Morfología y anatomía foliar, caulinar y radicular de *Smallanthus macroscyphus* (Asteraceae)

Coll Aráoz, María Victoria¹⁻²⁻³; María Inés Mercado¹⁻²⁻³; Alfredo Grau² y Graciela Inés Ponessa¹

³ Becaria CONICET.

R E S U M E N — Coll Aráoz, M. V.; Mercado, M. I.; Grau, A. y Ponessa, G. I. 2008. "Morfología y anatomía foliar, caulinar y radical de Smallanthus macroscyphus (Asteraceae)". Lilloa 45 (1-2). Smallanthus macroscyphus popularmente llamado "yacón del campo", es una especie originaria de las yungas del Sur de Bolivia y Noroeste Argentino. Se halla estrechamente emparentado con Smallanthus sonchifolius, "yacón", un cultivo precolombino que ha cobrado en los últimos tiempos gran importancia agroindustrial debido a su potencial dietético alimenticio y medicinal. Se estudió la morfoanatomía foliar, caulinar y radical de Smallanthus macroscyphus debido a que sus hojas presentan efecto farmacológico mayor a las de yacón pudiendo utilizarse en mezclas con té de yacón para aumentar su acción farmacológica o como fuente de genes para lograr mejoras por medio de cruzamientos. Smallanthus macroscyphus presenta caracteres morfológicos foliares que permiten la identificación de sus hojas al estado vegetativo, se destacan su color verde amarillento, venación primaria actinódroma suprabasal, margen eroso irregular y pecíolo alado que se enangosta hacia la base foliar. Los caracteres anatómicos foliares demostraron no tener valor diagnóstico para su identificación respecto de Smallanthus sonchifolius. A diferencia de las raíces tuberosas de S. sonchifolius, las raíces de S. macroscyphus no superan los 2 cm de diámetro y carecen de potencial alimenticio debido a su sabor poco agradable y a su alto contenido en fibras.

PALABRAS CLAVE: Morfoanatomía, órganos vegetativos, *Smallanthus macroscyphus*, yacón del campo, Asteraceae.

A B S T R A C T — Coll Aráoz, M. V.; Mercado, M. I.; Grau, A. y Ponessa, G. I. 2008. "Morphoanatomy of leaves, stems and roots from *Smallanthus macroscyphus* (Asteraceae)". *Lilloa* 45 (1-2). *Smallanthus macroscyphus* commonly known as "yacón del campo" (wild yacón) is a native specie from the Yungas from South Bolivia to Nothwest Argentina, that is closely related to *Smallanthus sonchifolius*, "yacón", a specie with growing agroindustrial importance due to its wide range of uses as medicinal and nutritional food. The morphoanatomy of *S. macroscyphus* was studied because the leaves present similar pharmacologic effect *S. Sonchifolius* and could be employed in mixtures with this specie to achive improvements in the activity of the medicinal tea or as a genetic source for crossbreeding with "yacón".

Smallanthus macroscyphus presents foliar morphological characters that allow its identification, yellowish-green leaves, actinodrome suprabasal primary venation, eroso-irregular margin and petiole with wings that become narrow when they reach the foliar base. Anatomical characters did not present diagnosis value for the identification of wild yacón from Smallanthus sonchifolius. In contrast to the tuberous roots from S. Sonchifolius, the roots from S.macroscyphus rarely exceed 2 cm in diameter and do not seem to have nutritional potential because they are fibrous and not palatable.

KEYWORDS: Morphoanatomy, vegetative organs, *Smallanthus macroscyphus*, Wild yacón, Asteraceae.

¹ Fundación Miguel Lillo, Instituto de Morfología Vegetal, Laboratorio 32. Miguel Lillo 251, (4000) S. M. de Tucumán, Argentina. E-mail: graponessa@hotmail.com

² Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (LIEY). Fac. de Cs. Naturales e Instituto Miguel Lillo.

Recibido: 29/11/07 - Aceptado: 10/09/08

INTRODUCCIÓN

Smallanthus macroscyphus (Baker ex Martius) A. Grau, (Asteraceae, Heliantheae), popularmente llamado "yacón del campo" es una planta herbácea perenne de hasta 3 m de altura (Fig. 1 A, C), originaria de las Yungas del Sur de Bolivia y Noroeste de la República Argentina (Grau y Rea, 1997). Se halla estrechamente relacionada con Smallanthus sonchifolius (Poepp. y Endl.) H. Robinson popularmente llamado "yacón", un cultivo precolombino que en la última década a cobrado gran importancia por el consumo de sus raíces como alimento funcional o nutracéutico y de sus hojas en forma de té medicinal con propiedades hipoglucemiantes (Grau y Rea, 1997; Seminario et al., 2003; Aybar et al., 2001).

