

**Tomás Martínez-Trinidad¹; Francisca O. Plascencia-Escalante;
Lisbet Islas-Rodríguez.**

Postgrado Forestal, Colegio de Postgraduados, km 36.5 Carretera México-Texcoco, Montecillo, Estado de México. C. P. 56230. México. Correo-e: tomtz@colpos.mx Tel.: 595 9520200 ext. 1479 (Autor para correspondencia).

RESUMEN

La concentración de carbohidratos, producto de la fotosíntesis, varía de acuerdo con las condiciones ambientales y las etapas fenológicas de los árboles urbanos. Como la distribución de azúcares es controlada por las relaciones fuente-demanda, la reserva de carbohidratos se vuelve una parte fundamental para afrontar las condiciones de estrés. Algunas investigaciones en Inglaterra y Estados Unidos han demostrado que la aplicación de azúcares al suelo mejora la vitalidad del arbolado urbano; sin embargo, se debe considerar el uso de éstos por los microorganismos. Por lo anterior, la inyección de azúcares al tronco se propone como un método alternativo. La vitalidad de los árboles se determina con base en diferentes variables como el crecimiento, la concentración de carbohidratos y la fluorescencia de clorofila. El trabajo integra información que describe la relación de los azúcares con la vitalidad del arbolado urbano.

PALABRAS CLAVE: Azúcar, arboricultura, salud, tronco

ABSTRACT

Carbohydrate content, a product of photosynthesis, varies depending on the environmental conditions and phenological stages of urban trees. Because carbohydrate partitioning is governed by source-sink relationships, carbohydrate reserves are important to face stressful conditions. Research in England and the United States has shown that the application of carbohydrates as a soil drench improves urban tree vitality; however, trunk injections should be considered as an alternative method because absorption via the soil drench method may be lower due to microbial activity in the soil. Tree vitality is determined based on different variables such as growth, carbohydrate content and chlorophyll fluorescence. This paper presents a literature review of information describing the relationship between sugars and vitality in urban trees.

KEYWORDS: Sugar, arboriculture, health, trunk

INTRODUCCIÓN

El crecimiento de los árboles urbanos, impulsado por la fotosíntesis, se realiza en presencia de dióxido de carbono, agua, oxígeno y luz solar. El producto de esta reacción química es la glucosa, un carbohidrato simple que posteriormente se asocia con la fructosa para formar un disacárido comúnmente conocido como azúcar de mesa (sacarosa) o en azúcares complejos de almacenamiento como el almidón (Taiz & Zeiger, 2006). El mantenimiento (poda, fertilización, riego, acolchado) en la arboricultura está basado en los principios biológicos (universalidad, diversidad, continuidad e interacciones). Las actividades de mantenimiento se realizan para favorecer los procesos fisiológicos (fotosíntesis, respiración, transpiración, absorción y translocación) y con ello mejorar la vitalidad del arbolado urbano (Lilly, 2001); sin embargo, los árboles bajo condiciones urbanas desfavorables (compactación, contaminación, restricciones, daños, falta de riego) no siempre logran mantenerse con una buena vitalidad.

Los árboles se estresan por efecto de diversos factores ambientales y actividades de mantenimiento; por ejemplo, después del trasplante, los árboles urbanos pueden mostrar una tasa de mortandad entre 25 a 50 % debido a una alteración de los procesos fisiológicos por la falta de absorción de agua (Beniwal & Hooda, 2011). Asimismo, las especies arbóreas que crecen bajo condiciones restringidas de espacio pueden reducir significativamente su periodo de vida (Harris, Clark, & Matheny, 2004). La supervivencia de árboles en condiciones urbanas desfavorables depende en gran medida de la capacidad de la raíz para restablecer la actividad fisiológica y mantener el nivel de reservas energéticas (Levitt, 1980). En los ambientes urbanos, a veces es difícil eliminar los factores de estrés y, por ende, las especies arbóreas no pueden restablecer las funciones fotosintéticas a un nivel óptimo (Percival, Barrow, Noviss, Keary, & Pennington, 2011). En vista de que la alteración de los procesos fisiológicos tiene un efecto directo en las reservas energéticas y en el desarrollo de los árboles, los arboristas se preguntan ¿Cuál es la factibilidad de usar aplicaciones de azúcares para mejorar la vitalidad de los árboles? Algunos trabajos realizados en Inglaterra y Estados Unidos reconocen la posibilidad de usar carbohidratos en la mejora de la supervivencia, crecimiento y vitalidad (habilidad para tolerar el estrés) del arbolado urbano (Martínez-Trinidad, Watson, Arnold, & Lombardini, 2009; Martínez-Trinidad, Watson, Arnold, Lombardini, & Appel, 2009; Percival & Fraser, 2005; Percival & Smiley, 2002). Al aplicar soluciones con carbohidratos al suelo se espera mejorar el nivel de reservas energéticas en la raíz del árbol, aunque es importante destacar que los microorganismos del suelo también tienen una necesidad significativa de azúcares. El abastecimiento o suministro de éstos tiene un efecto en la actividad microbiana, la cual es un indicador de la calidad del suelo; dicha actividad es alterada por la cantidad de carbohidratos que éste contiene (Martínez-Trinidad et al., 2009a). Una opción para evitar la interacción de los carbohidratos con la microbiota del suelo

INTRODUCTION

Urban tree growth, driven by photosynthesis, occurs in the presence of carbon dioxide, water, oxygen and sunlight. The product of this chemical reaction is glucose, a simple carbohydrate subsequently associated with fructose to form a disaccharide commonly known as table sugar (sucrose) or as starch in complex storage sugars (Taiz & Zeiger, 2006). Maintenance (pruning, fertilization, irrigation, mulching) in arboriculture is based on biological principles (universality, diversity, continuity and interaction). Maintenance activities are performed to encourage physiological processes (photosynthesis, respiration, transpiration, absorption and translocation) and thereby improve urban tree vitality (Lilly, 2001), but urban trees under unfavorable conditions (compaction, pollution, restrictions, damage, lack of irrigation) are not always able to maintain good vitality.

