

MOVILIZACIÓN DE MANANOS DE RESERVA EN SEMILLAS DURANTE LA GERMINACIÓN Y POST-GERMINACIÓN*

Aurora Lara-Núñez y David Manuel Díaz-Pontones

Laboratorio de Bioquímica Tisular. Departamento de Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco No.186, Col.Vicentina C.P. 09340 Del. Iztapalapa D.F., México. Correo E: aln@xanum.uam.mx, dmdp@xanum.uam.mx

RESUMEN

Varios grupos de semillas de angiosperma almacenan sustancias de reserva en las paredes celulares, entre ellas algunas hemicelulosas como xiloglucanos, galactanos y mananos. Éstos últimos están constituidos por cadenas de manosa que pueden estar interrumpidas con glucosa y sustituidas con galactosa. Los mananos se clasifican en cuatro variedades dependiendo de su composición y grado de sustitución. Estas sustancias de reserva ejercen un control osmótico durante la germinación y también pueden conferir dureza a la testa. Entre las semillas que acumulan compuestos de reserva en la pared celular se encuentran la palma, el tamarindo, el dátil, la lechuga, el jitomate y semillas del género *Ipomoea* (Manto de la Virgen). Al concluir la germinación, inicia la degradación de los mananos de reserva por enzimas hidrolíticas, generando monómeros que son dirigidos al metabolismo central o sirven de eslabones para la síntesis *de novo* de pared celular. Los mananos tienen varios usos en la industria alimentaria, farmacéutica, de tabaco y minera, entre otros.

ABSTRACT

Some groups of angiosperm seeds store reserve materials at the cell wall. Among those are hemicelluloses, which comprise xyloglucans, galactans and mannans. The latter are constituted by a mannose backbone that could be interrupted by glucose and substituted by galactose. Mannans are classified into four varieties depending on its composition and substitution grade, and either could exert osmotic control during germination or confer seed coat's hardness. Seeds that accumulate reserve material at the cell wall are palm, tamarind, date, lettuce, tomato and seeds from the genus *Ipomoea* (Morning Glory). At the end of germination mannan degradation starts through a set of hydrolytic enzymes, and once monomers are freed, they could be channeled to carbon central metabolism or could be precursors of cell wall *de novo* synthesis. Galatomannans are used in the food and pharmaceutical industry as well as in the mining and tobacco industry, among others.

INTRODUCCIÓN

Las semillas almacenan compuestos de reserva que movilizan durante la germinación y post-germinación y dan soporte a la plántula hasta que ésta puede ser autótrofa gracias a la activación de la fotosíntesis. Estos compuestos de almacén están constituidos principalmente por tres grupos: carbohidratos, lípidos y proteínas. Los carbohidratos son la reserva mayoritaria de las semillas cultivadas, siendo a su vez el almidón el

carbohidrato más frecuentemente empleado. Sin embargo, existe un grupo, principalmente en las dicotiledóneas endospermicas, que acumulan otros tipos de polisacáridos ó hemicelulosas que les pueden conferir una gran dureza a las semillas o regular el balance hídrico durante la germinación. Dichos polímeros se depositan en las paredes celulares de las células del endospermo. Estas hemicelulosas pueden estar constituidas por mananos, xiloglucanos o galactanos, siendo los mananos los componentes más importantes de la familia

PALABRAS

CLAVE:

Carbohidratos de reserva, Pared celular, Germinación de semillas, Mananos, Galactomananos, Endospermo

KEY WORDS:

Storage carbohydrates, Cell wall, Seed germination, Mannans, Galactomannans, Endosperm