Aunque las raíces del yacón del campo no parecen tener potencial alimenticio, dado que son poco apetecibles, sus hojas tienen un efecto farmacológico hipoglucemiante mayor a las del yacón (Cabrera *et al.*, 2007) y podrían ser utilizadas de igual modo. Se espera que en un futuro se realicen pruebas tendientes a determinar si *Smallanthus macroscyphus*, presenta otras propiedades de interés medicinal o alimenticio.

El objetivo del presente trabajo es realizar una detallada descripción de morfoanatomía de esta especie, ya que es una potencial fuente de genes para cruzamientos tendientes a lograr mejoras en *S. sonchifolius*; o bien, podría utilizarse como material de mezcla en tés de yacón para aumentar su acción farmacológica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material Vegetal.— Se estudiaron raíces, hojas y tallos de *Smallanthus macroscyphus*. Se seleccionaron secciones de lámina de hojas maduras ubicadas a la altura media del eje principal y secciones de tallo de 2 cm de longitud, tomadas a nivel del segundo entrenudo del eje principal. Se muestrearon también secciones de tallo de plántulas que se hallaban al inicio del período de crecimiento.

Material examinado.— Smallanthus macroscyphus: ARGENTINA. Tucumán. Dep. Yerba Buena: Horco Molle, Centro Universitario Horco Molle (CUHM), 26° 47'S, 65° 19'W, 547 m s.m., 08-IX, 06-XI y 25-XII-2006, M. I. Mercado, M. V. Coll Aráoz y G. I. Ponessa. (LIL).

Smallanthus macroscyphus: ARGENTINA. Tucumán. Dep. Trancas: Rearte. 26°20' S, 65°32' W, 1450 m s.m.,10-IX, 10-XI y 20-XII-2006, M. V. Coll Aráoz, M. I. Mercado y A. Grau. (LIL).

Smallanthus macroscyphus: ARGENTI-NA. Salta. Dep. Salta: Los Yacones a 20 Km de ciudad capital, 1572 m s.m., 20-IX, 22-XI y 17-XII-2006, M. V. Coll Aráoz. (LIL).

Morfología y Microscopía.— La descripción de la arquitectura foliar se realizó según la terminología de Hickey (1974). Para los estudios de venación se realizaron diafanizados empleando la técnica de Dizeo de Strittmatter (1973) y los disociados de acuerdo a Schulze (1911).

Se fijó el material en FAA (formol, alcohol etílico, ácido acético, agua, 100:500: 50:350 ml) para la observación con microscopio óptico (MO) Wild M 20 con ocular micrométrico. Se realizaron cortes histológicos a mano alzada y con micrótomo rotativo Minot (cortes de 5 a 25 μ m de espesor). La inclusión en parafina se realizó según Johansen (1940). Se utilizó coloración simple con safranina o violeta de cresilo y coloración combinada triple de gueguén (sudán IV, yodo y azul tripán) o sucesiva doble safranina-fast green. Los dibujos y esquemas se realizaron con cámara clara. La simbología utilizada corresponde a Metcalfe y Chalk (1950). Las fotografías se obtuvieron con cámara digital Kodak, 5 Megapixeles, lentes de 5 mm 1:3.6.

De cada hoja se seleccionaron 30 campos (N = 30) en la porción media de la lámina a 0,5 cm de la vena media, para cuantificar; espesores de tejidos, longitud estomática y densidad de estructuras glandulares (DEG) [DEG = (N° de tricomas glandulares)/ Unidad de campo]. Los parámetros estadísticos considerados fueron:



Figura 1. Smallanthus macroscyphus. A: Aspecto general de la planta a campo. B: Detalle de la planta donde se observan las raíces y el rizoma. C: Detalle de la inflorescencia en capítulo. D: Detalle de la hoja en vista adaxial y abaxial. Abreviaturas: rz, rizoma.

media (\overline{x}) = (Σ Ni)/N desvío estándar (SD) = $\sqrt{(Ni-\overline{x})^2/N-1}$ error de muestreo (SE) = SD/ \sqrt{N}

