

# Eficiencia en el uso del agua en diez taxa de *Opuntia* introducidas en la región mediterránea de Chile

Water-use efficiency of ten taxa of *Opuntia* established in the arid mediterranean region of Chile

HERMAN SILVA y EDMUNDO ACEVEDO

Departamento de Producción Agrícola, Centro de Estudios de Zonas Áridas (CEZA - Casilla 13, Coquimbo), Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad de Chile, Chile

## RESUMEN

Uno de los problemas más importantes para las plantas terrestres es evitar la deshidratación. Las plantas son enfrentadas al dilema de prioridades opuestas: mantener sus estomas abiertos para fijar el CO<sub>2</sub> y al mismo tiempo evitar la pérdida de agua. Este problema es analizado en términos de eficiencia en el uso del agua (EUA), definida como la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> en relación al agua consumida (expresada por la transpiración). La eficiencia de la utilización del agua ha sido estudiada en 10 taxa del género *Opuntia* subgénero *platyopuntia*, de procedencia mexicana introducidas en el secano árido de la IV Región de Chile. La EUA ha sido evaluada en plantas sometidas a dos niveles de observación y a dos niveles de disponibilidad hídrica: a) escala diaria, en que la fotosíntesis fue estimada en base a los cambios de acidez en períodos consecutivos de 24 horas y la pérdida de agua por transpiración estimada en función de la conductancia epidérmica al vapor de agua, y b) escala estacional en función de la materia seca producida y de la transpiración acumulada durante el período experimental. Los resultados muestran una gran variabilidad en el valor de la EUA la que varía a escala diaria entre 36 y 83 mg de MS/gH<sub>2</sub>O transpirada por día. A escala estacional en plantas regadas fue de 22 a 55 y en no regadas del 15 a 50 mg de materia seca por g de agua transpirada respectivamente. Estos resultados permiten establecer una relación entre la EUA y el sistema fotosintético.

**Palabras clave:** eficiencia en el uso del agua, intercambio de gases, producción de materia seca, transpiración.

## ABSTRACT

One of the most important problems for terrestrial plants is to avoid the dehydration. The plants are faced to the dilemma of opposite priorities: to maintain their stomata open for fixing the CO<sub>2</sub> and to avoid the water loss. This problem is analyzed in regard to the water use efficiency (WUE), which is defined as the rate of CO<sub>2</sub> assimilation in connection with the water loss by transpiration. Water use efficiency was measured at different times: daily and seasonally, on introduced species of Cactaceae grown in the Chilean arid region at two levels of available water. Among the platyopuntias, a great variability of WUE data at the inter-specific levels is showed, daily WUE data vary between 36 and 83 mg DM/g H<sub>2</sub>O and seasonally between 19 and 54 mg DM/gH<sub>2</sub>O. These results allow to establish a relation between WUE and photosynthetic systems but equally, show the interdependence of these parameters to hydric constraint.

**Key words:** Water-use efficiency, gas exchange, dry matter production, transpiration.

## INTRODUCCION

La eficiencia en el uso del agua (EUA) es definida como la cantidad de carbono fijado expresado ya sea en CO<sub>2</sub> asimilado, en biomasa total o en producción de semillas, en relación al agua consumida expresada por la transpiración, por la evapotranspiración o bien por el aporte total de agua al sistema.

Entre los numerosos métodos para determinar la EUA, los más utilizados son dos; el primero considera la tasa de intercambio ga-

seoso de CO<sub>2</sub> con respecto a la tasa transpiratoria a escala instantánea o bien a escala diaria (Sinclair et al. 1984), y el segundo en que la EUA es deducida a partir de la relación de materia seca acumulada (MS) y agua perdida por transpiración (Fisher & Turner 1978, Heitholt 1989).

Algunos ensayos muestran que las plantas sometidas a déficit hídrico disminuyen o aumentan su EUA (Misra & Chaudary 1985), sin embargo, otros demuestran que este valor es una constante y no cambia por la falta de

agua (Griffith et al. 1989). En las plantas CAM, los estudios de la EUA han sido efectuados sobre la base de intercambio gaseoso ( $\text{CO}_2$  asimilado/ $\text{H}_2\text{O}$  transpirada). Así, Neales (1973) ha determinado valores cercanos a aquellos observados en plantas  $\text{C}_4$ ; Izquierdo & Muñoz (1985) han señalado una disminución significativa de este valor en condición de déficit hídrico en *Opuntia ficus indica* (de 75 a 5 mg MS/g  $\text{H}_2\text{O}$ ).

En plantas con metabolismo ácido crassuláceo, la captación de  $\text{CO}_2$  durante la noche significa la fijación neta de  $\text{CO}_2$  en forma de ácido málico. Por lo tanto, el cambio de acidez titulable durante el período de oscuridad corresponde en gran parte a un cambio en el contenido de este ácido (Kluge & Ting 1978). Busser & Matille (1977) (citado por Kluge & Ting 1978) han encontrado más del 90% de ácido málico a nivel de vacuolas. Luttge (1977), von Willert & Kluge (1973), entre otros, sugieren que la acumulación de ácido málico puede estar integrada al mecanismo que controla la abertura estomática de las especies CAM. Después de un período de fijación de  $\text{CO}_2$  con la acumulación de ácidos y la disminución de carbohidratos hay una fuerte disminución del contenido de este ácido cuando la planta recibe luz. Las variaciones del contenido de ácido málico del tejido fotosintético pueden ser medidas a partir de una titulación.

El subgénero *platyopuntiae*, al que pertenecen los taxa de este estudio, es uno de los más abundantes y diversificados. Se encuen-

tra en todos los tipos de vegetación de zonas áridas, tropicales y templadas, y en las altiplanicies (Le Houerou 1970). En Chile sólo una especie, *O. ficus indica*, es cultivada para la producción de frutos sobre una superficie que no supera las 1.800 ha.

El objetivo de este trabajo fue evaluar y comparar la eficiencia en el uso del agua de *Opuntia* a escala diaria y estacional bajo dos niveles de disponibilidad hídrica y evaluar el efecto de la orientación de sus cladodios en la fijación de  $\text{CO}_2$ .

#### MATERIALES Y METODOS

Los taxa de *Opuntia* (Tabla 1) fueron estudiados en condiciones de campo y de invernadero en la Estación Experimental Agronómica Las Cardas (EEALC), perteneciente a la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad de Chile, ubicada en la IV Región Comuna de Coquimbo ( $30^\circ \text{S}$  y  $71^\circ \text{O}$ ) y a 320 msnm.

De acuerdo a Santibáñez (1984) y Caviedes & Daget (1984), en esta localidad impera el clima mediterráneo árido templado. La precipitación se ubica entre las isoyetas de 100 y 150 mm/año y se concentra en los tres meses más fríos, especialmente en julio. La temperatura media anual es de  $14,4^\circ \text{C}$ , respectivamente.

