
**CRECIMIENTO Y EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA DE
Ludwigia decurrens Walter (ONAGRACEAE) BAJO DIFERENTES
CONCENTRACIONES DE NITRÓGENO**

**Growth and Photosynthetic Efficiency of *Ludwigia decurrens* Walter
(Onagraceae) Under Different Concentrations of Nitrogen**

MARIA ANGÉLICA SANCLEMENTE¹, Bióloga; ENRIQUE JAVIER
PEÑA¹, Ph. D.

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad
del Valle, Calle 13 No 100-00. A.A. 25360 Cali - Colombia.
enripena@univalle.edu.co

Presentado 4 de mayo de 2007, aceptado 22 de octubre de 2007, correcciones 15 de febrero de 2008.

RESUMEN

En el presente estudio se evaluó el crecimiento y la eficiencia fotosintética de *Ludwigia decurrens* (Onagraceae), a partir de la estimación de la fluorescencia de la clorofila bajo diferentes concentraciones de nitrógeno (0 mg/L, 465 mg/L y 930 mg/L) en condiciones de laboratorio. Como parámetros de crecimiento se utilizaron la longitud total del tallo y el área foliar. Durante el periodo de estudio se observó un incremento en el crecimiento y la eficiencia cuántica con el aumento en la concentración de nitrógeno. Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en los valores de fluorescencia de la clorofila entre los tratamientos. Los resultados del comportamiento de la eficiencia fotosintética (F_v/F_m) y el crecimiento de las plantas tratadas con diferentes concentraciones de nitrógeno, demuestran que la macrófita *Ludwigia decurrens* crece en ambientes relativamente altos de nitrógeno.

Palabras clave: crecimiento, fotosíntesis, fluorescencia, *Ludwigia*, nitrógeno.

ABSTRACT

Growth parameters and quantum efficiency measurements of the photosynthesis were evaluated on the emergent macrophyte *Ludwigia decurrens* under different concentrations of nitrogen (0 mg/L, 465 mg/L y 930 mg/L). Growth was determined as measurements of total length and leaf area, and the emission of chlorophyll fluorescence was used as a measure of real quantum efficiency of the photosystem II. During the study period, a general tendency of increase of growth parameters and quantum efficiency with increase of nitrogen supply was noted. However, there was no significant difference ($p < 0.05$) of emission of fluorescence among treatments. The results of the photosynthetic efficiency (F_v/F_m) behavior and the growth of the plant treated with different concentrations nitrogen, demonstrate that the macrophyte *Ludwigia decurrens* can grow on enriched nitrogen environments.

Key words: growth, photosynthesis, fluorescence, *Ludwigia*, nitrogen.

INTRODUCCIÓN

El papel del nitrógeno como nutriente esencial y componente estructural de moléculas como la Rubisco y la clorofila en plantas ha sido ampliamente documentado en varias especies debido a la importancia en los procesos de crecimiento y producción agrícola (Volenc *et al.*, 1996; González *et al.*, 2003; Reigosa *et al.*, 2003; Makino y Osmond, 1991; Lattanzi *et al.*, 2004). El nitrógeno es uno de los factores de mayor estrés en plantas tropicales ya sea por deficiencia o por exceso. Se reconoce que el nitrógeno puede ser un factor limitante del crecimiento y de la eficiencia fotosintética de las plantas, especialmente, bajo condiciones de déficit de nitrógeno, las cuales tienden a disminuir el peso seco, el número de hojas y el área foliar (Taiz y Zieger, 1998; Ciompi *et al.*, 1996). En el caso de la eficiencia fotosintética, se puede ver limitada al disminuir el contenido de Rubisco y la clorofila en las hojas, así como la producción cuántica de la fotosíntesis. La correlación entre el contenido de nitrógeno y la eficiencia fotosintética varía dependiendo del hábitat de la planta y de factores ambientales como la temperatura y la radiación (Evans, 1989; Toth *et al.*, 2002; Lamsfus *et al.*, 2003). Algunas plantas tienen la capacidad de acumular metales u otras sustancias como una respuesta de adaptación a la contaminación en la biosfera (Lamsfus *et al.*, 2003). Dentro de este grupo, existen plantas hiperacumuladoras que pueden vivir en ambientes con altas concentraciones de nutrientes y agentes tóxicos y son ampliamente utilizadas en procesos de fitorremediación (Shiny *et al.*, 2004). Esta estrategia requiere de especies con características especiales como la asimilación excedente de partículas y una alta producción de biomasa en estas condiciones (Baker y Brooks, 1989). Especies como *Sarcobatus vermiculatus* y *Atriplex canescens* han demostrado su capacidad para descontaminar suelos y aguas contaminadas con nitratos (Raskin *et al.*, 1994; McKeon *et al.*, 2001).

