

EFFECTOS DE LA CALIDAD DEL MATERIAL DE SIEMBRA Y DEL ESTRES HIDRICO SOBRE LA TASA DE INTERCAMBIO DE GASES EN YUCA¹

M. G. Cayón² - M. A. El-Sharkawy³
L. F. Cadavid⁴

COMPENDIO

*El contenido de nutrientes de estacas de yuca (*Manihot esculenta* Crantz variedad M Col 1684) afectó la formación del sistema radicular a los 50 días después de la siembra, pero no la tasa de intercambio de gases. Con estrés hídrico se presentaron reducciones significativas de la tasa de fotosíntesis (P_n), conductancia estomática (g_s) y del CO_2 interno de las hojas (C_i). Se presentaron mayores tasas de P_n y g_s en plantas con hojas nuevas desarrolladas después de la terminación del estrés hídrico en comparación con hojas de la misma edad en las plantas que no estuvieron bajo estrés. Estos altos valores de P_n estuvieron asociados con alta concentración de nutrientes en las hojas. Lo anterior puede explicar en parte la poca reducción que se obtuvo en los rendimientos de plantas de yuca sometidas a estrés hídrico.*

Palabras claves: Intercambio de gases, *Manihot esculenta*, Niveles nutricionales, Calidad de estacas, Estrés hídrico.

ABSTRACT

THE EFFECTS OF QUALITY OF PLANTING MATERIAL AND PROLONGED WATER STRESS ON LEAF GAS EXCHANGE CASSAVA

*Nutrient contents of planting material (*Manihot esculenta* Crantz cultivar M Col 1684) affected rootlets formation at 50 days after planting, but not leaf gas exchange. P_n , g_s and C_i were significantly reduced by prolonged water stress. New leaves developed after recovery from water stress showed higher P_n and g_s , as compared to leaves of similar ages of unstressed plants. These higher P_n were associated with higher leaf nutrient contents, indicating that photosynthetic capacity was enhanced in these leaves. These compensating characteristics may partly explain the small yield reduction often observed in stressed cassava.*

Keywords: Gas exchange, *Manihot esculenta*, Nutrient level, Stake quality, Water stress.

INTRODUCCION

En regiones donde los suelos infériles y periodos prolongados de sequía limitan la producción de alimentos, la yuca puede arrojar producciones razonables prácticamente sin ninguna inversión en insumos agrícolas (Cock, 1985; El-Sharkawy, 1993). En los trópicos, la mayor parte de la yuca se cultiva en regiones que presentan régimen de lluvias incierto y en áreas con períodos de sequía de más de 3 meses. La tolerancia de la planta se debe a mecanismos de resistencia al estrés, como reducción en el dosel foliar y crecimiento de la planta, cierre parcial de los estomas

y extracción de agua de niveles más profundos del suelo (Connor et al., 1981; El-Sharkawy & Cock, 1987; El-Sharkawy et al., 1992; El-Sharkawy 1993; de Tafur et al., 1997a). En la capacidad de soportar la sequía, radica la importancia que ha ido adquiriendo el cultivo como fuente de energía en regiones marginales de África, Asia y Latinoamérica (Romanoff & Lynam, 1992; El-Sharkawy, 1993; Howeler, 1994; Iglesias et al., 1996). Para mantener la producción de yuca en regiones marginales se necesita mejorar el manejo del cultivo, como la aplicación de fertilizantes, práctica que aumenta los rendimientos y ayuda a sostener la productividad por largos períodos en regiones con suelos ácidos e

¹ Este trabajo hace parte de un proyecto de post-grado realizado por M. G. Cayón y parcialmente financiado por COLCIENCIAS, Colombia; ² Investigador Visitante. Programa de Fisiología de Yuca, CIAT; ³ Fisiólogo Programa de Yuca, CIAT, Cali. Fax: (57)-2-4450-073; e-mail: M.El-Sharkawy@cgnet.com.; ⁴ I.A. MSc. Investigador Asociado Programa de Fisiología de Yuca, CIAT, AA 6713, Cali, Colombia

infértil (Howeler, 1991; Pellet & El-Sharkawy, 1993; Cadavid et al., 1997; de Tafur et al, 1997a).

Como el contenido de nutrientes del material de siembra (estacas) afectó significativamente la producción total y de raíces comerciales, especialmente en suelos pobres y sin aplicación de fertilizantes (Molina & El-Sharkawy, 1995), este trabajo se realizó con el objetivo de evaluar los efectos de la interacción entre la calidad de la estaca y el estrés hídrico sobre la tasa de intercambio de gases.

PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL

El experimento se llevó a cabo entre 1996/1997 en un lisímetro de campo (El-Sharkawy & Cock 1987) en la estación experimental del Centro Intemacional de Agricultura Tropical (CIAT) en Santander de Quilichao, departamento del Cauca, Colombia (990 m.s.n.m; 3°06' lat N, 76°31' long. O; 24°C temperatura media anual).

El lisímetro de 450 m² y el borde (faja de 12 m) estuvo sembrado con yuca (2 años) y maíz (1 año) a los cuales se les aplicaron de 50, 43 y 83 kg ha⁻¹ año⁻¹ de NPK en forma de fertilizante compuesto 10:8.7:16.6 NPK. Además el maíz se incorporó al suelo al momento de emitir la inflorescencia. El suelo tenía 5.9% de materia orgánica; 12 ppm de P (método Bray II); 2.1, 1.1 y 0.25 me/100 g en suelo seco de Ca, Mg y K respectivamente; pH de 4.5 y saturación por aluminio del 30%. Debido a los altos niveles de nutrientes no se fertilizó la yuca durante todo el ciclo.

Las estacas del cultivar M Col 1684 (20 cm) se cortaron de la parte baja media del tallo principal de plantas de 10 meses, provenientes del 13 ciclo de un ensayo de niveles de fertilización, en el cual se

aplicaron anualmente a las plantas madre 0, 0, 0 (a); 50, 50, 50 (b); 100, 100, 100 (c) y 100, 100, 0 (d) kg ha⁻¹ de NPK. Las estacas se sembraron en caballones a una densidad de 1 planta m⁻² el 21 de marzo de 1996. En submuestras de las estacas de cada tratamiento se analizó el contenido de nutrientes al momento de la siembra; también se evaluó la capacidad de enraizamiento en estadios tempranos de brotación en bolsas de plástico con el mismo suelo.

Para simular el estrés hídrico, la mitad del lisímetro y sus bordes se cubrieron con plástico blanco calibre 6 desde 95 días después de la siembra hasta el 20 de septiembre de 1996 (86 días). La segunda mitad del área experimental se dejó expuesta a la lluvia y recibió riego complementario cuando fue necesario. La precipitación total desde marzo de 1996 hasta enero de 1997 fue de 2000 mm., la cual fue mayor que la evaporación anual de 1400 mm, cerca de 830 mm cayeron de marzo a junio de 1996. Esto indica que el exceso de agua se almacenó parcialmente en el perfil del suelo antes de iniciar el estrés. Se usaron cuatro repeticiones para cada tratamiento. Despues de terminado el estrés el cultivo se recuperó con riego adicional y lluvia.

El intercambio de gases se midió con el analizador portátil LI-6200 (Licor, Lincoln, Nebraska, USA) entre las 08:00 - 12:00 h en hojas totalmente expandidas, las cuales se encerraron en una cámara de 4 litros durante 30 segundos a radiaciones de mas de 1000 μ mol m⁻² s⁻¹. El potencial hídrico se determinó con una bomba de presión 3005 (Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, California, USA) usando nitrógeno comprimido. Antes de cortar las hojas se introdujeron en pequeñas bolsas de plástico con una toalla humedecida para evitar pérdidas de agua antes de tomar los datos.

Cuadro 1. Contenido de nutrientes de estacas, peso seco de las estacas, longitud del sistema radicular y peso seco por estaca a los 50 días después de la siembra en bolsas plásticas. Valores promedio de cuatro estacas de 20 cm de longitud

| PROCEDENCIA DE ESTACAS | PESO SECO DE ESTACAS (g) | SISTEMA RADICULAR | | mg | | | | |
|--|--------------------------|-------------------|---------------|-------|------|-------|------|------|
| | | LONGITUD (cm) | PESO SECO (g) | N | P | K | Ca | Mg |
| N ₀ P _c K ₀ | 12.14 ab | 28 ab | 0.83 b | 85 b | 12 b | 32 bc | 61 a | 46 a |
| N ₅₀ P ₅₀ K ₅₀ | 13.81 ab | 39 a | 1.40 ab | 103 b | 14 b | 46 ab | 50 a | 30 a |
| N ₁₀₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀ | 16.68 a | 40 a | 1.88 a | 156 a | 21 a | 65 a | 69 a | 31 a |
| N ₁₀₀ P ₁₀₀ K ₀ | 11.34 b | 23 b | 0.88 b | 80 b | 14 b | 19 c | 47 a | 33 a |

Datos en columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas (P<0.05).