Trees are stressed due to various environmental factors and maintenance activities; for example, after transplant, urban trees can show a mortality rate of between 25 to 50 % due to an alteration of physiological processes resulting from lack of water absorption (Beniwal & Hooda, 2011). Also, tree species growing under restricted space conditions can have a significantly reduced lifespan (Harris, Clark, & Matheny, 2004). Tree survival in unfavorable urban conditions largely depends on the ability of the root to restore physiological activity and maintain the level of energy reserves (Levitt, 1980). In urban environments, it is sometimes difficult to eliminate stressors and, therefore, tree species cannot restore photosynthetic functions to an optimal level (Percival, Barrow, Noviss, Keary, & Pennington, 2011). Since the alteration of physiological processes has a direct effect on tree energy reserves and development, arborists ask themselves this question: what is the feasibility of using sugar applications to enhance tree vitality? Some studies conducted in England and the United States recognize the possibility of using carbohydrates to improve the survival, growth and vitality (ability to tolerate stress) of urban trees (Martínez-Trinidad, Watson, Arnold, & Lombardini, 2009; Martínez-Trinidad, Watson, Arnold, Lombardini, & Appel, 2009; Percival & Fraser, 2005; Percival & Smiley, 2002). When applying carbohydrate solutions as a soil drench, the level of energy reserves in the tree root is expected to improve, although it is important to note that soil microorganisms also have a significant need for sugars. These solutions have an effect on microbial activity, which is an indicator of soil quality; this activity is altered by the amount of carbohydrates in the soil (Martínez-Trinidad et al., 2009a). One option to prevent carbohydrates from interacting with soil microbiota is to inject glucose solutions into the trunk and thus increase the supply of sugars in the vascular system. Unfortunately, accurately estimating tree vitality in the field is a complex task (Martínez-Trinidad, Watson, Arnold, Lombardini, & Appel, 2010). The objective of this paper is to provide a literature review on the relationship of sugars and vitality in urban trees.

es utilizar inyecciones de soluciones con glúcidos en el tronco y así incrementar el suministro de azúcares en el sistema vascular. Desafortunadamente, la determinación de la vitalidad en el arbolado es una tarea compleja para estimarla de forma precisa en campo (Martínez-Trinidad, Watson, Arnold, Lombardini, & Appel, 2010). El presente trabajo tiene como objetivo integrar una revisión bibliográfica sobre la relación de los azúcares y la vitalidad en los árboles urbanos.

La fuente de energía de los árboles

Los carbohidratos son los productos principales de la fotosíntesis, considerados fuente de energía para el arbolado urbano (Pallardy, 2008). Un estudio con *Quercus alba* L. mostró que el almidón es la fuente principal de reserva energética en comparación con los lípidos o azúcares simples (McLaughlin, McConathy, Barnes, & Edwards, 1980). De esta forma, los procesos como la reproducción, defensa, mantenimiento, almacenamiento y crecimiento de árboles dependen de los carbohidratos como fuente de energía (Lilly, 2001). Una reducción en el nivel de almidón a inicios del crecimiento intensivo, no sólo ocasiona un cambio en el metabolismo de los carbohidratos sino que también afecta procesos fisiológicos como la fotosíntesis y respiración (Taiz & Zeiger, 2006). Los azúcares se encuentran en una conversión continua al no usarse para generar energía en la respiración (Nelson & Cox, 2005). Si los carbohidratos no son suministrados de forma satisfactoria por la fotosíntesis, el árbol utilizará las reservas de almidón en el mantenimiento de la respiración y en el crecimiento (Pallardy, 2008). De esta forma, las reservas de carbohidratos influyen en la capacidad del arbolado para crecer, metabolizar y sobrevivir en condiciones de estrés (Kaelke & Dawson, 2005).

La concentración de los carbohidratos puede variar dependiendo de las condiciones ambientales; por ejemplo, el almidón y los azúcares simples pueden disminuir como respuesta a las condiciones de estrés hídrico, altas temperaturas o plagas (Kolosa, Dickmann, Paul, & Parry, 2001; Percival et al., 2011). Las investigaciones señalan que, en árboles de *Fagus sylvatica* L., las concentraciones de almidón decrecen mientras que los azúcares reductores aumentan durante las defoliaciones o sequías (Beniwal & Hooda, 2011). Por tanto, un nivel adecuado de reservas energéticas favorece un nivel de vitalidad conveniente.

La distribución de carbohidratos en los árboles

El movimiento de carbohidratos en el árbol (translocación) depende de la relación fuente-demanda, a su vez influida por las condiciones ambientales y etapas fenológicas en el arbolado urbano (Allen, Prusinkiewicz, & DeJong, 2005; Grulke, Andersen, & Hogsett, 2001; Retzlaff, Handest, O'Malley, McKeand, & Topa, 2001). Los carbohidratos de órganos fuente exportan fotosintatos a puntos u órganos que demandan o importan fotosintatos (Taiz & Zeiger, 2006); por ejemplo, las hojas maduras son las principales fuentes y exportan gran cantidad de azúcares a otras partes de la planta,

The energy source of trees

Carbohydrates are the main products of photosynthesis, considered an energy source for urban trees (Pallardy, 2008). A study with *Quercus alba* L. showed that starch is the main energy reserve source in comparison with lipids or simple sugars (McLaughlin, McConathy, Barnes & Edwards, 1980). Thus, processes such as tree reproduction, defense, maintenance, storage and growth rely on carbohydrates as an energy source (Lilly, 2001). A reduction in the level of starch at the beginning of intensive growth not only causes a change in carbohydrate metabolism but also affects physiological processes such as photosynthesis and respiration (Taiz & Zeiger, 2006). Sugars are in constant conversion when not being used to generate energy in respiration (Nelson & Cox, 2005). If carbohydrates are not supplied in a satisfactory manner by photosynthesis, the tree will use starch reserves in respiration maintenance and growth (Pallardy, 2008). Thus, carbohydrate reserves influence a tree's ability to grow, metabolize and survive under stress conditions (Kaelke & Dawson, 2005).

Carbohydrate content can vary depending on environmental conditions; for example, starch and simple sugars can decrease in response to water stress, high temperatures or pests (Kolosa, Dickmann, Paul, & Parry, 2001; Percival et al., 2011). Research indicates that, in *Fagus sylvatica* L. trees, starch concentrations decrease while reducing sugars increase during defoliations or droughts (Beniwal & Hooda, 2011). Therefore, an adequate level of energy reserves favors a suitable vitality level.

Carbohydrate partitioning in trees

Carbohydrate movement in trees (translocation) depends on the source-sink relationship, in turn influenced by environmental conditions and phenological stages in urban trees (Allen, Prusinkiewicz, & DeJong, 2005; Grulke, Andersen, & Hogsett, 2001; Retzlaff, Handest, O'Malley, McKeand, & Topa, 2001). Sink organ carbohydrates export photosynthates to points or organs which demand or import photosynthates (Taiz & Zeiger, 2006); for example, mature leaves are the main sinks and export large amounts of sugars to other parts of the plant, while roots and stems store large concentrations of sugars, mainly starch (Pallardy, 2008). Mature leaves contribute more to the formation of new leaves or the reconstitution of starch reserve levels through photosynthate production than the mobilization of starch reserves (Alaoui-Sosse, Parmentier, Dizengremel, & Barnola, 1994).

