

NOTA TÉCNICA

USO DE WINRHIZO® EN LA CUANTIFICACIÓN DE LAS RAÍCES Y SU APLICACIÓN EN LA PALMA ACEITERA (*Elaeis guineensis* JACQ.)¹

Marco V. Gutiérrez-Soto², Joaquín Torres-Acuña³, José Miguel Araya-Alfaro²

RESUMEN

Uso de WinRhizo® en la cuantificación de las raíces y su aplicación en la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.). El objetivo de esta nota técnica es introducir el uso de WinRhizo® para el análisis cuantitativo de muestras del sistema radical de los cultivos en general y de la palma aceitera en particular. Se mencionan las características morfológicas, topológicas y funcionales de las raíces de importancia agronómica, y la contribución del análisis cuantitativo realizado por paquetes informáticos especializados como WinRhizo®. La información sobre la topología, la morfología, el diámetro, las ramificaciones y el color de las raíces, entre otras variables cuantificadas por WinRhizo®, es una importante herramienta para el diagnóstico, la prevención y el tratamiento del estrés, y en la evaluación de numerosas prácticas agronómicas como la aplicación de fertilizantes, enmiendas, compostas y coberturas de diversos tipos. Se revisa el procedimiento para el procesamiento de raíces y se indican los ajustes necesarios para la cuantificación de las raíces de la palma aceitera.

Palabras claves: estrés edáfico, raíces finas y gruesas, suelos tropicales palmeros.

ABSTRACT

Using WinRhizo® to study and quantify the roots of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). The objective of this work is to introduce the use of WinRhizo® for the quantitative analysis from the root system of crops in general and of the oil palm in particular. The most important morphological, topological and physiological characteristics of roots relevant to agronomic practices are mentioned, as well as the contribution of specialized software packages available for this analysis. Information on the topology, morphology, diameter, branching and color of roots, among other variables quantified by WinRhizo®, is considered as an important tool for the diagnosis, prevention and treatment of stress, and for the evaluation and assessment of agronomic practices applied to correct and improve root and soil conditions. The procedure for oil palm root processing and quantification using WinRhizo® is described, and the adjustments necessary to quantify the root classes recognized for oil palm are provided.

Keywords: edaphic stress, fine and thick roots, tropical palm soils.



¹ Recibido: 4 de marzo, 2013. Aceptado: 18 de marzo, 2014. Parte de un proyecto de investigación con Agricultural Services & Development (ASD) - Costa Rica.

² Universidad de Costa Rica, Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, Proyecto de Eco-fisiología Vegetal. Apdo. 183-4050 Alajuela, Costa Rica. surdo26@racsa.co.cr, araya.josecr@gmail.com

³ ASD de Costa Rica, Departamento de Agronomía de Variedades y Clones. Coto 47, Puntarenas, Costa Rica. jtorresa@numar.net



INTRODUCCIÓN

Las raíces desempeñan funciones esenciales para el crecimiento y la sobrevivencia de las plantas en los ecosistemas naturales y en los agro-ecosistemas por igual. Estas funciones incluyen el anclaje en el sustrato y el soporte estructural, la absorción de agua, minerales, compuestos orgánicos, xenobióticos y otras sustancias del suelo, la generación de presión de raíz capaz de reparar la cavitación, el almacenamiento de agua, minerales, carbohidratos y actividades biosintéticas como la producción de hormonas, vitaminas, enzimas, metabolitos secundarios y de numerosas señales radicales involucradas en la respuesta al estrés (Stokes, 2000; Marschner, 2012). En torno a las raíces se desarrollan la rizovaina, la rizosfera y las simbiosis con hongos micorrízicos importantes para la captura de agua y minerales, y otras interacciones bióticas tales como la fijación biológica de N_2 , alelopatía, fungistasis, etc. (Stokes, 2000; Cheeke *et al.*, 2013).