Ludwigia decurrens Walter es una macrófita emergente nativa del trópico y subtrópico americano, que se considera una maleza del cultivo de arroz y su ambiente natural se relaciona con humedales, pantanos, bordes de río y sitios de gran humedad. A nivel local, esta especie se ha reportado en las áreas de inundación o planos inundables del río Cauca, así como en áreas de humedales relativamente ricos en nutrientes (Munz, 1974; Sanclemente, 2005). El estudio pretende demostrar cuál es el efecto del nitrógeno sobre el crecimiento y la actividad fotoquímica de la planta, evaluando el comportamiento de la eficiencia fotosintética de *L. decurrens*, a partir de la estimación de la fluorescencia de la clorofila a bajo diferentes concentraciones de nitrógeno.

MATERIALES Y MÉTODOS

ORGANISMO DE ESTUDIO

Ludwigia decurrens (Walter, 1788), conocida con el nombre común de “Clavitos”, pertenece a la familia Onagraceae de 30-200 cm de largo libremente ramificada (Fig. 1). El tallo posee cuatro alas desde la base decurrente de las hojas, las raíces están sumergidas. Las hojas son lanceoladas o elípticas; las flores poseen cuatro pétalos ama-

rillos o blancos, son solitarias y se encuentran en las yemas superiores, tienen ocho estambres y cuatro sépalos. El fruto es una capsula loculicida de color café (Munz, 1974).



Figura 1. Fotografía de *Ludwigia decurrens* W.

TRANSPLANTE Y ACLIMATACIÓN DE INDIVIDUOS

Se obtuvieron 18 individuos de cinco a diez cm de longitud a partir de una población natural de *L. decurrens*, de la finca La Independencia, productora de arroz y ubicada en el municipio de Jamundí, Valle del Cauca, Colombia (3° 16 N y 76°33 O), en la vía río Claro-Timba. Las plántulas tuvieron un periodo de aclimatación previo al montaje de aproximadamente 15-20 días en casas de malla, ubicadas en la estación experimental de Biología, de la Universidad del Valle, Sede Meléndez. Para el montaje de los tratamientos, las plántulas fueron seleccionadas mediante el uso de una tabla de números al azar. A continuación se limpió la raíz de las plantas con agua corriente y se transplantaron seis individuos para cada tratamiento en materas plásticas con arena gruesa lavada, como medio inerte.

CONCENTRACIONES DE NITRÓGENO

Para los experimentos de nitrógeno, se utilizó la solución Hoagland completa (Hoagland y Arnon, 1950), modificando la concentración de nitrógeno (2,5 g/L Ca (NO₃) para obtener concentraciones de nitrato cercanas a las del medio natural de las plantas, las cuales oscilaron entre 2,3 y 6,4 g/L (n = 9). Las concentraciones para cada tratamiento se establecieron de acuerdo a valores promedio de nitratos del suelo de las zonas de estudio como: sin nitrógeno (0 mg/L), solución control (465 mg/L) y doble nitrógeno (930 mg/L). Las soluciones fueron aplicadas directamente en las materas tres veces por semana, procurando de tal manera el mantenimiento de las concentraciones promedio de nitrógeno y la saturación del medio. Las plantas fueron regadas con agua común para evitar el estrés por déficit hídrico (Taiz y Zieger, 1998).