TABLA 1
Características de los polímeros de almacenamiento de la pared celular

Polisacárido	Residuo en la cadena principal	Residuos ramificantes	Azúcar-nucleótido precursor de su síntesis	Localización y tipo de planta
Manano lineal	Manosa	Escasamente galactosa	GDP-manosa UDP-galactosa	Semillas (palma, café, sésamo)
Glucomanano	Manosa, glucosa	Galactosa	GDP-manosa UDP-glucosa UDP-galactosa	Semillas (lechuga, tomate) y órganos subterráneos (Lila)
Galactomanano	Manosa	Galactosa	GDP-manosa UDP-galactosa	Semillas (<i>Leguminosae</i> , <i>Convolvulaceae</i> , <i>Annonaceae</i>)
Galactoglucomanano	Manosa	Galactosa	GDP-manosa UDP-glucosa UDP-galactosa	Madera de gimnospermas
Xiloglucano	Glucosa	Xilosa, galactosa, arabinosa	UDP-glucosa UDP-xilosa UDP-galactosa	Semillas (<i>Leguminosae</i> , <i>Tropaeolaceae</i> , <i>Myricaceae</i>)
Galactano	Galactosa	Arabinosa	UDP-galactosa UDP arabinosa	Semillas (legumbres y café)

Información recopilada de (1, 2 y 3).

de las hemicelulosas debido a su abundancia en la pared celular de plantas superiores (1). Estos polisacáridos además de almacenar energía están vinculados con el control osmótico a lo largo de la imbibición, mientras que la principal función del almidón, si no es que la única, es la de almacenamiento al proveer de esqueletos carbonados y energía inmediata mediante el suministro directo de glucosa.

Esta revisión se enfoca en la descripción de la estructura, movilización y metabolismo de mananos durante las etapas de germinación y post-germinación en semillas, centrando la atención en los galactomananos por su importancia comercial. También se mencionarán algunos usos de este polímero.

HEMICELULOSAS

En algunos géneros de plantas, las hemicelulosas son la forma mayoritaria de almacenamiento, en particular ciertas mono y dicotiledóneas endospermicas como son la nuez de tegua, el dátil, el café, entre otros. Las hemicelulosas se clasifican en tres grupos: mananos, xiloglucanos y galactanos con base en su estructura. Los mananos se dividen a su vez en cuatro subfamilias: mananos lineales, glucomananos, galactomananos y galactoglucomananos (1). La Tabla 1 presenta algunas

características de los polímeros de almacenamiento de la pared celular.

Los mananos son químicamente inertes y presentan diferentes niveles de solubilidad en agua, dependiendo de su grado de sustitución. Estos polisacáridos de almacenamiento se encuentran en el estrato interno de la pared primaria, ya que en la capa externa de esta pared predominan la celulosa y la pectina. Estas matrices a menudo están enriquecidas en un solo tipo de polisacárido, con poca celulosa y pectina, lo facilita el proceso de movilización de reservas (2).

EL GRUPO DE LOS MANANOS

Todos los mananos son variaciones de un esqueleto de residuos de D-manosa con uniones β -(1→4) (β -manano), el cual puede estar interrumpido con D-glucosa o estar substituido con galactosa por uniones α -(1→6) (2). Dependiendo de su estructura y grado de substitución, estos mananos pueden jugar diversos papeles desde conferir dureza a la semilla como en el caso del café, hasta controlar el grado de hidratación durante la germinación y la post-germinación temprana, pero los diferentes mananos tienen en común la función de almacenamiento como carbohidrato de reserva no almidonoso. En algunos casos se ha observado que el endospermo rico en mananos protege al embrión

contra la desecación al amortiguar la pérdida de agua durante periodos de sequía (amortiguador hídrico). Adicionalmente se ha demostrado que los mananos funcionan también como molécula señal de las plantas, al promover una respuesta de crecimiento y desarrollo en varios tejidos vegetales, por ejemplo, en órganos florales y en granos maduros de polen de *Arabidopsis* (3).

MANANOS LINEALES

Los mananos lineales puros son homopolisacáridos que contienen 95% ó más de manano en una cadena lineal de residuos de manopiranosilos y menos del 5% de los residuos de manano están substituidos con galactosa. Por debajo de este porcentaje, los galactomananos son totalmente insolubles y se cristalizan fácilmente, por lo cual son, hasta cierto punto, cristalinos en la pared celular (1). Además de su función como molécula de reserva, se ha propuesto que los mananos lineales en la pared celular del endospermo confieren dureza y resistencia mecánica a las semillas, como es el caso del dátil (2).