RESULTADOS MORFOANATÓMICOS

Hoja.— La hoja del "yacón del campo" es simple, verde-amarillenta, de brillo perlado y prefoliación opuesta decusada. Presenta pecíolo alado de 10-12 cm longitud que se enangosta hacia la base foliar rematando en dos estípulas que en algunos casos se observan connadas con las de la hoja opuesta envainando el tallo. El tamaño promedio de las hojas es de 24 cm de longitud x 27 cm en la región más ensanchada (hallándose ejemplares que se alejan mucho de este promedio, con hojas de hasta 30 cm o más de largo y ancho respectivamente) (Fig.1 A, B y D). La lámina es de textura membranácea, pubescente, de simetría triangular, deltoide ovada, con ápice agudo a acuminado y base hastada, sagitada o cordada, el margen es eroso irregular (Fig. 1 D).

La venación primaria es de tipo actinódroma suprabasal. Las venas secundarias presentan un patrón camptódromo-broquidódromo y divergen con un recorrido curvado en ángulo agudo respecto a las venas primarias. Las venas intersecundarias y terciarias presentan un modelo de ramificación transversal.

En vista paradermal presenta células poligonales con paredes anticlinales levemente sinuosas en la epidermis adaxial a muy sinuosas en la epidermis abaxial. La cutícula es delgada y lisa en ambas superficies epidérmicas. Es anfiestomática, con estomas anomocíticos de 20,5 (\pm 1,6) μ m de longitud (Fig. 2 A y B). Se observan tricomas glandulares y eglandulares (Fig.2 C). Los glandulares son pluricelulares, con pie biseriado de 5 a 6 pares de células (en algunos casos el pie pluricelular biseriado se halla elongado) y cabeza globosa bicelular cuyo producto de secreción es acumulado en el espacio subcuticular. La longitud promedio de los tricomas glandulares es de 51,1(\pm 12,7) μ m y el diámetro a nivel de la cabeza de 36,2 (\pm 3,9) μ m. Los tricomas eglandulares son pluricelulares uniseriados, flexuosos y rígidos, estos últimos con la base compuesta por un conjunto de 2-8 células en roseta. Ambos tipos varían entre 3 y 8 células de longitud.

En transcorte la lámina presenta epidermis uniestrata, estomas con cámara subestomática a nivel de la superficie epidérmica o levemente elevados. El mesófilo dorsiventral, esta compuesto por un estrato de células en empalizada y tejido esponjoso compacto con células isodiamétricas. Los espesores de los distintos tejidos presentaron una alta variabilidad y dispersión de datos (Tabla 1, Fig. 2 C).

La nervadura media en transcorte presenta epidermis con células de paredes engrosadas, densamente pubescente, 3-5 estratos de colénquima subepidérmico angular, laminar y lacunar tanto adaxial como abaxialmente. El sistema vascular está formado por 7-9 haces vasculares colaterales abiertos con casquete de colénquima a nivel del floema y del xilema. En el tejido parenquimático que rodea a los haces se observan conductos esquizógenos en número variable, distribuidos sin un orden aparente. Los mismos, están tapizados por un epitelio secretor biestrato de 6-7 células (Fig. 2 D y E).

Las nervaduras secundarias presentan haces vasculares colaterales con una vaina

Tejido	\overline{x} a (µm)	SDb	SE⁰
Epidermis adaxial	14,78	2,52	0,56
Parénquima en empalizada	46,90	3,09	0,70
Parénquima esponjoso	58,27	6,37	1,42
Epidermis abaxial	10,84	1,44	0,32

Tabla 1. Espesores de tejidos foliares de *Smallanthus macroscyphus*. Abreviaturas: a) \overline{x} media; b) SD desvío estándar; c) SE error estándar.



Figura 2. *Smallanthus macroscyphus*. Hoja. A: Epidermis adaxial. B: Epidermis abaxial. C: Transcorte de hoja. D: Transcorte de nervio medio. E: Detalle de conducto esquizógeno del nervio medio. F: Transcorte de pecíolo.

parenquimática (Fig. 2 C), que en algunos casos se prolonga adaxial y abaxialmente. Se observan conductos esquizógenos en el parénquima circundante.