MEDICIÓN DE INDICADORES FISIOLÓGICOS

Crecimiento: para las medidas de longitud total y área foliar se utilizó una cinta métrica.

Las medidas de longitud se tomaron en las plantas de los tres tratamientos desde el tallo a nivel de la arena, hasta el ápice. Para las medidas de área foliar, se escogieron cinco hojas de cada una de las plantas en cada tratamiento. En cada hoja seleccionada, se midió el largo y ancho. Mediante una regresión lineal entre estos valores, se hallaron los valores de área foliar para las plantas de los tratamientos. La selección de las hojas se hizo mediante la utilización de una tabla de números al azar. Estas mediciones fueron tomadas dos veces por semana por un periodo de ocho semanas (Sanclemente, 2005). **Eficiencia fotosintética:** se define como eficiencia cuántica real del fotosistema II (PSII) a la eficiencia con la cual los electrones son procesados en la fotosíntesis por cantidad de luz absorbida y se expresa como la relación F_v/F_m , donde F_v es la fluorescencia variable y F_m es la fluorescencia máxima cuando una planta está adaptada a condiciones de luz (Gemel *et al.*, 1997; Maxwell y Johnson, 2000). La eficiencia fotosintética (F_v/F_m) se determinó utilizando un fluorómetro portátil Modelo Mini-PAM-2100 *Chlorophyll Fluorescence System* marca WALZ. Las mediciones se realizaron a primeras horas de la mañana (5:30 a.m) y aclimatando las plantas por un periodo de 30 a 45 minutos a la oscuridad, para garantizar que todos los centros de reacción del PSII estuviesen abiertos, utilizando hojas plenamente desarrolladas de las plantas (Peña, 1998). Estas mediciones se tomaron en tres hojas de cinco plantas por cada tratamiento ($n=45$), con un periodo de observación de ocho semanas. Las hojas fueron seleccionadas mediante el uso de una tabla de números al azar.

Contenido de nitrógeno foliar: se realizó un análisis del contenido de nitrógeno foliar de acuerdo a la técnica de Kjeldahl (Icontec, 1981). Esta medición se realizó utilizando tres hojas de cinco plantas por cada tratamiento ($n=45$), 30 días después de ser expuestas a las diferentes concentraciones de nitrógeno.

Observaciones de la sintomatología de las plantas en cada tratamiento: se observaron diferencias en las características fenotípicas de las plantas expuestas a las diferentes concentraciones de nitrógeno (Tabla 1). Las plantas que crecieron con doble concentración de nitrógeno tuvieron hojas de coloración intensa y abundancia de follaje. Mientras que las plantas que crecieron sin nitrógeno presentaron clorosis y necrosis en ciertos puntos de las hojas adultas. Las hojas jóvenes permanecieron verdes hasta la etapa de senescencia.

Característica	Control	Sin N	Doble N
Coloración	Hojas verde oscuro	Hojas verdes, algunas con puntos cloróticos y necróticos	Hojas verde oscuro
Follaje	Follaje abundante	Muy poco follaje	Follaje muy abundante
Crecimiento	60-80 cm	30-45 cm	70-100 cm
Floración	Semana 8	Semana 6	Semana 5

Tabla 1. Observaciones de la sintomatología de *L. decurrens* en los diferentes tratamientos de nitrógeno.

DISEÑO EXPERIMENTAL

Para el diseño del experimento, se tomaron en cuenta los tres tratamientos por triplicado, con cinco repeticiones cada uno ($n=45$) durante ocho semanas de observación (360 combinaciones). Las mediciones de crecimiento (área foliar y longitud) y eficiencia cuántica (F_v/F_m) del fotosistema II se hicieron igualmente por triplicado para un total

de 360 muestras analizadas. El experimento fue manejado como un diseño experimental completamente al azar (DCA) con medidas repetidas y un nivel de significancia de 95% ($p < 0,05$). Se tomaron como variables dependientes el área foliar, la longitud, la eficiencia fotosintética y el contenido de nitrógeno foliar. Como variable independiente los tratamientos expresados en las tres concentraciones de nitrógeno. Para los datos de longitud y área foliar se empleó un análisis de varianza y una prueba de Tuckey para determinar las diferencias entre los tratamientos. Para los datos de eficiencia fotosintética se utilizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. Todos los datos fueron analizados mediante el programa estadístico STATISTICA, versión 5.1 (1997).