Los ensayos en terreno tuvieron por objetivos: verificar el modelo de fijación de  $\text{CO}_2$ , analizar el efecto de la orientación de clado-

TABLA 1

Germoplasma de *Opuntia* procedentes de México. Marzo 1982

Germoplasm of *Opuntia*, coming from Mexico. March 1982

Nombre científico	Nombre vulgar	Procedencia
<i>Opuntia</i> sp. (1)	Falso negrito	Salinas (P48)
<i>Opuntia</i> sp.	Nopal cardon	Salinas (P49)
<i>Opuntia</i> sp.	Tuna roja	San Elías (P86)
<i>O. hyptiacantha</i> Weber	Tuna blanca	N. de Guadalupe (P92)
<i>O. streptacantha</i> Lemaire	Tuna cardona	Monte cardona (P93)
<i>Opuntia</i> sp.	Blanca chapeada	Salinas (P94)
<i>O. pumila</i> Engelm	Cardella	Ejido Salinas (P97)
<i>Opuntia</i> sp.	Nopal Isabelillo	S. Luis Potosí (P98)
<i>O. cochinitifera</i> Britton and Rose	Nopal cochinerero	S. Luis Potosí (P99)
<i>O. ficus indica</i> (L) Mill. (2)	Tuna	Fundo Gálvez

(1) Nombre científico y común, Universidad Antonio Narro, Saltillo, Coahuila, México.

(2) Plantas obtenidas por reproducción vegetativa.

dios en la fijación de  $\text{CO}_2$  y deducir la EUA a escala diaria en función de la fotosíntesis (cambios de acidez) y de la transpiración.

El ensayo en condiciones de invernadero tuvo por objetivo la determinación de la EUA en macetas a escala estacional. Se utilizaron dos niveles de disponibilidad de agua para cada taxon.

#### ENSAYO EN CONDICIONES DE CAMPO

##### *Plantas y tratamientos*

Los taxa utilizados en este estudio han sido obtenidos a partir de semillas de origen mexicano (Universidad Antonio Narro, Saltillo, Coahuila, México) y a partir de cladodios en el caso de *O. ficus indica* de plantaciones establecidas en la IV Región (Tabla 1).

Las plántulas de *Opuntia* fueron distribuidas en el terreno en función de un diseño de bloques al azar con 20 repeticiones, a una densidad de 625 plantas por hectárea. Los cladodios de *Opuntia ficus indica* fueron distribuidos en 60 grupos, cada uno compuesto de 4 cladodios en una superficie de 4 m<sup>2</sup>.

Las plantas se mantuvieron bajo riego cada 30 días equivalente al 50% de la evaporación de bandeja (Clase A), excepto en *O. ficus indica*, en que se mantuvo la mitad de las plantas sin riego, durante el período experimental.

#### MEDICIONES EN TERRENO

##### *Variación de acidez titulable*

Esta variación ha sido determinada en función de los cambios del contenido de ácido málico por medio de la titulación de acidez del tejido fotosintético entre al atardecer y el amanecer del día siguiente. Este método se fundamenta en el hecho que el  $\text{CO}_2$  es incorporado en ácido orgánico (4 átomos de carbono) luego acumulado en las vacuolas del clorénquima, lo cual conduce a los cambios de acidez (Hartsock & Nobel 1976, Hanscom & Ting 1978, Nobel & Hartsock 1983).

Para medir los niveles de acidez se realizó un muestreo del tejido fotosintético a nivel del cladodio con un sacabocados de 1,13 cm<sup>2</sup> de diámetro (n = 3). El clorénquima de cada

lado de la muestra es separado y molido en arena esterilizada agregando 30 ml de  $\text{H}_2\text{O}$  destilada y enseguida titulada a pH 6,4 con  $\text{NaOH}$  0,01 N con la ayuda de un pH metro portátil (WTW pH90). Los resultados experimentales indican que el 95% de los ácidos orgánicos que contribuyen a la variación de acidez son neutralizados a pH 6,4 (Szarek & Ting 1974, Nobel 1983, Acevedo et al. 1983). Los datos son expresados en moles de  $\text{CO}_2$  por m<sup>2</sup> de tejido fotosintético por día (Kluge y Ting 1978, Nobel & Hartsock 1983), suponiendo una estequiometría aceptada por diversos autores de 2 H<sup>+</sup> por un  $\text{CO}_2$  fijado (Luttge & Ball 1980, Nobel & Hartsock 1983, Nobel & Valenzuela 1987). Para el cálculo de la EUA, los valores fueron expresados en g MS m<sup>-2</sup> · día<sup>-1</sup>, utilizando el factor de conversión de 0,027 kg de MS por mol de  $\text{CO}_2$  fijado (García & Nobel 1986).

##### *Transpiración*

La resistencia estomática de cladodios fue medida con un porómetro de difusión LICOR (LI-60) calibrado antes y después de cada lectura. La calibración se realizó en base a placas perforadas de resistencias conocidas, de acuerdo a procedimiento establecido por Morrow & Slatyer (1971). El sensor (LI-20S) se fijó a la superficie del cladodio con mastic adherente.

La cantidad de agua transpirada durante el día fue evaluada en función de la conductancia epidérmica al vapor de agua y a la diferencia de concentración de vapor de agua entre la planta y su medio, suponiendo que el aire al interior del cladodio está saturado de vapor de agua a la temperatura del cladodio. La transpiración fue expresada en g  $\text{H}_2\text{O}$  m<sup>-2</sup> · día<sup>-1</sup>, calculada cada 2 horas y los valores fueron integrados por día. La radiación fotosintéticamente activa (PAR) fue medida con un sistema LI-185-B, provisto de un sensor cuántico sensible a la radiación comprendida entre 400 y 700 nm que se ubica en forma paralela a la superficie del cladodio. Los datos fueron expresados en moles de fotones m<sup>-2</sup> · día<sup>-1</sup>.

La temperatura del cladodio fue medida con termocuplas insertadas a 1 mm de profundidad bajo la epidermis y conectadas a un microvoltímetro.

En función de los datos de acidez, fijación de CO<sub>2</sub> y de la transpiración se calculó la eficiencia de utilización del agua a escala diaria, según Sinclair et al. (1984).

#### *Ensayo en condiciones de invernadero*

Se utilizó una mezcla de arena, suelo del sector y tierra de hoja en proporción de 3:2:1 esterilizado con bromuro de metilo, como medio de germinación. Una vez obtenidas las plántulas fueron instaladas en bolsas plásticas de 1 kg de suelo en las proporciones señaladas. En estas condiciones se mantuvieron durante 9 meses hasta su instalación definitiva en terreno y en macetas para los ensayos en invernadero.

#### *Suelo*

El suelo utilizado fue de textura arenolimoso en una proporción de 73,7 – 14,5 y 11,8% de arena, limo y arcilla, respectivamente; con una densidad aparente de 1,3 0,01 g · cm<sup>-3</sup>; de pH 7,8 y una conductividad eléctrica de 0,64 mmHOS · cm<sup>-1</sup> a 25°C.

#### *Plantas y tratamientos*

Las plántulas fueron transplantadas a macetas cilíndricas de 25 cm de altura por 16 cm de diámetro con 3.450 g de suelo, tapizadas en su interior por material plástico. En cada maceta se instaló una planta y sobre la superficie una capa de arena de cuarzo de 1,5 cm y plástico negro para evitar las pérdidas de agua por evaporación directa del suelo.