Tree species differ in the translocation and use of stored carbohydrates in the tissues. In deciduous trees, during the dormancy stage, the roots and stems reach the maximum reserve storage value, which decreases from budbreak and early stages of intensive shoot and leaf growth (Larcher, 1980). For example, *Q. alba* rapidly metabolizes and replaces its energy reserves in the critical foliage generation periods

mientras que las raíces y los tallos almacenan concentraciones grandes de azúcares, principalmente almidón (Pallardy, 2008). Las hojas maduras contribuyen más en la formación de hojas nuevas o en la reconstitución de los niveles de reservas de almidón a través de la producción de fotosintatos, que en la movilización de las reservas de almidón (Alaoui-Sosse, Parmentier, Dizengremel, & Barnola, 1994).

Las especies arbóreas difieren en la translocación y uso de carbohidratos almacenados en los tejidos. En los árboles caducifolios, durante la etapa de dormancia, las raíces y los tallos alcanzan el máximo valor de almacenamiento de reservas, el cual disminuye a partir de la brotación de yemas y las primeras etapas de crecimiento intensivo de brotes y hojas (Larcher, 1980). Por ejemplo, *Q. alba* metaboliza rápidamente y reemplaza sus reservas energéticas en los periodos críticos de generación de follaje durante la primavera (McLaughlin et al., 1980). Por otro lado, el arbolado perenne tiende a almacenar cantidades considerables de almidón en las hojas y ramas (Grulke et al., 2001; Larcher, 1980; Retzlaff et al., 2001). Ludovici, Allen, Albaugh, y Dougherty (2002) señalan que las coníferas acumulan carbohidratos en las acículas y ramillas antes del brote de la yema y los translocan durante el inicio de elongación del brote; por ejemplo, *Pinus sylvestris* L. acumula porcentajes altos de azúcar en las acículas como respuesta a las bajas temperaturas (Domisch, Finér, & Lehto, 2002). También los árboles caducifolios requieren cantidades grandes de carbohidratos para mantener la biomasa viva y hacer frente a los factores de estrés (Abod & Webster, 1991; Karolewski, Zadworny, Mucha, Napierala-Filipiak, & Oleksyn, 2010).

Las reservas de carbohidratos compensan la baja producción de fotosintatos por condiciones de estrés o de alta demanda. Barbaroux, Breda, y Dufrene (2003) señalan que las diferencias en la distribución de los carbohidratos a tejidos de almacenamiento resultan de los requerimientos entre los órganos, de las necesidades durante el crecimiento o de los requerimientos en el mantenimiento de la respiración. Por tanto, las diferencias en concentración de almidones indican tasas diferentes de producción, demanda o cambios en la distribución de carbohidratos (Ludovici et al., 2002). La continuidad entre el transporte y el almacenamiento de reservas es esencial en los procesos posteriores de crecimiento, principalmente en los árboles, de tal manera que la coordinación e interrelación de procesos morfológicos y fotosintéticos son fundamentales (Kaipiainen & Sofronova, 2003). La translocación se altera también por las actividades humanas como el despunte de ramas (desmoche), la poda adecuada o los daños mecánicos. La comprensión de la distribución de carbohidratos en las especies arbóreas contribuye a entender las relaciones entre las etapas fenológicas, el movimiento y la utilización de recursos energéticos, así como para proveer una referencia de la condición de vitalidad de los árboles (Pallardy, 2008).

during the spring (McLaughlin et al., 1980). On the other hand, perennial trees tend to store considerable quantities of starch in leaves and branches (Grulke et al., 2001; Larcher, 1980; Retzlaff et al., 2001). Ludovici, Allen, Albaugh, and Dougherty (2002) point out that conifers accumulate carbohydrates in needles and twigs before budbreak and translocate them during the beginning of bud elongation; for example, *Pinus sylvestris* L. accumulates high sugar percentages in the needles in response to low temperatures (Domisch, Finér, & Lehto, 2002). Deciduous trees also require large amounts of carbohydrates to maintain living biomass and deal with stressors (Abod & Webster, 1991; Karolewski, Zadworny, Mucha, Napierala-Filipiak, & Oleksyn, 2010).

Carbohydrate reserves offset low photosynthate production due to stress or high-demand conditions. Barbaroux, Breda, and Dufrene (2003) point out that differences in the distribution of carbohydrates to storage tissues result from the requirements among organs, needs during growth or maintenance respiration requirements. Therefore, differences in starch concentration indicate different rates of production, demand, or changes in carbohydrate distribution (Ludovici et al., 2002). The continuity between the transport and storage of reserves is essential in subsequent growth processes, mainly in trees, so that coordination and interrelation of morphogenetic and photosynthetic processes are fundamental (Kaipiainen & Sofronova, 2003). Translocation is also altered by human activities such as topping, proper pruning or mechanical damage. Understanding the distribution of carbohydrates in tree species helps to understand the relationships between phenological stages and the movement and use of energy resources, as well as to provide a tree vitality reference (Pallardy, 2008).

Tree vitality

In arboriculture the terms vitality and vigor are commonly used to refer to the health condition of a tree. The International Society of Arboriculture defines vitality as the ability of trees to effectively tolerate stress conditions, whereas vigor is considered the genetic ability to grow and withstand stress (Lilly, 2001). The effect of carbohydrates on tree vitality has been studied by several authors (Abod & Webster, 1991; Gregory & Wargo, 1985; Percival et al., 2011) who have focused on the levels of carbohydrates such as starch, glucose and sucrose, the main storage, production and translocation carbohydrates, respectively (Alaoui-Sosse et al., 1994). The results of the studies underscore the need for sufficient reserve levels, mainly of starch, as an option for improving tree vitality (Carroll, Tattar, & Wargo, 1983; Wargo et al., 2002). Chronic stress caused by diverse factors such as water availability, compaction, lack of light and pollution decrease carbohydrate levels to the point of exhaustion, which over time has negative repercussions on growth and vitality (Gregory & Wargo, 1985). Recently, arborists have begun recommending the application of different sugars to reverse the conditions of chronic stress and improve