RESULTADOS

EFFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE EL CRECIMIENTO

Durante el periodo de observación *L. decurrens* presentó una curva de crecimiento sigmoideal típica de plantas anuales (Fig. 2; Tabla 3). En las plantas del tratamiento con doble nitrógeno se distinguieron tres fases: una fase logarítmica en la cual el crecimiento fue exponencial durante las primeras semanas. Una fase lineal en la cual el crecimiento fue constante y máximo y una fase de senescencia, en la cual la velocidad de crecimiento disminuyó. Las plantas del tratamiento sin nitrógeno tuvieron un crecimiento más lento comparado con los otros tratamientos. Sobre el contenido de nitrógeno foliar, los resultados indicaron que las plantas de los ensayos control y doble nitrógeno, presentaron concentraciones de nitratos foliar más altas ($p < 0,05$, $n=45$) que las plantas del tratamiento sin nitrógeno (Tabla 2). Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$, $n=44$) en el área foliar y longitud de las plantas entre los tratamientos estudiados (Tabla 4; Tabla 5). Las plantas con doble concentración de nitrógeno y control presentaron valores significativamente más altos en el área foliar mientras que las plantas del tratamiento sin nitrógeno tuvieron valores significativamente más bajos (Tabla 2). Comparativamente con los otros tratamientos, se observó un menor número de hojas y menor tamaño en plantas expuestas a cero concentraciones nitrógeno.

Tratamientos	n	Longitud Promedio \pm DE		Área Foliar Promedio (cm) \pm DE		Fv/Fm Promedio (cm) \pm DE		Nitrógeno Foliar (%)*	
Control	15	19,4	\pm 19,2	71,3	\pm 23,3	0,774	\pm 0,025	5,22	\pm 1,132
Sin nitrógeno	15	32,8	\pm 6,1	16,8	\pm 5,3	0,765	\pm 0,034	3,73	\pm 0,991
Doble nitrógeno	15	36,1	\pm 21,1	81,7	\pm 24,2	0,778	\pm 0,030	5,19	\pm 1,781

Tabla 2. Resultados de la longitud, área foliar, Fv/Fm y nitrógeno foliar promedio (\pm desviación estándar) en los diferentes tratamientos de nitrógeno. *Para esta variable se utilizaron cinco individuos por tratamiento.

FLUORESCENCIA

Los resultados mostraron que no existen diferencias significativas ($p < 0,05$, $n = 45$) en la fluorescencia de la clorofila para cada uno de los tratamientos (Tabla 6). Sin embargo, se observó una tendencia general a aumentar la eficiencia fotosintética a medida que aumenta la concentración de nitrógeno (Fig. 3). De acuerdo con los resultados se observó una disminución en los valores de Fv/Fm en la semana tres. Estos valores osci-

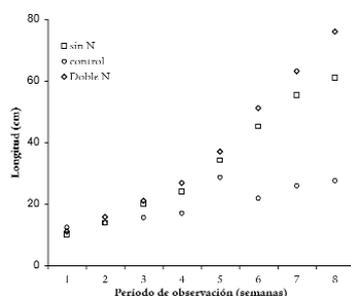


Figura 2. Longitud promedio de *L. decurrens* en cada uno de los tratamientos durante las semanas de observación del estudio.

laron entre 0,70 ($\pm 0,0007$) y 0,74 ($\pm 0,0007$) en comparación con el valor promedio de Fv/Fm para plantas control de 0,80 ($\pm 0,0008$) y 0,83 ($\pm 0,0008$).

