

A. Virzo De Santo

A. Alfani

A. Fioretto

## Relazioni tra CAM e grado di xeromorfismo in alcune *Peperomie* succulente.\*

### INTRODUZIONE

Recentemente KLUGE & TING (1978) hanno riscontrato in *Peperomia rankii* deboli fluttuazioni diurne dell'acidità totale che potrebbero essere correlate al CAM. Tuttavia, essi dubitano che il CAM possa essere presente nel genere *Peperomia* poiché « la succulenza in questo genere è dovuta esclusivamente a un tessuto acquifero esogeno privo di cloroplasti ». È noto che il CAM è associato alla succulenza. Questa, infatti, rappresenta una condizione strutturale necessaria dal momento che le notevoli quantità di acido malico sintetizzato durante la notte richiedono un compartimento nel quale accumularsi senza danneggiare le strutture e i processi biochimici del citoplasma. Tale compartimento è rappresentato dal vacuolo, dove l'acido malico viene accumulato in soluzione acquosa. Data la difficoltà del trasporto a distanza dell'acido malico, i siti di sintesi, accumulo e utilizzazione devono essere localizzati in stretta vicinanza. Perciò le cellule che effettuano il CAM sono caratterizzate dalla presenza di un grosso vacuolo oltre che dei cloroplasti.

La presenza di un tessuto acquifero privo di cloroplasti non esclude, però, la presenza di un clorenchima « succulento » e quindi la possibilità di effettuare il CAM. È questo il caso di

---

\* Lavoro eseguito presso l'Istituto di Botanica dell'Università di Napoli con un contributo, per ricerche ecologiche, del C.N.R., Comitato Biologia e Medicina.

*Ananas comosus* e *Aloe arborescens*, due specie CAM con tessuto acquifero privo di cloroplasti.

Scopo di questo lavoro è stato appunto quello di saggiare la capacità di alcune specie del genere *Peperomia* di effettuare il CAM. Vengono discusse inoltre le relazioni tra la succulenza e il grado di accumulo dell'acido malico, come pure tra alcune caratteristiche anatomiche e il grado di espressione del CAM.

#### MATERIALE E METODI

Il genere *Peperomia* comprende un migliaio di specie erbacee o rampicanti, terrestri o epifite, viventi in ambienti umidi, a basse e medie altitudini, nelle regioni tropicali e subtropicali di entrambi gli emisferi. Alcune specie di *Peperomia* sono di ambienti stagionalmente aridi oppure occupano nicchie aride, quali terreni scoscesi e rocciosi o poco profondi.

Nel genere *Peperomia*, la lamina fogliare manifesta la tendenza a ripiegarsi su se stessa lungo la nervatura centrale in modo da avvicinare i margini fino a dar luogo a foglie subunifacciali e subsferoidali (Fig. 1). L'epidermide superiore è multipla e, nelle foglie a lamina ripiegata, rimane inclusa all'interno e circondata dal mesofillo eccetto che per la parte compresa tra i margini ravvicinati della lamina dove essa forma una « finestra » (Fig. 1). La succulenza nelle foglie bifacciali, nonché in quelle a lamina ripiegata, è dovuta in gran parte a questa epidermide multipla che costituisce un tessuto acquifero (PFITZER, 1872; KAUL, 1977).

In questo lavoro abbiamo utilizzato nove specie succulente di *Peperomia*, coltivate nell'Orto Botanico dell'Università di Napoli. Cinque di queste specie hanno foglia bifacciale e in una di esse, *P. incana* A. Dietr, originaria del Brasile, la foglia è tomentosa su entrambe le facce. Delle altre quattro specie con

