

EL SINDROME DE "KRANZ" EN ASTERACEAE DE LA FLORA ARGENTINA

Por EVANGELINA SANCHEZ¹, MIRTA O. ARRIAGA¹
y HECTOR O. PANARELLO²

SUMMARY

The authors prove the existence of the "Kranz" syndrome in two genera of Asteraceae Dumortier: *Pectis* L. and *Chrysanthellum* Richard, by using 3 methods: a) leaf venation; b) transverse leaf anatomy survey and c) mass spectrometry for their ¹³C/¹²C ratios on dried leaf tissue.

The species studied are: *Pectis odorata* Gris., *P. sessiliflora* (Less.) Schultz; *Chrysanthellum argentinum* Ariza et Cerana and *Ch. tuberculatum* (H. et A.) Cabrera, all of them belonging to the Argentine flora.

INTRODUCCION

El síndrome de "Kranz" es un conjunto de caracteres correlacionados entre sí. Dichos caracteres son anatómicos, citológicos y fisiológicos.

El eje principal del síndrome se centra sobre el proceso de fijación del CO₂ en la fotosíntesis. Si la vía fotosintetizante tiene como primer compuesto estable un ácido de 3 carbonos o sea sigue el ciclo de Calvin-Benson exclusivamente, se trata de vegetales denominados C₃. Este tipo de fotosíntesis va asociada con caracteres anatómicos "non-Kranz": a) vaina parenquimática inconspicua alrededor de los haces vasculares; b) las células del clorénquima y las de la vaina acumulan almidón por igual, es decir poseen el mismo tipo de cloroplastos y los mismos sistemas enzimáticos.

En el caso de las plantas C₄, el primer compuesto estable es un ácido de cuatro carbonos, este primer proceso de fijación del CO₂ ocurre en el clorénquima, pasando luego mediante la descarboxila-

¹ Miembros de la Carrera del Investigador Científico, CONICET. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Divisiones Plantas Vasculares y Anatomía Vegetal, Av. Angel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires.

² Miembro de la Carrera del Investigador Científico CONICET. Instituto de Geocronología y Geología Isotópica, Pabellón INGEIS, Ciudad Universitaria, Núñez, 1428 Buenos Aires.

ción de dicho ácido al ciclo de Calvin-Benson, el que ocurre en la vaina parenquimática.

Esta vía fotosintética cuyo primer ciclo se denomina de Hatch y Slack en homenaje a sus descubridores (1966), va siempre asociada a la estructura anatómica "Kranz". La misma consiste fundamentalmente en la presencia de una conspicua vaina parenquimática alrededor de todos los haces vasculares, en la que se observan grandes cloroplastos, muy abundantes, que acumulan almidón. Los cloroplastos de dicha vaina son diferentes a los del resto del clorénquima: tienen mayor tamaño, difieren en ultraestructura y los sistemas enzimáticos que albergan también son distintos. Esta vaina suele estar acompañada por una radiación de las células clorénquimáticas que la rodean.

Por otra parte en las especies C_4 la incorporación del CO_2 por la enzima PEP carboxilasa, no discrimina en contra de los átomos del isótopo ^{13}C del CO_2 como lo hace la ribulosa difosfato carboxilasa en las especies C_3 (Whelan *et al.*, 1973). Como consecuencia de esto la materia orgánica de las plantas C_4 (o "Kranz") tiene una relación de isótopos estables del Carbono ligeramente empobrecida con respecto al CO_2 del aire. En cambio, la materia orgánica de las especies "non-Kranz" es mucho más baja en contenido de ^{13}C . Así las especies C_4 tienen relaciones $^{13}C/^{12}C$ mayores (la mayoría entre -10% y -17%), mientras que las C_3 las tienen mucho menores (la mayoría entre -23% y -37%). Estas relaciones $^{13}C/^{12}C$ son, probablemente, la mejor evidencia obtenible para indicar si una planta Angiosperma es "Kranz" o "non-Kranz".

Ha quedado demostrado que la determinación de una sola de todas estas características permite predecir con certeza la presencia de todas las demás (Tregunna *et al.*, 1970; Laetsch, 1974).

El síndrome de "Kranz" ha sido documentado en varias familias de Angiospermas. Entre ellas figura la familia *Asteraceae* Dumortier. Solereder (1899) describe perfectamente la estructura anatómica "Kranz" para *Pectis humifusa* Sw. aunque sin asignarle tampoco ningún nombre.