GALACTOMANANOS

Los galactomananos están compuestos por un esqueleto lineal de manosa al cual se unen, de manera frecuente, sustituciones de residuos de galactosa en el carbono 6 del residuo de manosa. La proporción de manosa:galactosa y las distribución de los residuos galactosilo a lo largo del esqueleto de manano varía de especie en especie. Por ejemplo, el galactomanano de la semilla de *Cyamopsis tetragonolobus* (guar) presenta 1.6 manosas por cada galactosa, mientras que en la goma de *Ceratonía siliqua* (algarrobo) la proporción es muy diferente, siendo 3.5 manosas por cada molécula de galactosa. Los galactomananos son típicos en algunas semillas endospermicas, entre ellas las semillas de las familias Compositae y las Convolvulaceae. Aunque se ha registrado un gran número de especies vegetales cuyas semillas poseen galactomananos, sólo se ha estudiado con detalle el metabolismo post-germinativo de unas pocas. Dentro de las especies más estudiadas se encuentran la semilla *C. tetragonolobus* (de la que se extrae la goma guar, empleada en la industria alimenticia, cosmética y farmacéutica como agente espesante), trigonela o alholva (*Trigonella foenum*, de donde se extrae el curry) y el algarrobo (*Ceratonía siliqua*, de ésta se extrae un agente capaz de secuestrar cationes).

Además de jugar un papel importante como reserva post-germinativa, el galactomanano también

puede servir como una sustancia de imbibición en etapas tempranas de la germinación, al retener grandes cantidades de agua y distribuirla alrededor del embrión. El endospermo imbibido protege al embrión de la desecación al amortiguar la pérdida de agua durante una posible sequía. La presencia del galactomanano previene además la completa desecación de semillas en zonas templadas al ser sometidas a una alta temperatura atmosférica (2).

GLUCOMANANOS

Los glucomananos han sido los menos estudiados. Presentan un esqueleto lineal con uniones β -(1 $\rightarrow$ 4) con cantidades casi idénticas de residuos β -glucopiranosilo y β -manopiranosilo. Este polisacárido es la fuente mayoritaria de reserva en las paredes endospermicas de miembros de las familias Leguminosae, Palmae, Liliaceae e Iridaceae. Los residuos de manosa del glucomanano proveen los puntos de ramificación. En ocasiones pueden estar acetilados.

GALACTOGLUCOMANANOS

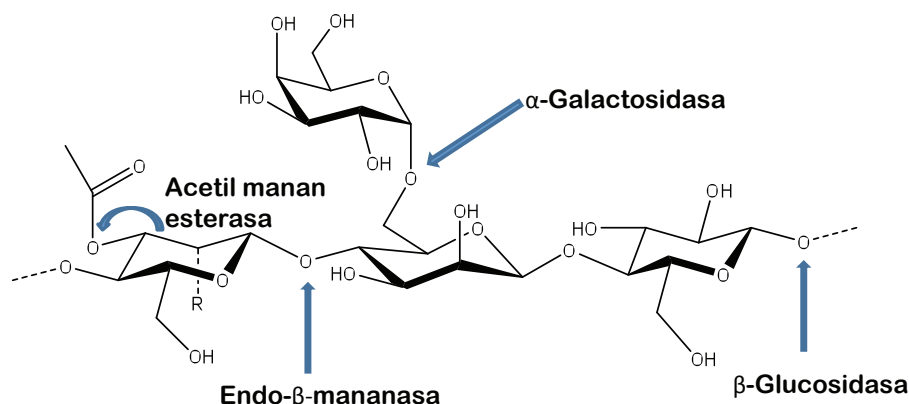
Ocasionalmente residuos D-galactosilos se encuentran ligados por uniones α -(1 $\rightarrow$ 6) a los glucomananos. Estos galactoglucomananos se encuentran abundantemente en las paredes primarias gruesas de algunas gimnospermas que también contienen lignina. La solubilidad de los galactoglucomananos en agua se debe a su contenido relativamente alto de cadenas laterales de D-galactosa que previene a la macromolécula del alineamiento consigo misma. Además de su función como sustancia de reserva en algunas semillas, como es *Picea abies*, su papel específico no es claro.