El estudio de los sistemas radicales de las plantas enfrenta dificultades conceptuales y técnicas debidas a la naturaleza subterránea de estos órganos, además de la complejidad de los procesos biogeoquímicos que ocurren en el suelo (Gliessman, 2002; Cheeke *et al.*, 2013), y a la laboriosidad y el costo involucrados en el muestreo, la observación y la evaluación de las raíces (Kolesnikov, 1971; Böhm, 1979). Se dispone de métodos destructivos para su examen y cuantificación, que incluyen las excavaciones, los muestreos sistemáticos con barrenos a través del «increment coring», la utilización de «mesh bags» o «in-growth cores» diseñados para facilitar el crecimiento de las raíces en su interior y su muestreo subsecuente, y de métodos menos invasivos como los rizotrones, que solo perturban periódicamente el ambiente de las raíces durante su observación y filmación (Böhm, 1979; Smit *et al.*, 2000).

El sistema radical de la palma de aceite es fibroso, succulento y polimórfico, con componentes tanto superficiales como profundos, aunque la mayor cantidad de raíces absorbentes se localiza en los primeros 30-50 cm del perfil del suelo y se extiende horizontalmente (Wright, 1951; Jourdan y Rey, 1997; Jourdan *et al.*, 2000; Nodichao *et al.*, 2011). Las raíces primarias pueden ser horizontales o verticales (de anclaje) y emergen de la base de la planta, mientras que las raíces secundarias tienen dos formas gravitrópicas y pueden crecer hacia arriba o hacia abajo. A partir de las raíces

secundarias se extienden las terciarias, que pueden ser superficiales o profundas, y las cuaternarias más finas, consideradas las más importantes para la absorción de agua y nutrientes (Jourdan *et al.*, 2000). Las palmas aceiteras también producen numerosas raíces adventicias que pueden diferenciarse en raíces de las categorías citadas arriba, y la anoxia puede generar la producción de numerosos pneumátodos (Yampolsky, 1924). A pesar de su abundante aerénquima, la succulencia y la distribución de las raíces de las palmas las hace muy susceptibles al exceso de agua y a la falta de oxígeno en el suelo (Tinker, 1976).

Desde el punto de vista del diagnóstico, la prevención y el control del estrés originado en el suelo, es importante contar con información obtenida de forma periódica y sistemática sobre la abundancia y la calidad de las raíces. Para este propósito, WinRhizo® (Régent Instrument Inc., 2001) es un paquete informático diseñado para el análisis de la abundancia y la distribución de las raíces en el suelo, extraídas por métodos destructivos de muestreo sistemático y lavadas antes de su procesamiento. El programa provee información sobre diversos parámetros de la morfología, topología, densidad, apariencia, arquitectura, ramificación, color, presencia de relaciones simbióticas y estado sanitario, entre otros.

El objetivo de esta nota técnica es introducir el uso de WinRhizo® para el análisis cuantitativo del sistema radical de los cultivos en general y de la palma aceitera en particular. Se hace una descripción del procedimiento adecuado para la obtención, el procesamiento y el lavado de muestras de las raíces de la palma aceitera, y recomendaciones para ajustar el procedimiento para la clasificación y la cuantificación de las raíces de este cultivo, especialmente en los referente a sus categorías morfo-fisiológicas, su color y su calidad.

SISTEMA DE ANÁLISIS DE IMÁGENES DE RAÍCES WINRHIZO®

WinRhizo® (Régent Instrument Inc., Canadá, www.regent.qc.ca) es un sistema de análisis computacional de imágenes, diseñado para realizar mediciones de las raíces de las plantas en términos de su morfología, topología, arquitectura y color. El producto (“output”) final despliega un histograma con la distribución

de la longitud de las raíces e información cuantitativa sobre el área, volumen y número de puntas (“tips”) como una función del diámetro de las raíces o de su color (Bouma *et al.*, 2000; Régent Instrument Inc., 2001; Pang *et al.*, 2011; Tracy *et al.*, 2012).

Estos atributos estructurales y funcionales son de importancia para evaluar la cantidad y la calidad de las raíces de los cultivos porque determinan en gran medida la capacidad de absorción de agua y nutrientes, y la competencia entre las plantas vecinas. El número y las clases diamétricas de las raíces pueden ser definidas por el usuario, lo que otorga flexibilidad para adaptar el software al estudio de sistemas radicales para los que ya existen metodologías de observación y clasificación. WinRhizo® ha sido evaluado en sistemas modelo (Pang *et al.*, 2011) que garantizan la veracidad de los resultados cuantitativos producidos.