Más tarde Schöch (1971) y Schöch y Kramer (1971) indicaron que *Pectis lectocephala* (Cass.) Urb. presenta dicho tipo de anatomía. Ruthsatz y Hofmann (1984) ilustran la anatomía "Kranz" de *Pectis sessiliflora* (Less.) Schultz.

Smith y Turner (1975) en su trabajo sobre *Asteraceae* realizan la determinación del $\delta^{13}C\%$ para 20 especies de *Pectis* de U.S.A., el mismo varía entre $-13,7\%$ y $-10,5\%$, confirmando así la naturaleza "Kranz" de dichas especies. Así mismo hallaron que cuatro especies de *Chrysanthellum* de la flora norteamericana pertenecían a la vía fotosintetizante C_4 , con $\delta^{13}C\%$ entre $-13,3\%$ y $-10,7\%$.

En el presente trabajo se determina la existencia del síndrome de "Kranz" en especies de *Asteraceae* de la flora argentina pertenecientes a los géneros *Pectis* L. (tribu *Helenieae*) y *Chrysanthellum* Richard (tribu *Heliantheae*).

MATERIAL Y METODO

Se han utilizado tres métodos para precisar la existencia del síndrome de "Kranz" en las especies estudiadas. Ellos son:

Observación de la venación foliar por transparencia (Moser, 1935; Brown y Smith, 1973). Para este fin se hidrataron algunas hojas con agua tibia durante 6 horas, o bien se hirvieron las hojas durante 1 minuto con NaOH al 2%.

Estudio de la estructura anatómico-foliar. Para ello se realizaron cortes transversales de la hoja con navajita de afeitar, a mano alzada, utilizando médula de hinojo para sostener el material.

En el caso del género *Chrysanthellum* que presenta hojas lobadas se realizaron transcortes en dos zonas de las mismas (Cf. Fig. 1, E).

Algunos de los transportes se observaron sin vaciar para determinar la ubicación de los cloroplastos en la vaina parenquimática. El resto fue tratado con NaClO para su vaciado, tiñéndose posteriormente con alcian-blue (Cutler, 1978).

En nuestros estudios sobre estructura anatómica "Kranz" hemos adoptado el término "clorénquima" y no mesofilo, ya que tales estudios abarcan otros órganos además de la hoja donde no puede aplicarse tal denominación.

Determinación de la relación de isótopos estables del Carbono: $\delta^{13}\text{C}$. Se tomaron muestras de cinco miligramos de hojas. Las mismas fueron luego tratadas de acuerdo con la técnica descrita en Panarello *et al.* (1983) y Panarello y Sánchez (1985), consistente en la oxidación catalítica de la materia orgánica con V_2O_5 a 1000°C . El CO_2 obtenido se purifica criogénicamente.

Posteriormente se determina la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ por espectrometría de masas.

Los resultados se expresan como $\delta^{13}\text{C}$ [‰] definidos como:

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{1000 (^{13}\text{C}/^{12}\text{C}) \text{ M} - (^{13}\text{C}/^{12}\text{C}) \text{ E}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C}) \text{ E}} \text{ ‰}$$

donde: $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ relación isotópica mol a mol de Carbono-13 a Carbono-12.

M: muestra

E: estándar internacional P.D.B. (Craig, 1957)

En la expresión de los $\delta^{13}\text{C} \pm 0,2\%$, 0,2 es la variabilidad del método analítico de determinación del $\delta^{13}\text{C}$ y representa 2 S. Está tomado sobre 10 mediciones de la muestra contra el estándar. La varianza en el $\delta^{13}\text{C}$ de la especie no está considerada, ni es posible hacerlo con un sólo ejemplar.

De todas maneras la variabilidad entre ejemplares de una especie en el mismo ambiente es muchísimo menor que la varianza del método analítico (Cf. Cuadro pág. 256).