La vitalidad de los árboles

En la arboricultura comúnmente se usan los términos vitalidad y vigor, para referir la condición de salud de un árbol. La Sociedad Internacional de Arboricultura define a la vitalidad como la habilidad de los árboles para tolerar las condiciones de estrés efectivamente, mientras que el vigor se considera como la capacidad genética para crecer y resistir el estrés (Lilly, 2001). El efecto de los carbohidratos en la vitalidad de los árboles se ha estudiado por diversos autores (Abod & Webster, 1991; Gregory & Wargo, 1985; Percival et al., 2011) que se han enfocado en los niveles de carbohidratos como almidón, glucosa y sacarosa; los principales carbohidratos de almacenamiento, producción y translocación, respectivamente (Alaoui-Sosse et al., 1994). Los resultados de las investigaciones remarcan la necesidad de niveles suficientes de reservas, principalmente de almidón, como una opción para mejorar la vitalidad de los árboles (Carroll, Tattar, & Wargo, 1983; Wargo et al., 2002). El estrés crónico causado por diversos factores como la disponibilidad de agua, compactación, falta de luminosidad y contaminación disminuye los niveles de carbohidratos a tal grado de agotarse, lo cual con el tiempo tiene repercusiones negativas en el crecimiento y vitalidad (Gregory & Wargo, 1985). Recientemente, los arboristas recomiendan la aplicación de diferentes azúcares para revertir las condiciones de estrés crónico y mejorar o mantener la vitalidad de los árboles urbanos considerando las condiciones óptimas de otros recursos (Martínez-Trinidad et al., 2009a, 2009b; Percival, Fraser, & Barnes, 2004; Percival & Smiley, 2002). El estudio de los efectos de los carbohidratos sobre la vitalidad provee información práctica que ayuda a los arboristas en la rehabilitación de árboles en decadencia (declinación) en los ambientes urbanos.

El efecto de los carbohidratos como mejoradores del suelo

Un método común de aplicación de productos en los árboles urbanos es el uso de soluciones empleadas directamente en el suelo. Si bien, investigaciones previas han mostrado la posibilidad de absorción de los carbohidratos por las células radicales (Stanzel, Sjolund, & Komor, 1988; Stubbs et al., 2004), hay que considerar que la absorción puede ser menor con la presencia de microorganismos en el suelo. Aunque la investigación sugiere la aplicación de sacarosa al sistema radical para mejorar su crecimiento (Percival et al., 2004), cuando esto ocurre en condiciones de campo, los microorganismos pueden usar los carbohidratos antes de que sean absorbidos por las raíces de los árboles (Martínez-Trinidad et al., 2009a). Los microorganismos utilizan rápidamente pequeñas cantidades de carbohidratos adicionados en el suelo (Schmidt et al., 2000) o los azúcares pueden perderse por la percolación en un periodo muy corto. Con base en lo anterior, el efecto de los carbohidratos sobre la actividad de los microorganismos del suelo depende del tipo de azúcar, potencial de percolación, potencial de absorción radical y degradación o secuestro por microorganismos (Wagner & Wolf, 2005). De cualquier forma, la aplicación de carbohidratos incrementa la actividad microbiana debido a que los

or maintain the vitality of urban trees considering the optimal conditions of other resources (Martínez-Trinidad et al., 2009a, 2009b; Percival, Fraser, & Barnes, 2004; Percival & Smiley, 2002). The study of the effects of carbohydrates on vitality provides practical information that helps arborists rehabilitate trees in decline in urban environments.

The effect of carbohydrates as soil amendments

A common method for applying products in urban trees is the use of solutions applied directly to the soil. While previous research has shown the possibility of carbohydrate absorption by root cells (Stanzel, Sjolund, & Komor, 1988; Stubbs et al., 2004), it must be taken into account that absorption may be lower with the presence of microorganisms in the soil. Although research suggests the application of sucrose to the root system to improve its growth (Percival et al., 2004), when this occurs in field conditions, microorganisms can use the carbohydrates before they are absorbed by the tree's roots (Martínez-Trinidad et al., 2009a). Microorganisms quickly use small amounts of carbohydrates added to the soil (Schmidt et al., 2000), or the sugars can be lost by leaching in a very short period. Based on the above, the effect of carbohydrates on the activity of soil microorganisms depends on the type of sugar, leaching potential, root uptake potential and degradation or sequestration by microorganisms (Wagner & Wolf, 2005). In any event, carbohydrate application increases microbial activity because soils usually contain low carbohydrate amounts (Illeris & Jonasson, 1999). Michelsen et al. (1999) indicate that microbial activity affects the rate of mineral element uptake by the roots, promoting in several cases the availability of mineral elements for plants. However, Jonasson, Vestergaard, Jensen, & Michelsen (1996) point out that an increase in microbial activity temporarily immobilizes the mineral elements of the soil, thereby altering the growth rate of the plants. The soil carbon-nitrogen ratio is a property that is modified with carbohydrate application, affecting the rate of sugar used by microorganisms (Bloem, De Ruiter, & Bouwman, 1997). In considering the potential effect of carbohydrates as soil amendments and their direct or indirect effect on tree vitality, there is a clear need for further research on the appropriate addition of sugars to the soil for trees in urban conditions.

The use of trunk injections to supplement carbohydrates

The application of carbohydrates in urban trees by trunk injection is an alternative method aimed at adding them directly to the vascular system, especially the xylem (Harris et al., 2004). The injections are classified as micro or macro based on the diameter (less than or greater than 3/8 in) and depth (less than or greater than 1 in) of the hole (Costonis, 1981); they are also grouped as low or high pressure injections (less than or greater than 100 kPa) (Sánchez & Fernández, 2004). Microinjections allow the use of small amounts of solution compared to macroinjection techniques, and macroinfusions are viewed as a successful method for

suelos contienen generalmente cantidades bajas de carbohidratos (Illeris & Jonasson, 1999). Michelsen et al. (1999) señalan que la actividad microbiana afecta la tasa de absorción de elementos minerales por las raíces, favoreciendo en varios casos la disponibilidad de elementos minerales para las plantas. Sin embargo, Jonasson, Vestergaard, Jensen, y Michelsen (1996) señalan que un incremento en la actividad microbiana inmoviliza temporalmente los elementos minerales del suelo alterando la tasa de crecimiento de las plantas. La relación carbono-nitrógeno del suelo es una propiedad que se modifica con la aplicación de carbohidratos, afectando la tasa de azúcares utilizada por los microorganismos (Bloem, De Ruiter, & Bouwman, 1997). Al considerar el efecto potencial de los carbohidratos como mejoradores del suelo y su efecto directo o indirecto en la vitalidad de los árboles, se manifiesta la necesidad de realizar más investigación sobre la adición adecuada de azúcares al suelo para árboles en condiciones urbanas.