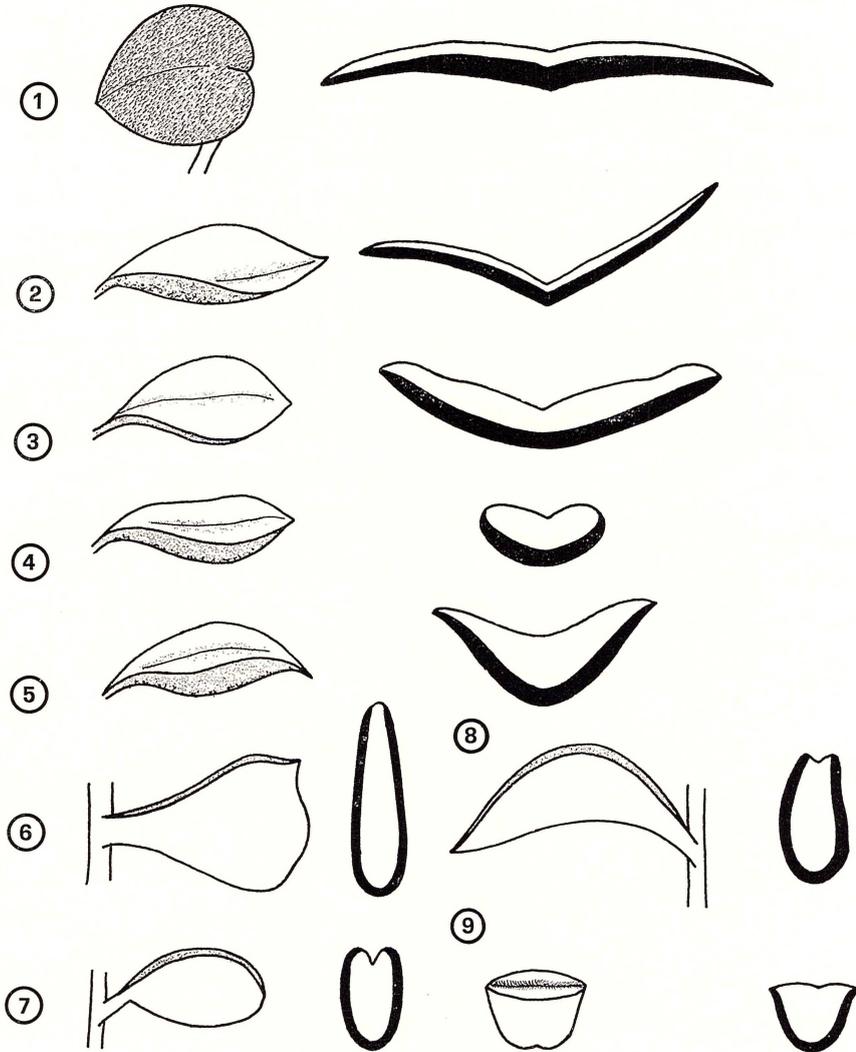


Fig. 1 - Morfologia della foglia e sezione trasversale mediana di alcune *Peperomie* succulente. 1: *P. incana*; 2: *P. sp. 20235*; 3: *P. sp. 20230*; 4: *P. flexicaulis*; 5: *P. congesta*; 6: *P. dolabriformis*; 7: *P. nivalis*; 8: *P. sp. affinis nivalis*; 9: *P. columella*.

Le sezioni sono in scala (x 2); il clorenchima è indicato in nero, l'epidermide superiore pluristratificata in bianco.

Notare la tendenza della foglia a ripiegarsi su sé stessa e a includere l'epidermide superiore pluristratificata con formazione di una « finestra ».

foglia bifacciale, *P. sp.* 20230 \* e *P. sp.* 20235 \*, due specie peruviane provenienti dalla collezione Marnier, hanno foglie carnosette debolmente convesse abaxialmente, mentre *P. flexicaulis* Heinsich, originaria del Brasile, e *P. congesta* Kunth, delle Ande Peruviane, appaiono molto succulente e presentano lamina con convessità abaxiale molto pronunciata, che esprime una manifesta tendenza al ripiegamento (Fig. 1). *P. dolabritiformis* Kunth, *P. nivalis* Miquel e *P. sp. affinis nivalis* \* hanno foglia subunifacciale, mentre *P. columella* Rauh & Hutchison ha foglia subsferoidale. Tutte e quattro le specie sono peruviane e rappresentano tipi fogliari nei quali il processo di ripiegamento della lamina si è completato.

Repliche della superficie fogliare sono state ottenute spennellando le foglie con uno strato di Vinavil. Una volta secco, il film di Vinavil è stato asportato ed usato per misurare la superficie fogliare; inoltre, esso è stato esaminato al microscopio per la conta degli stomi e degli idatodi.

Lo sviluppo di superficie è stato calcolato con la formula (WALTER, 1926):

$$\text{sviluppo di superficie} = \frac{\text{superficie in cm}^2}{\text{peso fresco in g}}$$

dove il peso fresco può essere considerato equivalente al volume della foglia.

Il grado di succulenza (DELF, 1912) è stato ricavato dal rapporto:

$$\text{grado di succulenza} = \frac{\text{superficie in dm}^2}{\text{tenore idrico in g}}$$

Nelle tipiche piante CAM, un certo numero di cloroplasti (e quindi una certa quantità di clorofilla) è associato ad un grosso vacuolo. Nelle piante C<sub>3</sub>, le cellule clorenchimatiche sono provviste di vacuoli relativamente più piccoli. Ne deriva che per un

---

\* Queste specie verranno indicate di seguito semplicemente come *P. 20230*, *P. 20235* e *P. affinis nivalis*.

certo ammontare di clorofilla la quantità di acqua è molto più bassa nelle piante C<sub>3</sub> che nelle piante CAM. Il rapporto:

$$S_m = \frac{\text{tenore idrico del clorenchima in mg}}{\text{contenuto di clorofilla in mg}}$$

è stato definito come « succulenza del mesofillo » (KLUGE & TING, 1978) e rappresenta un indice della capacità di effettuare il CAM.

Date le notevoli difficoltà tecniche connesse alla separazione del tessuto acquifero dal clorenchima, si è potuta determinare la succulenza del mesofillo solo in *P. congesta* e in *P. affinis nivalis* dove, grazie anche alle dimensioni (superficie e spessore) relativamente grandi delle foglie è stato possibile separare i due tessuti. Il contenuto di clorofilla è stato determinato spettrofotometricamente su estratti in acetone 80% (BRUIN-SMA, 1963) ricavati dal clorenchima isolato.