Material estudiado

Pectis odorata Grisebach: ARGENTINA. Prov. Catamarca: Dpto. Fray Mamerto Esquiú. Pomancillo, Castellanos s/n, 12-I-1940 (BA 34015). Dpto. La Paz. La Guardia, Agosti s/n, 1917-1918 (BA 6969). Prov. Córdoba: Dpto. San Javier. Yacanto, Molfino s/n, III-1921 (BA 6977). *Ibid.*, Castellanos s/n, 10-II-1939 (BA 31266). Prov. Formosa: Dpto. Matacos. Ing. Juárez, Estación Biológica, Corral, Burkart 20180, 10-I-1957, (SI). Prov. La Rioja: Dpto. Indeterminado. Torres de Sisco, Castellanos s/n, 5-II-1940 (BA 34026). Prov. Salta: Dpto. Orán. Tartagal, Campo de la Represa, Schreiter 191, II-1926, (BA).

P. sessiliflora (Less.) Schultz: ARGENTINA. Prov. Salta: Dpto. Cachi. Bajada Tin Tin, Cabrera et al. 30762, 27-III-1979, (SI). Dpto. Cafayate. Quebrada de Cafayate, Rodríguez 1340, 6-I-1914 (BA-SI). Dpto. Candelaria. Agua Caliente, Venturi 3676, 19-IV-1925, (BA). Prov. Tucumán: Dpto. Tafí. Amai-cha, Burkart 5204, 2-II-1933, (SI). Julipao, Morello 1242, 3-VI-1949 (SI).

Chrysanthellum argentinum Ariza et Cerana: ARGENTINA. Prov. La Rioja: Dpto. Gral. San Martín. Estancia La Diana, Stuckert 17068, 3-III-1907, *Paratypus* (CORD). Estancia El Tala, Bajo Hondo, (potrero 21), D. L. Anderson 2629, 27-XI-1972, *Typus speciei* (CORD). Campo Balde El Tala (potrero 17), Anderson 3803, 5-IV-1981, *Paratypus* (CORD).

Ch. tuberculatum (H. et A.) Cabrera: ARGENTINA. Prov. Catamarca: Dpto. Ambato. El Rodeo, Sierra de Ambato, Calderón 1461, 2-II-1957, (SI). Prov. Córdoba: Dpto. Colón. Río Ceballos, Lanfranchi 140, 28-II-1944, (BA). Prov. Salta: Dpto. Metán. Río de las Piedras, Krapovickas et al. 27973, 28-III-1975, (SI). Prov. San Luis: Dpto. Ayacucho. Luján, Castellanos s/n, 14-II-1925, (BA 25/1007). Dpto. Indeterminado. Castellanos s/n, 18-XII-1925, (BA 25/2994). Prov. Tucumán: Dpto. Burreyacu. Ato de Medina, Venturi 2861, 17-II-1924, (BA).

OBSERVACIONES

Visualización de la venación foliar por transparencia. La venación "Kranz" de la hoja se observa en el microscopio estereoscópico, aún a bajos aumentos, como un grueso trazo ornamentado de color mucho más oscuro que el fondo de la hoja. Ese efecto corresponde a la existencia de una vaina parenquimática que con abundantes cloroplastos rodea a todos los haces vasculares. Estos últimos se presentan como un trazo claro en el centro del retículo oscuro. Este aspecto fue observado en las 4 especies estudiadas, las que mostraron la misma apariencia. Se ilustra en la Fig. 1, E.

Estudio de la estructura histofoliar en transcorte

Caracteres anatómico-foliare del género *Pectis*. Transcorte en forma de V muy abierta, con bordes levemente revolutos. La estructura general del mismo es de tipo "Kranz". Los haces vasculares se presentan rodeados por una conspicua vaina parenquimática, la misma posee abundantes cloroplastos de gran tamaño ubicados en posición centrípeta con respecto al haz vascular. El clorénquima se presenta con posición dorsiventral; la empalizada es adaxial y posee generalmente una sola capa de células, la que toma disposición algo radiada en vinculación con los haces vasculares y en los márgenes (Fig. 1, B y C). El clorénquima esponjoso es abaxial y en él se denotan dos zonas: a) la inferior compuesta por una sola hilera de parénquima aerífero, formado por células estrelladas de brazos cortos, que se extiende en forma continua desde las adyacencias del haz central hasta las proximidades del haz marginal (Fig. 1, A, B, C y D); b) la superior que está integrada generalmente por 1-3 (-4) capas de células parenquimáticas típicas, con pequeños espacios intercelulares entre ellas (Fig. 1, A y D), y que es adyacente a los haces vasculares.

