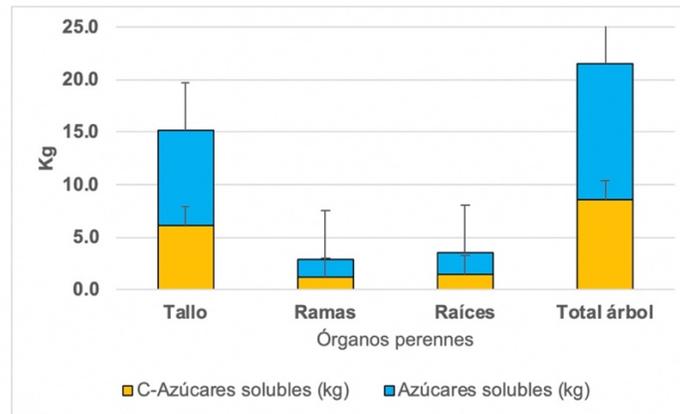


Figura 3. Contenido de azúcares solubles y contribución del carbono contenido en azúcares solubles (kg) con respecto a la biomasa en órganos perennes de nogal (*Carya illinoensis*) en la etapa de letargo.

Fuente: Elaboración propia a partir de los datos obtenidos en el estudio.

La raíz y tallo comprendieron la mayor parte de la biomasa total de los árboles de nogal (tabla 2).

Tabla 2. Biomasa de los órganos perennes de las unidades experimentales (árboles) en el campo experimental de la UAAAN UL expresada en kilogramos (kg).

Biomasa del tallo (kg)	281.56	234.39	521.31	425.61
Biomasa de ramas (kg)	67.17	55.72	125.61	102.25
Biomasa de raíces (kg)	107.14	86.00	224.74	176.03
Biomasa total del árbol (kg)	455.87	376.10	871.66	703.89

Fuente: Elaboración propia a partir de los datos obtenidos en el estudio.

Discusión

El estudio de carbohidratos como los azúcares solubles es de especial relevancia por su papel en la sobrevivencia de los árboles y planas perennes, además de constituir reservas potenciales (Gilson *et al.*, 2014).

La raíz, el tallo y los crecimientos anuales presentaron las concentraciones más altas de azúcares solubles con respecto a la observada en las ramas. Esto coincide con lo reportado por Hartmann & Trumbore (2016) para el caso de las especies arbóreas de clima templado. Esto también concuerda con lo reportado por Lemoine *et al.* (2013) y Li *et al.* (2015), quienes encontraron que los tejidos de tallos y ramas en letargo es donde se lleva a cabo el almacenamiento de carbono. Además, Lemoine *et al.* (2013) encontraron que los azúcares se ven influenciados por los factores ambientales que, en el presente estudio, involucraron la variación de factores entre la etapa de producción y la etapa de letargo.

Los brotes jóvenes, como los botes emitidos en el año, están constituidos por tejidos fotosintéticos, los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran que los azúcares solubles en la etapa de letargo se incrementaron en los órganos de reserva (tallo y raíz) (Chrestin *et al.*, 2018; Julius *et al.*, 2017; Woodruff, 2014).

Li *et al.* (2015) encontraron diferencias en la concentración de carbohidratos entre diferentes etapas fenológicas en respuesta a las temperaturas frías, además, Moscatello *et al.* (2017) reportaron un incremento

en la concentración de carbohidratos al inicio del período de letargo. El descenso de temperatura, la falta de lluvia y el acortamiento del fotoperíodo durante el invierno en Torreón afectan tanto la fotosíntesis (producción de carbohidratos) como también la capacidad de absorción en los brotes y demás tejidos demanda (consumo de carbohidratos), lo cual dio como resultado la acumulación de carbohidratos solubles. Se pudo comprobar en el presente estudio que las concentraciones de azúcares solubles fueron mayores en la etapa de letargo que en la etapa de producción. Esto resulta contraintuitivo, ya que es lo opuesto a lo esperado. Es posible que, en la etapa de producción, a pesar de que las hojas verdes generan carbohidratos durante la fotosíntesis, los azúcares solubles no se acumulan en el tallo y las ramas, sino que son traslocados rápidamente a las flores, frutos y semillas.