La determinazione dell'acido malico è stata effettuata col metodo enzimatico di HOHORST (1970) su estratti in acqua (VIRZO DE SANTO e al., 1977) di campioni raccolti all'alba e al tramonto.

## RISULTATI

Lo spessore del tessuto acquifero esogeno, derivato dall'epidermide pluristratificata, è variabile nelle specie studiate, soprattutto se posto in relazione allo spessore del mesofillo. Come si può ricavare dall'osservazione di sezioni trasversali mediane (Fig. 1), la superficie occupata dal tessuto acquifero in rapporto alla superficie occupata dal mesofillo può essere ugualmente grande o ugualmente piccola nelle specie con lamina bifacciale e in quelle con lamina subunifacciale, mentre è massima nella foglia subsferoidale di *P. columella* (Tab. I). Inoltre, la superficie relativa al tessuto acquifero non è in diretto rapporto con la succulenza della foglia (Tab. I).

Idatodi di origine epidermica (HABERLANDT, 1924) sono distribuiti sulla superficie delle foglie di tutte le specie studiate,

Tabella I: Caratteristiche morfologiche di nove specie succulente di *Peperomia*.

	Sviluppo di superficie cm <sup>2</sup> /g p.f.	Succulenza g H <sub>2</sub> O/dm <sup>2</sup>	Superficie T. acquifero Superficie clorenchima (nella sezione trasversale mediana)	N° IDATODI/mm <sup>2</sup>			N° STOMI
				S. Adaxiale	S. Abaxiale	Media	
A) FOGLIA BIFACCIALE TIPICA <u>P. incana*</u>	10,2	9,51	0,7				
B) FOGLIA BIFACCIALE con tendenza più o meno accentuata al ripiegamento della lamina							
<u>P. sp. 20230</u>	15,84	6,04	0,6	22,0	26,0	24,0	45,8
<u>P. sp. 20235</u>	14,09	6,82	1,6	21,3	53,8	37,6	61,0
<u>P. flexicaulis</u>	10,64	9,12	2,0	14,8	27,0	20,9	78,3
<u>P. congesta</u>	6,09	15,75	2,0		r a r i		106,3
C) FOGLIA SUBUNIFACCIALE							
<u>P. dolabriformis</u>	11,34	8,50	1,7	—	45,8	45,8	49,3
<u>P. nivalis</u>	7,61	12,63	2,2	—	17,5	17,5	26,0
<u>P. sp. affinis nivalis</u>	9,45	10,24	1,0	—	39,8	39,8	35,5
D) FOGLIA SUBSFEROIDALE							
<u>P. columella</u>	2,07	46,71	2,5	—	—	—	27,5

\* Non è stato possibile ottenere la replica della superficie fogliare a causa del fitto tomento e perciò gli stomi e gli idatodi non sono stati contati.