Las alas del transcorte tienen de 3 a 8 haces vasculares menores, ubicados más o menos en la mitad del mismo o bien hacia la cara superior. Frecuentemente se observan venas transversales, conectando los haces vasculares contiguos, siempre acompañadas por la vaina parenquimática o vaina "Kranz" (Fig. 1, B, C y D). Costilla media conspicua, con saliencia abaxial, formada por colénquima angular y células incoloras; adaxialmente puede presentar 1 ó 2 hileras subepidérmicas de colénquima angular o células incoloras. El haz vascular medio es de contorno elíptico.

Esclerénquima ausente en el transcorte.

Ambas epidermis poseen estomas en el mismo nivel que las restantes células epidérmicas.

Los macropelos rígidos marginales existentes hacia la cara abaxial difícilmente se visualizan en los transcortes.

Estructuras secretoras: representadas por cavidades oleíferas más o menos circulares, de posición interfascicular, en la mitad abaxial del mesófilo (Fig. 1, B, C y D).

Obs. Sobre la base de su anatomía foliar las especies argentinas del género *Pectis* pueden diferenciarse de la siguiente manera:

- A. Haz de la costilla principal situado equidistante de ambas caras. Haces vasculares de las alas de 3 a 6, ubicados en la mitad del transcorte o hacia la cara adaxial *Pectis odorata*
- AA. Haz de la costilla principal situado hacia la cara adaxial, la que presenta un surco. Haces vasculares de las alas de 6 a 12, ubicados en la mitad del transcorte *Pectis sessiliflora*

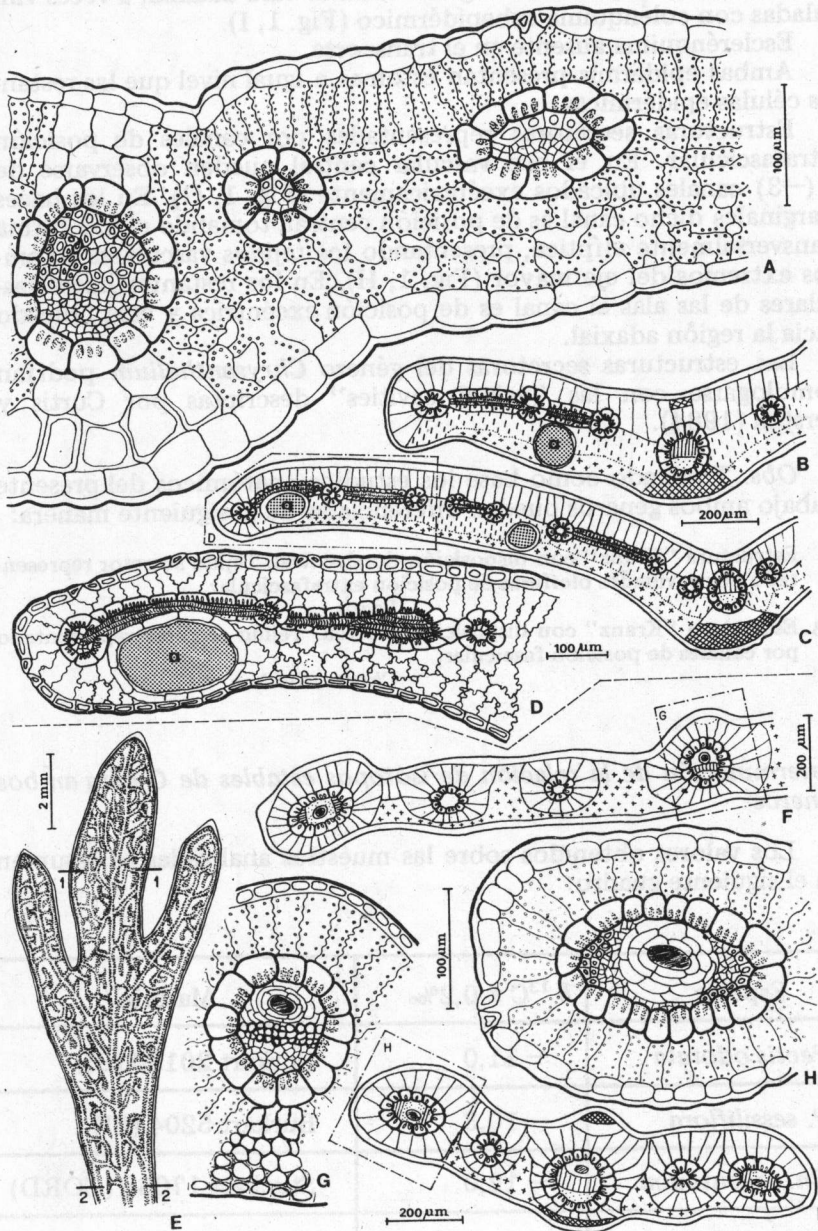
Caracteres anatómico-foliares del género Chrysanthellum. Las especies del género *Chrysanthellum* presentes en nuestro país son: *Ch. tuberculatum* (H. et A.) Cabrera y *Ch. argentinum* Ariza et Cerana, no se han encontrado diferencias anatómico-foliares entre ambas.