El pecíolo alado, en sección transversal presenta una estructura compleja con células epidérmicas de paredes engrosadas, tricomas glandulares y eglandulares iguales a los observados en la lámina foliar y 5 a 7 estratos de colénquima angular subepidérmico. Se observan haces vasculares colaterales abiertos con casquetes de colénquima a nivel



Figura 3. Smallanthus macroscyphus. Tallo.
A: Esquema de transcorte de tallo, eje aéreo.
B: Esquema de transcorte de rizóforo.
Simbología: parénquima, colénquima, esclerénquima, lilli xilema, il floema, conductos esquizógenos.

del floema, dispuestos en dos arcos abiertos hacia la superficie adaxial. En transcorte el ala presenta tejido clorenquimático y haces menores de igual estructura que los de la lámina foliar, se observan conductos secretores esquizógenos en el parénquima circundante. (Fig. 2 F).

Tallo.— El tallo de *S. macroscyphus* se halla compuesto por una porción subterránea llamada rizoma o rizóforo y una porción área constituida por un número variable de ejes herbáceos verdes (Fig. 1 B), hexagonales subangulares, pubescentes al comenzar su desarrollo (extremos apical de la planta) y casi glabros en la madurez (extremo basal). Cada uno de los mismos presenta 6 a 8 entrenudos con hojas de disposición opuesta decusada e inflorescencias terminales constituidas por racimos de capítulos (Fig. 1 C).

Ejes caulinares aéreos.— En vista paradermal los ejes aéreos presentan células epidérmicas poligonales de paredes periclinales rectas, con predominio del eje longitudinal; se observan tricomas glandulares, eglandulares y estomas (Fig. 4 A y B).

En corte transversal los ejes aéreos son hexagonales con epidermis uniestratificada (Fig. 3 A y Fig. 4 D y E), donde se observa deposición de cutícula lisa, gruesa (2,1 μ m de espesor), estomas con reborde cuticular y cámara subestomática elevados respecto a la superficie epidérmica (Fig. 4 C). En plantas que se hallan al inicio de su desarrollo se observan tricomas eglandulares y glandulares (Fig. 4 A, F, G y H). Los eglandulares son pluricelulares uniseriados entre 317,9 y 1323,2 μ m de longitud, en algunos casos presentan en la base una roseta compuesta por 6-8 células. Los tricomas glandulares son pluricelulares biseriados clasificados según su longitud en cortos (74,2 \pm 0,6 μ m de longitud) con pie formado por uno o dos pares de células (Fig. 4 H) y largos (221,5 \pm 0,9 μ m longitud) con pie formado por cuatro o más pares de células elongadas (Fig. 4 F y G). En ambos casos, la cabeza secretora presenta cuatro pares de células, raramente cinco o más. Cuando la planta



Figura 4. Smallanthus macroscyphus. Tallo. A: Vista paradermal de epidermis de tallo, eje aéreo. B y C: Detalle de estoma sobreelevado en vista paradermal y transcorte respectivamente. D: Transcorte de tallo, eje aéreo. E: Detalle del transcorte del eje aéreo donde se observa canal esquizógeno. F y G: Detalle de tricoma glandular largo en vista frontal y lateral respectivamente. H: Detalle de tricoma glandular corto en vista lateral. Abreviaturas: Ce, canal esquizógeno; Cf, casquete de fibras floemáticas; ep, epidermis y Csup, colénguima subepidérmico.

ha completado su desarrollo, el tallo presenta solo escasos tricomas eglandulares pluricelulares uniseriados. Esto se debe a que el número de tricomas se halla fijado al inicio del crecimiento de la planta, al elongarse los órganos disminuye la densidad de los mismos.

Subepidérmicamente se observan seis a siete estratos de colénquima laminar, angular y lacunar, el córtex es parenquimático clorofiliano (Fig. 3 A y Fig. 4 D y E).

El sistema vascular es una eustela compuesta por un número variable de haces vasculares colaterales abiertos parcialmente fusionados dispuestos en forma de anillo. Los haces presentan casquetes de fibras floemáticas. Entre y sobre los haces vasculares se observan canales esquizógenos tapizados con dos estratos de 7-8 células secretoras cada uno (Fig. 3 A y Fig. 4 D y E).

La médula parenquimática es hueca, debido a la lisis del parénquima central durante el crecimiento. Al igual que en la corteza se observan canales esquizógenos (Fig. 3 A y Fig. 4 D).