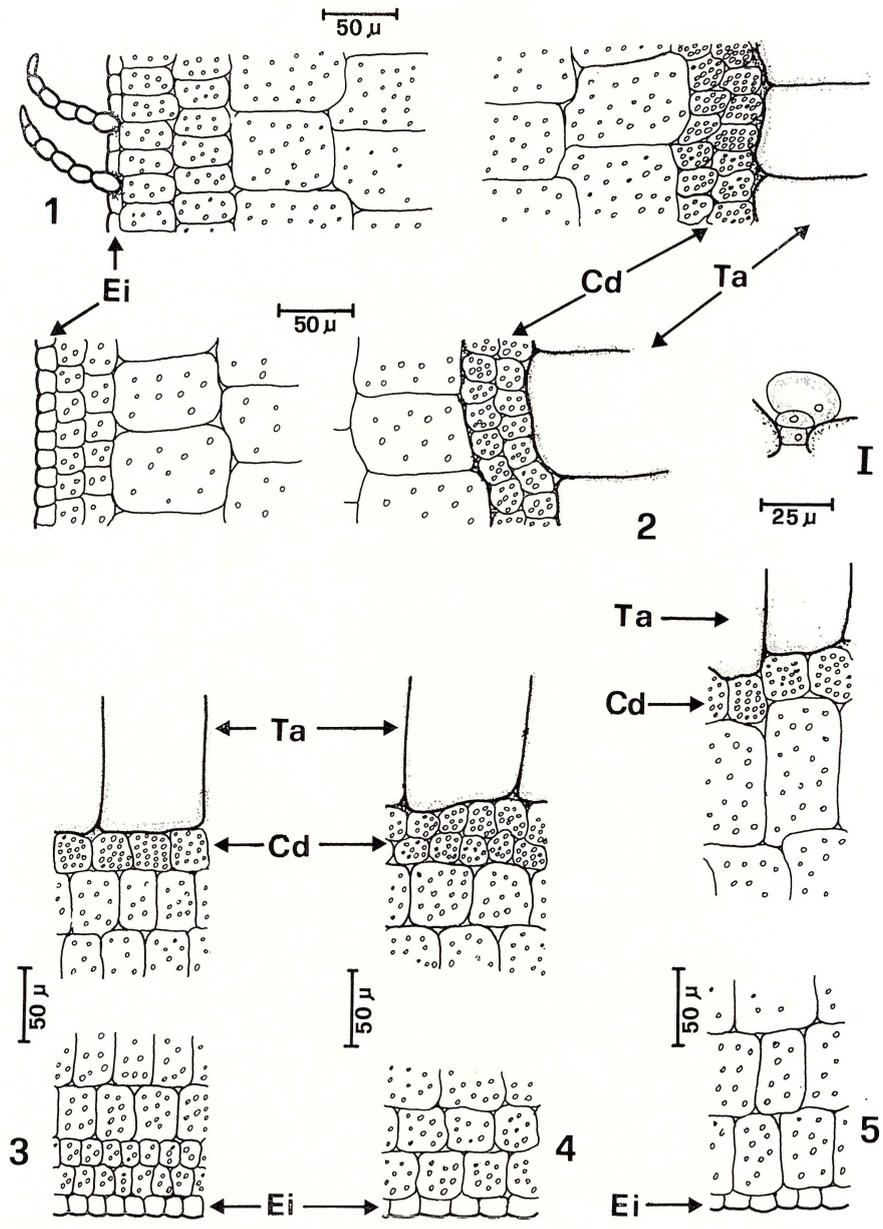


Fig. 2 - Anatomia della foglia di alcune *Peperomie* succulente con CAM. L'attività CAM è marcata sia nelle specie con cellule clorochimatiche grandi, come *P. incana* (1) e *P. columella* (2), sia nelle specie con cellule clorochimatiche più piccole, come *P. congesta* (3) e *P. dolabriformis* (4). In *P. flexicaulis* (5), nonostante le grosse cellule clorochimatiche, l'attività CAM è molto debole.  
 Ei: epidermide inferiore; Cd: clorochima denso; Ta: tessuto acquifero costituito dall'epidermide superiore pluristratificata; I: idatodo.

eccetto *P. columella* (Tab. I). Essi sono costituiti da tre cellule: un piede, infossato nell'epidermide, un gambo e una testa molto grande e ricca di plasma (Fig. 2). Questo tipo di idatodi, attivi nella secrezione dell'acqua, è comune nelle piante dei climi tropicali umidi.

Gli stomi si trovano solo sull'epidermide abaxiale e sono scarsi (Tab. I).

Il mesofillo è costituito da due tipi di clorenchima: un « clorenchima denso » (YUNKER & GRAY, 1934), formato da uno o due strati (Fig. 2) di cellule poligonali piccole, strettamente impacchettate e ricche di cloroplasti, e un clorenchima costituito da cellule più grandi che occupa la maggior parte dello spessore del mesofillo. Le dimensioni delle cellule del clorenchima sono relativamente piccole in alcune specie e grandi in altre, indipendentemente dal tipo di foglia (Fig. 2).

Rafidi sono presenti nelle cellule del clorenchima di *P. incana*.

La succulenza, espressa come quantità di acqua per unità di superficie, è molto alta in *P. columella*, dove, con l'assunzione della forma subsferoidale della foglia, viene realizzata anche una notevole riduzione del rapporto superficie/volume (Tab. I). Se si confrontano tra loro le foglie bifacciali e quelle subunifacciali si scopre che in entrambi i gruppi, accanto a specie molto succulente con rapporto superficie/volume relativamente basso, ci sono specie meno succulente con più elevato rapporto superficie/volume.

L'accumulo notturno dell'acido malico è stato misurato in condizioni sperimentali diverse e, cioè, nella cella climatica e nelle serre dell'Orto Botanico dove le *Peperomie* sono coltivate da alcuni anni. Tutte quante le specie studiate hanno mostrato vario grado di accumulo notturno di acido malico (Tab. II) e quindi tutte possono essere considerate specie CAM. In *P. flexicaulis*, tuttavia, l'accumulo notturno di acido malico è molto basso.

Il fotoperiodo lungo e la temperatura notturna più alta sembrano influenzare negativamente l'attività CAM nella maggior parte delle specie studiate (Tab. II).

Tabella II: Accumulo di acido malico in nove specie succulente di *Peperomia* misurato in cella climatica (Fotoperiodo 12 h, T = 26°C, UR = 75% alla luce; T = 15,5°C e UR = 100% al buio) e in serra (Fotoperiodo 16 h, T media diurna = 27,6°C, massima 33°C; T media notturna = 22°C, minima 20°C; UR = 66% di giorno, 98% di notte).