ENZIMAS QUE HIDROLIZAN A LOS MANANOS

La biodegradación de las estructuras de hemicelulosa involucra la acción concertada de una variedad de enzimas hidrolíticas. Dos tipos de enzimas han sido involucradas en la degradación de estas hemicelulosas: las exo-hidrolasas que actúan en las uniones glicosídicas terminales y liberan unidades de monosacáridos del extremo no reductor, mientras que las endo-hidrolasas rompen uniones glicosídicas internas en posiciones específicas o al azar.

Las principales enzimas que degradan mananos son la endo- β -mananasa (EC 3.2.1.78), β -manosidasa (EC 3.2.1.25) y α y β -glucosidasa (EC 3.2.1.50 y 3.2.1.21, respectivamente). Enzimas adicionales como la β -1,3-glucanasa (EC 3.2.1.39), la acetil manan esterasa (EC 3.1.1.6) y la α -galactosidasa (EC 3.2.1.22) se requieren

Figura 1.
Sitio hidrolítico
de algunas
enzimas
degradativas
de los
polímeros de
mananos.



para remover sustituyentes de la cadena lateral. La endo- β -mananasa es responsable de la hidrólisis de las uniones internas β -(1 $\rightarrow$ 4) del esqueleto de manano de manera aleatoria en oligómeros mayores de 6 residuos para producir nuevos extremos de cadena. La degradación del galactomanano y del glucogalactomanano por la β -mananasa se ve altamente afectado por el grado y el patrón de sustitución del esqueleto de manano. Por otro lado, la exo- β -mananasa rompe las uniones β -(1 $\rightarrow$ 4) de los mananos, liberando manosa de los extremos no reductores y mano-oligosacáridos. La exo- β -glucosidasa hidroliza los enlaces β -(1 $\rightarrow$ 4) de glucopiranos en el extremo no reductor de los oligosacáridos, previamente liberados de los glucomananos y galactoglucomananos por las enzimas endo- β -mananasa y α -galactosidasa, ésta última es una enzima desramificante que cataliza la hidrólisis de las uniones α -(1 $\rightarrow$ 6) de las sustituciones de D-galactopiranosilos tanto del glucomanano como del galactoglucomanano (4). La figura 1 ilustra algunos puntos de hidrólisis por las enzimas mencionadas.

MOVILIZACIÓN DE MANANOS EN SEMILLAS DURANTE LA GERMINACIÓN

En semillas maduras como las de la lechuga, el jitomate, y datura (el Toloache) las células del endospermo presentan paredes celulares engrosadas ricas en polímeros de mananos. Éstos, además de servir como carbohidratos de reserva para sustentar el crecimiento post-germinativo, se ha propuesto que actúan como una barrera física obstruyendo así la germinación. Por lo tanto, para que la germinación se lleve a cabo es necesario un ablandamiento del endospermo, en particular en la región del micrópilo adyacente a la radícula. Se ha observado que este proceso de ablandamiento es iniciado por la enzima endo- β -mananasa (5) y es seguido por las demás enzimas hidrolíticas de la pared celular como son la β -manosidasa,

la α -galactosidasa y la β -1,3-glucanasa (6), las cuales presentan un incremento en su actividad antes de que la germinación llegue a su término, particularmente en el micrópilo, pero también se ha visto un incremento importante de la actividad enzimática en el endospermo lateral conforme avanza la germinación. Asociado a esto, la expresión de dichas enzimas también aumenta. Es en la post-germinación que los polímeros de reserva se degradan de manera significativa y sirven como fuente de carbono debido a la actividad de las enzimas hidrolíticas que en ese momento ya se encuentran en su máximo nivel.