RESULTADOS Y DISCUSION

Efecto de los niveles de nutrientes del suelo sobre el estado nutricional de la planta y su capacidad de enraizamiento

Se presentaron diferencias significativas, debido a la aplicación de fertilizantes, en el contenido de N, P y K en las estacas, pero no en el contenido de Ca y Mg (*Cuadro 1*). Los mayores niveles se encontraron en las estacas provenientes de suelo fertilizado con 100 kg ha⁻¹ de N, P y K. Las estacas que provenían de suelo donde se aplicaron 100,100,0 kg ha⁻¹ de N, P y K respectivamente presentaron los mas bajos contenidos de N y P, igual que las provenientes de suelo sin fertilizar, lo cual indica el papel critico que juega el K en la nutrición de la yuca. El hecho de no presentarse diferencias en los niveles de Ca y Mg se debe probablemente a que estos elementos no se hayan aplicado en las plantas madre. Los datos confirman los resultados de Molina & El-Sharkawy (1995).

También se presentaron diferencias significativas en el peso seco de las estacas y en la longitud y peso del sistema radicular debido a la aplicación de fertilizantes a las plantas madre. Las estacas que provenían de suelos con 100 kg ha⁻¹ de NPK, presentaron el mayor peso seco y la mayor longitud y peso de raices (*Cuadro 1*). Las estacas provenientes de suelos con aplicaciones de 100,100,0 kg ha⁻¹ de NPK respectivamente, presentaron el mismo peso seco, longitud y peso de raices que aquellas provenientes de suelo sin fertilizar, puntuizando otra vez la importancia del K en la calidad de la estaca y en su capacidad de brotación. Molina & El-Sharkawy (1995) informaron que la brotación de las estacas se reduce significativamente cuando no se hacen aplicaciones de K en las plantas madre, independientemente de los niveles de N y P.

Intercambio de gases

Se presentaron diferencias significativas en la tasa fotosíntesis (P_N), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (g_s) y en el CO₂ interno de la hoja (C_i) al mes de colocado el plástico entre las plantas bajo estrés y el testigo (*Figuras 1, 2, 3, 4*). Las diferencias fueron mas pronunciadas en la E, g_s y en el C_i . El-Sharkawy (1993), El-Sharkawy et al (1992) y de Tafur et al. (1997a) informaron reducciones similares en la P_N y en la g_s en diferentes cultivares de yuca, incluyendo M Col 1684, en ensayos con estrés hídrico prolongado durante la mitad y el final del ciclo de crecimiento del cultivo. La habilidad de las hojas de la yuca para mantenerse fotosintéticamente activas con estrés hídrico prolongado puede estar asociada

con la poca reducción en el potencial hídrico de las hojas (Ψ_L) (*Fig. 5*).

Hallazgos similares han encontrado Cock et al (1985); El-Sharkawy et al (1992) y de Tafur et al (1997a). La estabilización del Ψ_L a niveles razonables durante el estrés hídrico se debe atribuir al cierre gradual de los estomas (*Figura 2*), a la reducción de la

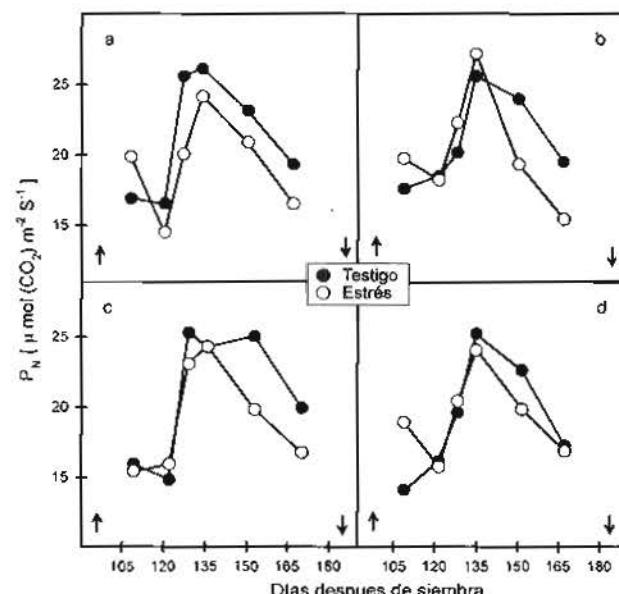


Figura 1. Efectos de la calidad de estaca y del estrés hídrico sobre la tasa de fotosíntesis