DISCUSIÓN

EFFECTO DEL NITRÓGENO SOBRE EL CRECIMIENTO

Los resultados del estudio mostraron una tendencia general del incremento de los parámetros de crecimiento de la planta (longitud del tallo y el área foliar) con el aumento de la concentración de nitrógeno. Estos datos sugieren que la limitación de nitrógeno influye en el área foliar total de las plantas por efecto del estrés nutricional (Walley, 2001). En especies de cultivo, las hojas tienden a ser más grandes hasta cierto punto en el cual el tamaño comienza a disminuir progresivamente (Cechin y de Fátima-Fumis, 2004; Vos *et al.*, 1992). Sin embargo, este efecto fue menos aparente para las plantas que crecieron sin nitrógeno. Una alta sensibilidad del crecimiento de la hoja de acuerdo con la disponibilidad de nitrógeno ha sido demostrada en plantas como *Triticum aestivum* L. (Simpson *et al.*, 1983), *Zea mays* L. (Swank *et al.*, 1982), *Amaranthus powellii* (Hunt *et al.*, 1985), y *Glycine max* L. (Tolley y Raper, 1986). Las plantas del tratamiento sin nitrógeno no presentaron diferencias significativas de tamaño entre hojas jóvenes y maduras. Los datos de crecimiento observados tanto en longitud y área foliar sugieren que *L. decurrens* responde significativamente a la concentración de nitrógeno ($p < 0,05$, $n = 45$).

Tratamientos	Semanas							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Sin N	24,83	52,88	36,85	48,69	78,41	78,41	94,03	143,76
Control	17,68	25,27	21,62	14,17	58,75	58,75	9,15	8,88
Doble N	22,07	21,94	19,80	170,54	93,07	54,29	164,55	146,16

Tabla 3. Área foliar promedio (en centímetros) de *L. decurrens* en cada uno de los tratamientos durante el periodo de observación.

El comportamiento del crecimiento de *L. decurrens* refleja una curva de crecimiento sigmoideal típica de plantas anuales en la cual se destacan tres fases principales: una exponencial, logarítmica y de senescencia excepto en las plantas que crecieron sin nitrógeno. Igualmente, señalan que el nitrógeno tiene un efecto significativo sobre el

área foliar de *L. decurrens*, presentando valores significativamente más altos en comparación con los de las plantas del tratamiento sin nitrógeno.

	S.C	G.L	C.M	F	p
Intercepto	133456,3	1	133456,3	666,70	0,000000
Tratamientos	8087,6	2	4043,8	20,20	0,000055
Error	3002,6	15	200,2		
Tiempo	33905,4	7	4843,6	214,59	0,000000
Tratamientos*tiempo	8522,2	14	608,7	26,97	0,000000
Error	2370,0	105	22,6		

Tabla 4. Análisis de varianza de la longitud en los diferentes tratamientos.

EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA (Fv/Fm)

Los resultados mostraron una tendencia general de incremento en la Fv/Fm cuando el suplemento de nitrógeno es alto (Fig. 3; Tabla 2). Los valores de la relación Fv/Fm fueron más bajos para las plantas del tratamiento sin nitrógeno en comparación con las plantas de los tratamientos control y doble nitrógeno. Este hecho pudo estar asociado con la habilidad de la planta para optimizar su capacidad fotosintética por un incremento en el suplemento de nitrógeno. De acuerdo con Cechin y de Fátima-Fumis (2004), la actividad fotosintética en girasoles mejoró con el aumento en la concentración de nitrógeno relacionada a su vez con la acumulación de nitrógeno en la hoja. Aunque en este estudio solo se estimó la concentración de nitratos en hojas existen otros compuestos nitrogenados presentes, que pueden ser acumulados en otras partes de la planta (Lamsfus *et al.*, 2003). En lechuga, Broadley *et al.* (2000) encontraron que la deficiencia de nitrógeno causa respuestas de estrés en las plantas, incluyendo la disminución en el peso relativo de la hoja por incremento de la alocaión de biomasa y nitrógeno en las raíces.