REGULADORES FISIOLÓGICOS CONTROLAN LA ACTIVIDAD DE LAS ENZIMAS HIDROLÍTICAS DE LOS POLÍMEROS DE MANANO

La germinación inicia con la entrada de agua por la semilla deshidratada al ser imbibida, seguida por la expansión del embrión y culmina con la emergencia de la radícula. Posterior a esto se considera que inicia la etapa de post-germinación (Fig. 2). Dos hormonas en particular gobiernan este proceso, aunque se sabe de la presencia de otros reguladores fisiológicos que también participan. El ácido abscísico (ABA) es una hormona que impone latencia y por lo tanto es un regulador negativo de la germinación, mientras que las giberelinas liberan a la semilla de la latencia, promueven la germinación y neutralizan los efectos del ABA (7).

Varias enzimas hidrolíticas de la pared celular son controladas por hormonas vegetales durante la germinación. Por ejemplo, la actividad de la endo- β -mananasa permanece inalterada por la presencia de ABA al inicio de la germinación en semillas de jitomate, sin embargo en la etapa de post-germinación esta misma hormona inhibe de manera importante su actividad (8,6). Por otro lado, se ha observado que el ABA inhibe las actividades de la β -mananasa en semillas de lechuga

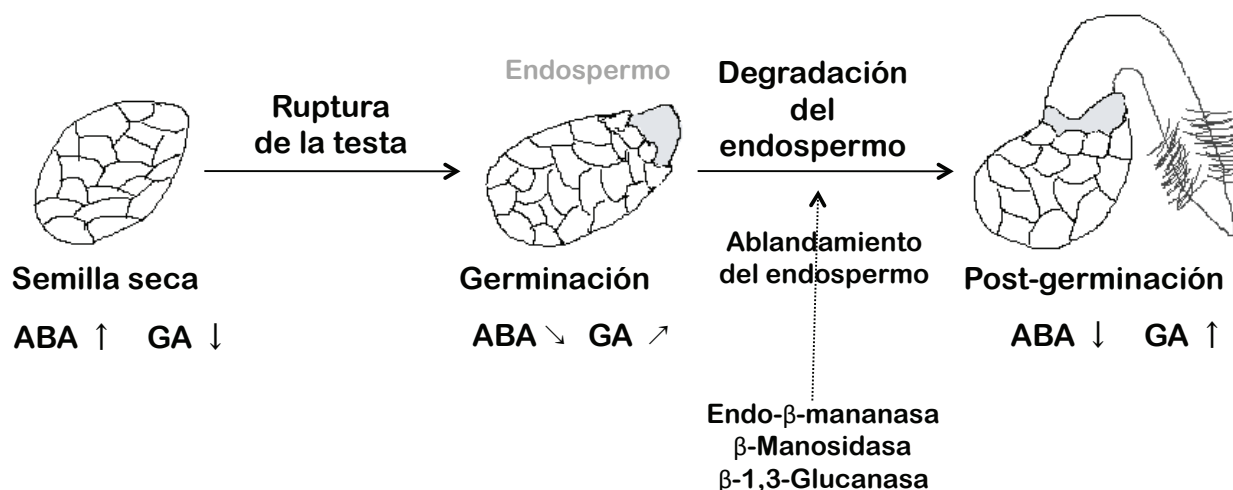


Figura 2. Modelo de la germinación de una semilla que acumula galactomananos. Las enzimas endo- β -mananasa, β -manosidasa y β -1,3-glucanasa, entre otras, inician el ablandamiento del endospermo al concluir la germinación. Las hormonas ABA y giberelinas alteran el proceso de germinación. Las flechas simbolizan el nivel de hormona en las distintas etapas. ABA = ácido abscísico, GA = giberelinas.

y de la β -1,3-glucanasa en la región endospermica micropilar de semillas de tabaco, por lo cual para que la germinación se lleve a cabo el ABA debe ser degradado (9). En contraste, se ha visto que las giberelinas inducen la actividad de las tres enzimas hidrolíticas mencionadas anteriormente, particularmente en la región del micrópilo y en el endospermo lateral del jitomate (6). La cantidad de esta hormona aumenta en la semilla conforme avanza la germinación.

