



ORIGINAL ARTICLE / ARTÍCULO ORIGINAL

GROWTH OF *LIMNOBIUM LAEVIGATUM* (HYDROCHARITACEAE) UNDER DIFFERENT LIGHT CONDITIONS

CRECIMIENTO DE *LIMNOBIUM LAEVIGATUM* (HYDROCHARITACEAE) BAJO DIFERENTES CONDICIONES LUMÍNICAS

Héctor Aponte^{1,2}

¹Carrera de Biología Marina, Facultad de Ciencias Veterinarias y Biológicas. Universidad Científica del Sur. Av. Antigua Carretera Panamericana Sur km 19 Villa El Salvador. - Lima 42, Perú.

²Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Avenida Arenales 1256, Jesús María - Lima. Apartado 14-0434, Lima 14, Perú.
haponte@cientifica.edu.pe

The Biologist (Lima), 14(2), jul-dec: 297-305.

ABSTRACT

Limnobium laevigatum (Humb. & Bonpl. Ex Willd.) Heine is a floating aquatic plant belonging to the family Hydrocharitaceae. This species is characterized by rapid growth and a high protein content in their tissues. Understanding its response to situations of greater or lesser amount of light is essential to optimizing its growth, maximizing its productivity in laboratory conditions, and allowing best results in the production of fodder based on dry biomass of this species. The aim of this study was to determine the response of *L. laevigatum* under different lighting conditions, using three treatments under laboratory conditions (treatments 1, 2 and 3 equivalent to 100% light, 55% light and 8% of light). Thirty repetitions per treatment in which the number of leaves, number of chlorotic leaves, number of ramets, weight, occupied area and the relative growth rate (RGR) for 28 days of experimentation were counted. The results show that treatment 1 (100% light) had productivity parameters (number of sheets, ramets, weight, occupied area and the RGR) greater than the other two treatments. Chlorosis was higher in the treatment 3. In all these cases the differences were supported statistically. These results show how the lighting variations within the same environment affect the growth of *L. laevigatum*. The different physiological responses and the RGR obtained are compared with those obtained in previous studies.

Keywords: Light effect – *Limnobium* – Propagation – Relative growth rate

RESUMEN

Limnobium laevigatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine. es una planta acuática flotante que pertenece a la familia Hydrocharitaceae. Esta especie se caracteriza por tener un rápido crecimiento, y un alto contenido proteico en sus tejidos. Comprender su respuesta a situaciones de mayor o menor cantidad de luz es fundamental para optimizar su crecimiento, maximizando su productividad en condiciones de laboratorio y permitiendo obtener los mejores resultados en la producción de forrajes basados en la biomasa seca de esta especie. El objetivo del presente trabajo fue conocer la respuesta de *L. laevigatum* bajo diferentes condiciones lumínicas, utilizando para ello, tres tratamientos bajo condiciones de laboratorio (Tratamientos 1, 2 y 3 que equivalen al 100% de luz, 55% de luz y 8% de luz). Se realizaron 30 repeticiones por tratamiento en las que se contó el número de hojas, número de hojas cloróticas, número de rametos, peso, área ocupada, así como la tasa de crecimiento relativa (TCR) durante 28 días de experimentación. Los resultados muestran que el tratamiento 1 (100% de luz) tuvo parámetros de productividad (número de hojas, rametos, peso, área ocupada, así como la TCR) mayor que los otros dos tratamientos. La clorosis fue mayor en el tratamiento 3. En todos estos casos las diferencias fueron soportadas estadísticamente. Los resultados obtenidos nos muestran cómo las variaciones lumínicas dentro de un mismo ambiente, afectan el crecimiento de *L. laevigatum*. Se comparan las diferentes respuestas fisiológicas y la TCR obtenida en el presente estudio con las obtenidas en estudios previos y en otras plantas acuáticas.