	S.C	G.L	C.M	F	p
Intercepto	534049,2	1	534049,2	262,82	0,000000
Tratamientos	79174,7	2	39587,4	19,48	0,000068
Error	30479,9	15	2032,0		
Tiempo	115140,7	7	16448,7	7,24	0,000000
Tratamientos*tiempo	127936,7	14	9138,3	4,02	0,000016
Error	238626,1	105	2272,6		

Tabla 5. Análisis de varianza del área foliar en los diferentes tratamientos.

Por otro lado, se ha demostrado que existe una correlación positiva entre la concentración de nitrógeno y la fotosíntesis para plantas C3 y C4. Una disminución en la tasa fotosintética bajo condiciones de limitación de nitrógeno es atribuida a una reducción en el contenido de la clorofila y en la actividad de la Rubisco (Correia *et al.*, 2005). Según Evans (1989) esta correlación no siempre es generalizada y puede ser variable por efectos del hábitat natural de la planta y factores ambientales como la temperatura y la radiación. En plantas de maíz, se han encontrado resultados simi-

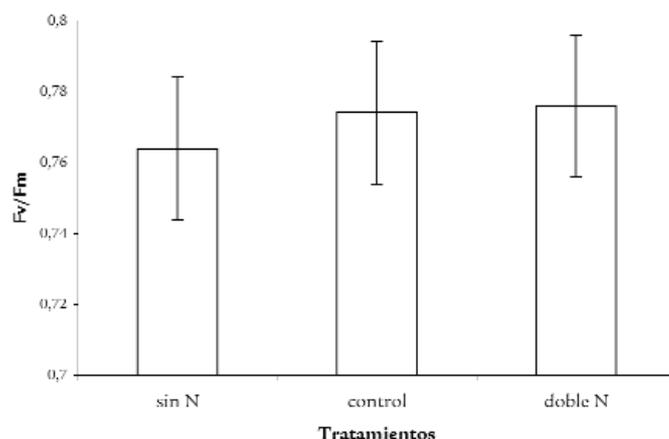


Figura 3. Eficiencia fotosintética (Fv/Fm) para *L. decurrens* entre los tratamientos de nitrógeno: Sin nitrógeno (0 mg/L), Control (465 mg/L), y Doble concentración de nitrógeno (930 mg/L).

lares, en donde el suministro de nitrógeno no tiene un efecto definido sobre los fotosistemas de las plantas (Trapáni *et al.*, 1999). Igualmente, se ha evidenciado una disminución en la actividad fotosintética de las plantas que crecen a altos niveles de nitrógeno indicando que la tasa de asimilación por unidad de clorofila puede inhibirse con un aumento en el suplemento de nitrógeno (Toth *et al.*, 2001). Los resultados registrados en *L. decurrens* indicaron que la relación entre los niveles de nitrógeno, en especial un suministro bajo de nitrógeno, redujeron la tasa máxima de fotosíntesis neta por unidad de área foliar. A pesar de que la deficiencia de nitrógeno indujo la disminución en la eficiencia cuántica del PSII (Lu *et al.*, 2001), los resultados encontrados en este estudio mostraron que la eficiencia fotosintética (Fv/Fm) mantuvo una alta eficiencia cuántica en todos los tratamientos.