METABOLISMO DE LA MANOSA EN LA GERMINACIÓN Y POST GERMINACIÓN

Una vez degradados los mananos en sus unidades, la manosa y la galactosa resultantes son transformadas mediante una serie de reacciones enzimáticas con el fin de canalizar los esqueletos carbonados o la energía contenida en estas moléculas hacia el metabolismo central. El primer grupo de enzimas involucradas son las hexocinasas, encargadas de fosforilar el carbono 6 de diferentes azúcares. Estas enzimas no son específicas en muchas ocasiones y pueden fosforilar diferentes hexosas en concentraciones del orden de milimolar, entre ellas a la manosa. La manosa-6-fosfato es transformada a su vez a fructosa-6-fosfato vía la enzima fosfomanosa isomerasa (Fig. 2) y de esta manera entra directamente a la glicólisis. Esta enzima requiere de un metal divalente para ser activa y además participa en la síntesis de los mananos, ya que también trabaja en la dirección opuesta y así transforma a la fructosa-6-fosfato en manosa-6-fosfato (4).

La manosa-6-fosfato es precursor en la síntesis de compuestos de la pared celular: la enzima fosfomanosa mutasa la convierte a manosa-1-fosfato y posteriormente el grupo fosfato es sustituido por GTP para dar lugar a GDP-manosa y liberar pirofosfato, reacción irreversible en plantas mediada por la enzima GDP manosa pirofosforilasa. La GDP-manosa por su parte puede ser transformada en GDP-glucosa o GDP-galactosa por la enzima GDP-manosa 3',5'-epimerasa (4). La figura 3 presenta el metabolismo de la manosa libre en plantas. La manosa también es sustrato para la glicosilación de lípidos y proteínas en plantas (10), o la GDP-manosa puede ser interconvertida en GDP-galactosa a través de la enzima GDP-manosa-3',5'-epimerasa y de esta manera es precursor en la síntesis del ácido ascórbico (11).

USOS DE LOS MANANOS

Los egipcios usaron al galactomanano en el proceso de momificación. En la actualidad este polímero se emplea como texturizante, espesante, gelificante, estabilizador y dispersor en la industria alimentaria (12), ya que es estable y conserva sus características en una amplia gama de temperaturas y pH. También es empleado en la cosmetología y en la industria del papel, así como en la industria farmacéutica en la preparación de jarabes. En la producción de explosivos se usa como agente ensamblador, como lubricante en la minería y en la perforación para la obtención del petróleo (13, 14). Así mismo, se emplea para reducir la constipación así como los niveles de glucosa y colesterol en sangre. Finalmente, se ha propuesto el uso del