Muestreo y procesamiento de las raíces

El muestreo sistemático es un componente del diseño experimental implementado a menudo en los estudios de las raíces, y su complejidad depende en gran medida del tipo de suelo o sustrato, y de la edad y el tamaño del sistema radical bajo estudio (Bledsoe *et al.*, 1999). En el caso de la palma aceitera, el muestreo se puede realizar sistemáticamente alrededor del tallo de la planta, utilizando el polígono de Voronoi (Nodichao *et al.*, 2011), definido por la distancia media entre una palma y sus vecinas plantadas en un patrón hexagonal, disponiéndose de doce posibles triángulos elementales para el muestreo espacial y vertical. Según los objetivos del estudio, el muestreo puede ser organizado en anillos concéntricos a través de la rodaja, y extendido al espacio entre plantas vecinas (8-9 m) y a localidades donde se puede dar el crecimiento preferencial de las raíces (como el arrumen, montículos formados por las hojas podadas).

El muestreo puede ajustarse a la variabilidad genotípica de los sistemas radicales de las palmas aceiteras cultivadas a distancias de siembra comerciales (Nodichao *et al.*, 2011) y a la heterogeneidad espacial de los suelos (Covarrubias-Aguirre y Mata-Beltrán, 1979). Los muestreos con barrenos (Figura 1) pueden ser combinados con otras técnicas de estudio, como la excavación y la observación periódica de las raíces utilizando varias modalidades de rizotrones (Böhm, 1979; Nodichao *et al.*, 2011).

Las muestras pueden ser obtenidas con un barreno semejante a los producidos por Eijkelkamp, diseñado



Figura 1. Muestreo de las raíces de la palma aceitera utilizando un barreno de barril semejante a los de Eijkelkamp. Coto 47, Buenos Aires, Puntarenas, Costa Rica. Agosto del 2012.

para el muestreo de raíces, equipado con un barril de volumen conocido (125-150 cm³) y un manubrio que facilita la extracción de la muestra (Figura 1), al menos hasta 30-50 cm de profundidad, aunque se recomienda hacer muestreos secuenciales a lo largo del perfil del suelo (“increment coring”), que reflejen la extensión y la profundidad del sistema radical de las palmas. Las muestras de suelo que contienen las raíces se colocan en bolsas plásticas cerradas herméticamente dentro de una hielera y se mantienen frescas y en la oscuridad hasta su procesamiento en el laboratorio. Una vez en las instalaciones de procesamiento de raíces, las muestras pueden ser sumergidas en agua y dejadas en remojo para facilitar el desprendimiento de los terrones y otras adherencias. Las raíces se separan del suelo y se limpian utilizando lavado a presión sobre un colador o criba, brochas y una manguera equipada con un regulador de presión. Puede ser conveniente establecer un tiempo de lavado y recolección de las raíces estándar para cada muestra (i.e. 2 h) para lograr mayor uniformidad en el procesamiento de las mismas. Convencionalmente, las raíces se separan en finas y gruesas de acuerdo a su diámetro. Con diámetros ≥ 2 mm son consideradas raíces gruesas. Diversas

discusiones técnicas claman por una ampliación de sus calidades que consideren su diversidad, plasticidad fenotípica, patrones de desarrollo, longevidad y fenología, tamaños y funciones morfogenéticas y fisiológicas (Fahey et al., 1999; Pregitzer, 2002; Zobel, 2003). Se usan placas de Petri con agua destilada para colocar luego de su extracción, y se descartan las raíces de otras especies.

En el caso de la palma aceitera, el sistema radical ha sido bien caracterizado (Jourdan y Rey, 1997; Nodichao et al., 2011) y las raíces se clasifican en orden de mayor a menor diámetro en primarias (>5 mm diámetro), secundarias (1,5 mm-5mm), terciarias (0,5-1,5 mm) y cuaternarias (diámetro<0,5 mm), estas últimas consideradas las más importantes en la adquisición de los recursos del suelo. También se clasifican como vivas y muertas (Fahey et al., 1999). Las raíces vivas son firmes y flexibles, blancas, ramificadas; hay vivas oscuras que se distinguen por tener una estela blanca o rojiza y puntas blancas. El color de la estela se puede observar realizando un raspado leve que remueva la peridermis u observando un corte transversal de la raíz. Las raíces muertas son huecas, blancas o rojizas, quebradizas, y carecen de estela, por lo que se puede separar la peridermis suberizada (corchosa) del tejido vascular central con suma facilidad. Una raíz se puede distinguir de una ramita porque el corte transversal de los tallos y ramas muestra rayos que van del centro al borde externo, mientras que el de la raíz no tiene rayos.