	CELLA CLIMATICA			SERRA		
	Malato (µeq/g)		Accumulo di Malato (µeq/g)	Malato (µeq/g)		Accumulo di Malato (µeq/g)
	ore 20	ore 8		ore 21	ore 5	
<i>P. incana</i>	9,48	32,36	22,88	5,12	65,43	60,31
<i>P. sp. 20235</i>	14,40	34,09	19,69	8,04	12,36	4,32
<i>P. sp. 20230</i>	0,00	51,28	51,28	7,00	41,76	34,76
<i>P. flexicaulis</i> *	—	—	—	3,27	5,54	2,27
<i>P. congesta</i> *	9,88	30,67	20,79	20,10	28,01	7,91
<i>P. dolabriformis</i> *	—	—	—	18,82	45,76	26,94
<i>P. nivalis</i>	2,10	21,52	19,42	13,63	22,75	9,12
<i>P. sp. affinis nivalis</i>	0,73	44,12	43,39	6,18	52,22	46,04
<i>P. columella</i>	1,69	37,30	35,61	—	—	—

\* Da misure effettuate sul terrazzo dell'Istituto nel mese di ottobre (Fotoperiodo 12 h; T. massima 28°C, minima 11°C; UR 70% di giorno, 96% di notte) risultava un accumulo notturno di acido malico di 7,46 µeq/g p.f. in *P. flexicaulis*, di 59,70 µeq/g p.f. in *P. congesta* e di 53,73 µeq/g, p.f. in *P. dolabriformis* (dati non pubblicati).

## DISCUSSIONE

I dati presentati indicano che la struttura subunifacciale della foglia non ha significato generale di adattamento all'aridità, come supposto da KAUL (1977). Infatti il più basso rapporto superficie/volume e la più elevata succulenza dopo quelli riscontrati in *P. columella*, specie a foglia subsferoidale, si riferiscono a *P. congesta* che presenta foglie bifacciali (Fig. 1, Tab. I). Il ripiegamento congenito della lamina, fino a dar luogo a una foglia subunifacciale con una stretta « finestra » compresa tra i margini ravvicinati, è più probabilmente in relazione al-

l'adattamento ad un'elevata insolazione. Questo significato ha verosimilmente la « finestra » in *P. nivalis*, specie delle Ande Peruviane che vive in prossimità del limite inferiore delle nevi. In *P. dolabriformis* le foglie sono orientate parallelamente ai raggi solari e la « finestra » agisce come una lente rifrangente, di modo che al clorenchima giunge solo una frazione della piena luce del giorno. RAUH & HUTCHISON (1973) hanno osservato che anche in *P. columella* la « finestra » controlla l'intensità di luce. Quando le foglie sono turgide, la « finestra » espone infatti una maggiore superficie; quando, invece, le foglie sono appassite esse presentano un solco adaxiale che riduce la superficie della « finestra » e quindi la quantità di luce assorbita. In *P. incana*, specie con foglia bifacciale ricoperta di peli che esplicano una funzione protettiva contro l'elevata intensità di luce, l'epidermide pluristratificata dovrebbe avere prevalentemente il significato di riserva di acqua. Nelle altre Peperomie a foglia bifacciale (*P. 20230*, *P. 20235*, *P. flexicaulis* e *P. congesta*) nonché in *P. columella*, la funzione della epidermide pluristratificata è allo stesso tempo di riserva di acqua e di protezione contro l'eccessiva insolazione.

Il significato della presenza degli idatodi, attivi nella secrezione dell'acqua, sulle foglie di Peperomie di ambienti aridi non è chiaro, sebbene, secondo HABERLANDT (1924) in alcune piante, tra cui *Phaseolus multiflorus*, essi mostrano la capacità di assorbire acqua. D'altra parte, gli idatodi potrebbero rappresentare un retaggio dell'origine delle Peperomie in ambiente tropicale umido.

I dati presentati dimostrano che le Peperomie studiate sono piante CAM. In relazione all'accumulo dell'acido malico, le cellule del clorenchima devono presentare un vacuolo di volume adeguato. La grandezza delle cellule del clorenchima (Fig. 2) è piuttosto piccola in alcune specie e relativamente grande in altre. Non si è potuto tuttavia dimostrare una stretta relazione tra grado di accumulo dell'acido malico e dimensioni delle cellule del clorenchima. Anche se gli accumuli più alti sono stati osservati nelle specie con grosse cellule clorenchimatiche (Tab. II, Fig. 2), quali *P. incana*, *P. affinis nivalis*, *P. columella* e *P. 20230* (in quest'ultima le cellule clorenchimatiche hanno dimen-

sioni intermedie), è vero anche che *P. congesta* con cellule relativamente molto piccole può accumulare grosse quantità di acido malico. Nonostante le dimensioni piuttosto piccole delle cellule clorenchimatiche, il valore relativo alla « succulenza del mesofillo » di *P. congesta* è abbastanza grande rispetto a quello di altre piante CAM (KLUGE & TING, 1978) e risulta addirittura maggiore di quello riscontrato in *P. affinis nivalis* che ha cellule

Tabella III: Succulenza del mesofillo e attività CAM di *P. congesta* e di *P. sp. affinis nivalis*.