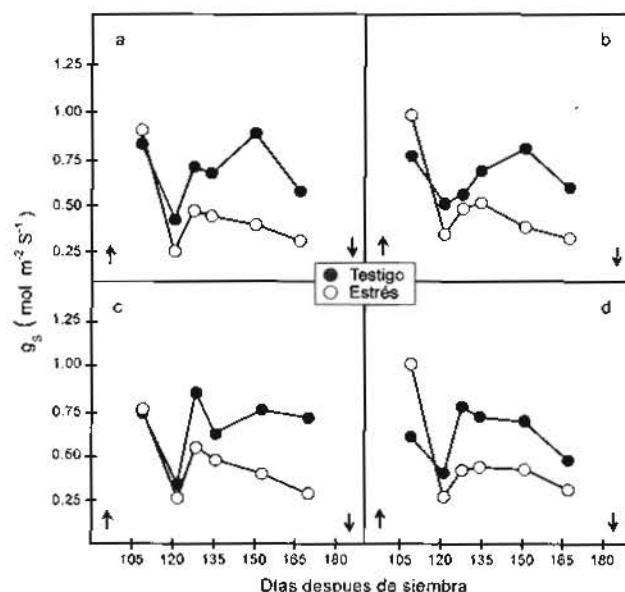


Figura 2. Efectos de la calidad de estaca y del estrés hídrico sobre la conductancia estomática

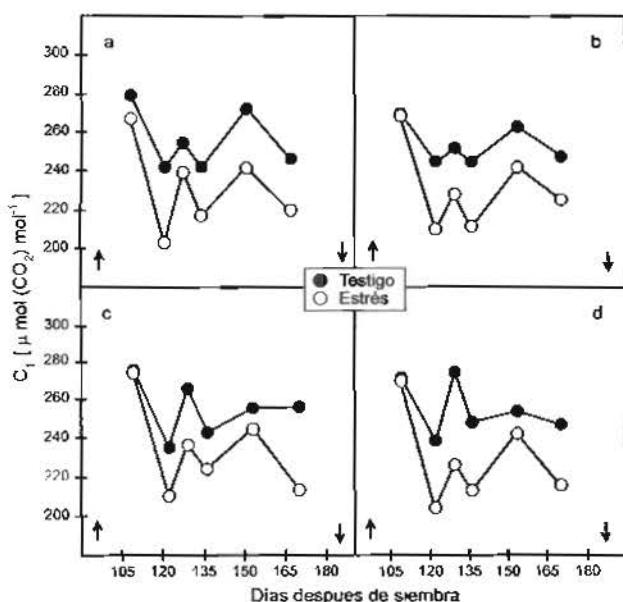


Figura 3. Efectos de la calidad de estaca y del estrés hídrico sobre el CO_2 interno

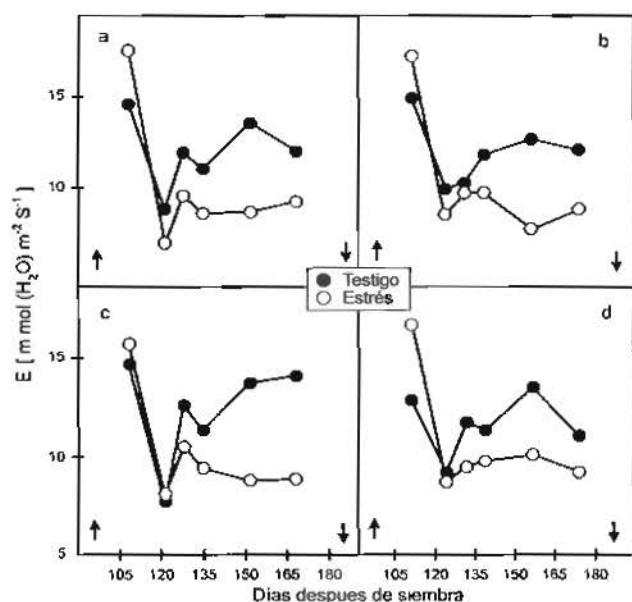


Figura 4. Efectos de la calidad de estaca y del estrés hídrico sobre la tasa de transpiración