El comportamiento de la Fv/Fm sugiere además que pudieron existir otros factores diferentes al suministro de nitrógeno que afectaron la actividad fotoquímica del PSII de la especie, especialmente en la tercera semana del periodo de observación. Se ha demostrado que el efecto de la temperatura, depende de la especie vegetal, de las condiciones naturales en las que ha crecido la planta, y las condiciones imperantes durante la medición (Martinez *et al.*, 2004). Los incrementos de temperatura suelen incrementar las tasas fotosintéticas hasta el punto de la desnaturalización de enzimas y la destrucción del fotosistema (Evans, 1989). Comúnmente, las plantas vasculares y algas verdes saludables presentan valores de eficiencia cuántica aproximados a 0,8-0,83 (Peña, 1998; Peña *et al.*, 1999; Ospina *et al.*, 2006). Este parámetro se usa como un indicador sensitivo de la eficiencia cuántica real y potencial del PSII. Cuando los valores de Fv/Fm son menores de 0,80 significa que puede haber un daño en el aparato fotosintético por todos los factores que causan inhibición de los centros de reacción del PSII e incremento en la disipación calorífica (Gemel *et al.*, 1997; Heinz Walz, 1999). Los resultados mostraron que a pesar de la tendencia general del incremento de Fv/Fm con el suplemento de nitrógeno, no se evidenció una limitación nutricional que haya influido directamente en la eficiencia cuántica de la planta.

	Periodo de observación en semanas					
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
	H= 1,55	H= 5,18	H= 5,34	H= 0,081	H= 0,31	H= 0,090
	P= 0,45	P= 0,075	P= 0,073	P=0,95	P= 0,85	P= 0,95
	Suma de Rangos					
Control	66	74	58	55	51	56,5
Sin nitrógeno	44	33	37	60	60	60
Doble nitrógeno	61	63	69	56	60	54,4

Tabla 6. Análisis de varianza no paramétrica de Kruskal-Wallis para la eficiencia fotosintética. N=45, G.L. = 2, ($p < 0,05$).

Los resultados obtenidos para evaluar el efecto del nitrógeno en el crecimiento y las respuestas fisiológicas de la planta sugieren que la actividad fotoquímica del Fotosistema II no depende exclusivamente de la disponibilidad de nitrógeno, aunque una deficiencia en este elemento afecta directamente el contenido de la clorofila y por ende la tasa efectiva de crecimiento de la planta. El comportamiento general del incremento de los parámetros de crecimiento de la planta (longitud del tallo y el área foliar) y su relación con las concentraciones de nitrógeno evaluadas, permiten proponer a *L. decurrens* a como una especie indicadora de ambientes ricos en nitrógeno. Se recomienda para estudios futuros la realización de análisis simultáneos de contenido de clorofila y nitrógeno foliar periódicos para tener una estimación directa de la respuesta a nivel de los centros de reacción y su efecto como factor limitante de la actividad fotosintética de la especie.

AGRADECIMIENTOS

El estudio se realizó en el marco del proyecto “Modelación de los mecanismos involucrados en la transformación y remoción de nutrientes y materia orgánica en humedales artificiales superficiales para el tratamiento de aguas residuales domésticas” código 1106-12-1385 de Colciencias. Los autores agradecen al Departamento de Biología de la Universidad del Valle, por su colaboración en el apoyo logístico del estudio. Un reconocimiento especial a las siguientes personas: Janine Herrera, Andrés Felipe Montaña y Néstor Paz por su colaboración en el desarrollo metodológico de los experimentos. Aleyda Acosta por su apoyo en la edición final del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

BAKER AJM, BROOKS RR. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements—a review of their distribution, ecology and phytochemistry. *Biorecovery*. 1989;1:81-126.

BROADLEY MR, ESCOBAR-GUTIERREZ AJ, BURNS A, BURNS G. What are the effects of nitrogen deficiency on growth components of lettuce?. *New Phytol*. 2000;147:519-526.

CECHIN C, DE FÁTIMA-FUMIS T. Effect of nitrogen supply on growth and photosynthesis of sunflower plants grown in the greenhouse. *Plant Sci*. 2004;166:1379-1385.

CIOMPI S, GENTILI E, GUIDI L, SOLDATINI GF. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower. *Plant Sci.* 1996;118:177-184.

CORREIRA CM, MOUTHINO-PEREIRA JM, COUTINHO FJ, BJÖRN LO, TORRES-PEREIRA JMG. Ultraviolet-B radiation and nitrogen affect the photosynthesis of maize: a Mediterranean field study. *Eur J Agronomy.* 2005;22:337-347.

EVANS JR. Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C3 plants. *Oecología.* 1989;78: 9-19.