Durante la etapa de producción, la raíz mostró una concentración de azúcares solubles similar a los crecimientos anuales, pero más alta que en el tallo y las ramas, lo que concuerda con lo observado por Wang *et al.* (2018). Esto también confirma los resultados encontrados por Martínez-Vilalta *et al.* (2016). Este comportamiento de movilización de azúcares solubles de las hojas hacia los brotes jóvenes en la etapa de producción permite la formación de follaje nuevo, yemas florales y, consecuentemente, de los frutos y semillas (Ashton & Kelty, 2017; Knapp *et al.*, 2017; Nzunda *et al.*, 2008).

En el brote, las concentraciones de azúcares solubles fueron altas; esto puede explicarse porque el crecimiento de brotes nuevos está asegurado, principalmente, por los fotosintatos producidos por las células verdes (Wang *et al.*, 2018). En las raíces que no son fotosintéticas, las concentraciones de azúcares solubles fueron altas en las dos etapas fenológicas, probablemente debido a que las raíces desempeñan el papel principal de almacenamiento a largo plazo, con demandas osmóticas y metabólicas intermedias (Martínez-Vilalta *et al.*, 2016). La acumulación de azúcares en la raíz permite mantener una simbiosis con otros microorganismos, así como llevar a cabo los procesos de respiración (Aubrey & Teskey, 2017; Dietze *et al.*, 2014). El aumento de las concentraciones de azúcares solubles confirma los resultados obtenidos por Kannenberg, Novick & Phillips (2018), quienes destacan el papel de los azúcares solubles en la raíz para mantener el potencial osmótico durante la etapa de letargo.

El tallo mostró una mayor concentración de azúcares en la etapa de letargo. Por otra parte, la movilización de azúcares solubles hacia la raíz se puede explicar para promover el crecimiento de la raíz (Dietze *et al.*, 2014; Hartmann & Trumbore, 2016; Valenzuela Núñez *et al.*, 2011), además de la osmorregulación, que es un proceso que interviene en mitigar los efectos de la limitación de recursos durante la etapa de letargo (Dietze *et al.*, 2014; Kannenberg *et al.*, 2018). También, es interesante recalcar que la mayor abundancia de carbohidratos en la raíz durante el letargo puede influir en las interacciones simbióticas en la rizosfera. Es posible que las micorrizas tengan mayor disponibilidad de azúcares durante la etapa de letargo cuando el árbol no tiene hojas verdes, pero sí reservas de carbono, que durante la época de producción cuando el árbol tiene más hojas fotosintéticas, pero pocas reservas. Puede ser también que los simbiosomas consuman menos carbohidratos durante el letargo y por eso su concentración sea alta.

El tallo también mostró mayor concentración de azúcares en la etapa de letargo, esto puede explicarse debido a que las concentraciones de azúcares solubles en el tallo reflejan el balance entre producción, consumo y transporte. Durante esta etapa degradan su almidón de reserva y producen glucosa y sacarosa para enfrentar el estrés por temperatura o sequía (Kannenberg *et al.*, 2018).

La biomasa de tallo y raíz representan la mayor parte de la biomasa total de los árboles (tabla 2), lo que coincide con lo observado en la mayoría de las especies (Ruiz-Díaz, Rodríguez-Ortiz, Leyva-López & Enríquez-del-Valle, 2014). Esto implica que incluso pequeños cambios en las concentraciones de azúcares solubles en las raíces y tallos pueden tener un gran impacto en el contenido de azúcares solubles en las raíces y tallos, pueden tener un gran impacto en el contenido de azúcares solubles a nivel árbol completo.

En el presente estudio se tomaron en cuenta cuatro componentes perennes de árboles de *Carya* que permitió estimar la dinámica de los azúcares solubles a nivel árbol durante un año. En trabajos futuros se podrían analizar más tejidos y células y, además de cuantificar almidón y aminoácidos, medir un rango amplio de metabolitos y proteínas con técnicas avanzadas de espectrometría de masas (García-Flores *et al.*, 2015). Sería también interesante medirlas fitohormonas en cada uno de los tejidos en las diferentes épocas del año y, de esta forma, optimizar el manejo agronómico de la huerta nogalera.