Escaneo y calibración del software y el escáner

Las raíces pueden ser teñidas antes del escaneo sumergiéndolas en una solución de rojo neutro natural (0,16 g/l), luego sometiéndolas a enjuague por 30 min y almacenándolas en el refrigerador en el compartimento de los vegetales hasta el escaneo. Es preferible utilizar WinRhizo® con un escáner doble para la adquisición de la imagen, porque ilumina las raíces desde arriba y abajo y se reduce la formación de sombras en las imágenes. En los manuales de WinRhizo® esto se denota como “Dual Scan”. Además, el “Régent Positioning System” permite la colocación consistente de las bandejas, lo que evita tener que hacer una prevista de cada imagen antes del escaneo. Las raíces deben ser escaneadas a color utilizando una resolución de 200 ppi y archivadas en formato jpg.

Para esto, se debe disponer de una bandeja (de plexiglás) del tamaño de la pantalla del escáner, con

agua destilada, dentro de la que se separan las raíces por tamaño y color cuidadosamente, reduciendo los traslapes, facilitando el ajuste del pixelaje para la interpretación por parte del software y evitando que las raíces se localicen cerca del borde de la bandeja. Se usan pinzas plásticas y pisetos para colocar las raíces y así reducir las marcas y rayas en la bandeja. Esta debe estar equipada con una cubierta plástica liza. Las raíces oscuras se escanean mejor con cubierta de fondo blanco y las blancas con cubiertas negras que permiten mayor contraste. Estas raíces blancas también se pueden teñir como se indicó anteriormente. Se debe evitar la formación de burbujas cuando la cubierta se coloca sobre la bandeja con agua. En caso de que el escáner sea genérico es conveniente realizar una calibración utilizando un objeto de dimensiones conocidas, y alimentando el escáner con la localización exacta del objeto en referencia a ejes X y Y. Este archivo de calibración es específico para el scanner utilizado en el análisis de las raíces y se carga cada vez que se procese una nueva muestra.

Análisis de las raíces de la palma aceitera

- Abrir el programa “Winrhizo®” y cargar el archivo de calibración
- Hacer “click” en la base del histograma de la parte superior de la ventana para establecer los rangos de variación en los diámetros de las raíces de la especie en estudio, en este caso la palma aceitera.
- Escoger el color de cada rango de clasificación según el diámetro de las raíces.
- Cargar o escanear la imagen, seleccionar el área de análisis, identificar la muestra e ingresar el volumen obtenido con el barreno empleado en el muestreo.
- Seleccionar si se desea que el programa reporte meristemas, ramificaciones y bifurcaciones de forma automática.
- Ingresar a la pestaña “análisis”, opción “raíces” y seleccionar el “color del fondo”. Para las raíces de palmas aceiteras es recomendable utilizar ambos fondos claro y oscuro en vista de que se presentan ambos tipos de raíces blancas y oscuras.
- Seleccionar el área de la bandeja que se desea analizar arrastrando el ratón en la imagen. El programa realiza una interpretación automática que no es necesariamente definitiva, ya que se pueden realizar ajustes y correcciones. El programa indica un ajuste de la resolución de la ventana de píxeles (Figura 2). WinRhizo® puede escoger estos valores

automáticamente, pero es mejor ajustar estos para obtener mejores resultados. Para analizar una imagen, el usuario selecciona la región (o regiones) de interés, y WinRhizo® la analiza. Para lograr esto, el programa “decide” si cada pixel es raíz o no, y las sombras pueden causar problemas. Algunas regiones de la imagen podrían ser excluidas del análisis si es necesario y se incluyen herramientas básicas para la edición de las imágenes.

- Para la corrección de errores, se debe ingresar a la pestaña “análisis”, opción de “filtrar”, donde se pueden definir estándares para excluir aéreas pequeñas ocupadas por sombras o por burbujas (Figura 3).
- Finalmente, WinRhizo® pide al usuario crear un archivo para grabar los resultados. Es un archivo de texto, que se puede abrir en Excel u otro programa semejante.