Palabras clave: Efecto de la luz – *Limnobium* – propagación – tasa de crecimiento relativo

INTRODUCCIÓN

La luz es un componente fundamental en el crecimiento vegetal, ya que es la fuente de energía para realizar la fotosíntesis. La luz está compuesta por un conjunto de rayos entre los cuales se encuentra la radiación fotosintéticamente activa, conocida como la radiación PAR, la cual representa en algunos casos menos del 50% de luz en el ecosistema (Begon *et al.* 2009). Así, la luz es un componente escaso en ecosistemas como los sotobosques, donde las plantas vasculares tienden, entre otras respuestas fisiológicas, a aumentar el tamaño de sus hojas a fin de compensar las deficiencias lumínicas, reducir el grosor de las hojas, aumentar la exposición de los cloroplastos y en algunos casos reducir

el grosor de las piezas foliares como las pinnas (Schulze *et al.* 2005, Aponte *et al.* 2011).

La luz es un factor determinante de las relaciones ecológicas que se dan entre las especies de plantas acuáticas y de estas especies con su medio. Algunos modelos muestran que en un sistema suficientemente provisto de nutrientes, la luz favorece a las plantas flotantes como *Lemna* sp. (inclusive si plantas sumergidas como *Elodea* sp. tienen requerimientos muy bajos de nutrientes) (van Gerven *et al.* 2015). Estudios previos con plantas como *Riccia* sp., muestran que en diferentes escenarios de contenido de luz y CO₂, la mayor productividad se logra a las mayores condiciones de ambos parámetros, pero también cuando la luz no es limitante (pudiendo estar el CO₂ en baja concentración) (Pedersen *et al.* 2001). En plantas como *Lemna*

minor (L.) Griff. 1851, ocurre un funcionamiento diferencial de las enzimas como la glicolato oxidasa, catalasa y ribulosa bifosfato oxidasa con la luz, la cual es mayor conforme aumenta la irradiancia, aumentando su tasa de crecimiento; al mismo tiempo que los peroxisomas adoptan estructuras tridimensionales como fisiones, fusiones y ramificaciones (Ferreira *et al.* 1989).

Asimismo el metabolismo y la floración pueden verse afectados, como se demuestran en los estudios que evidencian que los cambios en el fotoperiodo y la calidad de la luz afecta considerablemente el crecimiento y la floración de especies acuáticas del género *Lemna* que en días cortos redujeron la floración (Hillman 1966, 1976, Kato, 1982). Otros trabajos como el de Cedegreen & Masden (2004) muestran que a condiciones altas de nitratos y de luz combinados permiten el mejor crecimiento de *L. minor*, mientras que el consumo de nitratos disminuye con la disminución de la luz. El uso de *Lemna* spp. para la producción de forraje en acuicultura está determinada también por las condiciones lumínicas, dado que la disminución de la luz afecta su crecimiento (Hasan & Chakrabarti 2009). Algunos cambios moleculares a nivel del ARN (por ejemplo, la inactivación del ARNm por exceso de luz) han sido reportados debido a estímulos luminosos (Tobin 1978), lo que muestra la relación estrecha entre el metabolismo a nivel molecular y los estímulos lumínicos (muy aparte de la fotosíntesis).

Limnobium laevigatum (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Heine. es una planta acuática flotante que pertenece a la familia Hydrocharitaceae. Esta especie se caracteriza por tener un rápido crecimiento, invadiendo algunos ecosistemas y transformándose en una plaga en países de Norte y Sud América (San Martín & Boetscher 2003, USDA, ARS, NGRP 2014). En el Perú, esta especie se distribuye entre los 0 y 500 msnm, habiéndose reportado para ambientes lacustres y ribereños de los departamentos de

Lima, Ucayali y Loreto (Brako & Zarucchi 1993, Ramirez & Cano 2010). Esta planta presenta dos tipos de reproducción: a) sexual, por medio de la producción de flores y semillas y b) clonal, por la producción de nuevos clones (de aquí en adelante rametos) que forman parte de una misma planta madre (de aquí en adelante geneto) hasta la separación. A pesar de ser altamente invasiva, el rol de *L. laevigatum* en los humedales es muy importante. Esta especie forma parte de la dieta de algunas aves sudamericanas como *Cygnus melancoryphus* Molina, 1782 y *Gallinula chloropus galeata* Lichtenstein, 1818 (Beltzer *et al.* 1991, Corti & Schlatter 2002), así como de algunos invertebrados como *Paulinia acuminata* De Geer, 1773 (Carbonell *et al.* 2006).