Las macetas fueron distribuidas en bloques al azar para considerar la variación espacial y temporal de la luz, con dos tratamientos y diez repeticiones. El primer tratamiento consistió en riego a capacidad de campo (CC), valor estimado a partir de suelo saturado en agua que se dejó escurrir durante un período de 6 días. El valor así estimado fue de 20%. En el segundo tratamiento, el riego mantuvo una humedad de suelo a 1/4 de la CC. Estos valores fueron verificados con datos provenientes de la curva de retención hídrica realizada con el sistema de olla a presión. Los valores de CC y 1/4 de la CC fueron corregidos por el crecimiento del cladodio durante el período experimental, el

cual fue expresado en términos de materia seca.

Los niveles de humedad del suelo se mantuvieron durante el período experimental, agregando una cantidad de agua a cada maceta hasta un peso fijado inicialmente. Los tratamientos fueron mantenidos durante 250 días (julio 1983 - marzo 1984).

#### *Mediciones en invernadero*

Las plantas en crecimiento estuvieron sometidas a temperaturas promedio noche y día entre 15 y 20° y 25 a 35°C, respectivamente, y a una humedad relativa promedio de 40 a 50% durante el día y 80 a 90% la noche.

#### *Transpiración acumulada*

La cantidad de agua transpirada ha sido evaluada por el método gravimétrico, donde la variación del peso representa el agua perdida por transpiración (n = 16). Esta variación ha sido medida en una balanza mecánica, con una sensibilidad de 25 g (0,007% del peso del sistema) cada 24 a 72 horas.

#### *Materia seca*

La determinación de la producción de biomasa total se realizó mediante la cosecha de cladodios y raíces al final del período experimental (n = 16). Las plantas fueron sometidas a estufa a 70°C hasta peso constante entre 8 y 10 días.

En función de la transpiración acumulada y de la materia seca producida, se calculó la eficiencia en el uso del agua a escala estacional, de acuerdo a:

$$EUA = \frac{\text{Materia seca producida (g)}}{\text{Transpiración acumulada (kg)}}$$

#### RESULTADOS Y DISCUSION

##### *EUA diaria en taxa de Opuntia*

Diversos estudios realizados en plantas CAM muestran el rol primordial de tres factores del medio que influyen en el cambio de acidez y por tanto sobre la capacidad fotosin-

tética: la radiación fotosintéticamente activa, la temperatura y el estado hídrico de la planta (Osmond 1978, García de Cortázar & Nobel 1986, Nobel & Meyer 1985).

*Fijación de CO<sub>2</sub> y radiación*

El comportamiento estomático y los cambios de acidez demuestran que la captación neta de CO<sub>2</sub> en los diferentes taxa de *Opuntia* tiene lugar durante la noche. La Figura 1 muestra, por ejemplo, que en *O. streptacantha* la conductancia al vapor de agua es máxima durante la noche, especialmente antes del amanecer, comportamiento característico de todas las platyopuntias analizadas.

Según Kluge & Ting (1978), el mecanismo que induciría la apertura estomática y, por lo tanto, el aumento de la conductancia nocturna se inicia con la disminución de la presión parcial interna del CO<sub>2</sub>, debido a la carboxilación. Aumenta la concentración de potasio, malato y probablemente otros aniones orgánicos, lo cual hace disminuir el potencial hídrico de las células de guarda, aumenta el turgor que determina la apertura estomática.

El tejido fotosintético de todas las platyopuntias estudiadas, muestran las características de acidez titulable del modelo CAM con

valores mínimos al atardecer y máximos en la madrugada del día siguiente y expresados en términos de fotosíntesis neta como mmol de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> • día<sup>-1</sup> (Figuras 2, 3, 4 y 5). Estos cambios de acidez dependen de la radiación incidente durante el día anterior, observando una estrecha relación entre el nivel de radiación recibida y la variación de acidez en cada especie y procedencia (R<sup>2</sup>: 0,88 a 0,96).

El desarrollo normal de cladodios durante los primeros años se realiza según un plano vertical. En individuos de más edad se observan otras exposiciones, de diferentes grados de inclinación en relación al cenith. La radiación recibida por un cladodio en posición vertical presentando superficies orientadas al norte y sur, representa aproximadamente el 19% en relación a la radiación recibida en un plano horizontal. Sin embargo, los cladodios con sus superficies expuestas hacia el este y al oeste reciben en promedio una radiación equivalente al 38% de la radiación total (Tabla 2).

Al aumentar la intensidad luminosa durante el día aumenta el poder reductor y, por lo tanto, aumentan los productos fotosintéticos que sirven como sustrato para el proceso de carboxilación del CO<sub>2</sub>, lo que trae por consecuencia una mayor apertura estomática y a su vez mayor fijación de CO<sub>2</sub> y acumulación

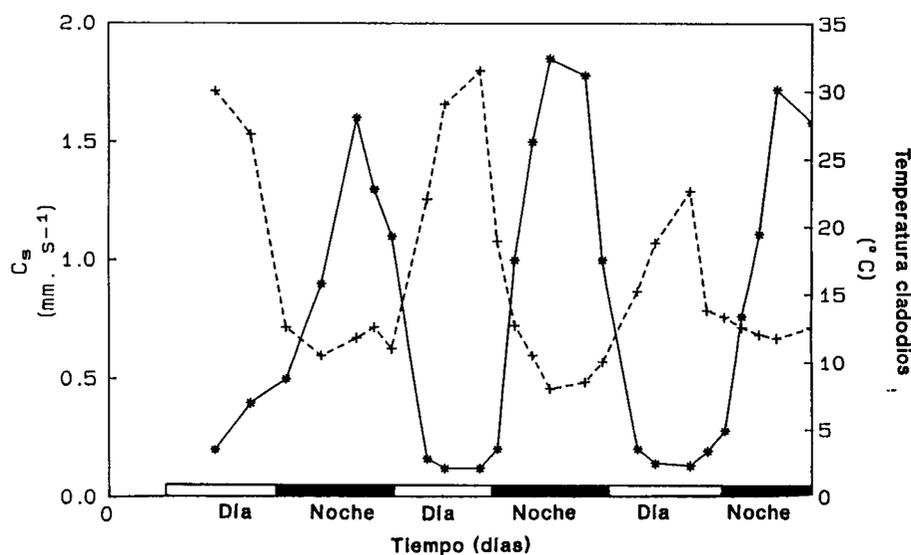


Fig. 1: Conductancia estomática, C<sub>s</sub> (\*) y temperatura de cladodios, °C, (+) evaluada durante tres días consecutivos en *O. streptacantha*. Estación Experimental Agronómica Las Cardas, IV Región, Chile. Invierno, 1983.

Relationship between stomata conductance and temperature of cladodes evaluated during three days in *O. streptacantha*. Experimental Station Las Cardas, IV Region, Chile. Winter, 1983.