Conclusiones

Todos los órganos perennes en el árbol de nogal presentaron variación en la concentración de azúcares solubles entre las dos etapas fenológicas. Este comportamiento es similar al observado en otras especies frutales y forestales caducifolias. Contrario a la intuición, la presencia de hojas fotosintéticas durante la etapa de producción no causa una acumulación de azúcares en tallo o ramas. Más bien, durante el letargo es que se acumulan más azúcares solubles. La raíz y los brotes resultaron ser los órganos que presentaron mayores concentraciones de azúcares solubles en ambas etapas fisiológicas. Las ramas presentaron las menores concentraciones de azúcares solubles. El tallo presentó el mayor contenido de azúcares solubles y C-azúcares solubles; esto se debió principalmente a que es el órgano con mayor tamaño y biomasa. La movilización de carbohidratos de reserva es un fenómeno que ocurre en este árbol frutal durante el letargo, y con ello los árboles tienen la capacidad para la eventual formación de brotes en el inicio del periodo de producción.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento al Dr. Ángel Lagarda Murrieta por su disponibilidad para la realización del estudio en la huerta experimental de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro Unidad Laguna y a la M. C. Carmen Potisek Talavera por su apoyo en el muestreo. Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) el apoyo financiero para los estudios doctorales de los M. C. Edwin Amir Briceño Contreras y Juan Antonio Núñez Colima.

Referencias

- Ashton, M. S., & Kelty, M. J. (2017). *The Practice of Silviculture: Applied Forest Ecology*. New Jersey, USA: John Wiley & Sons Ltd.
- American Society of Testing Materials (ASTM). (2001). *Standard Test Method for Ash in Wood*. Pensilvania, USA: American Society of Testing Materials (ASTM)
- Aubrey, D. P., & Teskey, R. O. (2017). Stored root carbohydrates can maintain root respiration for extended periods. *New Phytologist*, 218(1), 142-152. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.14972>
- Barbaroux, C., & Bréda, N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiology*, 22(17), 1201-1210. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/22.17.1201>
- Bazot, S., Barthes, L., Blanot, D., & Fresneau, C. (2013). Distribution of non-structural nitrogen and carbohydrate compounds in mature oak trees in a temperate forest at four key phenological stages. *Trees Structure and Function*, 27(4), 1023-1034. doi: <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0853-5>
- Bonfante, P., & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 48, 1-11. doi: <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>
- Briceño-Contreras, E. A., Valenzuela-Núñez, L. M., Espino-Castillo, D. A., García de la Peña, C., Esparza-Rivera, J. R., & Borja de la Rosa, A. (2018). Contenido de almidón en órganos de nogal (*Carya illinoensis* Koch) en dos