Aponte *et al.* (2013) muestran que, en condiciones de laboratorio, *L. laevigatum* tienen un valor proteico alto (entre 26 y 30%) y bajo contenido en fibras (7%) en la materia seca; e indican que esta especie es un recurso potencial para su uso como forraje. Su tasa de crecimiento relativo en condiciones de laboratorio (TCR=0,124) es más alta que su similar reportada para otras macrófitas acuáticas como *Egeria densa* Planch. 1849 y *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms 1883 (Reddy & DeBusk 1984, Henry-Silva *et al.* 2002, Pistori *et al.* 2004, Aponte & Pacherres 2013). Esta especie representa un recurso potencial de alta producción de biomasa rica en proteínas. Conocer su respuesta a situaciones de mayor o menor cantidad de luz es fundamental para optimizar su crecimiento, maximizando su productividad en condiciones de laboratorio y permitiendo obtener los mejores resultados en la producción de forrajes basados en la biomasa seca de esta especie.

El objetivo del presente trabajo fue de conocer la respuesta de *L. laevigatum* bajo diferentes condiciones lumínicas, utilizando para ello, tres tratamientos bajo condiciones de laboratorio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Etapa de Aclimatación

Los rametos fueron colectados en las cercanías del Humedal Pantanos de Villa (18L 284263,97 E – 8649114,35 S, 5msnm) el 2 de diciembre del 2014. Estos, fueron llevados al Laboratorio de Biología Marina de la Universidad Científica del Sur, donde se limpiaron y sembraron en un medio de cultivo hidropónico estándar obtenido según estudios preliminares por un período de 30 días (Aponte & Pacherras 2013). Durante esta etapa, los datos promedio de la temperatura del agua, la temperatura del laboratorio, la humedad relativa, la luz y el fotoperiodo fueron de $22,95 \pm 1,62^\circ\text{C}$, $22,72 \pm 1,45^\circ\text{C}$, $74,49 \pm 5,35\%$, $5433,17 \pm 7202,60$ lux (equivalente a $97,25 \pm 125,32$ $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$) y 12,85 h, respectivamente.

Diseño experimental

Se determinaron tres espacios en el laboratorio donde la variación de la cantidad de luz fue significativa distinta (Tratamientos 1, 2 y 3 que equivalen al 100% de luz, 55% de luz y 8% de luz; tabla 1). El experimento tuvo una duración de 28 días. Durante este periodo, la humedad relativa del laboratorio fue del 74,5% (66-81%) y el fotoperiodo fue de 12,71 h de luz en promedio (12,58h-12,8h).

Por cada tratamiento se hicieron 30 repeticiones. Cada repetición consistió en un rameto ubicado en un envase de vidrio de 600mL, con 300mL de solución nutritiva estándar. Al inicio, cada repetición tuvo un rameto.

Cada envase de vidrio estuvo protegido por un plástico negro que cubría la exposición de la solución a la luz, evitando el crecimiento de algas. Cada siete días los envases de vidrio fueron limpiados y la solución de cada envase fue cambiada por una nueva a la misma concentración a fin de mantener las mismas

condiciones de nutrientes a lo largo del experimento.

Durante los 28 días del experimento se registró el número de rametos en cada repetición, asimismo se contó el número de hojas de todos los rametos por repetición; de estas se anotó el número de hojas cloróticas. Utilizando un papel milimetrado y una balanza analítica, se midió el área ocupada por el rameto. Se anotó también el tamaño de la raíz más larga en cada repetición, así como el peso total de rametos por repetición. A fin de no estresar a las plantas durante el experimento, todas estas mediciones se realizaron cada siete días.

De los parámetros necesarios para el cálculo del crecimiento, uno de los más importantes es la tasa de crecimiento relativo (TCR) definido como r en la ecuación:

$$W_2 = W_1 \cdot e^{r(t_2 - t_1)} \dots (1)$$

Donde W_2 y W_1 son el peso en el tiempo 2 (t_2) y peso en el tiempo 1 (t_1), respectivamente. Por la forma de crecimiento obtenida en el experimento (exponencial), el modelo se adapta al crecimiento de la especie. Los valores de r para cada tratamiento fueron estimados utilizando la fórmula modificada descrita en Hoffmann & Poorter (2002):

$$r = \frac{\overline{\ln WF_i} - \overline{\ln WI_i}}{t}$$

Donde WF y WI son el peso final e inicial de cada planta (i) dentro de cada tratamiento, y el tiempo (t) fue de 28 días (duración total del experimento).