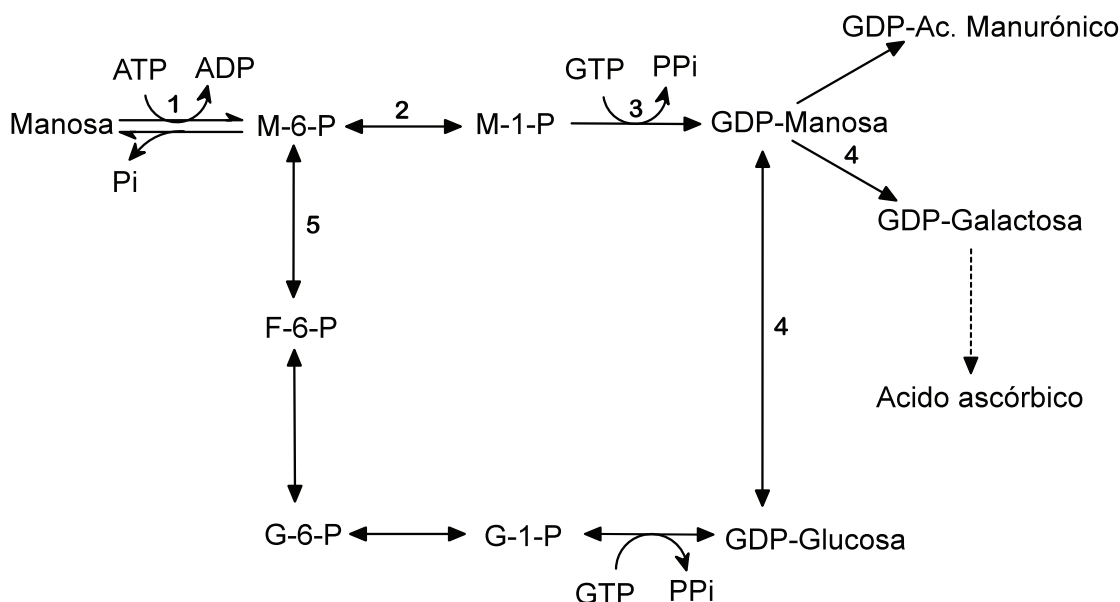


Figura 3. Metabolismo de la manosa libre. Las enzimas involucradas son las siguientes: 1) Hexocinasa, 2) Fosfomano mutasa 3) Manosa pirofosforilasa 4) GDP-Manosa 3',5'-epimerasa 5) Fosfoglucosa isomerasa. Las abreviaciones de los metabolitos son como sigue: Manosa-6-Fosfato (M-6-P), Manosa-1-Fosfato (M-1-P), Fructosa-6-Fosfato (F-6-P), Glucosa-6-Fosfato (G-6-P) y Glucosa-1-Fosfato (G-1-P) (6).

galactomanano proveniente de diversas semillas como fibra en la dieta ya que es resistente a las enzimas digestivas humanas (15) y actualmente se producen diversos complementos alimentarios que lo contienen.

PERSPECTIVAS

En México todo el galactomanano que se consume, y que es empleado en la industria, es importado de Asia (alrededor del 90 %) y de Estados Unidos (alrededor del 10 %). Se hace necesario explorar nuevas fuentes de extracción de este polímero con características deseables para satisfacer el consumo nacional. En México crece una variedad de plantas cuyas semillas contienen altas cantidades de galactomanano con diferente grado de sustitución, con relación a semillas de las que normalmente se extrae este polímero, y cuyo galactomanano podría presentar características diversas y deseables. Un ejemplo es el de las plantas del género *Ipomoea* (Manto de la Virgen), cuya semilla es potencialmente una fuente ideal para la extracción del galactomanano (16). La caracterización de estas semillas y de los galactomananos de su endospermo permitirá implementar estrategias para la extracción y purificación de las diferentes hemicelulosas. Estas podrían presentar características novedosas en cuanto a sus propiedades reológicas, grado de higroscopicidad, asociación de iones como podrían ser metales pesados, etc.,

por lo que el estudio de éstas conllevará a nuevas oportunidades en la industria nacional al abatir los altos costos de importación de los galactomananos.

Por otro lado, se ha propuesto el estudio del género *Ipomoea* como modelo de genómica ecológica y su semilla tiene un alto impacto en la agricultura al ser una maleza particularmente dañina en algunos cultivos de importancia económica como el maíz (17).

CONCLUSIONES

Existe un grupo de semillas que en lugar de almacenar almidón como carbohidrato principal almacenan polímeros en la pared celular de las células del endospermo. Las características físicas de estos polímeros pueden variar dependiendo de la proporción y tipo de monómero de que estén constituidos y las sustituciones que presenten. El estudio del metabolismo de estos polímeros durante la germinación ha sido poco explorado, así como tampoco se han explorado fuentes alternas para extraer galactomananos como son las semillas de la familia *Ipomoea*. En la actualidad todo el galactomanano que se consume en México es importado. A pesar de que México ocupa el quinto lugar de entre los países con mayor abundancia en biodiversidad, lo que podría brindar múltiples alternativas para encontrar nuevas fuentes para la extracción de galactomananos, con un abanico amplio de propiedades físico-químicas y con ello su posible empleo industrial.