El uso de inyecciones al tronco para suplementar carbohidratos

La aplicación de carbohidratos en los árboles urbanos mediante la inyección al tronco es un método alternativo que tiene como objetivo agregar las sustancias directamente al sistema vascular, principalmente al xilema (Harris et al., 2004). Las inyecciones son clasificadas como micro o macro en función del diámetro (menor o mayor de 3/8 in) y profundidad (menor o mayor de 1 in) del orificio (Costonis, 1981), también se agrupan como inyecciones de baja o alta presión (menor o mayor de 100 kPa) (Sánchez & Fernández, 2004). Las microinyecciones permiten el uso de pequeñas cantidades de solución comparadas con las técnicas de macroinyección, por lo que las macroinfusiones se consideran un método exitoso en la aplicación de grandes cantidades de solución en el tronco de los árboles (Appel, 2001). Aunque se considera que la distribución de soluciones vía inyecciones es predominantemente hacia arriba, algunas investigaciones muestran cómo las soluciones inyectadas bajo presión pueden moverse en ambas direcciones (hacia arriba y abajo) del punto de inyección a través del sistema vascular (Sachs et al., 1977; Tattar & Tattar, 1999).

Al igual que con la aplicación de carbohidratos directamente al suelo, hay poca investigación sobre la inyección de carbohidratos al tronco. Un estudio realizado en cítricos mostró poco o nulo efecto en el crecimiento total y de los frutos (Iglesias, Tadeo, Legarza, Primo-Millo, & Talon, 2001); aunque los resultados se afectaron por las concentraciones y el sistema de inyección que utilizaron. De acuerdo con Sánchez y Fernández (2004), bajo condiciones urbanas, el uso de inyecciones en el tronco de coníferas ofrece diferentes ventajas: mayor eficiencia del uso del producto, eliminación de la contaminación ambiental, y una alternativa como aplicaciones foliares y del suelo que suelen ser más costosas o complicadas. Con la implementación del uso de inyecciones se podría favorecer, fácilmente, la vitalidad del arbolado urbano. Una desventaja del uso frecuente de inyecciones en los árboles es la creación de heridas (perforaciones) en el tronco,

applying large amounts of solution into tree trunks (Appel, 2001). Although the distribution of solutions via injections is considered to be predominantly upward, some research shows how solutions injected under pressure can move in both directions (up and down) from the injection point through the vascular system (Sachs et al., 1977; Tattar & Tattar, 1999).

As with the application of carbohydrates directly into the soil, there is little research on the injection of carbohydrates into the trunk. A study with citrus fruit showed little or no effect on total and fruit growth (Iglesias, Tadeo, Legarza, Primo-Millo, & Talon, 2001), although the results were affected by the concentrations and the injection system used. According to Sánchez and Fernández (2004), under urban conditions, the use of trunk injections in conifers offers different advantages: more efficient product use, elimination of environmental pollution, and an alternative to foliar and soil applications that are often more expensive or complicated. By using injections, the vitality of urban trees could be easily promoted. One disadvantage of frequently using tree injections is the creation of wounds (holes) in the trunk, although small wounds are recommended to reduce the potential for wood decay (Iglesias et al., 2001). Another disadvantage is that the low-pressure nozzles only allow the application of small amounts of carbohydrate solution, resulting in a reduced effect on tree vitality (Iglesias et al., 2001). Sánchez and Fernández (2000) point out that the factors affecting the uptake and distribution of injected substances are the type of substance, injection site, species, transpiration rate, stress condition, wind speed, tree size, phenological state and vitality of the tree. On the other hand, frequent injections are not recommended because they increase the risk of future decay in the wood (Costonis, 1981). Notwithstanding the above, the appropriate application of carbohydrates through injections is an option to increase the sugar content in the vascular system, with which increases from 10 to 20 per cent in tree growth and vitality have been obtained (Giedraitis, 1990; Iglesias et al., 2001; Martínez-Trinidad et al., 2009b).

Methods for determining the vitality of urban trees

A key but challenging task facing arborists has been to find a practical method to measure and improve vitality. In many cases, vitality is evaluated in terms of growth (Dobbertin, 2005) or by measuring the content of carbohydrates, mainly starch, in roots (Wargo, 1975). Both variables are related to photosynthetic efficiency, so chlorophyll fluorescence is also used to estimate tree vitality (Percival & Fraser, 2005; Shigo & Shortle, 1985).

Tree growth is the most common indicator used when studying the effect of environmental factors and treatments on tree vitality (Polak et al., 2006). A problem with using this variable lies in the need to make several measurements and in the fact that arborists generally do not have access to the growth history of the trees. Growth increases in height, diameter or root are the indicator variables of vitality (Dobber-

aunque heridas pequeñas son recomendadas para disminuir el potencial de descomposición de la madera (Iglesias et al., 2001). Otra desventaja es que los inyectores de baja presión sólo permiten la aplicación de cantidades pequeñas de solución de carbohidratos, lo que generaría un efecto reducido en la vitalidad de los árboles (Iglesias et al., 2001). Sánchez y Fernández (2000) señalan que los factores que afectan la absorción y distribución de sustancias inyectadas son el tipo de sustancia, sitio de inyección, especie, tasa de transpiración, condición de estrés, velocidad del viento, tamaño del árbol, estado fenológico y vitalidad del árbol. Por otro lado, las inyecciones frecuentes no se recomiendan pues incrementan el riesgo de la futura descomposición en la madera (Costonis, 1981). A pesar de lo anterior, la aplicación adecuada de carbohidratos a través de inyecciones es una opción para aumentar el contenido de azúcares en el sistema vascular, con los cuales se han obtenido incrementos de 10 a 20 % en el crecimiento y vitalidad de los árboles (Giedraitis, 1990; Iglesias et al., 2001; Martínez-Trinidad et al., 2009b).

Métodos para determinar la vitalidad de los árboles urbanos

Una tarea primordial pero complicada de los arboristas ha sido contar con un método práctico para medir y mejorar la vitalidad. En muchos casos, la vitalidad se evalúa en términos de crecimiento (Dobbertin, 2005) o midiendo el contenido de carbohidratos, principalmente almidón en las raíces (Wargo, 1975). Ambas variables están relacionadas con la eficiencia fotosintética por lo que se llega a usar también la fluorescencia de clorofila como estimador de la vitalidad en los árboles (Percival & Fraser, 2005; Shigo & Shortle, 1985).