Análisis estadístico y procesamiento de datos

Para comparar el efecto de la luz en las variables se comparó los tratamientos a los 28 días. La prueba utilizada fue la de Kruskal Wallis, ya que algunos tratamientos no seguían una distribución normal ($p > 0,05$ para el test de Shapiro Wilk) en ese momento. Los gráficos y los análisis estadísticos fueron realizados en

PAST V. 2.14c (Hammer *et al.* 2001) y Excel 2010 (bajo licencia de Microsoft©).

RESULTADOS

Los resultados obtenidos en el experimento a diferentes condiciones de luz durante los primeros 28 días se encuentran en la figura 1 y 2. Se puede apreciar que el tratamiento 1

(100% de luz) tuvo parámetros de productividad (número de hojas, rametos, peso, área ocupada, así como la TCR) mayor que los otros dos tratamientos. La clorosis fue mayor en el tratamiento 3. En todos estos casos las diferencias fueron soportadas estadísticamente ($p < 0,05$ para el test de Kruskal Wallis al día 28). Todos los resultados indican que el tratamiento 1 fue el de mayor productividad.

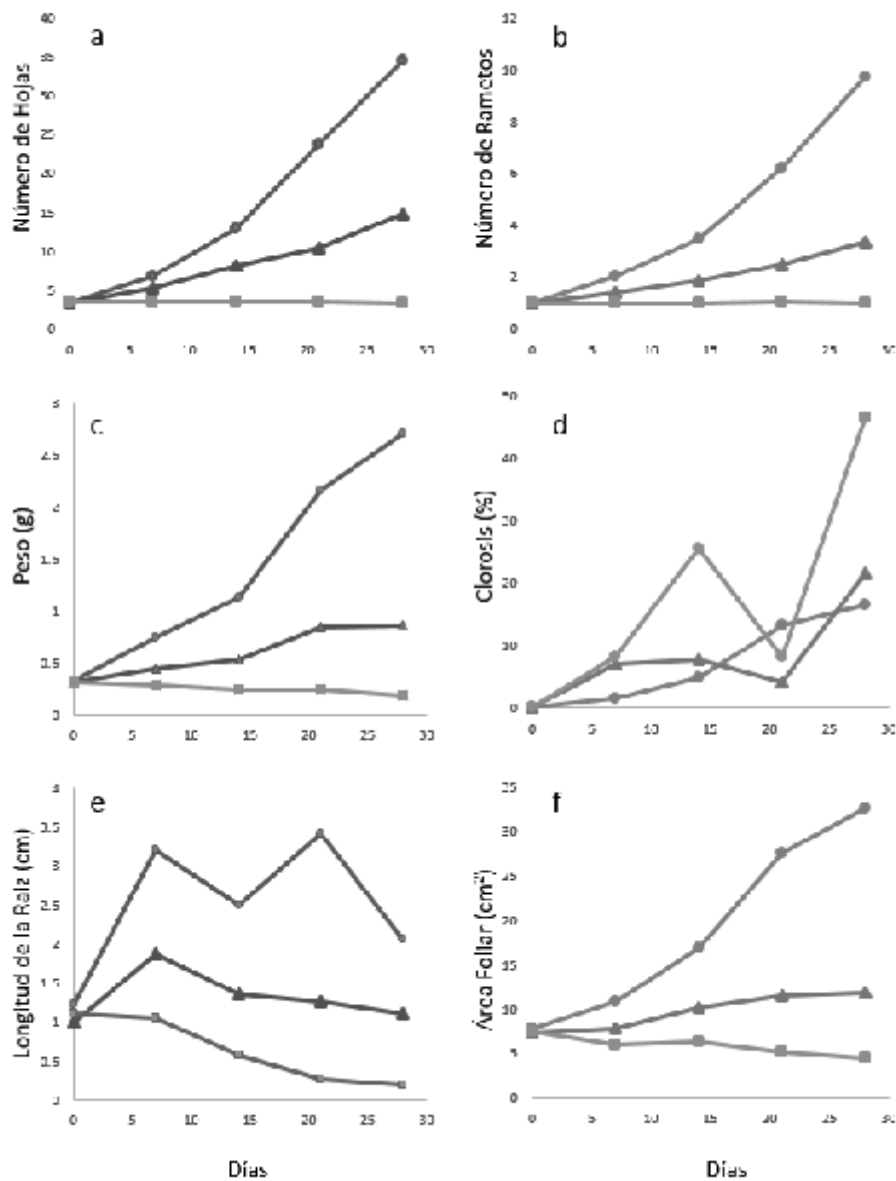


Figura 1. Evolución del Número de Hojas (A), Número de Rametos (B), Peso (C), Porcentaje de hojas cloróticas (D), Longitud de la Raíz (E) y Área Foliar (F) durante los 28 días del experimento. Tratamientos 1=●, 2=▲, 3=■.