	<u><i>P. congesta</i></u>	<u><i>P. sp. affinis nivalis</i></u>
<u>Peso t. acquifero</u> <u>peso clorenchima</u>	0,54	0,42
Tenore idrico foglia intera (% p.f.)	94,77	96,48
Tenore idrico clorenchima (% p.f.)	93,00	96,50
mg clorofilla/g clorenchima	0,21	0,25
Succulenza del mesofillo ( $\frac{\text{g H}_2\text{O}}{\text{mg clorofilla}}$ )	4,45	3,91
Acido malico ( $\mu\text{eq/g clorenchima}$ ) <sup>*</sup>		
ore 21	22,75	9,70
ore 5	32,43	76,67
Accumulo di acido malico <sup>*</sup> ( $\mu\text{eq/g clorenchima}$ )	9,68	66,97

\* I dati si riferiscono a misure effettuate nella serra contemporanea-mente a quelle riportate nella tabella II.

clorenchimatiche molto più grandi (Fig. 2) di quelle di *P. congesta*. Tuttavia, questo non è dovuto tanto alla capacità del clorenchima di accumulare acqua, ché anzi il tenore idrico del clorenchima è più basso in *P. congesta*, quanto al più alto contenuto di clorofilla di *P. affinis nivalis* (Tab. III). La « succulenza del mesofillo » può pertanto essere utile come indice della capacità di effettuare il CAM, ma non sembra comunque in relazione diretta col grado di espressione del CAM. La più grande

riserva per l'uso di questo indice, nel caso di specie con tessuto acquifero non verde, consiste poi nella possibilità di separare questo tessuto dal clorenchima.

L'espressione del CAM in condizioni sperimentali diverse da quelle naturali non può essere valutata pienamente, poiché è noto che il CAM dipende da un complesso di fattori sia ambientali che interni (OSMOND, 1978). L'attività CAM delle *Peperomie*, come appare dalla Tab. II, è infatti influenzata dalla temperatura notturna e, probabilmente, anche dalla lunghezza del fotoperiodo. Per tutte le specie, tranne *P. incana* e *P. affinis nivalis*, l'attività CAM appare maggiore a basse temperature notturne e fotoperiodo più breve. Questo corrisponde a quanto osservato da altri autori in altre specie CAM. Così CREWS & al. (1976) e JOSHI & BARTAKKE (1974) hanno trovato che in *Aloe vera* l'attività CAM è maggiore quando la pianta è coltivata sotto condizioni di giorno caldo (30 °C), notti fresche (15 °C) e fotoperiodo corto (9 ore di luce).

Le grosse dimensioni delle cellule clorenchimatiche, condizione strutturale favorevole al CAM, non sono associate in *P. flexicaulis* ad ampie fluttuazioni diurne del contenuto in acido malico. Questo potrebbe essere in relazione all'ecologia di *P. flexicaulis*, pianta di regioni più umide (Ilheos, Brasile, costa atlantica) di quelle delle altre *Peperomie* studiate.

*P. columella*, pianta di ambiente molto arido (rupi della valle del Rio Utcubamba in Perù) presenta insieme ad adattamenti strutturali molto spinti anche CAM pronunciato. Lo stesso si può dire di *P. congesta*, che ha una distribuzione simile a quella della specie precedente (valli delle Ande Peruviane, tra i fiumi Chulucanas e Huancabamba), di *P. affinis nivalis* e di *P. incana*.

In *P. 20230* e *P. dolabrififormis* con xeromorfismo molto meno spinto che nelle specie precedenti, il CAM è molto pronunciato. In *P. 20235*, né il CAM né le caratteristiche xeromorfiche sono particolarmente marcate. In *P. nivalis*, alle caratteristiche xeromorfiche marcate corrisponde un CAM poco pronunciato, almeno nelle condizioni del nostro esperimento che sono, però, certa-

mente molto diverse, specie per quanto riguarda la temperatura notturna, da quelle delle elevate altitudini delle Ande Peruviane dove questa specie vive.

In conclusione, la strategia dell'adattamento all'aridità nel genere *Peperomia* contempla, in certi casi, meccanismi quasi esclusivamente morfologici, in altri casi, meccanismi prevalentemente di tipo fisiologico o, ancora, entrambi i tipi di meccanismi contemporaneamente. È verosimile che questi diversi casi rappresentino tappe successive dell'adattamento all'ambiente arido. Il grado di xeromorfismo e di attività CAM è, inoltre, probabilmente in relazione all'ecologia (purtroppo poco conosciuta!) delle diverse specie e, in particolare, alla diversa severità e durata dell'aridità stagionale nei singoli ambienti.

#### RINGRAZIAMENTI

Gli AA. esprimono la loro più viva gratitudine al Prof. Aldo Merola, Direttore dell'Orto Botanico di Napoli, per aver cortesemente fornito le piante utilizzate in questo studio, per aver riletto il manoscritto e per i molti interessanti suggerimenti.

## RIASSUNTO

L'attività CAM e il grado di xeromorfismo di nove specie succulente del genere *Peperomia* sono stati confrontati. Tutte quante le specie studiate mostrano accumulo notturno di acido malico; pertanto, la famiglia delle Piperaceae può essere aggiunta alla lista delle altre 18 famiglie di Angiosperme con CAM.