El crecimiento de los árboles es el indicador más común al estudiar el efecto de factores ambientales y tratamientos sobre la vitalidad del arbolado (Polak et al., 2006). Un problema al usar dicha variable recae en la necesidad de hacer varias mediciones y los arboristas generalmente no tienen acceso al historial del crecimiento de los árboles. El crecimiento en altura, diámetro o raíz son las variables indicadoras de vitalidad (Dobbertin, 2005); el diámetro del tronco es el más utilizado por la facilidad de medición. Un problema es que el crecimiento por sí solo no necesariamente indica vitalidad puesto que algunos árboles con tasas de rápido crecimiento llegan a mostrar condiciones de estrés (Harris et al., 2004).

La concentración de carbohidratos en diferentes órganos de los árboles también es otro método para determinar la vitalidad (Carroll et al., 1983; Kolosa et al., 2001; McCullough & Wagner, 1987). Las reservas de carbohidratos en la mayoría de los árboles caducifolios indican la capacidad fotosintética de la planta (Larcher, 1980), mientras que el contenido de carbohidratos en los tejidos señala la actividad de translocación y capacidad de almacenaje de energía (Barbaroux et al., 2003). Un método preciso para medir el contenido de carbohidratos es el uso de protocolos en laboratorio (Haissig & Dickson, 1979; Wargo, 1975); sin embargo, técnicas como la tinción de tejidos con lugol (Dobbertin, 2005; War-

tin, 2005); trunk diameter is the most used due to the ease of measurement. One problem is that growth alone does not necessarily indicate vitality since some trees with fast growth rates come to show stress conditions (Harris et al., 2004).

Carbohydrate content in different tree organs is another method used to determine vitality (Carroll et al., 1983; Kolosa et al., 2001; McCullough & Wagner, 1987). Carbohydrate reserves in most deciduous trees indicate the plant's photosynthetic capacity (Larcher, 1980), whereas the carbohydrate content in tissues indicates translocation activity and energy storage capacity (Barbaroux et al., 2003). An accurate method to measure carbohydrate content is the use of laboratory protocols (Haissig & Dickson, 1979; Wargo, 1975), but techniques such as tissue staining with iodine (Dobbertin, 2005; Wargo et al., 2002) or the use of refractometers (Waes, Baert, Carlier, & Bockstaele, 1998) are suggested for determining starch. Recently, the use of digital meters has been tested for estimating glucose in tree tissues (Martínez-Trinidad et al., 2010). In any case, carbohydrate content is expected to represent overall tree vitality (Carroll et al., 1983; Renaud & Mauffette, 1991).

Finally, another tool proposed for determining vitality is a portable chlorophyll fluorescence spectrophotometer. Of the chlorophyll fluorescence parameters, the Fv/Fm ratio measures photosystem II efficiency and is suggested for determining tree stress (Maxwell & Johnson, 2000). The Fv/Fm ratio is used to measure and compare the vitality among trees (Percival & Fraser, 2005); the chlorophyll fluorescence spectrophotometer provides easy, fast and useful measurements under field conditions.

CONCLUSIONS

Sugar partitioning is controlled by phenology and source-sink relationships; therefore, promoting carbohydrate reserves with maintenance activities is critical to address the stress conditions in urban trees. Although the application of sugars in trees has been recommended to improve vitality, there is not enough research to substantiate the significant effect of this practice, because the concentration varies according to the species and environmental conditions. Currently, arborists still lack a practical and precise field technique, despite having different variables to determine urban tree vitality such as growth, chlorophyll fluorescence and carbohydrate content. Therefore, future research should focus on quantifying the effect of carbohydrate application on the vitality condition and correlate it with different variables to design a simple and practical technique.

End of English Version

go et al., 2002) o el uso de refractómetros (Waes, Baert, Carlier, & Bockstaele, 1998) se sugieren en la determinación de almidón. Recientemente, el uso de medidores digitales de glucosa se han probado para su estimación en tejidos de árboles (Martínez-Trinidad et al., 2010). En cualquier caso, se espera que el contenido de carbohidratos represente la condición general de la vitalidad de los árboles (Carroll et al., 1983; Renaud & Mauffette, 1991).

Finalmente, otra herramienta propuesta para la determinación de la vitalidad es el espectrofotómetro portátil de fluorescencia de clorofila. De los parámetros de fluorescencia de clorofila, la tasa Fv/Fm mide la eficiencia del fotosistema II y se sugiere en la determinación de estrés de los árboles (Maxwell & Johnson, 2000). La tasa Fv/Fm se utiliza para medir y comparar la vitalidad entre árboles (Percival & Fraser, 2005); el espectrofotómetro de fluorescencia de clorofila provee mediciones fáciles, rápidas y útiles en condiciones de campo.

CONCLUSIONES

La distribución de azúcares es controlada por la fenología y las relaciones fuente-demanda, por lo que favorecer la reserva de carbohidratos con las actividades de mantenimiento es decisivo para afrontar las condiciones de estrés en el arbolado urbano. Si bien, la aplicación de azúcares en árboles se ha recomendado para el mejoramiento de la vitalidad, no existe suficiente investigación que corrobore el efecto significativo de dicha práctica, debido a que la concentración varía de acuerdo con las especies y condiciones ambientales. En la actualidad, los arboristas aún no cuentan con una técnica de campo práctica y precisa, a pesar de contar con diferentes variables para determinar la vitalidad de los árboles urbanos tales como el crecimiento, la fluorescencia de clorofila y la concentración de carbohidratos. Por lo anterior, próximas investigaciones deberán enfocarse en cuantificar el efecto de la aplicación de carbohidratos sobre la condición de vitalidad y correlacionarlo con diferentes variables para diseñar una técnica fácil y práctica.