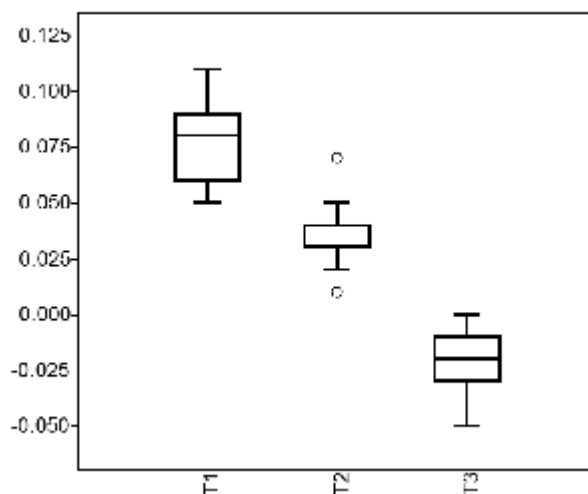


Figura 2. Tasa de crecimiento relativo (TCR) para los tres tratamientos en las condiciones de luz. T1=Tratamiento 1; T2=Tratamiento 2; T3=Tratamiento 3.

Tabla 1. Características de los tratamientos para la evaluación de luz durante el experimento.

	Tratamiento 1	Tratamiento 2	Tratamiento 3
Luz ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$)	142,6 \pm 141,61 (0,34-764)	77,88 \pm 89,08 (0,14-363)	11,21 \pm 11,10 (1-37)
Luz %	100	55	8
T° Ambiental (°C)	24,61 \pm 1,25 (22,4-27,3)	23,85 \pm 0,70 (22,6-25,4)	23,85 \pm 0,70 (22,6-25,4)
T° H ₂ O (°C)	26,38 \pm 2,49 (22,7-32,1)	26,11 \pm 2,06 (23,3-31,1)	25,647 \pm 2,38 (20,8-32,0)

DISCUSIÓN

La productividad de las plantas acuáticas aumenta a mayores condiciones lumínicas, cosa que ha sido también observada en la especie en estudio. Resulta interesante la ausencia de la floración, ya que así la planta puede seguir creciendo y produciendo biomasa. A pesar de que en otros estudios con la misma especie han llegado a la floración en los meses de verano (Boettcher Fuentes 2007).

En el presente estudio las plantas no llegaron a ese estadio fenológico. Probablemente la planta puede soportar condiciones lumínicas

mayores, pudiendo quizá aumentar su productividad.

Los resultados muestran que la longitud de la raíz es también mayor a mayor cantidad de luz, con variaciones a lo largo del crecimiento. Estas variaciones pueden deberse a la muerte radicular que ocurre mientras la planta crece, pero que se ha visto compensado cada semana con la formación de nuevas raíces. Al tener los tratamientos la misma concentración de nutrientes, se descarta que esta respuesta pueda deberse a un comportamiento de búsqueda de alimento, respuesta que ha sido apreciada en otras especies acuáticas (Xie & Yu 2003, Hussner 2010).

En el presente estudio se corrobora la similitud de TCR encontrada para la especie en estudios previos (Aponte & Pacherres 2013) comparado con otras especies de plantas acuáticas, siendo mayor a lo reportado para *E. densa* y *E. crassipes* (ambas con TCR de hasta 0,06), pero menor a los máximos reportados para *Lemna* spp (TCR hasta 0,79), *Pistia stratiotes* L. 1753 (TCR hasta 0,18) y *Salvinia modesta* D.S. Mitch. 1972 (TCR hasta 0,5) (Finlayson 1984, Reddy & DeBusk 1984, Henry-Silva *et al.* 2002, Körner *et al.* 2003, Pistori *et al.* 2004, Mkandawire & Gert-Dudel 2007). Asimismo, se aprecia que la TCR del presente estudio (0,08) fue menor que la obtenida previamente (0,1188 para Aponte & Pacherres 2013), lo que coincide con la diferencia de luz que existe entre ambos experimentos (181,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$ aproximadamente en el experimento previo y 142,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{seg}$ en el experimento actual para el tratamiento 1). Esto nos muestra como las pequeñas variaciones lumínicas afectan el crecimiento de la especie.