- etapas fenológicas. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 20, 4161-4173. doi: <https://doi.org/10.29312/remexca.v0i20.987>
- Brucciamacchie, M. (1982). *Structure, croissance et biomasse des régénérations naturelles de chêne rouvre (Quercus petraea Liebl)* (Tesis de Licenciatura). École nationale des ingénieurs des travaux des Eaux et forêts (ENITEF), Francia.
- Brunetto, G., Wellington Bastos de Melo, G., Toselli, M., Quartieri, M., & Tagliavini, M. (2015). The role of mineral nutrition on yields and fruit quality in grapevine, pear and apple. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 37(4), 1089-1104. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/0100-2945-103/15>
- Chapin, F. S., Schulze, E. D., & Mooney, H. A. (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 423-447. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002231>
- Chrestin, H., Marin, B., Jacob, J. L., & D'Auzac, J. (2018). Sucrose supply for latex production. En: J. D'Auzac, J. L. Jacob, & H. Chrestin (Eds.). *Physiology of rubber tree latex* (pp. 165-176). Florida, USA: CRC Press Taylor and Francis Group. doi: <https://doi.org/10.1201/9781351075695>
- Dickson, R. E. (1989). Carbon and nitrogen allocation in trees. *Annals of Forest Science*, 46, 631-647.
- Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooh, J. A., Richardson, A. D., & Vargas, R. (2014). Nonstructural Carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 667-87. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>
- Dovis, V. L., Machado, E. C., Ribeiro, R. V., Magalhães Filho, J. R., Marchiori, P. E. R., & Sales, C. R. G. (2014). Roots are important sources of carbohydrates during flowering and fruiting in 'Valencia' sweet orange trees with varying fruit load. *Scientia Horticulturae*, 174(22), 87-95. doi: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.05.011>
- Drexhage, M., Chauvière, M., Colin, F., & Nielsen, C. N. (1999). Development of structural root architecture and allometry of *Quercus petraea*. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(5), 600-608. doi: <https://doi.org/10.1139/x99-027>
- Durand, M., Mainsou, D., Porcheron, B., Maurousset, L., Lemoine, R., & Pourtau, N. (2018). Carbon source-sink relationship in *Arabidopsis thaliana*: the role of sucrose transporters. *Planta*, 247(3), 587-611. doi: <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2807-4>
- García-Flores, M., Juárez-Colunga, S., García-Casarrubias, A., Trachsel, S., Winkler, R., & Tiessen, A. (2015). Metabolic profiling of plant extracts using direct injection electron spray ionization mass spectrometry allows for high throughput phenotypic characterization according to genetic and environmental effects. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 63(3), 1042-1052. doi: <https://doi.org/10.1021/jf504853w>
- García-Hernández, J. L., Orona-Castillo, I., González-Cervantes, G., Valdez-Cepeda, R. D., Murillo-Amador, B., Troyo-Diéguez, E., Fortis-Hernández, M., & Segura Castruita, M. A. (2009). Interacciones nutrimentales y normas de diagnóstico de nutrimento compuesto en nogal pecanero (*Carya illinoensis*). *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 15(2), 141-147.
- Gardea, A. A., Martínez-Télez, M. A., & Yahia, E. M. (2011). Pecan (*Carya illinoensis* (Wangenh. K. Koch)). En: E. M. Yahia (Ed.). *Postharvest biology and technology of tropical and subtropical fruits* (pp. 143-165). Cornwall, England: Woodhead Publishing Limited.
- Gilson, A., Barthes, L., Delpierre, N., Dufrêne, É., Fresneau, C., & Bazot, S. (2014). Seasonal changes in carbon and nitrogen compound concentrations in a *Quercus petraea* chronosequence. *Tree Physiology*, 34(7), 716-729. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu060>
- Hagedorn, F., Joseph, J., Peter, M., Luster, J., Pritsch, K., Geppert, U., Kerner, R., Molinier, V., Egli, S., Schaub, M., Liu, J. F., Li, M., Sever, K., Weiler, M., Siegwolf, R. T. W., Gessler, A., & Arend, M. (2016). Recovery of trees from drought depends on belowground sink control. *Nature Plants*, 2(8), 16111-16115. doi: <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.111>
- Hartmann, H., & Trumbore, S. (2016). Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 211(2), 386-403. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.13955>
- Instituto Mexicano de Tecnología del Agua (IMTA). (2005). *Extractor rápido de información climatológica versión 2.0. (ERIC 2.0)*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat).
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2012). *Anuario Estadístico del Estado de Coahuila de Zaragoza*. Aguascalientes, México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI).