Transcorte plano. La estructura general del mismo es de tipo "Kranz". Los haces vasculares se presentan rodeados por una conspicua vaina parenquimática, la misma posee abundantes cloroplastos de gran tamaño, ubicados en posición centrípeta con respecto al haz vascular. El clorénquima en empalizada se presenta en forma perfectamente radiada alrededor de todos los haces vasculares y de los márgenes. El clorénquima esponjoso es abaxial y puede continuarse hacia la cara superior entre las "unidades histofoliares" constituidas por el haz vascular, la vaina y el clorénquima radiado circundante. El clorénquima esponjoso está compuesto por células estrelladas de brazos cortos, que dejan entre sí espacios intercelulares, constituyendo un aerénquima. El mismo se extiende ininterrumpidamente todo a lo largo del transcorte hasta las proximidades del haz marginal (Fig. 1, F e I).

Las alas del transcorte tienen de 2 a 3 haces vasculares menores, ubicados en la mitad del mismo; baja frecuencia de venillas transversales conectando los haces vasculares contiguos, acompañadas por la vaina parenquimática o vaina "Kranz". La costilla media presenta una saliencia en la cara adaxial o en ambas caras (dependiendo de la zona en que se realiza el transcorte). Haz vascular medio de contorno elíptico ubicado hacia la cara superior. Generalmente se observa gran profusión de células incoloras abaxiales en la costilla central

Fig. 1. — *Pectis odorata* (Agusti 1917, BA). A, Detalle del transcorte de lámina. B, Transcorte de semilámina. *Pectis sessiliflora* (BA 25/1718). C, Transcorte de semilámina. D, Detalle de la zona marginal del transcorte anterior. (a: cavidades secretoras). *Chrysanthellum argentinum* (Anderson 3803, CORD). E, Zona apical de lámina en que se observa la venación "tipo Kranz" por transparencia. F, Transcorte de semilámina, por la zona: 1-1. I, Transcorte de semilámina por la zona: 2-2. *Chrysanthellum tuberculatum* (BA 25/2994). G, Detalle del canal secretor del haz vascular central. H, Detalle del canal secretor del haz vascular marginal.

Referencias. Línea doble periférica: epidermis. Clorénquima en empalizada y vainas parenquimáticas: con estructura celular. La convención elegida para simbolizar los cloroplastos tiene por objeto determinar con claridad el dimorfismo de los mismos en células "Kranz" y "non-Kranz", y establecer su posición en el caso de la vaina parenquimática. Zonas con cruces: aerénquima clorofílico. Punteado denso: estructuras secretoras. Para los restantes tejidos se utilizaron los símbolos convencionales de Metcalfe (1950).



(Fig. 1, G), muy pocas o ninguna hacia la cara adaxial, a veces vinculadas con colénquima subepidérmico (Fig. 1, I).

Esclerénquima ausente en el transcorte.

Ambas epidermis presentan estomas a igual nivel que las restantes células epidérmicas.

Estructuras secretoras representadas por canales de posición intrafascicular. En el haz vascular central pueden observarse de 1 (-3) canales ubicados excéntricamente (Fig. 1, G). En los haces marginales dicho canal es de posición central, tomando el haz forma transversalmente elíptica, presentando los tejidos vasculares en ambos extremos del eje mayor (Fig. 1, H). En los restantes haces vasculares de las alas el canal es de posición excéntrica y está ubicado hacia la región adaxial.