Rizoma o Rizóforo.— El rizóforo de *S. macroscyphus* es un órgano subterráneo de origen caulinar que da origen a raíces adventicias y ramas caulinares aéreas.

En corte transversal presenta peridermis con lenticelas conspicuas. Córtex parenquimático con numerosos canales secretores en distintos niveles. En esta región también se observan elementos de colénquima aislados. El cilindro vascular está constituido por una estela ectofloica con casquetes de floema opuestos a los radios xilemáticos, estos últimos, interconectados por fibras. La médula parenquimática presenta canales secretores en su periferia y elementos de colénquima en su parte central (Fig. 3 B).

Raíz.— El sistema subterráneo de *Smallanthus macroscyphus* está representado por un rizoma o rizóforo que porta raíces adventicias tuberosas o almacenadoras y escasas raíces delgadas o absorbentes (Fig. 1 B).

Las partes aéreas y las raíces absorbentes mueren durante el otoño, mientras que el rizoma y las raíces tuberosas son perennes y dan origen a las ramas caulinares, raicillas y nuevas raíces tuberosas a la siguiente primavera. Estas últimas suelen originarse del rizoma como raíces de mayor diámetro que las absorbentes.

Las raíces tuberosas, cuya función es primordialmente el almacenaje de fructo-oligosacáridos, son fusiformes y suelen alcanzar los 50 cm de longitud y 2 cm de diámetro, aunque generalmente no superan 1 cm de diámetro. Suelen portar raíces absorbentes y otras raíces tuberosas de menor diámetro. En corte transversal presentan peridermis con lenticelas conspicuas y en algunos casos tricomas radicales con contenido lipídico (Fig. 5 C y E). El parénquima cortical se origina a partir de la endodermis mediante divisiones predominantemente periclinales en los estratos de células adyacentes al cilindro central. Entre las células de la endodermis y las del estrato cortical adyacente, opuesto a los polos de floema, se originan canales secretores esquizógenos con contenido lipídico (Fig. 5 F). En el cilindro central se observan numerosos radios xilemáticos con esclerénquima asociado y algunos vasos de metaxilema aislados en la médula parenquimática. El tejido esclerenquimático suele ser más abundante en las raíces coleccionadas en suelos rocosos (Fig. 5 C).

Las raíces absorbentes presentan epidermis uniestrata con pelos radicales y parénquima cortical subyacente pluriestratificado con células en disposición radial que se originan a partir de la endodermis meristemática. En la región adyacente a la endodermis hay canales secretores esquizógenos (Fig. 5 A). El cilindro vascular está constituido por una estela poliarca (Fig. 5 B). Estas raíces están intensamente micorrizadas (Coll Araoz *et al.*, 2007).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La morfoanatomía de *Smallanthus macroscyphus* es descripta por primera vez. Morfológicamente *S. macroscyphus* presenta caracteres de estructura foliar que permiten su identificación inequívoca respecto de *S. son*



Figura 5. *Smallanthus macroscyphus.* Raíz. **A**: Transcorte raíz absorbente. **B**: Transcorte de raíz tuberosa. **C**: Raíz tuberosa mostrando lenticela (flecha) y tricomas radicales. **D**: Detalle de parénquima cortical de raíz tuberosa. **E**: Detalle de tricoma radical. **F**: Detalle de canales esquizógenos. Simbología: parénquima, |||||| xilema, |||||| floema, o conductos esquizógenos.

chifolius en estado vegetativo. En la hoja se destacan su color verde amarillento, la venación primaria actinódroma suprabasal, el pecíolo alado que se enangosta hacia la base foliar y el margen eroso irregular. Los caracteres anatómicos foliares y caulinares no presentan diferencias significativas respecto a lo observado para *S. sonchifolius* (Mercado *et al.* 2006; Machado *et al.*, 2004).

La principal y más conspicua diferencia entre ambas especies se localiza en las inflorescencias, lamentablemente las mismas no forman parte de los órganos que se procesan con fines medicinales y/o alimenticios, razón por la cual no tendrían utilidad en estudios de control de calidad en caso que *S. macroscyphus* fuese utilizado en mezcla para incrementar la acción farmacológica del té de *S. sonchifolius*, sin embargo, existen diferencias fitoquímicas foliares (en el perfil de lactonas sesquiterpénicas) que permitirían identificar ambas especies en una mezcla de material triturado y aún pulverizado (Mercado *et al.*, 2006).