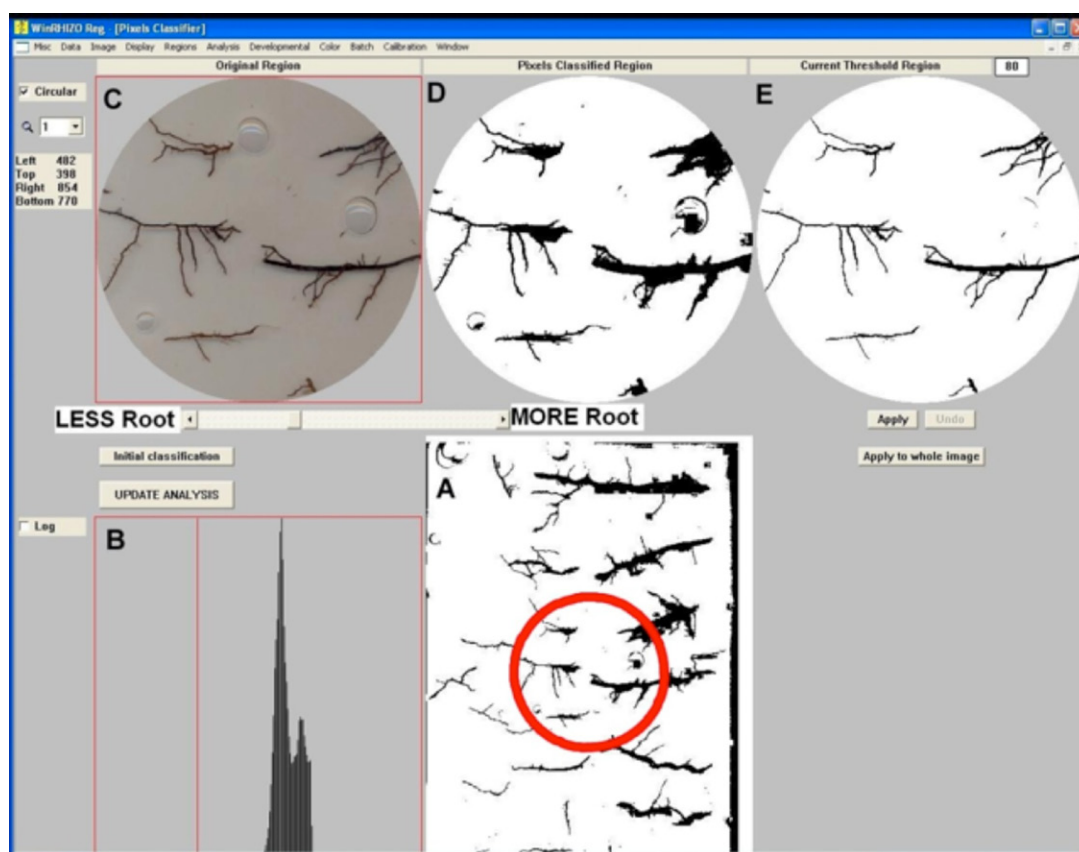


Figura 2. Muestras de raíces de la palma aceitera analizadas mediante el software WinRhizo® y con ajuste del pixelaje. A. Imagen escaneada en blanco y negro de la bandeja completa de una muestra de raíces sujeta a análisis. El círculo rojo representa la sección a la cual se le ajusta el pixelaje debido a la presencia de sombras y traslapes. B. El histograma muestra el rango dinámico de la imagen bajo análisis. C. Magnificación de la sección localizada dentro del círculo rojo mostrado en A, a colores, mostrando las sombras que se quiere eliminar. D. Imagen con errores debido a las sombras interpretadas por WinRhizo® como raíces. E. Resultado del ajuste al solicitar menos raíces con la barra de ajuste del pixelaje. Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, Universidad de Costa Rica, Alajuela, Costa Rica. 2013.