REFERENCIAS

- Abod, S. A., & Webster, A. D. (1991). Carbohydrates and their effects on growth and establishment of *Tilia* and *Betula*: I. Seasonal changes in soluble and insoluble carbohydrates. *Journal of Horticultural Sciences*, 66, 235–246.
- Alaoui-Sosse, B., Parmentier, C., Dizengremel, P., & Barnola, P. (1994). Rhythmic growth and carbon allocation in *Quercus rubur*. 1. Starch and sucrose. *Plant Physiology and Biochemistry*, 32, 331–339.
- Allen, M. T., Prusinkiewicz, P., & DeJong, T. M. (2005). Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees: The L-PEACH model. *New Phytologist*, 166, 869–880. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01348.x
- Appel, D. N. (2001). The use of Alamo for oak wilt management. In C. L. R. Ash (Ed.), *Shade tree wilt diseases* (pp. 101–106). USA: APS Press.
- Barbaroux, C., Breda, N., & Dufrene, E. (2003). Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist*, 157, 605–615. doi:10.1046/j.1469-8137.2003.00681.x
- Beniwal, R. S., & Hooda, M. S. (2011). Amelioration of planting stress by soil amendment with hidrogel mycorrhiza mixture for early establishment of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *Annals of Forest Science*, 68, 803–810. doi: 10.1007/s13595-011-0077-z
- Bloem, J., De Ruiter, P., & Bouwman, L. (1997). Soil food webs and nutrient cycling in agroecosystems. In J. D. Van Elsas, J. T. Trevors, & E. M. H. Wellington (Eds.), *Modern soil microbiology* (pp. 245–278). New York, USA: Marcel Dekker Inc.
- Carroll, J. E., Tattar, T. A., & Wargo, P. M. (1983). Relationship of root starch to decline of sugar maple. *Plant Disease*, 67, 1347–1349. Obtenido de http://www.apsnet.org/publications/plantdisease/BackIssues/Documents/1983Articles/PlantDisease67n12_1347.PDF
- Costonis, A. C. (1981). Tree injections: Perspective macro-injection/micro-injection. *Journal of Arboriculture*, 7, 275–277. Obtenido de <http://www.protectyouroaks.com/Micro-Macro.pdf>
- Dobbertin, M. (2005). Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: A review. *European Journal of Forest Research*, 124, 319–333. doi:10.1007/s10342-005-0085-3
- Domisch, T., Finér, L., & Lehto, T. (2002). Growth, carbohydrate and nutrient allocation of Scots pine seedlings after exposure to simulated low soil temperature in spring. *Plant Soil*, 246, 75–86. doi: 10.1023/a:1021527716616
- Giedraitis, J. (1990). Treating the treaty oak. In P. D. Rodbell (Ed.), *Make our cities safe for trees* (pp. 159–163). USA: The American Forestry Association.
- Gregory, R. A., & Wargo, P. M. (1985). Timing of defoliation and its effect on bud development, starch reserves, and sap sugar concentration in sugar maple. *Canadian Journal of Forest Research*, 16, 10–17. doi: 10.1139/B07-109
- Grulke, N. E., Andersen, C. P., & Hogsett, W. E. (2001). Seasonal changes in above-and belowground carbohydrate concentrations of ponderosa pine along a pollution gradient. *Tree Physiology*, 21, 173–181. Obtenido de <http://treephys.oxfordjournals.org/content/21/2-3/173.full.pdf>
- Haissig, B. E., & Dickson, R. E. (1979). Starch measurement in plant tissue using enzymatic hydrolysis. *Physiologia Plantarum*, 47, 151–157. doi: 10.1111/j.1399-3054.1979.tb03207.x
- Harris, R. W., Clark, J. R., & Matheny, N. P. (2004). *Arboriculture: Integrated management of landscape trees, shrubs, and vines*. Upper Saddle River, NJ, USA: Prentice Hall.
- Iglesias, D. J., Tadeo, F. R., Legarza, F., Primo-Millo, E., & Talon, M. (2001). In vivo sucrose stimulation of colour change in citrus fruit epicarps: Interactions between nutritional and hormonal signals. *Physiologia Plantarum*, 112, 244–250. doi: 10.1034/j.1399-3054.2001.1120213.x
- Illeris, L., & Jonasson, S. (1999). Soil and plant CO₂ emission in response to variations in soil moisture and temperature and to amendment with nitrogen, phosphorus, and carbon in Northern Scandinavia. *Arctic, Antarctic and Alpine*