Las estructuras secretoras del género *Chrysanthellum* podrían homologarse con las "veinal cavities" descritas por Curtis y Lersten (1984).

Obs. Tomando como base los estudios anatómicos del presente trabajo ambos géneros pueden diferenciarse de la siguiente manera:

A. Estructura "Kranz" con disposición dorsiventral. Tejido secretor representado por cavidades oleíferas de posición extrafascicular.

Pectis

AA. Estructura "Kranz" con disposición radiada. Tejido secretor representado por canales de posición fascicular.

Chrysanthellum

Determinación de la relación de isótopos estables de C para ambos géneros

Los valores obtenidos sobre las muestras analizadas se resumen en el siguiente cuadro:

Especie	$\delta^{13}\text{C} \pm 0,2\%$	Material
<i>Pectis odorata</i>	- 11,0	Burkart 20180 (SI)
<i>P. sessiliflora</i>	- 10,3	Burkart 5204 (SI)
<i>Ch. argentinum</i>	- 12,0	Stuckert 17068 (CORD)
<i>Ch. tuberculatum</i>	- 10,0	Venturi 2861 (BA)

Obs. Para *Chrysanthellum tuberculatum* existe ya una determinación de $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$: $-12,5\text{‰}$ (Smith y Turner, 1975: 543).

Estos autores trabajaron con el siguiente material: ARGENTINA. Prov. Tucumán: Dpto. Tafí. Cumbre de Taficillo, Venturi 5927, 14-III-1928, (SI; LIL). El mismo figura determinado erróneamente como *Ch. americanum* (L.) Vatke, cuando en realidad se trata de *Ch. tuberculatum*.

Ya Cabrera en las Compuestas de la Flora de la Prov. de Jujuy, (1978: 399) anota que: "Esta especie (*Ch. tuberculatum*) ha sido confundida con *Ch. americanum*, que posee hojas muy diferentes y parece ser endémico de las islas del Caribe, especialmente Jamaica". Ariza et Cerana (1983: 272) determinan el material Venturi 5927 como perteneciente a la especie *Ch. tuberculatum*.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

Se demuestra indubitablemente la existencia del síndrome de "Kranz" en especies de *Pectis* y *Chrysanthellum* de la flora argentina, ya que las determinaciones de la relación de isótopos estables del Carbono: $\delta^{13}\text{C}$ corroboran los resultados obtenidos en los estudios anatómico-foliareos.

Se aportan además los $\delta^{13}\text{C}$ de las especies estudiadas, los que corresponden a plantas que utilizan la vía fotosintética del C_4 , siendo sus valores: $-10,3\text{‰}$ y $-11,0\text{‰}$ para *Pectis sessiliflora* y *P. odorata* respectivamente; y $-10,0\text{‰}$ y $-12,0\text{‰}$ para *Chrysanthellum tuberculatum* y *Ch. argentinum* en ese orden.

Las conexiones transversales frecuentemente observadas entre los haces vasculares, van acompañadas por células "Kranz" (Fig. 1 B, C y D), las que constituyen prolongaciones de la vaina Kranz.

Su función debe ser la de disminuir la distancia entre los haces vasculares contiguos y contribuir así a la eficiencia del sistema C_4 .

Teniendo en cuenta las especies argentinas se hallaron diferencias anatómicas significativas entre ambos géneros: *Pectis* y *Chrysanthellum*. Dichas diferencias se basan en la disposición de la anatomía "Kranz" y en la ubicación de las estructuras secretoras. En efecto en el género *Pectis* la anatomía "Kranz" es de disposición dorsiventral y las estructuras secretoras se ubican extrafascicularmente, en cambio en *Chrysanthellum* la anatomía "Kranz" se dispone radialmente y las estructuras secretoras son de posición fascicular.

Existen diferencias anatómico-foliareas a nivel específico sólo en el género *Pectis*.