Los resultados obtenidos son muy importantes, sobre todo cuando la especie es utilizada para realizar experimentos de laboratorio donde existen variaciones pequeñas de luz dentro del mismo ambiente. La optimización del crecimiento de la especie estará entonces en función de los nutrientes utilizados (Aponte & Pacherres 2013) y también de la intensidad de luz a la que la planta está expuesta. El fotoperiodo podría también jugar un rol importante, pero esto deberá comprobarse en estudios posteriores. Queda pendiente el análisis de las respuesta de esta especie en campo, donde la luz podría ser mayor y donde el crecimiento exponencial de las acuáticas flotantes podría tener efectos negativos para las especies sumergidas (van Gerven *et al.* 2015) cambiando la estructura comunitaria para detrimento de las especies pelágicas y bentónicas.

El presente trabajo nos permite conocer el efecto de la luz y su importancia para la

propagación de *L. laevigatum* en laboratorio. Estos resultados son importantes a tener en cuenta también cuando se quiera probar la eficiencia de esta especie en biorremediación o como indicador de toxicidad en agua.

Los resultados obtenidos nos muestran cómo las variaciones lumínicas dentro de un mismo ambiente, afectan el crecimiento de *L. laevigatum*. Esta especie tiene un mayor crecimiento a mayor cantidad de luz, produciendo mayor un número de hojas, rametos, peso, área ocupada, y TCR. La clorosis es baja en estas condiciones.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo contó con el apoyo logístico de la Facultad de Ciencias Biológicas y Veterinarias (carrera de Biología Marina, Universidad Científica del Sur), y con la ayuda de estudiantes de diferentes facultades quienes fueron piezas importantes en la mantención de las plantas durante el experimento.

El presente trabajo se realizó gracias al apoyo logístico de Mery Suni, quien facilitó algunos equipos de medición de luz.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aponte, H. & Pacherres, C.O. 2013. Crecimiento y propagación de *Limnobium laevigatum* (Hydrocharitaceae) bajo diferentes concentraciones de nutrientes. The Biologist (Lima), 11: 69–78.
- Aponte, H.; Kahn, F. & Millán, B. 2011. Adaptabilidad vegetativa a la deforestación de la palma peruana *Astrocaryum perangustatum*. Revista Peruana de Biología, 18:179–183.
- Aponte, H.; Francia, J.C. & Segura, C. 2013.