TABLA 2

Radiación fotosintéticamente activa en función de la exposición de cladodios (valor integrado). Estación Experimental Agronómica Las Cardas, IV Región, Chile. Verano 1983

Radiation photosynthetically active in relation to the orientation of cladodes (integrated values). Experimental Station of Las Cardas, IV Region, Chile. Summer 1983

Posición	Exposición cladodios	Radiación (mol • m <sup>-2</sup> • día <sup>-1</sup> )	%de la radiación total <sup>(1)</sup>
Vertical	Norte	13,70	20,04
"	Sur	13,12	19,04
"	Este	32,52	47,57
"	Oeste	20,45	29,91
Horizontal	-	68,35	-

(1) Radiación recibida por el cladodio en relación a aquella medida a 1 m de altura con sensor ubicado en posición paralela a la superficie del suelo.

de ácidos durante la noche (Kluge & Ting 1978).

La fijación de CO<sub>2</sub> en *O. pumila* y *O. streptacantha* mostró los valores más altos en las superficies expuestas al este y oeste en comparación a las exposiciones norte y sur, en promedio 340 y 250 mmol de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> • d<sup>-1</sup>, respectivamente (Figura 2). Efecto observable no sólo a escala diaria sino también a una escala estacional dada la disminución de la radiación incidente desde el verano hasta el invierno, en que la acumulación nocturna de ácidos y por lo tanto la fijación de CO<sub>2</sub> también disminuye (Figura 3 A y B).

Al comparar estacionalmente las exposiciones norte y sur, la fotosíntesis fue mayor entre 20 y 50% en exposición norte en comparación con aquéllos observados en superficie expuesta al sur (Figura 3 A y B). Este efecto de exposición también se observa en *O. ficus indica* (Figura 4 A y B).

Si se ordenan los taxa en función de su eficiencia de fijación de CO<sub>2</sub>, partiendo del valor más bajo, se obtiene: P48 < P48 < *streptacantha* < P94 < P86 < *O. cochinitifera* < P49 < *O. hyptiacantha* < *O. ficus indica* < *O. pumila* (Tabla 3).

En las figuras 2 y 5 se observa el efecto de la radiación de verano e invierno en la fijación de CO<sub>2</sub> de *O. pumila* y de la P86, y de *O. ficus indica*, respectivamente. Lo cual comprueba que durante el verano las exposiciones este-oeste fijan CO<sub>2</sub> en mayor proporción al recibir mayor radiación (Figura 2), respuesta que se invierte durante el solsticio

de invierno (Figura 5) en que las exposiciones norte-sur son más eficientes en la captación de CO<sub>2</sub> que las exposiciones este-oeste. Esto se debería a que con un PAR menor, hay menor cantidad de productos de la fase lumínica como ATP y NADPH (Cockburn et al. 1979). Además se afecta la concentración del sustrato lo que provoca una disminución del proceso de carboxilación, y con un menor PAR aumenta la resistencia del mesófilo al paso interno del CO<sub>2</sub> al verse disminuida la relación A<sup>chl</sup>/A (área de paredes celulares expuestas al intercambio gaseoso con respecto al área fotosintética; Nobel & Hartsock 1983).

La temperatura óptima es relativamente baja para la fijación de CO<sub>2</sub> (Osmond 1978, Cockburn 1981, Nobel 1983). En este caso la temperatura es variable en función de la estación de medición. Así, se observó que durante el verano (1983) las temperaturas mínimas y máximas del aire fueron de 14 a 15°C y de 28 a 30°C, respectivamente. En estas condiciones, la fijación de CO<sub>2</sub> alcanza alrededor de 360 mmol • m<sup>-2</sup> • día<sup>-1</sup>. Sin embargo, durante el invierno, la variación de temperatura mínima fue de 6 a 9°C y la

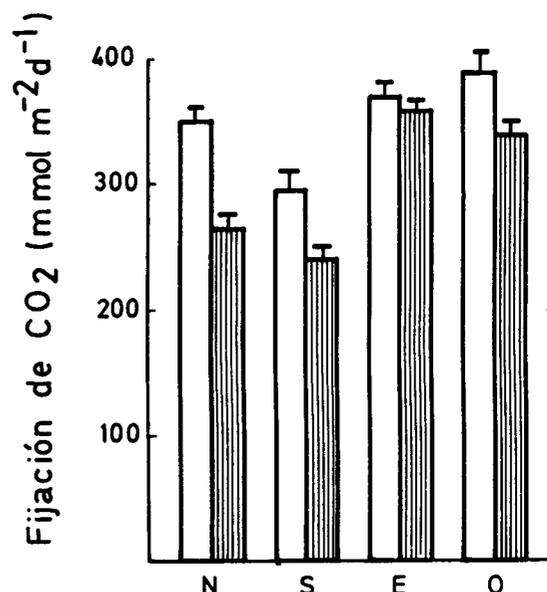


Fig. 2: Fijación de CO<sub>2</sub> en cladodios de distintas exposiciones de *Opuntia pumila* (□) y P86 (▨), en función de la radiación fotosintéticamente activa (ver Tabla 2). Verano, 1983.

Fixation of CO<sub>2</sub> in cladodes with different exposure of *O. pumila* (□) and P86 (▨) in relation to the photosynthetically active radiation. Summer, 1983.

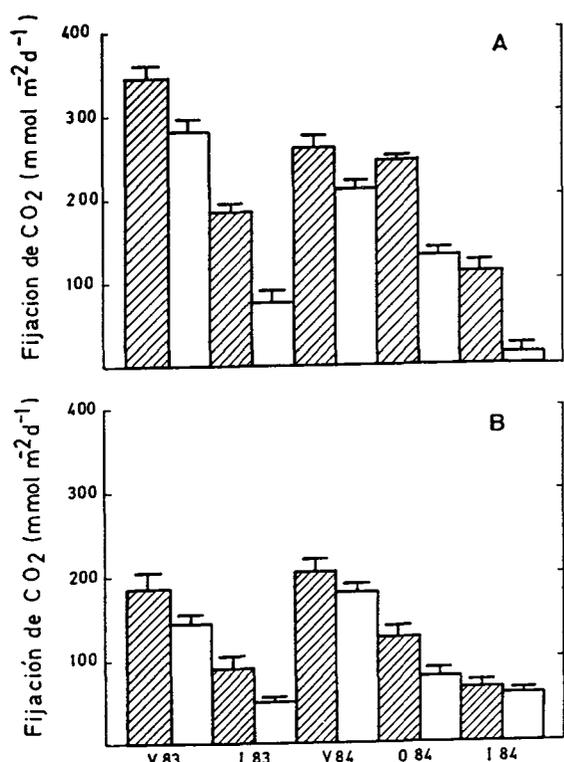


Fig. 3: Variación estacional de la fijación de CO<sub>2</sub>. A: en cladodios de *Opuntia pumila* y B: de *Opuntia streptacantha* de exposición norte (▨) y sur (□). Valor promedio ± error estandar, n = 4. V = verano I = Invierno, O = otoño.