- Instituto Nacional de Tecnología Industrial (INTI)- Centro de Investigación y Desarrollo de la Industria de la Madera y Afines (CITEMA). (2003). *Catálogo de Densidad de Maderas por Nombre Científico*. Buenos Aires, Argentina: Instituto Nacional de Tecnología Industrial (INTI)-Centro de Investigación y Desarrollo de la Industria de la Madera y Afines (CITEMA).
- Julius, B. T., Leach, K. A., Tran, T. M., Mertz, R. A., & Braun, D. M. (2017). Sugar Transporters in Plants: New Insights and Discoveries. *Plant and Cell Physiology*, 58(9), 1442-1460. doi: <https://doi.org/10.1093/pcp/pcx090>
- Kannenberg, S. A., Novick, K. A., & Phillips, R. P. (2018). Coarse roots prevent declines in whole-tree non-structural carbohydrate pools during drought in an isohydric and an anisohydric species. *Tree Physiology*, 38(4), 582-590. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx119>
- Knapp, B. O., Olson, M. G., & Dey, D. C. (2017). Early stump sprout development after two levels of harvest in a Midwestern bottomland hardwood forest. *Forest Science*, 63(4), 377-387. doi: <https://doi.org/10.5849/FS-2016-029R2>
- Kramer, P. J., & Kozlowski, T. T. (1979). *Physiology of woody plants*. New York, USA: Academic Press.
- Lehmann, M. M., Gamarra, B., Kahmen, A., Siegwolf, R. T. W., & Saurer, M. (2017). Oxygen isotope fractionations across individual leaf carbohydrates in grass and tree species. *Plant, Cell & Environment*, 40(8), 1658-1670. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.12974>
- Lemoine, R., La-Camera, S., Atanassova, R., Dédaldéchamp, F., Allario, T., Pourtau, N., Bonnemain, J. L., Laloi, M., Coutos-Thévenot, P., Mauroussat, L., Faucher, M., Girousse, C., Lemonnier, P., Parrilla, J., & Durand, M. (2013). Source-to-sink transport of sugar and regulation by environmental factors. *Frontiers in Plant Science*, 4, 272-291. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00272>
- Li, M., Xiong, Y., Gu, J., Wang, Z., & Guo, D. (2015). Whole-tree dynamics of non-structural carbohydrate and nitrogen pools across different seasons and in response to girdling in two temperate trees. *Oecologia*, 177(2), 333-344. doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3186-1>
- Madero, E. (2003). La nuez pecán. *Revista IDIA XXI*, 3(5), 1-5.
- Magel, E., Jay-Allemand, C., & Ziegler, H. (1994). Formation of heartwood substances in the stemwood of *Robinia pseudoacacia* L. II. Distribution of nonstructural carbohydrates and wood extractives across the trunk. *Trees*, 8(4), 165-171. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00196843>
- Magel, E., Einig, W., & Hampp, R. (2000). Carbohydrates in trees. En: A. K. Gupta, & N. Kaur (Eds.). *Developments in Crop Science* (pp. 317-336). USA: Elsevier.
- Martínez-Díaz, G., & Jiménez-León, J. (2008). *Composición florística en los huertos de nogal pecanero en México*. México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)- Centro de Investigación Regional del Noroeste.
- Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Piper, F. I., & Lloret, F. (2016). Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: A global synthesis. *Ecological Monographs*, 86(4), 495-516. doi: <https://doi.org/10.1002/ecm.1231>
- Medina-Morales, M. C., & Cano-Ríos, P. (2002). *Tecnología de producción en nogal pecanero. Libro Técnico 3*. México: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP)-Centro de Investigación Regional Norte Centro.
- Moscatello, S., Proietti, S., Augusti, A., Scartazza, A., Walker, R. P., Famiani, F., & Battistelli, A. (2017). Late summer photosynthesis and storage carbohydrates in walnut (*Juglans regia* L.): Feed-back and feed-forward effects. *Plant Physiology and Biochemistry*, 118, 618-626. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.07.025>
- Muncharaz-Pou, M. (2012). Origen y descripción botánica de la especie (*Carya illinoensis* Koch). En: M. Muncharaz-Pou (Ed.). *El nogal: Técnicas de producción de fruto y madera* (pp. 15-27). España: Mundi-Prensa.
- Nägele, T., & Heyer, A. G. (2013). Approximating subcellular organisation of carbohydrate metabolism during cold acclimation in different natural accessions of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist Trust*, 198(3), 777-87. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.12201>
- Nzunda, E. F., Griffiths, M. E., & Lawes, M. J. (2008). Sprouting by remobilization of above-ground resources ensures persistence after disturbance of coastal dune forest trees. *Functional Ecology*, 22(4), 577-582. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01405.x>