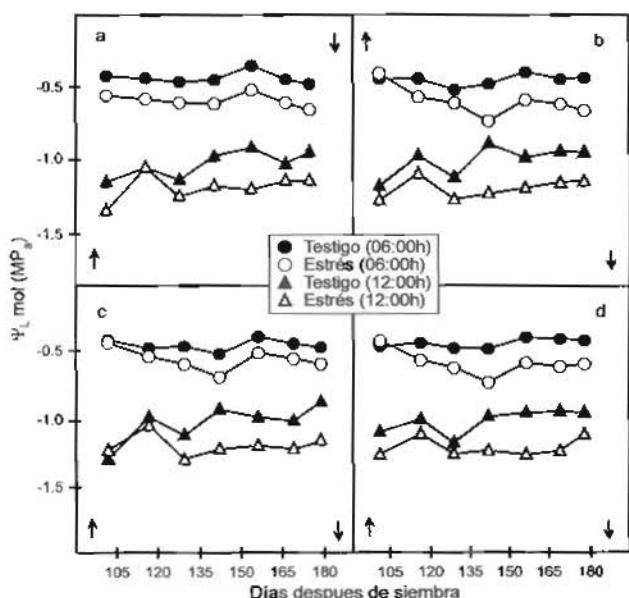


Figura 5. Efectos de la calidad de estaca y del estrés hídrico sobre el potencial hídrico de las hojas en la mañana y al medio día

tasa transpiratoria (*Figura 4*) y a la habilidad que posee la planta de yuca para extraer el agua del suelo en capas mas profundas (El-Sharkawy et al., 1992; de Tafur et al., 1997a). Estos mecanismos permiten a la planta conservar el agua mientras asimila CO_2 a tasas

razonables durante el periodo de estrés hídrico. Esta conclusión se sustenta en la alta eficiencia en el uso del agua de las hojas de plantas estresadas, en comparación con las plantas sin estrés (*Figura 6*). Se conoce que la yuca presenta rendimientos aceptables en regiones con precipitaciones menores de 600 mm de 3 a 6 meses con gran demanda evaporativa (El-Sharkawy, 1993; Iglesias et al., 1996; de Tafur et al., 1997b). La procedencia de las estacas no afectaron significativamente la P_N , E, g_s , C_i y el Ψ_L (*Figuras. 1, 2, 3, 4, 5*); lo cual indica que el estado nutricional del material de siembra ejerce pequeño efecto (o no lo ejerce) en el desempeño fotosintético y el estado hídrico de las hojas, independientemente del nivel de agua del suelo. Molina & El-Sharkawy (1995) reportaron que el dosel foliar y la producción de biomasa de raíces se reduce significativamente en plantas provenientes de estacas de suelos sin fertilizar durante 8 años consecutivos. Así parece, por tanto, que además del intercambio de gases, factores como altos índices de área foliar y mejor intercepción de luz en cultivos de estacas bien fertilizadas, pueden causar diferencias en la productividad, ya antes observados por Molina & El-Sharkawy (1995).

Las hojas nuevas, desarrolladas luego de la recuperación de las plantas estresadas, presentaron aumentos significativos de la P_N y la g_s en comparación con las hojas de la misma edad en las plantas testigo, sin importar el origen de la estaca (*Cuadro 2*). Por el contrario, no se presentaron diferencias significativas

en C_i (*Cuadro 2*), lo cual indica que la alta P_N en hojas nuevas se debe a la mayor capacidad de fijación de CO₂. Esta conclusión se explica por alta eficiencia en el uso del agua (*Figura 7*) y por el alto contenido de nutrientes, a excepción del K, en las hojas formadas luego de la recuperación del estrés (*Cuadro 3*). Como se sabe, la tasa fotosintética en las plantas superiores

se afecta con la concentración de nutrientes de las hojas (Natr, 1972; Bunce, 1986; Evans, 1989; Lawlor et al., 1989; Kirschbaum & Tompkins, 1990; Pettigrew et al., 1990; Pellet & El-Sharkawy, 1993). También puede ser posible que una alteración en la relación fuente-vertedero, como cambios en el índice de área foliar, diferencias entre la formación de tubérculos y

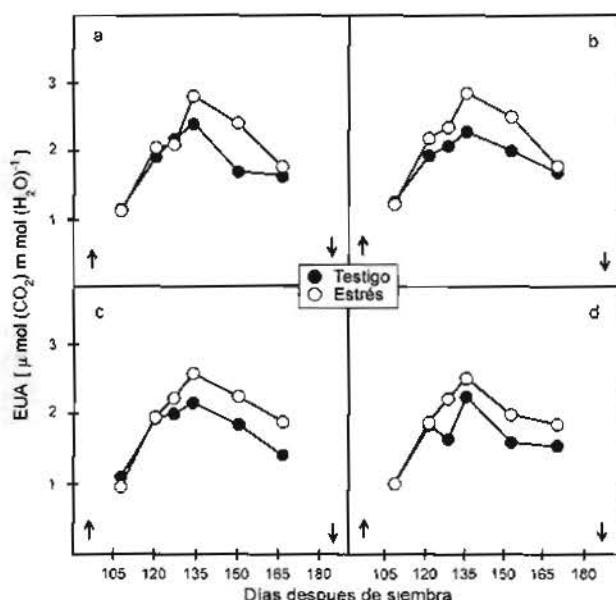


Figura 6. Efectos de la calidad de estaca y del estrés hídrico sobre la eficiencia en el uso del agua