Il ripiegamento congenito della lamina che determina la formazione di foglie subunifacciali con finestra non sembra essere in relazione con lo xeromorfismo perché non comporta di per sé la riduzione del rapporto superficie/volume. Le dimensioni delle cellule clorenchimatiche sono in rapporto con l'accumulo di acido malico; tuttavia, *P. congesta* Kunth con cellule relativamente piccole accumula grandi quantità di acido malico, mentre in *P. flexicaulis* Heinsich con cellule molto più grandi l'accumulo di acido malico è molto più limitato. La «succulenza del mesofillo» misurata in *P. congesta* e in *P. sp. affinis nivalis* presenta valori elevati, tipici delle piante CAM. L'attività CAM delle Peperomie è repressa da alte temperature notturne e fotoperiodo lungo. Nelle Peperomie degli ambienti più xerici (*P. columella* Rauh & Hutchison, *P. congesta*, *P. sp. affinis nivalis*) il CAM è associato ad uno xeromorfismo molto spinto. In *P. sp. 20230* e *P. dolabrifformis* Kunth un basso grado di xeromorfismo è associato ad una elevata attività CAM.

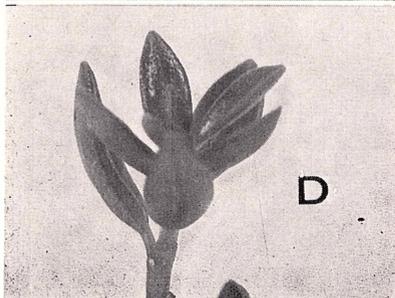
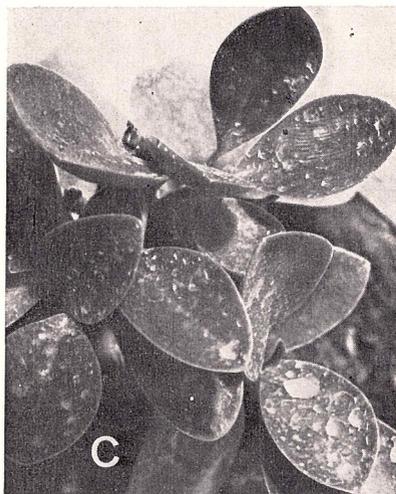
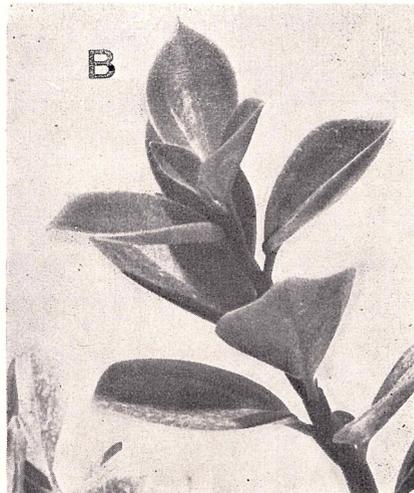
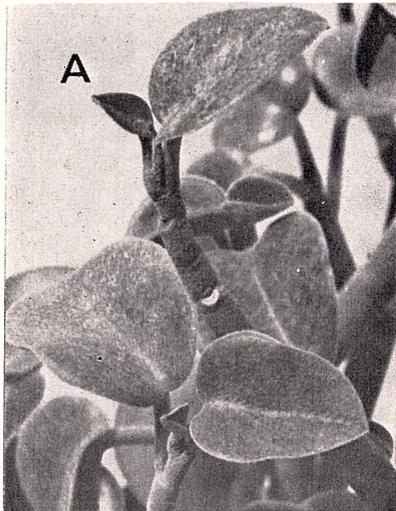
## SUMMARY

CAM has been found in nine succulent species of *Peperomia*, a genus of the Piperaceae which, therefore, represents a new family having CAM. The amplitude of the daily fluctuation in malate content as well as a complex of xeromorphic characters of the nine succulent species of *Peperomia* have been compared.