- Análisis químico proximal de *Limnobium laevigatum* y su potencial para su uso como forraje. *Científica*, 10: 158–167.
- Begon, M.; Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2009. *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th Ed. John Wiley & Sons, 759pp.
- Beltzer, A.; Sabatti, R. & Marta, M. 1991. Ecología Alimentaria de la Polla de Agua Negra *Gallinula chloropus galeata* (Aves: Rallidae) en un ambiente lenticó del Río Parana Medio, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 2: 29–36.
- Boettcher Fuentes, C. 2007. Variación comparativa de biomasa estacional en dos macrófitos de la Región de Valdivia, Chile. *Ciencia & Trabajo*, 9: 191–199.
- Brako, L. & Zarucchi, J.L. 1993. *Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Perú*. Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri, 1286 pp.
- Carbonell, C.S.; Cigliano, M.M. & Lange, C.E. 2006. *Especies de Acridomorfos [Orthoptera] de Argentina y Uruguay*. The Orthopterists' Society at the Museo de La Plata, La Plata (AR), formato CD-ROM.
- Cedergreen, N. & Madsen, T.V. 2004. Light regulation of root and leaf NO₃⁻ uptake and reduction in the floating macrophyte *Lemna minor*. *New Phytologist*, 161: 449–457.
- Corti, P. & Schlatter, R.P. 2002. Feeding ecology of the Black-necked Swan *Cygnus melancoryphus* in two wetlands of Southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna & Environment*, 37: 9–14.
- Ferreira, R.M.B.; Bird, B. & Davies, D.D. 1989. The effect of light on the structure and organization of *Lemna* Peroxisomes. *Journal of Experimental Botany*, 40: 1029–1035.
- Finlayson, C.M. 1984. Growth rates of *Salvinia molesta* in Lake Moondarra, Mount Isa, Australia. *Aquatic Botany*, 18: 257–262.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4:9.
- Hasan, M.R. & Chakrabarti, R. 2009. *Use of Algae and Aquatic Macrophytes as Feed in Small-Scale Aquaculture: A Review*. FAO, Rome, 123pp.
- Henry-Silva, G.; Camargo, A.F.M. & Pezzato, M. 2002. Effect of nutrient concentration on the growth of aquatic macrophytes *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes* and *Salvinia molesta*. In: *Proceedings of the 11th EWRS International Symposium on Aquatic Weeds*, Moliets et Maâ - Francia, pp. 147–150.
- Hillman, W.S. 1966. Photoperiodism in *Lemna*: Reversal of Night Interruption Depends on Color of the Main Photoperiod. *Science*, 154: 1360–1362.
- Hillman, W.S. 1976. Calibrating Duckweeds: Light, Clocks, Metabolism, Flowering. *Science*, 193: 453–458.
- Hoffmann, W.A. & Poorter, H. 2002. Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Annals of Botany*, 90: 37–42.
- Hussner, A. 2010. Growth response and root system development of the invasive *Ludwigia grandiflora* and *Ludwigia peploides* to nutrient availability and water level. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv Für Hydrobiologie*, 177: 189–196.
- Kato, A. 1982. Kinetic studies of growth and flowering of *Lemna gibba* G3 under continuous light: Effects of night interruptions with red and far-red light. *Plant Science Letters*, 27: 203–212.
- Körner, S.; Vermaat, J.E. & Veenstra, S. 2003. The capacity of duckweed to treat wastewater: ecological considerations for a sound design. *Journal of Environmental Quality*, 32: 1583–1590.
- Mkandawire, M. & Gert Dudel, E. 2007. Are *Lemna* spp. effective phytoremediation

- agents? Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability, 1: 56–71.
- Pedersen, O.; Christensen, C. & Andersen, T. 2001. Interactions between light and CO₂ stimulate the growth of aquatic plants. *Aquatic Gardener*, 14: 175–184.
- Pistori, R.E.T.; Camargo, A.F.M. & Henry-Silva, G.G. 2004. Relative growth rate and doubling time of the submerged aquatic macrophyte *Egeria densa* Planch. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 16: 77–84.
- Ramirez, D. & Cano, A. 2010. Estado de la diversidad de la flora vascular de los Pantanos de Villa (Lima - Perú). *Revista Peruana de Biología*, 17: 111–114.
- Reddy, K.R. & DeBusk, W.F. 1984. Growth characteristics of aquatic macrophytes cultured in nutrient-enriched water: I. Water hyacinth, water lettuce, and pennywort. *Economic Botany*, 38: 229–239.
- San Martín, C. & Boetscher, C. 2003. Importancia ecológica de la heterofilia en *Limnobium laevigatum*. *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, (Supl.): 131–132.
- Schulze, E.D.; Beck, E. & Müller-Hohenstein, K. 2005. *Plant Ecology*. Springer. Berlin/Heidelberg. 702 pp.
- Tobin, E.M. 1978. Light regulation of specific mRNA species in *Lemna gibba* L. G-3. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 75: 4749–4753.
- USDA, ARS. NGRP (National Genetic Resources Program) 2014. *Germplasm Resources Information Network - (GRIN)* [On Line Data Base] Leído el 10 de febrero del 2015.
- van Gerven, L.P.A.; de Klein, J.J.M.; Gerla, D.J.; Kooi, B.W.; Kuiper, J.J. & Mooij, W.M. 2015. Competition for light and nutrients in layered communities of aquatic plants. *The American Naturalist*, 186: 72–83.
- Xie, Y. & Yu, D. 2003. The significance of lateral roots in phosphorus (P) acquisition of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). *Aquatic Botany*, 75: 311–321.

Received July 8, 2016.
Accepted July 27, 2016.