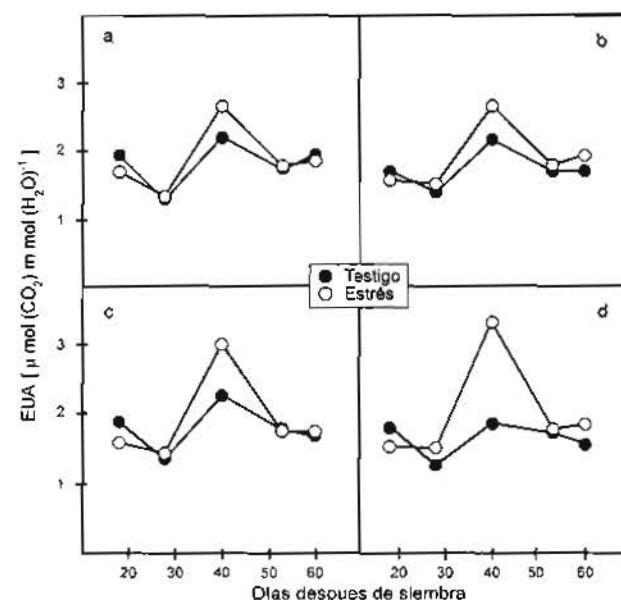


Figura 7. Efectos de la calidad de estaca y de la recuperación luego de terminar el estrés sobre la eficiencia en el uso del agua

Cuadro 2. Promedios de la tasa de intercambio de gases, P_N [μ mol (CO₂) m⁻² s⁻¹]; E [m mol (H₂O) m⁻² s⁻¹], g_s (mol m⁻² s⁻¹); C_i [μ mol (CO₂) mol⁻¹ (aire)] con (+) y sin (-) estrés hídrico en hojas nuevas desarrolladas luego de terminar el estrés.

| TIPO DE ESTACAS | E H | P _N μ mol (CO ₂) m ⁻² s ⁻¹ | E m mol (H ₂ O) m ⁻² s ⁻¹ | g _s mol m ⁻² s ⁻¹ | C _i μ mol (CO ₂) mol ⁻¹ (AIRE) |
|--|-----|--|--|---|--|
| N ₀ P ₀ K ₀ | + | 24.4 a | 13.7 a | 0.73 a | 265 a |
| N ₀ P ₀ K ₀ | - | 22.0 bc | 12.3 a | 0.61 ab | 259 a |
| N ₅₀ P ₅₀ K ₅₀ | + | 23.9 ab | 13.4 a | 0.71 a | 265 a |
| N ₅₀ P ₅₀ K ₅₀ | - | 21.4 c | 12.7 a | 0.61 ab | 260 a |
| N ₁₀₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀ | + | 24.5 a | 13.8 a | 0.71 a | 261 a |
| N ₁₀₀ P ₁₀₀ K ₁₀₀ | - | 21.7 c | 12.4 a | 0.59 ab | 256 a |
| N ₁₀₀ P ₁₀₀ K ₀ | + | 23.8 ab | 13.1 a | 0.69 ab | 259 a |
| N ₁₀₀ P ₁₀₀ K ₀ | - | 19.3 d | 12.0 a | 0.56 b | 259 a |

Datos en columnas con la misma letra no presentan diferencias significativas (P<0.05).

Cuadro 3. Concentración de nutrientes (%) en hojas completamente desarrolladas luego de terminar el estrés. Con (+) y sin (-) estrés hídrico

| TIPO DE ESTACAS | E H | N | P | K | Ca | Mg |
|---------------------------|-----|------|------|------|------|------|
| $N_0 P_0 K_0$ | + | 4.05 | 0.27 | 0.79 | 1.53 | 0.41 |
| $N_0 P_0 K_0$ | - | 3.64 | 0.26 | 0.99 | 1.33 | 0.36 |
| $N_{50} P_{50} K_{50}$ | + | 4.01 | 0.27 | 0.78 | 1.58 | 0.41 |
| $N_{50} P_{50} K_{50}$ | - | 3.78 | 0.26 | 0.95 | 1.25 | 0.36 |
| $N_{100} P_{100} K_{100}$ | + | 3.99 | 0.26 | 0.81 | 1.43 | 0.42 |
| $N_{100} P_{100} K_{100}$ | - | 3.91 | 0.27 | 0.96 | 1.24 | 0.36 |
| $N_{100} P_{100} K_0$ | + | 4.09 | 0.27 | 0.79 | 1.37 | 0.39 |
| $N_{100} P_{100} K_0$ | - | 3.88 | 0.24 | 0.93 | 1.39 | 0.38 |

Los valores corresponden a la mezcla de 4 muestras por tratamiento.