Smallanthus macroscyphus y S. sonchifolius comparten un sistema radicular constituido por raíces absorbentes escasas y raíces tuberosas bien desarrolladas, sin embargo el diámetro de las raíces tuberosas de S. macroscyphus es significativamente menor y a diferencia de S. sonchifolius (Machado et al., 2004), carecen de sabor dulce y son más fibrosas debido a la presencia de numerosos y conspicuos radios xilemáticos. Ambas especies presentan canales secretores en la corteza sobre la endodermis. Los tricomas radicales observados en las raíces tuberosas de S. *macroscyphus* no fueron reportados para *S*. sonchifolius. Cabe destacar que no todas las raíces presentaron este tipo de tricomas en su superficie y es interesante mencionar que aunque se encuentran citados en la literatura para otras especies de Asteraceae (Almeida y Chaves, 2001), se desconoce la función que pueden llegar a desempeñar.

BIBLIOGRAFÍA

Almeida, D. P. & Chaves A. L. F. 2001. Morfo-anatomía de espécie *Chrysanthe*- *mum leucanthemum* (Asteraceae). Revista de Biología e Ciencias da Terra 1 (2): 1-8.

- Aybar, M. J.; Sánchez Riera, A. N.; Grau, A. & Sánchez, S.S. 2001. Hypoglycemic effect of the water extract of *Smallanthus sonchifolius* (yacón) leaves in normal and diabetic rats. Journal of Ethnopharmacology 74: 125-132.
- Cabrera, W.; de Pedro, A.; Perotti, M. E.; Grau, A.; Catalán; C.; Genta, S. & Sánchez, S. S. 2007. Hypoglycemic effect of *Smallanthus macroscyphus* leaves. Identification of the active principle. Biocell 31 (2): 311.
- Coll Aráoz, M. V.; Mercado, M. I.; Brandán de Whet, C.; Grau, A. & Ponessa, G. I. 2007. Simbiosis micorrízica vesículo-arbuscular en *Smallanthus macroscyphus* (Heliantheae, Asteraceae). Libro de resúmenes. Rebios 07. Río Cuarto. Córdoba. R.A: 56.
- Dizeo de Strittmatter, C.G.1973 . Nueva técnica de diafanización. Bol. Soc. Argent. de Bot. 15 (1): 126-129.
- Grau, A. & Rea, J. 1997. Yacón Smallanthus sonchifolius (Poepp. & Endl.) H. Robinson: 199-242. En Andean roots and tubers: ahipa, arracacha, maca and yacón. Hermann, M. and Heller, J. editors. IPGRI (International Plant Genetic Resources Institute). Gatlesben, Germany.
- Hickey, L. J. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de Dicotiledóneas. Bol. Soc. Argent. Bot. 16: 1-26.
- Johansen, D. A. 1940. Plant Microtechnique. Mc Graw Hill Boock Co. New York:523.
- Machado, S. R.; Oliveira, D. M. T.; Dip, M. R. & Menezes, N. L. 2004. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de Smallanthus sonchifolius (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). Revista Brasil. Bot. 27 (1): 115-123.
- Mercado, M. I.; Ponessa G. I. & Grau A. 2006. Morfología y anatomía foliar de yacón, *Smallanthus sonchifolius* (Asteraceae), con fines de control de calidad. Acta Farm. Bonaerense. 25 (4): 526-532.
- Mercado, M. I.; Coll Araoz, M.V.; Grau, A. & Catalán, C. A. N. 2006. Sesquiterpene lactones from four *Smallanthus* (Asteraceae) species. Biocell. 31(2): 255.
- Metcalfe, C.R. & Chalk, L.C. 1950. Anatomy of Dicotiledons II. I,II: 729-1499. 1st. Ed. Clarendon Press, Oxford.

- Schulze, W. 1911. Die Oxydasereaktion an Gewebsschnitten. Zeigler's Beitr. XLV: 2171. Weitere Mitteilungen ueber oxidasereaktion. Munch. Med. Woch.
- Seminario, J.; Valderrama, M. & Manrique, I. 2003 El yacón: fundamentos para

el aprovechamiento de un recurso promisorio: 60. Centro Internacional de la Papa (CIP), Universidad Nacional de Cajamarca, Agencia Suiza para el Desarrollo y la Cooperación (COSUDE), Lima. Perú.