Si bien el género *Chrysanthellum* ya estaba considerado como fisiológicamente C_4 , su estructura anatómica "Kranz" no había sido descripta hasta el presente. Es por ello que Metcalfe (1979) no incluye a *Chrysanthellum* entre las *Asteraceae* que poseen tal estructura anatómica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores quieren hacer llegar su agradecimiento a: Dr. E. Linares (INGEIS) por las facilidades otorgadas para la determinación de la relación de isótopos estables de Carbono. Dr. Abraham Fahn (Hebrew Univ. of Jerusalem, ISRAEL) por la discusión relacionada con las estructuras secretoras encontradas. Ing. Armando T. Hunziker (IMBIV) gracias a cuya gentil colaboración se pudo trabajar con ejemplares originales de la especie *Chrysanthellum argentinum*. Arq. Marcela A. García por el montaje y entintado de las ilustraciones. Srta. Cristina Maetakeda por su valiosa cooperación en la preparación de los materiales histológicos.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- ARIZA ESPINAR, L. y M. CERANA. 1983. Una nueva especie de *Chrysanthellum* (*Compositae*) del Centro de Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 22 (1-4): 267-273.
- BROWN, W. V. y B. N. SMITH. 1973. *Evolvulus alsinoides* is not a Kranz species. *Bull. Torrey Bot. Club* 100 (6): 348-349.
- CABRERA, A. L. 1978. Flora de la Provincia de Jujuy. Colección Científica INTA. Tomo XIII, parte X, pp 726, f. 302: 397-399; 429-432.
- CRAIG, H. 1957. Isotopic standards for Carbon and Oxygen and Correction factors for mass spectrometric analysis of Carbon dioxide *Geochim. et Cosmochim.* ACTA 12, 133-149.
- CURTIS, J. y N. LERSTEN. 1984. Anatomy of dimorphic foliar secretory cavities in *Eupatorium rugosum* (*Asteraceae*). *Bot. Soc. Amer. Abstracts*: 65.
- CUTLER, D. 1978. *Applied Plant Anatomy*. London Academic Press.
- HATCH, M. D. y C. R. SLACK. 1966. Photosynthesis by sugar-cane leaves. *Biochem. J.* 101: 103-111.
- LAETSCH, W. M. 1974. The C_4 syndrome a structural analysis. *Annual Rev. Pl. Physiol.* 25: 27-52.
- METCALFE, C. y L. CHALK. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, pp 1500.
- METCALFE, C. R. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed. vol. I. Clarendon Press Oxford.
- MOSER, H. 1935. Untersuchungen über die Blattstruktur von *Atriplex* Arten und ihre Beziehungen zur Systematik. *Beih. Bot. Centralbl.* 52, Abt. B: 378-388.
- PANARELLO, H. O. y E. SANCHEZ. 1985. The Kranz syndrome in the *Eragrostideae*. (*Chloridoideae*, *Poaceae*) as indicated by carbon isotopic ratios. *Bothalia* 15 (3-4).

- PANARELLO, H. O., ALBERO, M. C. & ANGIOLINI, F. E. 1983. Stable isotope fractionation during the benzene synthesis for radiocarbon dating. *Radiocarbon* 25 (2): 529-523.
- RUTHSATZ, B. y U. HOFMANN, 1984. Die Verbreitung von C₄ Pflanzen in den semiariden Anden NW-Argentiniens mit einem Beitrag zur Blatt-anatomie ausgewählter Beispiele. *Phytocoenologia* 12 (2-3): 219-249.
- SCHOCH, E. 1971. Malat und Aspartat als Hauptprodukte der ¹⁴CO₂ Kurzzeit-Fixierung nun auch bei einer Composite. *Z. Pflanzenphysiol.* 64: 367-368.
- SCHOCH, E. y D. KRAMER. 1971. Korrelation von Merkmalen der C₄-Photosynthese bei Vertretern verschiedener Ordnungen der Angiospermen. *Planta* 101: 51-66.
- SMITH, B. N. y B. L. TURNER. 1975. Distribution of Kranz syndrome among Asteraceae. *Amer. J. Bot.* 62 (5): 541-545.
- SOLEREDER, H. 1908. *Systematic anatomy of the Dicotyledons*. pp. 1182. Clarendon Press, Oxford. (Traducción al inglés de la edición 1899).
- TREGUNNA, E., B. SMITH, J. BERRY y W. DOWNTON. 1970. Some methods for studying the photosynthetic taxonomy of the angiosperms. *Canad. J. Bot.* 48: 1209-1214.
- WHELAN, T., W. N. SACKETT y C. R. BENEDICT. 1973. Enzymatic fractionation of carbon isotopes by phosphoenolpyruvate carboxylase from C₄ plants. *Pl. Physiol. (Lancaster)* 51: 1051-1054.