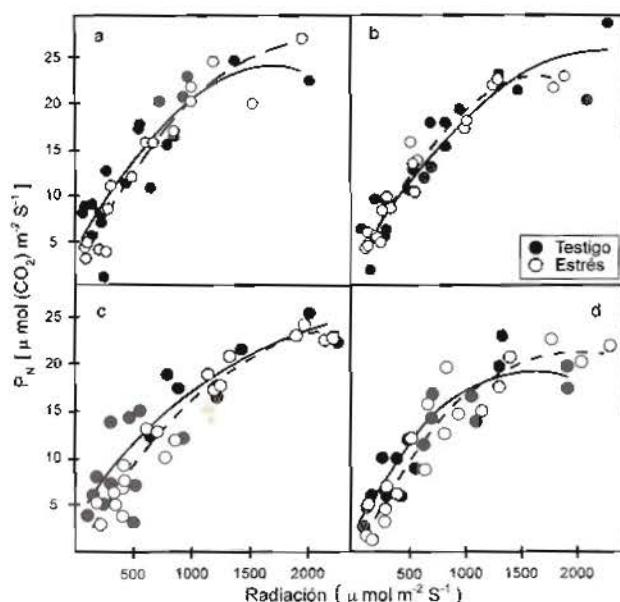


Figura 8. Respuesta de la tasa de fotosíntesis a la radiación (283 días después de la siembra)

en la eficiencia del llenado en plantas con y sin estrés haya causado diferencias en la P_N (Pellet & El-Sharkawy, 1994). La fotosíntesis se puede haber incrementado por la mayor demanda de fotoasimilados en los tubérculos de las plantas previamente estresadas.

La baja concentración de K en las hojas de plantas en recuperación luego del estrés (Cuadro 3), así como la correlación negativa entre la P_N y el contenido de K

($r = -0.80$, $P < 0.05$), puede indicar que altas cantidades de K y fotoasimilados se hayan translocado a las raíces de almacenamiento de las plantas previamente estresadas. El potasio desempeña papel importante en la translocación de fotoasimilados a través del floema (Ho, 1988), y puede estar envuelto en el control de su translocación desde las fuentes hacia los vertederos. En yuca, la mayoría de los productos de la fotosíntesis (de 0.6 al 0.7 del total de biomasa cosechada) se almacenan en forma de almidón en los tubérculos con mas del 60 % del total de K absorbido (El-Sharkawy et al., 1992; Pellet & El-Sharkawy, 1997), indicando estrecha asociación entre la movilización del K y fotoasimilados desde las hojas hacia las raíces de almacenamiento.

La fotosíntesis (P_N) no presentó diferencias significativas con relación a la radiación solar entre las hojas desarrolladas luego del estrés (○) con aquellas de plantas sin estrés (●), independientemente del origen del material de siembra (Figura 8). Las ecaciones de regresión fueron:

- | | | |
|--------|-----------------------------|--------------|
| a) (●) | $-5.16 X^2 + 0.01 X + 3.81$ | $r^2 = 0.78$ |
| (○) | $-4.83 X^2 + 0.02 X + 1.52$ | $r^2 = 0.94$ |
| b) (●) | $-3.27 X^2 + 0.01 X + 2.11$ | $r^2 = 0.89$ |
| (○) | $-5.03 X^2 + 0.02 X + 1.55$ | $r^2 = 0.95$ |
| c) (●) | $-3.43 X^2 + 0.01 X + 3.42$ | $r^2 = 0.77$ |
| (○) | $-4.51 X^2 + 0.02 X - 0.49$ | $r^2 = 0.94$ |
| d) (●) | $-7.15 X^2 + 0.02 X + 1.67$ | $r^2 = 0.88$ |
| (○) | $-5.73 X^2 + 0.02 X - 3.70$ | $r^2 = 0.90$ |

Los resultados indican que las diferencias en la P_N no se causaron por diferencias en las reacciones relacionadas con la absorción de la luz y la fotólisis de la molécula de agua. Las compensaciones entre características fotosintéticas corroboran similares resultados obtenidos por El-Sharkawy (1993), y en parte explican la poca reducción en el rendimiento final de las raíces en yuca previamente estresada (El-Sharkawy et al., 1992; El-sharkawy, 1993; de Tafur et al., 1997a). En el experimento, el promedio total de rendimiento seco de raíces a los 10 meses de siembra fue de 9.51 y 9.33 t ha⁻¹ en plantas sin y con estrés respectivamente.