REFERENCIAS

1. Moreira LRS, Filho EXF (2008) An overview of mannan structure and mannan-degrading enzyme systems. *Appl Microbiol Biotechnol* 79:165-178.
2. Buckeridge MS, Pessoa dos Santos H, Tiné MAS (2000) Mobilisation of storage cell wall polysaccharides in seeds. *Plant Physiol Biochem* 38:141-156.
3. Liepman AH, Naim CJ, Willats WGT Sørensen I, Roberts AW, Keegstra K (2007) Functional genomic analysis supports conservation of function among cellulose synthase-like A gene family members and suggest diverse roles of mannans in plants. *Plant Physiol* 143:1881-1893.
4. Herold A, Lewis DH (1977) Mannose and green plants: occurrence, physiology and metabolism, and use as a tool to study the role of orthophosphate. *New Phytol* 79:1-40.
5. Dutta S, Bradford KJ, Nevins DL (1997). Endo- β -mannanase activity present in cell wall extract of lettuce endosperm prior to radicle emergence. *Plant Physiol* 113:155-161.
6. Mo B, Bewley JD (2003) The relationship between β -mannosidase and endo- β -mannanase activities in tomato seeds during and following germination: a comparison of seed population and individual seeds. *J Exp Bot* 54:2503-2510.
7. Kucera B, Cohn MA, Leubner-Metzger G (2005) Plant hormone interactions during seed dormancy release and germination. *Seed Sci Res* 15:281-307.
8. Toorop PE, van Aelst AC, Hilhorst HWM (2000) The second step of the biphasic endosperm cap weakening that mediates tomato (*Lycopersicon esculentum*) seed germination is under control of ABA. *J Exp Bot* 51:1371-1379.
9. Leubner-Metzger G, Meins Jr F (1999) Functions and regulation of plant β -1,3-glucanases (PR-2) Review in: Pathogenesis-related proteins in plants. Datta SK, Muthukrishnan S (eds), CRC Press LLC, Boca Raton, Florida, pp 49-76.
10. Davies HM, Delmer DP (1981) Two kinds of protein glycosylation in a cell-free preparation from developing cotyledons of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Physiol* 68:284-291.
11. Hancock RD, McRae D Haupt S, Viola R (2003) Synthesis of L-ascorbic acid in the phloem. *BMC Plant Biology*. 3:7. doi:10.1186/1471-2229-3-7.
12. Garros-Rosa I, Reicher F, Petkowicz CLO Sierakowski MR, Moreira RA (2006) Characterization of the galactomannans from *Parkinsonia aculeata* seeds and their application on affinity chromatography. *Polímeros: Ciência e Tecnologia* 16(2)99-103.
13. García-Lara S (1998) Galactomanano como una fuente de carbono durante el desarrollo, germinación y postgerminación de la semilla *Ipomoea purpurea* (L.) Roth. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Iztapalapa.
14. Díaz-Pontones D (2001) El endospermo y sus usos. *Ciencia y Desarrollo* 27(161):17-21.
15. Chua M, Baldwin TC, Hocking TJ, Chan K (2010) Traditional uses and potential health benefits of *Amorphophallus konjac* K. Koch ex N.E.Br. *J. Ethnopharmacology* 128:268-278.
16. Díaz-Pontones DM (2009) *Ipomoea*: un género con tradición. *Contactos* 73:36-44.
17. Baucom R, Chang SM, Kniskern JM, Rausher MD, Stinchcombe (2011) Morning glory as a powerful model in ecological genomics: tracing adaptation through both natural and artificial selection. *Heredity*. doi:10.1038/hdy.2011.25.