Seasonal variation of CO<sub>2</sub> fixation. A: in cladodes of *O. pumila* and *O. streptacantha* of north (▨) and south (□) exposure, ± SE, n = 4.

máxima de 16 a 22°C con una fijación promedio de CO<sub>2</sub> de 142,9 mmol · m<sup>-2</sup> · día<sup>-1</sup> entre especies y procedencias y de 180,6 mmol · m<sup>-2</sup> · día<sup>-1</sup> en *O. ficus indica*.

En todos los casos, las temperaturas máximas y mínimas registradas a nivel de cladodios siempre fueron más bajas con respecto a la temperatura del aire, con una diferencia de 2 hasta 5°C. Por lo tanto, los niveles de fijación de CO<sub>2</sub> son debidos fundamentalmente a las diferencias de radiación y no a la temperatura.

#### Fijación de CO<sub>2</sub> y agua

La figura 4 muestra la variación estacional de la fijación de CO<sub>2</sub> en plantas regadas (A) y no regadas (B) de *O. ficus indica* en función de la exposición de cladodios norte y sur. Al iniciar el ensayo antes de diferenciar tratamientos, las plantas de 3 meses de edad,

la tasa de fijación de CO<sub>2</sub> fue de 9,5 mmol · m<sup>-2</sup> · d<sup>-1</sup> (11,2 cm de longitud y 5,6 cm de ancho del cladodio). Esta etapa (verano - otoño, 1983) es normalmente asociada a la transición de la vía metabólica C<sub>3</sub> al metabolismo CAM (Osmond & Bjorkman 1975, Acevedo et al. 1983).

Una vez diferenciados los tratamientos (verano, otoño 1984) se observa el efecto del déficit hídrico sobre la fijación de CO<sub>2</sub>. Así, las plantas regadas presentan valores 30% más elevados en relación a plantas no regadas. Este valor alcanza hasta el 50% al finalizar el ensayo (invierno, 1984).

En base a la integración de datos de transpiración y de fijación de CO<sub>2</sub> en plantas regadas y de fijación de CO<sub>2</sub> en plantas no regadas se obtuvo el valor de la EUA diaria al finalizar el invierno de 1983 (Tabla 3).

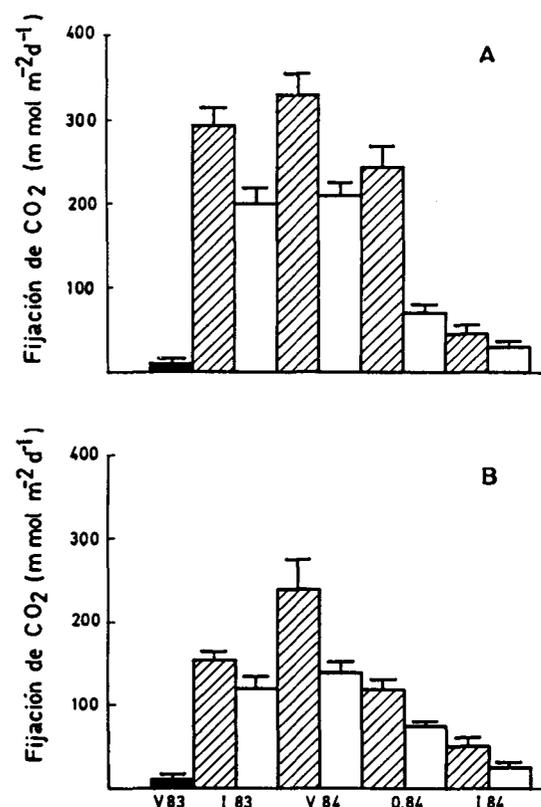


Fig. 4: Variación estacional de la fijación de CO<sub>2</sub> A: en plantas regadas y B: no regadas de *Opuntia ficus indica*, en cladodios de exposición norte (▨) y sur (□). Antes de tratamiento, verano 1983. Valor promedio ± error estándar, n = 4. V = verano, I = Invierno, O = otoño.

Seasonal variation of CO<sub>2</sub> fixation of *O. ficus indica* with cladodes exposed toward north (▨) and south (□). Before treatment, summer 1983, A: in watered plants, B: not watered. X ± SE, n = 4.

TABLA 3

Eficiencia de utilización del agua obtenida en función del intercambio gaseoso diario por *Opuntia*.  
Estación Experimental Agronómica Las Cardas, IV Región, Chile. Invierno, 1983

Water use efficiency obtained as a function of daily gaseous exchange by *Opuntia*.  
Experimental Station Las Cardas, IV Region, Chile. Winter, 1983

Taxon	Transpiración (g H <sub>2</sub> O • m <sup>-2</sup> • d <sup>-1</sup> )	Fijación de CO <sub>2</sub> (en g MS • m <sup>-2</sup> • d <sup>-1</sup> )	EUA (mgMS • g H <sub>2</sub> O <sup>-1</sup> )
<i>O. hyptiacantha</i>	130,14 ± 12,8	7,14 ± 0,07	54,86 ± 5,21
<i>O. pumila</i>	90,74 ± 11,3	7,58 ± 0,04	83,53 ± 10,54
86	112,02 ± 9,8	6,00 ± 0,05	53,56 ± 6,48
<i>O. streptacantha</i>	122,39 ± 8,7	5,58 ± 0,02	45,59 ± 4,26
94	126,49 ± 14,2	5,72 ± 0,08	45,20 ± 5,42
49	169,63 ± 16,9	6,21 ± 0,04	36,60 ± 3,89
98	111,73 ± 9,1	5,43 ± 0,05	48,59 ± 2,81
48	130,06 ± 12,5	5,04 ± 0,06	38,75 ± 3,28
<i>O. cochinillifera</i>	91,85 ± 7,9	6,01 ± 0,10	65,43 ± 5,46
<i>O. ficus indica</i>	128,56 ± 10,7	6,94 ± 1,10	53,98 ± 4,88

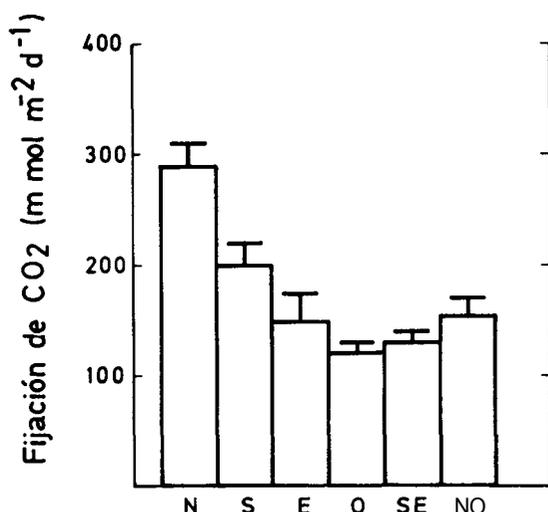


Fig. 5: Fijación de CO<sub>2</sub> en cladodios de distintas exposiciones de *Opuntia ficus indica*, en función de la radiación fotosintéticamente activa. Invierno 1983.

Fixation of CO<sub>2</sub> in cladodes of different expositions of *O. ficus indica*, in function of the photosynthetically active radiation. Winter 1983.