- Research, 31, 264–271. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/1552256>
- Jonasson, S., Vestergaard, P., Jensen, M., & Michelsen, A. (1996). Effects of carbohydrate amendments on nutrient partitioning, plant and microbial performance of a grassland-shrub ecosystem. *Oikos*, 75, 220–226. Obtenido de <http://www.jstor.org/stable/3546245>
- Kaelke, C. M., & Dawson, J. O. (2005). The accretion of nonstructural carbohydrates changes seasonally in *Alnus incana* ssp. *rugosa* in accord with tissue type, growth, N allocation, and root hypoxia. *Symbiosis*, 39, 61–66.
- Kaipainen, L. K., & Sofronova, G. I. (2003). The role of the transport system in the control of the source-sink relations in *Pinus sylvestris*. *Russian Journal of Plant Physiology*, 50, 125–132. doi: 10.1023/A:1021909106666
- Karolewski, P., Zadworny, M., Mucha, J., Napierala-Filipiak, A., & Oleksyn, J. (2010). Link between defoliation and light treatments on root vitality of five understory shrubs with different resistance to insect herbivory. *Tree Physiology*, 30, 969–978. doi:10.1093/treephys/tpq060
- Kolosa, K. R., Dickmann, D. I., Paul, E. A., & Parry, D. (2001). Repeated insect defoliation effects on growth, nitrogen acquisition, carbohydrates, and root demography of poplars. *Oecologia*, 129, 65–74. doi: 10.1007/s004420100694
- Larcher, W. (1980). *Physiological plant ecology* (2nd ed.). New York, USA: Springer-Verlag.
- Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stress*. New York, USA: Academic Press.
- Lilly, S. J. (2001). *Arborists' certification study guide*. Champaign, IL, USA: International Society of Arboriculture.
- Ludovici, K. H., Allen, H. L., Albaugh, T. J., & Dougherty, P. M. (2002). The influence of nutrient and water availability on carbohydrate storage in loblolly pine. *Forest Ecology and Management*, 159(3), 261–270. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00439-X
- Martínez-Trinidad, T., Watson, W. T., Arnold, M. A., & Lombardini, L. (2009a). Investigations of exogenous applications of carbohydrates on the growth and vitality of live oaks. *Urban Forestry & Urban Greening*, 8, 41–48. doi:10.1016/j.ufug.2008.11.003
- Martínez-Trinidad, T., Watson, W. T., Arnold, M. A., Lombardini, L., & Appel, D. N. (2009b). Carbohydrate injections as a potential option to improve growth and vitality of live oaks. *Arboriculture & Urban Forestry*, 35, 142–147. Obtenido de <http://auf.isa-arbor.com/request.asp?JournalID=1&ArticleID=3101&Type=2>
- Martínez-Trinidad, T., Watson, W. T., Arnold, M. A., Lombardini, L., & Appel, D. N. (2010). Comparing various techniques to measure tree vitality on live oaks. *Urban Forestry & Urban Greening*, 9, 199–203. doi: 10.1016/j.ufug.2010.02.003
- Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659–668. Obtenido de <http://jxb.oxfordjournals.org/content/51/345/659.full>
- McCullough, D. G., & Wagner, M. R. (1987). Evaluation of four techniques to assess vigor of water-stressed ponderosa pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 138–145. doi: 10.1139/x87-025
- McLaughlin, S. B., McConathy, R. K., Barnes, R. L., Edwards, W. T. (1980). Seasonal changes in energy allocation by white oak (*Quercus alba*). *Canadian Journal of Forest Research*, 10, 379–388. doi: 10.1139/x80-063
- Michelsen, A., Graglia, E., Schmidt, I. K., Jonasson, S., Sleep, D., & Quarmby, C. (1999). Differential responses of grass and dwarf shrub to long-term changes in soil microbial C, N and P following factorial addition of NPK fertilizer, fungicide and labile carbon to a heath. *New Phytologist*, 143, 523–538. doi: 10.1046/j.1469-8137.1999.00479.x
- Nelson, D. L., & Cox, M. M. (2005). *Lehninger principles of biochemistry*. New York, USA: W. H. Freeman and Co.
- Pallardy, S. G. (2008). *Physiology of woody plants (3rd ed.)*. New York, USA: Academic Press.
- Percival, G. C., Barrow, I., Noviss, K., Keary, I., & Pennington, P. (2011). The impact of horse chestnut leaf miner (*Cameraria ohridella* Deschka and Dimic; HCLM) on vitality, growth and reproduction of *Aesculus hippocastanum* L. *Urban Forestry & Urban Greening*, 16, 11–17. doi:10.1016/j.ufug.2010.11.003
- Percival, G. C., & Fraser, G. A. (2005). Use of sugars to improve root growth and increase transplant success of birch (*Betula pendula* Roth). *Journal of Arboriculture*, 31, 66–77. Obtenido de http://www.barcham.co.uk/sites/default/files/Percival_and_Fraser_Journal_of_Arboriculture_2005.pdf
- Percival, G. C., Fraser, G. A., & Barnes, S. (2004). Soil injections of carbohydrates improve fine root growth of established urban trees. *Arboricultural Journal*, 28(1-2), 95–101. doi: 10.1080/03071375.2004.9747404
- Percival, G. C., & Smiley, T. E. (2002). One lump or two. *Grounds Maintenance*, 37, 18–20.
- Polak, T., Rock, B. N., Campbell, P. E., Soukupova, J., Solcova, B., Zvara, K., & Alberchtova, J. (2006). Shoot growth processes, assessed by bud development types, reflect Norway spruce vitality and sink prioritization. *Forest Ecology and Management*, 225, 337–348. doi:10.1016/j.foreco.2006.01.027
- Renaud, J. P., & Mauffette, Y. (1991). The relationship of crown dieback with carbohydrate content and growth of sugar maple (*Acer saccharum*). *Canadian Journal of Forest Research*, 21, 1111–1118.
- Retzlaff, W. A., Handest, J. A., O'Malley, D. M., McKeand, S. E., & Topa, M. A. (2001). Whole-tree biomass and carbon allocation of juvenile trees of loblolly pine (*Pinus taeda*): Influence of genetics and fertilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 960–970. doi: 10.1139/cjfr-31-6-960
- Sachs, R. M., Nyland, G., Hackett, W. P., Coffelt, J., Debie, J., & Gianinni, G. (1977). Pressurized injection of aqueous solutions into tree trunks. *Scientia Horticulturae*, 6(4), 297–310. doi: 10.1016/0304-4238(77)90087-5
- Sánchez, Z., & Fernández, E. R., (2004). Uptake and distribution of trunk injections in conifers. *Journal of Arboriculture*, 30(2), 73–79. Obtenido de <http://auf.isa-arbor.com/request.asp?JournalID=1&ArticleID=128&Type=2>
- Schmidt, I. K., Ruess, L., Bääh, E., Michelsen, A., Ekelund, F., & Jonasson, S. (2000). Long-term manipulation of the microbes and microfauna of two subarctic heaths by

- addition of fungicide, bactericide, carbon and fertilizer. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, 707–720. doi: 10.1016/S0038-0717(99)00207-2
- Shigo, A. L., & Shortle, W. C. (1985). *Shigometry: A reference guide*. USA: USDA Forest Service.
- Stanzel, M., Sjolund, R. D., & Komor, E. (1988). Transport of glucose, fructose and sucrose by *Streptanthus tortuosus* suspension cells. *Planta*, 174, 201–209. doi:10.1007/BF00394773
- Stubbs, V. E. C., Standing, D. L., Knox, O. G. G., Kilham, K., Bengough, A. G., & Griffiths, B. (2004). Root border cells take up and release glucose-C. *Annals of Botany*, 93, 221–224. doi: 10.1093/aob/mch019
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Plant physiology (4th ed.)*. Sunderland, MA, USA: Sinauer Associates Inc.
- Tattar, T. A., & Tattar, S. J. (1999). Evidence for the downward movement of materials injected into trees. *Journal of Arboriculture*, 25, 325–328. Obtenido <http://auf.isa-arbor.com/request.asp?JournalID=1&ArticleID=2870&Type=2>
- Waes, C. V., Baert, J., Carlier, L., & Bockstaele, E. V. (1998). A rapid determination of total sugar content and the average inulin change length in roots of chicory (*Cichorium intybus* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 76, 107–110.
- Wagner, G. H., & Wolf, D. C. (2005). Carbon transformation and soil organic matter formation. In D. M. Sylvia, J. J. Fuhrmann, P. G. Hartel, & D. A. Zuberer (Eds.), *Principles and applications of soil microbiology* (pp. 219–258). Englewood Cliffs, NJ, USA: Pearson Prentice Hall.
- Wargo, P. M. (1975). Estimating starch content in roots of deciduous trees- a visual technique. Upper Darby, PA, USA: U.S. Forest Service.
- Wargo, P. M., Minocha, R., Wong, B. L., Long, R. P., Horsley, S. B., & Hall, T. J. (2002). Measuring changes in stress and vitality indicators in limed sugar maple on the Allegheny Plateau in North-Central Pennsylvania. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 629–641. doi:10.1139/X02-008