- Orona, C. I., Espinoza, A. J. J., González, C. G., Murillo, A. B., García, H. J. L., & Santamaría, C. J. (2006). Aspectos técnicos y socioeconómicos de la producción de nuez (*Carya illinoensis* Koch.) en la Comarca Lagunera, México. *Agricultura Técnica en México*, 32(3), 295-301.
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., & Tran, L. S. P. (2014). Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 5, 1-8. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
- Peng, T., Zhu, X., Duan, N., & Liu, J. H. (2014). PtrBAM1, a β -amylase-coding gene of *Poncirus trifoliata*, is a CBF regulon member with function in cold tolerance by modulating soluble sugar levels. *Plant, Cell & Environment*, 37(12), 2754-2767. doi: <https://doi.org/10.1111/pce.12384>
- Potisek, M. C., González, G., Valenzuela, L., González, J. L., & Velásquez, M. (2010). Respuesta del desarrollo y calidad de plantas de nogal pecanero a la fertilización nitrogenada bajo condiciones de invernadero. *Agrofaz*, 10(3), 191-197.
- Richardson, A. D., Carbone, M. S., Keenan, T. F., Czimczik, C. I., Hollinger, D. Y., Murakami, P., Schaberg, P. G., & Xu, X. (2013). Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist*, 197(3), 850-861. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.12042>
- Rodríguez Laguna, R., Jiménez Pérez, J., Aguirre Calderón, O. A., & Treviño Garza, E. J. (2006). Estimación del carbono almacenado de niebla en Tamaulipas, México. *Ciencia Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL)*, 9(2), 179-188.
- Ruiz-Díaz, C., Rodríguez-Ortiz, G., Leyva-López, J. C., & Enríquez-del-Valle, J. R. (2014). Metodologías para estimar biomasa y carbono en especies forestales de México. *Naturaleza y Desarrollo*, 12(1), 28-45. https://www.ciidiroaxaca.ipn.mx/revista/sites/www.ciidiroaxaca.ipn.mx/revista/files/pdf/vol12num1/nyd_vol12_num1_2014_art3.pdf
- Saveyn, A., Steppe, K., Ubierna, N., & Dawson, T. E. (2010). Woody tissue photosynthesis and its contribution to trunk growth and bud development in young plants. *Plant, Cell & Environment*, 33(11), 1949-1958. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02197.x>
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP)- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (Sagarpa). (2015). *Cierre de la producción agrícola por cultivo en ciclos perennes 2015 modalidad riego en la región lagunera: Coahuila-Durango, México*. Recuperado el 13 de agosto de 2018 de http://infosiap.siap.gob.mx/agricola_siap_gb/identidad/index.jsp
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP)- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (Sagarpa). (2017). *Avance de siembras y cosechas de la producción agrícola por cultivo en ciclos perennes 2017 modalidad riego resumen nacional por cultivo*. Recuperado el 13 de agosto de 2018 de <https://www.gob.mx/siap/acciones-y-programas/produccion-agricola-33119>
- Tarkowski, Ł. P., & Van den Ende, W. (2015). Cold tolerance triggered by soluble sugars: a multifaceted countermeasure. *Frontiers in Plant Science*, 6, 203-210. doi: <http://doi.org/10.3389/fpls.2015.00203>
- Titus, J. S., & Kang, S. M. (1982). Nitrogen metabolism, translocation, and recycling in apple trees. *Horticultural Reviews*, 4, 204-246. doi: <https://doi.org/10.1002/9781118060773.ch7>
- United States Department of Agriculture (USDA)- Natural Resources Conservation Service (NRCS). (2016). *Pecan (Carya illinoensis (Wangenh.) K. Koch)*. Recuperado el 13 de agosto de 2018 de <http://plants.usda.gov/classification.html>
- Valenzuela, N. L. M., Gérant, D., Maillard, P., Bréda, N., González Cervantes, G., & Sánchez Cohen, I. (2011). Evidence for a 26kDA vegetative storage protein in the stem sapwood of mature pedunculate oak. *Interciencia*, 36(2), 142-147.
- Valenzuela-Núñez, L. M., Maillard, P., González-Barrios, J. L., & González-Cervantes, G. (2014). Carbohydrate balance in different plant compartments of oak (*Quercus petraea*) and beech (*Fagus sylvatica*) subjected to defoliation and shade. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas*, 13(1), 33-38. doi: <https://doi.org/10.5154/r.rchsa.2012.06.027>
- Van Handel, E. (1968). Direct microdetermination of sucrose. *Analytical Biochemistry*, 22(2), 280-283. doi: [https://doi.org/10.1016/0003-2697\(68\)90317-5](https://doi.org/10.1016/0003-2697(68)90317-5)
- Veillet, F., Gaillard, C., Coutos-Thévenot, P., & La Camera, S. (2016). Targeting the AtCWIN1 gene to explore the role of invertases in sucrose transport in roots and during *Botrytis cinerea* infection. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1899-1919. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01899>

- Wang, Q. W., Qi, L., Zhou, w., Gang Liu, C., Yu, D., & Dai, L. (2018). Carbon dynamics in the deciduous broadleaf tree Erman's birch (*Betula ermanii*) at the subalpine treeline on Changbai Mountain, Northeast China. *American Journal of Botany*, 105(1), 42-49. doi: <https://doi.org/10.1002/ajb2.1006>
- Woodruff, D. R. (2014). The impacts of water stress on phloem transport in Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 34(1), 5-14. doi: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt106>
- Zermeño-González, A., Cruz-Santes, C. I., Munguía-López, J. P., Catalán-Valencia, E. A., Campos-Magaña, G., & Cortés-Bracho, J. J. (2014). Efecto del sistema de riego y clima en la eficiencia del uso de agua de nogal pecanero. *Terra Latinoamericana*, 32(1), 23-33.
- Zhao, Z., Liu, H., Wang, C., & Xu, J. R. (2013). Comparative analysis of fungal genomes reveals different plant cell wall degrading capacity in fungi. *BMC Genomics*, 14, 1-15. doi: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-274>