La transpiración promedio de los taxa de *Opuntia* está comprendida entre 90 y 169 g H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> • día<sup>-1</sup> (9 a 16 mg cm<sup>-2</sup> • día<sup>-1</sup>). En tanto, la fotosíntesis neta varió entre 168 y 380 mmol de CO<sub>2</sub> • m<sup>-2</sup> • día<sup>-1</sup>, que expresada en términos de MS correspondió a una variación de 5,04 a 7,58 g MS • m<sup>-2</sup> • día<sup>-1</sup>. Por lo tanto, los valores de la EUA fluctuaron entre 36 y 83 mg de MS por g de agua transpirada y representan los valores más altos conocidos en comparación a las especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> (Tabla 3).

#### EUA EN EL LARGO PLAZO

##### Transpiración

La transpiración acumulada al finalizar el período experimental muestra diferencias significativas entre los diferentes taxa por efecto de tratamiento (Tabla 4). El déficit hídrico produce una disminución de la transpiración de 30 a 45% en comparación a las plantas del tratamiento regado.

En condición de déficit hídrico la P48 muestra la transpiración acumulada más baja, por el contrario, *O. pumila* muestra el valor más elevado. Al asociar la transpiración acumulada y la producción de materia seca, se observa que la P48 tiene igualmente la menor producción de materia seca y *O. pumila* la más alta producción.

##### Materia seca

La producción de materia seca total al término del período experimental es muy variable entre los diferentes taxa, aun en condiciones de disponibilidad de agua. En plantas sometidas a déficit hídrico la producción de materia seca es menor y se observa una disminución de la materia seca en cladodios y aumentos significativos en raíces y espinas (Tabla 4).

Así, se observó en plantas regadas que *Opuntia pumila* muestra la producción de materia seca por planta más elevada con un valor de 128 ± 9,9 g, por el contrario la P49

TABLA 4

Transpiración acumulada (g), producción de materia seca (g) y EUA calculada al finalizar el período experimental por taxón de plantas regadas (RH) y plantas no regadas (RS) (n = 16). Para un nivel de humedad dado, los valores promedios con la misma letra mayúscula no son diferentes. Para un taxón los valores promedio seguidos por una misma letra minúscula no son significativamente diferentes ( $P \leq 0,05$ )

Accumulated transpiration (g), dry matter production (g) and WUE ( $\text{mg DM} \cdot \text{g H}_2\text{O}^{-1}$ ) at the end of the experimental's period by taxa of *Opuntia*. Irrigated plants (RH) and non-irrigated plants (RS) (n = 16). For a given levels of soil moisture, the averages followed by the same capital letter are not different. For a taxon the averages followed by the same lower case letter are not significantly different ( $P \leq 0.05$ )

Especies / procedencias	Transpiración acumulada (g)		Materia seca (g)		EUA ( $\text{mg MS} \cdot \text{g H}_2\text{O}^{-1}$ )	
	RH	RS	RH	RS	RH	RS
<i>O. hyptiacantha</i>	A 1864,1 ± 72,3a	A 1128 ± 89,5b	A 57,10 ± 4,14a	A 26,30 ± 6,50b	A 30,04 ± 2,81 <sup>(2)</sup>	A 23,61 ± 4,21
<i>O. pumila</i>	B 2345,4 ± 63,2a	B 1606,3 ± 68,6b	B 128,33 ± 9,91a	B 78,23 ± 7,71b	B 54,88 ± 2,98	B 50,26 ± 2,46
P86	C 2016,2 ± 48,3a	A 1258 ± 58,9b	C 86,99 ± 8,90a	C 43,31 ± 7,90b	C 43,35 ± 5,83	C 34,41 ± 2,70
<i>O. streptacantha</i>	C 1979,3 ± 37,6a	A 1249,8 ± 129b	A 61,23 ± 6,42a	C 40,67 ± 7,60b	A 31,82 ± 2,94	C 32,13 ± 2,76
P94	C 2075,1 ± 21,8a	A 1232 ± 38,5b	D 49,72 ± 5,75 a	C 31,89 ± 5,55b	A 26,05 ± 3,91	A 24,43 ± 6,05
P49	C 2125,9 ± 142,4a	A 1320,2 ± 42,6b	D 47,30 ± 5,68 a	C 29,76 ± 5,81b	A 22,18 ± 2,41a	A 15,72 ± 3,96b
P98	C 2008,1 ± 74,1a	A 1412,1 ± 51,6b	D 48,70 ± 9,75 g	C 23,91 ± 4,09b	A 23,13 ± 2,03	A 19,60 ± 2,98
P48	C 1897,2 ± 63,4a	A 1209,0 ± 78,5b	D 49,88 ± 8,44a	C 22,59 ± 5,80 b	A 26,29 ± 3,95a	A 19,07 ± 2,77b
<i>O. cochinillifera</i>	C 2006,7 ± 60,8a	A 1432,7 ± 61,3b	C 71,84 ± 5,84a	C 36,20 ± 7,87b	A 35,75 ± 5,97a	A 25,04 ± 3,67b
<i>O. ficus indica</i>	C 2190,6 ± 38,6a	A 1490,8 ± 70,8b	C 108,81 ± 9,13a	C 58,93 ± 12,9b	A 49,63 ± 3,31a	A 40,64 ± 2,81b

produce 64% menos de materia seca en las mismas condiciones hídricas.

En general, las plantas con elevada producción de materia seca muestran una baja producción de espinas (Tabla 5). En plantas regadas a capacidad de campo todos los taxa producen mayor cantidad de materia seca en comparación a aquellas en condición de déficit hídrico, con una diferencia de 36% en el caso de la P94 y 100% en el caso de la P86.

En plantas regadas una alta proporción de la materia seca se concentra a nivel de cladodios. La producción de materia seca en cladodios puede alcanzar hasta el 90% como es el caso de *O. pumila*, con una distribución promedio de 79,8% en el resto de los taxa (Tabla 5). En el caso de *O. ficus indica*, que

no presenta espinas, la materia seca representada por el cladodio y raíces alcanza un valor promedio de 90% y 10%, respectivamente. La producción de materia seca radicular muestra una variación entre 6,1% (*O. pumila*) hasta 13,6% (*O. hyptiacantha*). Porcentajes similares de variación en términos de materia seca se observa a nivel de espinas la cual varía entre 4% (*O. pumila*) 13% (P49).

Sin embargo, en plantas sometidas a déficit hídrico la producción de materia seca total disminuye y se muestran variaciones significativas de la distribución a los diferentes órganos. Así, se observa una disminución de la materia seca en cladodios y aumentos significativos en raíces, especialmente en el caso de *O. ficus indica* y espinas en el resto de los taxa (Tabla 5).