BIBLIOGRAFIA

- BUNCE, J.A. Measurements and modeling of photosynthesis in field crops. *Crit. Rev. Plant Sci.* 4:47-77, 1986.
- CADAVID, L. F.; EL-SHARKAWY, M. A.; ACOSTA, A. and SAN-CHEZ, T. Long-term effects of mulch, fertilization and tillage on cassava grown in sandy soils in northern Colombia. *Field Crops Res.* 46: en imprenta, 1997.
- COCK, J.H. Cassava : New Potential for a neglected crop. Westview, Boulder 1985.
- ; PORTO, M.C.M. and EL-SHARKAWY, M.A. Water use efficiency of cassava. III. Influence of air humidity and water stress on gas exchange of field grown cassava. *Crop Sci.* 25:256-272, 1985.
- CONNOR, D.J.; COCK, J.H. and PARRA, G.E. Response of cassava to water shortage. I. Growth and yield. *Field Crop Res.* 4:181-200, 1981.
- DE TAFUR, S. M.; EL-SHARKAWY, M. A. and CADAVID, L. F. Response of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) to water stress and fertilization. *Photosynthetica* 33:en imprenta, 1997a.
- DE TAFUR, S. M.; EL-SHARKAWY, M. A. and CALLE, F. Photosynthesis and yield performance of cassava in seasonally dry and semiarid environments. *Photosynthetica* 33: 249-257. 1997b.
- EL-SHARKAWY, M. A. Drought-tolerant cassava for Africa, Asia and Latin America. *BioScience* 43:441-451, 1993.
- and COCK, J. H. Response of cassava to water stress. *Plant Soil* 100:345-360, 1987.
- EL-SHARKAWY, M.A.; HERNANDEZ, A. DEL P. and HERSHAY, C. Yield stability of cassava during prolonged mid-season water stress. *Exp. Agr.* 28:165-174, 1992.
- EVANS, J. R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78:9-19, 1989.
- HO, L. C. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39:355-378, 1988.
- HOWELER, R. H. Long-term effect of cassava cultivation on soil productivity. *Field Crops Res.* 26:1-18, 1991.
- Integrated soil and crop management to prevent environmental degradation in cassava-based cropping systems in Asia. En: Bottema, J.W.T., Stoltz, D.R. (ed.): Upland Agriculture in Asia. p. 195-224. CGPRT Centre, Bogor, Indonesia, 1994.
- IGLESIAS, C.; FUKUDA, W. and EL-SHARKAWY, M. A. Improving the genetic base of cassava in semiarid tropics. En: Iglesias, C., Brekelbaum, T. (ed.) Symposium of the International Society for Tropical Root Crops, 10th Proceedings. Cali Colombia : CIAT, 1996.
- KIRSCHBAUM, M. U. F. and TOMPKINS, D. Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in *Eucalyptus grandis* seedlings. *Aust. J. Plant Physiol.* 17:527-535, 1990.
- LAWLOR, D. W.; KONTTURI, M. and YOUNG, A. T. Photosynthesis by flag leaves of wheat in relation to protein, Ribulose Bisphosphate Carboxylase activity and nitrogen supply. *J. Exp. Bot.* 40:43-52, 1989.
- MOLINA, J. L. and EL-SHARKAWY, M. A. Increasing crop productivity in cassava by fertilizing production of planting material. *Field Crops Res.* 44:151-157, 1995.
- NATR, L. Influence of mineral nutrition on photosynthesis of higher plants. *Photosynthetica* 6:80-99, 1972.
- PELLET, D. and EL-SHARKAWY, M. A. Cassava varietal response to fertilization: growth dynamics and its implication for cropping sustainability. *Exp. Agr.* 33: 353-365. 1997.
- Sink-source relations in cassava: effects of reciprocal grafting on yield and leaf photosynthesis. *Exp. Agr.* 30:359-367, 1994.
- Cassava varietal response to phosphorus fertilization. I. Yield, biomass and gas exchange. *Field Crops Res.* 35:1-11, 1993.
- PETTIGREW, W. T.; HESKETH, J. D. and PETERS, D. B. CO₂ saturated photosynthesis as affected by phosphate stress. *Photosynthetica* 24:209-216, 1990.
- ROMANOFF, S. and LYNAM, J. Cassava and African food security: some ethnographic examples. *Ecol. Food Nutr.* 27:29-41, 1992.