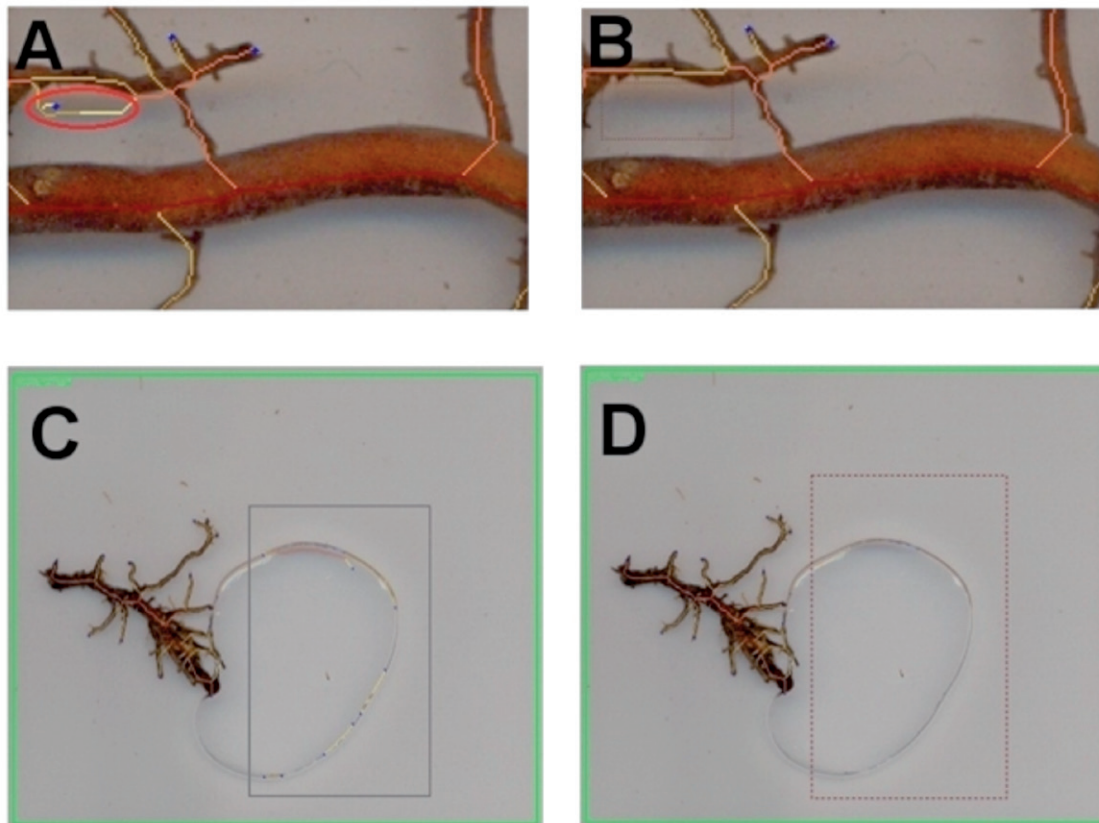


Figura 3. Corrección de errores en el escaneo realizado por WinRhizo®. A. Imagen de WinRhizo® analizada como si la sombra fuese una raíz. B. Imagen de WinRhizo corregida mediante la exclusión de la región sombreada. C. Imagen de WinRhizo® analizada como si el borde de la burbuja fuese una raíz. D. Imagen de WinRhizo® corregida mediante la exclusión de la región que contiene la burbuja. Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, Universidad de Costa Rica, Alajuela, Costa Rica. 2013.

DISCUSIÓN

Además de la longitud de las raíces cuaternarias, terciarias, secundarias y primarias mostradas en la Figura 4, los datos proveídos por WinRhizo® incluyen área, volumen y número de puntas (“tips”), como una función del diámetro de las raíces o de su color. El programa puede proveer información sobre parámetros de la morfología, topología, densidad, apariencia, arquitectura, ramificación, color, presencia de relaciones simbióticas, y estado sanitario, entre otros.

WinRhizo® produce un resultado (“output”) compuesto de parámetros morfo-fisiológicos de las raíces, de gran utilidad para diagnosticar su estado funcional, su calidad y su capacidad para absorber agua y minerales y establecer relaciones saludables con los simbiontes y otros microorganismos del suelo. Además, estos atributos determinan parcialmente la respuesta a los patógenos y los herbívoros y la habilidad competitiva de los cultivos, son importantes para comprender los efectos del ambiente sobre las plantas (Tracy et al., 2012) y hacer recomendaciones fundamentadas acerca