TABLA 5

Distribución de los productos de la actividad fotosintética por taxa de *Opuntia* al finalizar el período experimental (250 días). Plantas regadas (RH) y no regadas (RS)  $\pm$  error estándar. Entre taxa los valores promedios precedidos de la misma letra mayúscula no son significativamente diferentes ( $P \leq 0,05$ )

Distribution of the photosynthetic activity of the products by taxon of *Opuntia* at the end of experimental period (250 days). Irrigated plants (RH) and not irrigated plants (RS)  $\pm$  standard error. Between taxa of *Opuntia*, means values preceded by the same capital letter are not significantly different ( $P \leq 0.05$ )

Especies / procedencias	Cladodio		Organos Raíces (%)		Espinás	
	RH	RS	RH	RS	RH	RS
<i>O. hyptiacantha</i>	A 73,9 $\pm$ 4,8	A 69,8 $\pm$ 1,7	A 13,6 $\pm$ 3,2	A 161, $\pm$ 3,8	A 12,5 $\pm$ 1,6	A 14,1 $\pm$ 2,1
<i>O. pumila</i>	B 89,9 $\pm$ 5,3	B 83,4 $\pm$ 4,8	A 6,1 $\pm$ 3,1	A 11,8 $\pm$ 1,9	B 4,1 $\pm$ 0,9	B 4,8 $\pm$ 0,9
P86	B 83,3 $\pm$ 3,3	C 77,5 $\pm$ 3,3	A 10,0 $\pm$ 2,8	A 15,3 $\pm$ 3,1	C 6,7 $\pm$ 1,2	C 7,2 $\pm$ 1,3
<i>O. streptacantha</i>	B 84,2 $\pm$ 2,8	C 78,9 $\pm$ 3,8	A 9,7 $\pm$ 1,3	A 12,8 $\pm$ 1,3	C 6,1 $\pm$ 0,9	C 83, $\pm$ 0,8
P94	B 79,8 $\pm$ 6,4	C 76,1 $\pm$ 1,9	A 10,4 $\pm$ 1,7	A 14,1 $\pm$ 1,4	C 9,8 $\pm$ 2,1	C 9,8 $\pm$ 1,9
P49	C 76,7 $\pm$ 3,9	C 73,5 $\pm$ 2,9	A 10,4 $\pm$ 1,9	A 12,4 $\pm$ 3,1	C 12,9 $\pm$ 1,4	A 13,8 $\pm$ 1,4
P98	C 74,7 $\pm$ 6,3	C 71,7 $\pm$ 4,3	A 13,9 $\pm$ 2,1	A 15,1 $\pm$ 2,8	A 11,4 $\pm$ 1,1	A 11,2 $\pm$ 2,3
P48	C 77,3 $\pm$ 5,1	C 75,3 $\pm$ 2,5	A 10,8 $\pm$ 3,1	A 12,6 $\pm$ 3,1	A 11,9 $\pm$ 1,9	A 12,1 $\pm$ 1,9
<i>O. cochinillifera</i>	C 77,8 $\pm$ 4,8	C 74,8 $\pm$ 3,7	A 8,8 $\pm$ 2,8	A 11,4 $\pm$ 3,8	A 13,4 $\pm$ 2,3	A 12,9 $\pm$ 1,4
<i>O. ficus indica</i>	B 91,8 $\pm$ 3,9	B 81,7 $\pm$ 4,3	A 9,6 $\pm$ 3,7	A 18,6 $\pm$ 4,5	-	-

### Distribución de asimilados

La relación parte subterránea/parte aérea en plantas regadas es similar entre taxa, excepto en el caso de *O. pumila*, *O. streptacantha* y *O. cochinillifera*, que muestran una relación más baja. Sin embargo, al ser sometidas a déficit hídrico, los diferentes taxa no muestran diferencias significativas. Así, esta relación es levemente modificada por el déficit hídrico en la P48 y fuertemente modificada en *O. pumila*, *O. ficus indica* y la P86.

Al comparar la biomasa aérea y subterránea de los taxa de *Opuntia* con especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>, estas últimas cualquiera sea la condición de humedad del suelo, muestran una relación 10 a 20 veces más elevada, en efecto, los valores para plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub> están comprendidos entre 1,1 y 1,4 (Caldwell et al. 1977, Caldwell 1987).

En función de la transpiración acumulada y de la producción de materia seca se calculó la EUA en cada especie y procedencia (Tabla 4). Estos valores representan diez a 20 veces aquellos señalados para especies C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>. Por ejemplo en algunos arbustos nativos del secano árido de la IV Región: *Aca-ciaven* su valor es de 1,3, en *Flourensia thurifera* 2,2 *Bridgesia incisifolia* 2,8 y en *Atriplex repanda* (C<sub>4</sub>) su valor alcanza a 4,8 mg de MS por g de agua transpirada (Silva 1990). La comparación entre taxa muestra que *Opuntia pumila* presenta el valor más elevado (22 y 57%) en relación a los dos valores mínimos observados en *O. cochinillifera* y la P49. En plantas del régimen húmedo, el valor de la EUA varía entre 22 y 55 mg MS por g de agua transpirada y en plantas del régimen seco este valor varía entre 15 y 50 mg de MS por g de agua. Generalmente

la EUA calculada por intercambio gaseoso (Tabla 3) es más elevada que la obtenida en un largo período (Tabla 4), los datos muestran hasta un 100% de variación con respecto al valor estacional.

La EUA, basada en la acumulación de materia seca de la planta total, es normalmente más baja que aquella basada en la fotosíntesis diaria o instantánea a nivel de hoja debido especialmente a la variación espacial y temporal de la radiación fotosintéticamente activa y a las pérdidas respiratorias de la planta durante la noche y de los tejidos no fotosintéticos durante el día.

Los taxa más eficientes fueron *O. pumila*, la P86 y *O. ficus indica* y a las menos eficientes P49, P94, P98, las otras muestran valores intermediarios.

Al comparar el efecto de tratamiento se observan valores aparentemente contradictorios, ciertos taxa mantienen su valor de EUA, otros disminuyen este valor. El análisis estadístico demuestra que en las especies *O. streptacantha*, *O. pumila*, *O. hyptiacantha* y las P86 y P98 no hay diferencias significativas por efecto de tratamiento ( $P \geq 0,05$ ), mientras que *O. ficus indica*, *O. cochini-llifera*, P48, P49, responden déficit hídrico disminuyendo su valor de EUA. Sin embargo, los valores de EUA a escala diaria y estacional en ambos tratamientos el coeficiente de determinación fue de 0,87 y 0,75 para plantas del tratamiento húmedo y seco respectivamente, al relacionar la producción de materia seca y EUA dicho coeficiente fue de 0,65.

#### CONCLUSIONES

Las platyopuntias estudiadas, como otras plantas CAM, pueden ser consideradas como tolerantes a la sequía por su alta eficiencia en el uso del agua, además de su comportamiento estomático.

La fotosíntesis neta se correlaciona positivamente con la exposición y con la radiación recibida por los cladodios. Se demostró que la radiación interceptada en el solsticio de verano es máxima en aquellos cladodios que presentan exposición este-oeste asociada a una mayor actividad fotosintética. Durante el solsticio de invierno, la máxima intercep-

ción ocurre en los cladodios que tienen exposición norte-sur.

Los resultados muestran que la radiación es el factor determinante en la fijación de  $\text{CO}_2$  y en la producción de materia seca de acuerdo a Acevedo et al. (1983), Doussolin et al. (1989). Por lo tanto, para el manejo de *O. ficus indica* y de otras platyopuntias, es esencial diseñar una distribución de los componentes arquitectónicos para una máxima interceptación de radiación, dado que es el factor determinante en la producción de materia seca.