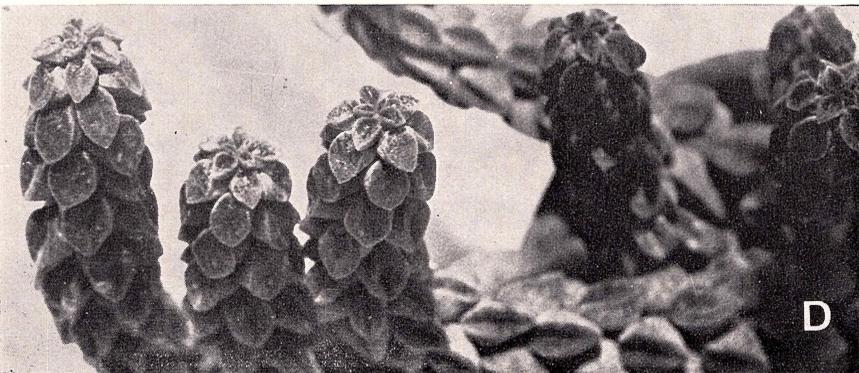
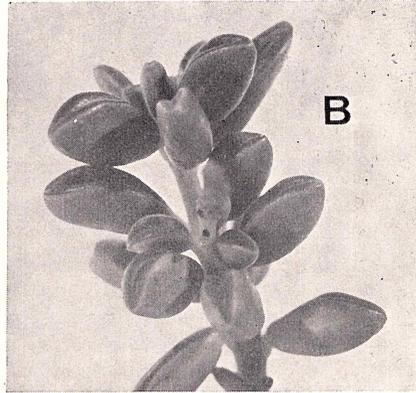
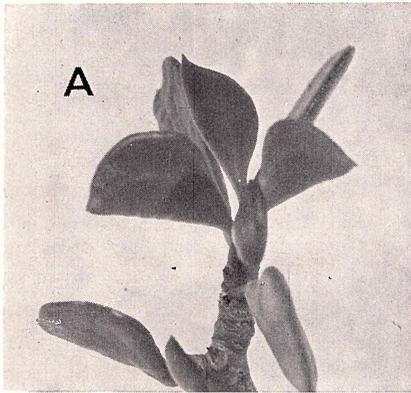
The congenital foliar folding, which results in subunifacial leaves, has been found to be ineffective in reducing the surface/volume ratio, and therefore it has no overall importance for adaptation to xeric conditions. The degree of CAM expression is correlated with the size of the photosynthesizing cells; nevertheless, *P. congesta* Kunth with relatively small green cells exhibits high daily fluctuation in malate content, while *P. flexicaulis* Heinsich with big green cells shows low malate fluctuation. High values of «mesophyll succulence» typical of CAM plants have been found in *P. congesta* and in *P. sp. affinis nivalis*. CAM activity appears to be less effective under long-day conditions and high night temperature in most of the studied *Peperomia*. Species of *Peperomia* from more xeric environments, as *P. columella* Rauh & Hutchison, *P. congesta*, *P. sp. affinis nivalis*, show high CAM activity associated with a high degree of xeromorphism, but less xeromorphic species, as *P. sp. 20230* and *P. dolabrifformis* Kunth also show high malate fluctuation.

BIBLIOGRAFIA

- BRUINSMA, J., 1963. *The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts*. Photochem. and Photobiol., 2: 241-249.
- CREWS, C. E., WILLIAMS, S. L., VINES, H. M. & BLACK, C. C., 1976. *Changes in the metabolism and physiology of crassulacean acid metabolism plants grown in controlled environments*. In: BURRIS, R. H. & BLACK, C. C., *CO<sub>2</sub> metabolism and plant productivity*. University Park Press - Baltimore, London, Tokyo: 235-250.
- DELFT, E. M., 1912. *Transpiration in succulent plants*. Ann. Bot., 26: 409-440.
- HABERLANDT, G., 1924. *Physiologische Pflanzenanatomie*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- HÖRST, H. J., 1970. *L(-) Malat Bestimmung mit Malatdehydrogenase und NAD*. In: BERGMAYER, H. U., *Methoden der enzymatischen Analyse*. Verlag Chemie, Weinheim: 1544-1548.
- JOSHI, G. U. & BARTAKKE, S. P., 1974. *Light and dark <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> fixation in Aloe vera var. indica*. Maharashtra Vidnyan Mandir Patrika, 9: 22-28.
- KAUL, R. B., 1977. *The role of the multiple epidermis in foliar succulence of Peperomia (Piperaceae)*. Bot. Gaz., 138 (2): 213-218.
- KLUGE, H. & TING, I. P., 1978. *Crassulacean Acid Metabolism. Analysis of an Ecological Adaptation*. Springer-Verlag - Berlin, Heidelberg, New York.
- OSMOND, C. B., 1978. *Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context*. Ann. Rev. Plant Physiol., 29: 379-414.
- PFITZER, E., 1872. *Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen III. Ueber die mehrschichtige Epidermis und das Hypoderma*. Jahrb. Wiss. Bot., 8: 16-74.
- RAUH, W. & HUTCHISON, P., 1973. *Peperomia columella, a new, succulent, dwarf species from northern Peru*. Cactus and Succulent J., 45: 152-156.
- VIRZO DE SANTO, A., DE LUCA, P. & ALFANI, A., 1977. *Adattamenti fisiologici alla vita « aerea » nel genere Tillandsia*. Giorn. Bot. Ital., 111: 195-210.
- WALTER, H., 1926. *Die Anpassungen der Pflanzen an Wassermangel: Das Xerophytenproblem in Kausal-physiologischer Betrachtung*. Naturwissenschaft und Landwirtschaft, Heft 9. Freising-München-Verlag Dr. F. P. Datterer u. Cie.
- YUNCKER, T. G. & GRAY, W. D., 1934. *Anatomy of Hawaiian Peperomias*. Bornica P. Bishop Mus. Occ. Papers, 10: 1-19.



Peperomie succulente con foglia a lamina bifacciale. A) *P. incana* B) *P. sp.* 20230 C) *P. sp.* 20235 D) *P. flexicaulis* E) *P. congesta*.



Peperomie succulente con foglia a lamina ripiegata su se stessa. A) *P. dolabriformis* B) *P. nivalis* C) *P. sp. affinis nivalis* D) *P. columella*.