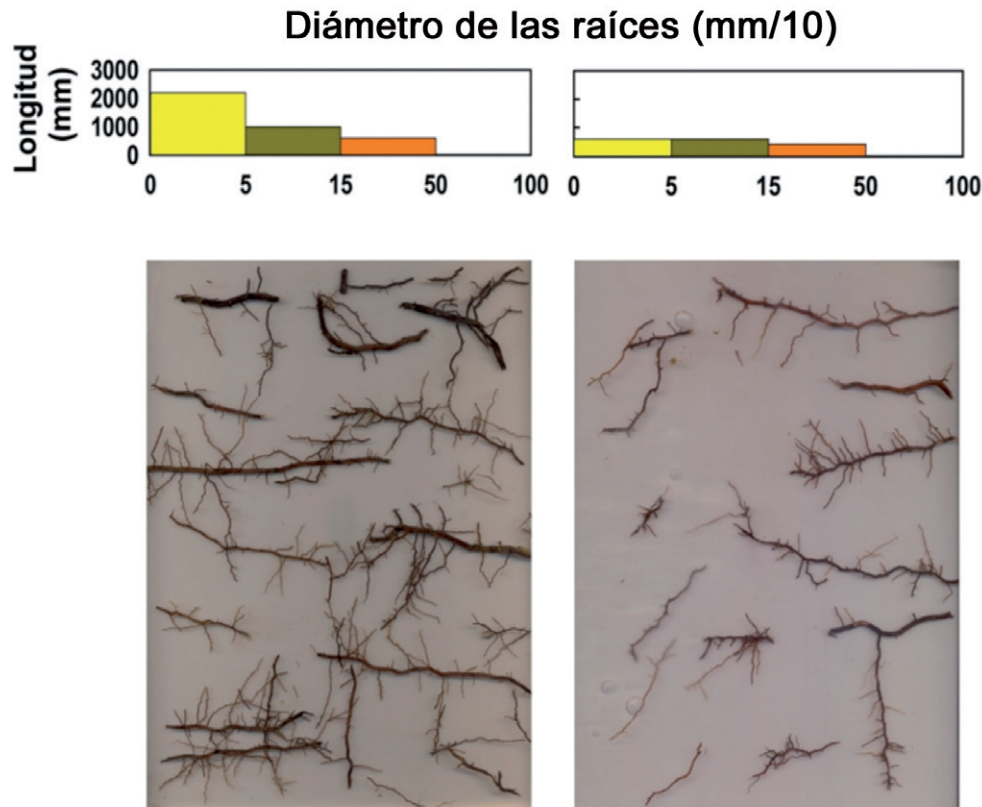


Figura 4. Resultado simplificado del análisis de muestras de raíces de palmas aceiteras sanas (izquierda) y afectadas por la pudrición del cogollo (PC) (derecha) utilizando WinRhizo®. Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno, Universidad de Costa Rica, Alajuela, Costa Rica. 2013.

de la efectividad de diversas prácticas de mejoramiento de las raíces y de los suelos como el subsolado, la fertilización, el compostaje, y el tratamiento de diversos desórdenes fisiológicos originados en el suelo.

Las imágenes de WinRhizo® permiten verificar el diagnóstico visual del estado de las raíces realizado en el campo y cuantificar el número, diámetro, longitud, superficie, volumen, densidad (cm/cm^3) y orden topológico (ramificación, ángulo de inserción, longitud inter-lateral, dirección del crecimiento, número de puntas o “tips”) de las raíces. El output de WinRhizo® complementa parámetros como el peso fresco y seco de las raíces y otras observaciones como el color, firmeza, flexibilidad, consistencia, porosidad, deceduosidad y longevidad.

El uso de WinRhizo® puede ser una importante herramienta para el diagnóstico acertado de los problemas bióticos y abióticos que afectan las raíces y la evaluación de las soluciones propuestas. Entre estos desórdenes sobresalen los problemas edáficos de varios tipos (nutricionales como deficiencias y toxicidad), los desórdenes morfo-fisiológicos como la corchosis y la pérdida de dominancia apical, la compactación, el exceso de agua, y los efectos de las plagas y las enfermedades causadas por organismos del suelo. Además, las evaluaciones periódicas pueden proveer información indirecta acerca de la fenología y la longevidad de los sistemas radicales, que permitirían coordinar mejor la planificación de las labores agrícolas con los complejos ciclos fenológicos

naturales de los cultivos perennes como la palma aceitera (Legros *et al.*, 2009).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a ASD-Costa Rica y Palma Tica, Coto 47, Costa Rica, por permitir el uso de sus plantaciones para realizar el trabajo de campo y financiar los análisis reportados en esta nota técnica.