La EUA aparentemente es poco afectada por el déficit hídrico a excepción de *O. cochini-llifera*, *O. ficus indica* y las P48 y 49 en que la EUA se reduce por efecto de tratamiento. De acuerdo a Nobel (1988), los grandes valores de EUA en las plantas CAM son atribuibles a la abertura temporal de los estomas más que a su metabolismo ya que las especies  $\text{C}_4$  también poseen la PEP carboxilasa como fijadora inicial de  $\text{CO}_2$ . Para un mismo nivel de abertura estomática la transpiración puede ser tres veces más elevada para una célula del clorénquima a  $30^\circ \text{C}$  durante el día que a  $15^\circ \text{C}$  durante la noche, permitiendo la conservación del agua y un aumento de la EUA en las plantas con metabolismo ácido crassuláceo.

#### LITERATURA CITADA

- ACEVEDO E, I BADILLA & PS NOBEL (1983) Water relations, diurnal acidity changes, and productivity of a cultivated cactus, *Opuntia ficus indica*. *Planta Physiology* 72: 775-780.
- CALDWELL MM, RS WHITE, RT MOORE & LB CAMP (1977) Carbon balance, and water use of cold winter desert shrub communities dominated by  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  species. *Oecologia* 29: 123-130.
- CALDWELL MM (1987) Competition between root systems in natural communities. In: Gregory PJ, JV Lake & KA Rose (eds) *Root development and function*: 167-185. Cambridge University Press.
- CAVIEDES E & P DAGET (1984) Les climats méditerranéens du Chili: contribution pour une nouvelle synthèse. *Bulletin Société Biologique France, Actualités Botaniques* 131: 205-212.
- COCKBURN W, I TING & LO STERNBERG (1979) Relationships between stomatal behavior and internal carbon dioxide concentration in crassulacean acid metabolism plants. *Plant Physiology* 63: 1029-1032.
- COCKBURN W (1981) The evolutionary relationship between stomatal mechanism, crassulacean acid metabolism and  $\text{C}_4$  photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 4: 417-418.
- DOUSSOLIN E, E ACEVEDO & V GARCIA DE CORTAZAR (1989) Arquitectura, interceptación de radia-

- ción y producción en tuna *Opuntia ficus indica* (L) Mill. IDESA, 11: 7-17.
- FISCHER RA & NC TURNER (1978) Plant productivity in the arid and semi-arid zones. Annual Review of Plant Physiology 29: 277-317.
- GARCIA DE CORTAZAR V & PS NOBEL (1986) Modelling of PAR interception and productivity of a prickly pear cactus *Opuntia ficus indica* L., at various spacings. Agronomy Journal 78: 80-85.
- GRIFFITHS H, JAC SMITH, U LUTTGE, M POPP, WJ CRAM, M DIAZ, HSJ LEE, E MEDINA, C SCHAFER & KH STIMMEL (1989) Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. IV *Tillandsia flexuosa* Sw. and *Schomburgkia humboldtiana* Reichb., epiphytic CAM plants. New Phytologist 111: 273-282.
- HANSCOM III Z & IP TING (1978) Responses of succulents to plant water stress. Plant Physiology 61: 327-330.
- HARTSOCK TL & PS NOBEL (1976) Watering converts a CAM plant to daytime CO<sub>2</sub> uptake. Nature 262: 574-576.
- HEITHOLT JJ (1989) Water use efficiency and dry matter distribution in nitrogen and water stressed winter wheat. Agronomy Journal 81: 464-469.
- IZQUIERDO A & DC MUÑOZ (1985) Eficiencia del uso del agua en tunas (*Opuntia ficus indica* (L) Mill.) y factores que la regulan. Tesis Ingeniero Agrónomo, Universidad de Chile, 85 pp.
- KLUGE M & IP TING (1978) Crassulacean Acid Metabolism Analysis of an Ecological Adaptation. Ecological Studies 30. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 209 pp.
- LE HOUEROU HN (1970) North Africa past, present, future. In: Dregne HE (ed) Arid Land in Transition: 227-228. N° 90. American Association for the Advancement of Science. Washington D.C.
- LUTTGE U & E BALL (1977) Water relation parameters of the CAM plant *Kalanchoe daigremontiana* in relation to diurnal malate oscillations. Oecologia 31: 85-94.
- LUTTGE U & E BALL (1980) 2H<sup>+</sup>: 1 malate<sup>2-</sup> stoichiometry during Crassulacean Acid Metabolism is unaffected by lipophilicants. Plant, Cell and Environment 3: 195-200.
- MISRA RK & TN CHAUDHARY (1985) Effect of a limited water input on root growth, water use and grain yield of wheat. Field Crop Research 10: 125-134.
- MORROW PA & RO SLATYER (1971) Leaf resistance measurements with diffusion porometers: precautions in calibration and use. Agricultural Meteorology 8: 223-233.
- NEALES TF (1973) The effect of night temperature on CO<sub>2</sub> assimilation, transpiration, and water use efficiency in *Agave americana* L. Australian Journal of Biology Science 26: 705-714.
- NOBEL PS & TL HARTSOCK (1983) Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus indica*. Plant Physiology 71: 71-75.
- NOBEL PS (1983) Biophysical Plant Physiology and Ecology. W.H. Freeman Company, San Francisco. 608 pp.
- NOBEL PS & SE MEYER (1985) Field productivity of a CAM plant, *Agave salmiana*, estimated using daily acidity changes under various environmental conditions. Physiologia Plantarum 65: 387-404.
- NOBEL PS & AG VALENZUELA (1987) Environmental responses and productivity of the CAM plant, *Agave tequilana*. Agricultura and Forest Meteorology 39: 319-334.
- OSMOND CB & BJORMAN (1975) Pathways of CO<sub>2</sub> fixation in the CAM plant *Kalanchoe daigremontiana* II. Effects of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> fixation. Australian Journal of Plant Physiology 2: 155-162.
- OSMOND CB (1978) Crassulacean acid metabolism a curiosity in context. Annual Review of Plant Physiology 29: 379-414.
- SANTIBÁÑEZ F (1984) Zonification agroclimatique du Chili méditerranéen intégrée l'analyse agroécologique. Bulletin Société Botanique Française. Actualités Botaniques 131: 481-490.
- SILVA H (1990) Efficacité de l'utilisation de l'eau chez des espèces natives et introduites de la région aride méditerranéenne du Chili. These Doctorat. Université de Montpellier II, France, 207 pp.
- SINCLAIR TR, CB TANNER & JM BENNETT (1984) Water Use Efficiency in Crop Production. Bio-Science 34: 36-40.
- SZAREK SR & IP TING (1974) Seasonal pattern of acid metabolism and gas exchange in *Opuntia basilaris*. Plant Physiology 54: 76-81.
- von WILLERT DJ & M KLUGE (1973) Studies on malate fluxes in leaf slices of *Bryophyllum daigremontianum*. Plant Science Letters 1: 341-346.