LITERATURA CITADA

- Bledsoe, C.S., T.J. Fahey, F.P. Day, y R.W. Ruess. 1999. Measurement of static root parameters: biomass, length and distribution in the soil profile. En: G.P. Robertson, D.C. Coleman, C.S. Bledsoe, y P. Sollins, editores, Standard soil methods for long-term ecological research. Oxford, New York, USA. p. 413-436.
- Bóhm, W. 1979. Methods of studying root systems. Ecological Studies 33. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Bouma, T.J., K.L. Nielsen, y B. Koutstaal. 2000. Sample preparation and scanning protocol for computerized analysis of root length and diameter. Plant and Soil 218:185-196.
- Cheeke, T.E., D.C. Coleman, y D.H. Wall, editores. 2013. Microbial ecology in sustainable agroecosystems. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Covarrubias-Aguirre, R., e I. Mata-Beltrán. 1979. Estudio de la distribución de raíces en árboles de mango. Fruticultura Mexicana 9(1):1-6.
- Fahey, T.J., C.S. Bledsoe, F.P. Day, R.W. Ruess, y A.J.M. Smucker. 1999. Fine root production and demography. En: G.P. Robertson, D.C. Coleman, C.S. Bledsoe, y P. Sollins, editores, Standard soil methods for long-term ecological research. Oxford, New York, USA. p. 413-436.
- Gliessman, S.R. 2002. Agroecología. Procesos ecológicos en agricultura sostenible. CATIE, Turrialba, Costa Rica.
- Jourdan, C., y H. Rey. 1997. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. Plant and Soil 189:33-48.
- Jourdan, C., N. Michaux-Ferrière, y G. Perbal. 2000. Root system architecture and gravitropism in the oil palm. Annals of Botany 85:861-868.
- Kolesnikov, V.A. 1971. The root system of fruit plants. Honolulu, University Press of the Pacific, USA.
- Legros, S., I. Mialet-Serra, J.P. Caliman, F.A. Siregar, A. Clément-Vidal, y M. Dingkuhn. 2009. Phenology and growth adjustments of oil palm (*Elaeis guineensis*) to photoperiod and climate variability. Annals of Botany 104:1171-1182.
- Marschner, P. 2012. Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic Press, Amsterdam, The Netherlands.
- Nodichao, L., J.L. Chopart, O. Roupsard, M. Vauclin, S. Aké, y C. Jourdan. 2011. Genotypic variability of oil palm root system distribution in the field. Consequences for water uptake. Plant Soil 341:505-520.
- Pang, W., W.T. Crow, J.E. Luc, R. McSorley, R.M. Ginlin-Davis, K.E. Kenworthy, y K. Kruse. 2011. Comparison of water displacement and WinRhizo Software for plant root parameter assessment. Plant Disease 95:1308-1310.
- Pregitzer, K.S. 2002. Fine roots of trees – a new perspective. New Phytologist 154:267-273.
- Régent Instruments Inc. 2001. Mac/WinRHIZO™ 2002a. Basic, Reg & Pro for washed root measurement.
- Smit, A.L., A.G. Bengough, C. Engels, S. Pellerin, y S.C. van de Geijn, editores. 2000. Root methods. A handbook. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Stokes, A., editor. 2000. The supporting roots of trees and other woody plants: form, function and physiology. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Tinker, P.B. 1976. Soil requirements of the oil palm. En: R.H.V. Corley, J.J. Hardon, y B.J. Wood, editores, Developments in Crop Science. I. Oil Palm Research. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. p. 165-181.
- Tracy, S.R., C.R. Black, J.A. Roberts, C. Sturrock, S. Mairhofer, J. Craigon, y S.J. Mooney. 2012. Quantifying the impact of soil compaction on root system architecture in tomato (*Solanum lycopersicum*) by X-ray micro-computed tomography. Annals of Botany 110:511-519.
- Wright, J.O. 1951. Unusual features of the root system of the oil palm in West Africa. Nature 168:748.
- Yampolsky, C. 1924. The pneumathodes on the roots of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). American Journal of Botany 11(8):502-512.
- Zobel, R. 2003. Fine roots -discarding flawed assumptions. New Phytologist 160:273-280.