GEMEL J, WATERS-EARHART B, ELLERSIECK MR, ASFAW A, KRAUSE GF, PURI V, LOWER WR. Photosynthetic electron transport as a bioassay. En: Wang W, Gorsuch WJ, Hughes JS, editors. *Plants for environmental studies.* Nueva York. CRC Press LLC; 1997. p. 209-224.

HEINZ W. Photosynthesis Yield Analyzer Mini-PAM: Portable chlorophyll fluorometer, handbook of operation. Heinz Walz GmbH. Alemania; 1999.

HOAGLAND DR, ARNON DI. The culture method for growing plants without soil. *Calif Agr Exp Circle.* 1950;347:1-32.

HUNT R, WEBER J, GATES D. Effects of Nitrate Application on *Amaranthus powellii* Wats. III. Optimal Allocation of Leaf Nitrogen for Photosynthesis and Stomatal Conductance. *Plant Physiol.* 1985;79:619-624.

ICONTEC. Norma colombiana NTC 282, primera revisión; 1981.

LAMSFUS C, LASA B, APARICIO PM, IRIGOYEN I. Implicaciones ecofisiológicas y agronómicas de la nutrición nitrogenada. En: Reigosa MJ, Pedrol N, Sanches-Moreiras A, editores. *La ecofisiología vegetal: Una ciencia de síntesis.* España. Paraninfo S.A.; 2003. p. 361-386.

LATTANZI FA, SCHNYDER H, THORNTON B. The Sources of Carbon and Nitrogen Supplying Leaf Growth. Assessment of the Role of Stores with Compartmental Models. *Plant Physiol.* 2004;137: 383-395

LU C, ZHANG J, ZHANG Q, LI L, KUANG T. Modification of photosystem II photochemistry in nitrogen deficient maize and wheat plants. *J Plant Physiol.* 2001;158:1423-1430.

MAKINO A, OSMOND B. Effects of Nitrogen Nutrition on Nitrogen Partitioning between Chloroplasts and Mitochondria in Pea and Wheat. *Plant Physiol.* 1991;96:355-362.

MARTINEZ R, PEREZ P, MORCUENDE R. Interactive effects of elevated CO₂ temperature and nitrogen on photosynthesis of wheat grown under temperature gradient tunnels. *Environ Exp Bot.* 2004;54:49-59.

MAXWELL K, JONHSON GN. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J Exp Bot.* 2000;51(345):659-668.

McKEON C, GLENN E, MOORE D, WAUGH W. Phytoremediation of Nitrate Contaminated Groundwater by Desert Phreatophytes. Department of Energy under DOE contract no. DE-AC13-96GJ87335. USA; 2001.

MUNZ PA. Onagraceae. En: *Flora de Ecuador. Opera Botánica* 141 ser. B No. 3; 1974.

OSPINA N, PEÑA E, BENITEZ R. Efecto de la salinidad en la capacidad de bioacumulación de plomo en el alga verde *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey (Chlorophyceae, Cladophorales). *Actual Biol.* 2006;28(84):17-25.

PEÑA EJ. Physiological ecology of mangrove associated macroalgae in a tropical estuary [Tesis doctoral]. Estados Unidos. University of South Carolina; 1998.

PEÑA EJ, ZINGMARK R, NIETCH C. Comparative photosynthesis of two species of epithic macroalgae on mangrove roots during submersion and emersion. *J Phycol.* 1999;35:1206-1214.

RASKIN I, KUMAR N, DUSHENKOV V, SALT DE. Bioconcentration of heavy metals by plants. *Curr Opin Biotechnol.* 1994;5:285-290.

REIGOSA M, PEDROL N, SÁNCHEZ A. La ecofisiología Vegetal. Una ciencia de síntesis. Universidad del Vigo. Editorial Thomson; 2003.

SANCLEMENTE MA. Evaluación del crecimiento y la eficiencia fotosintética de la macrófita emergente *Ludwigia decurrens* bajo diferentes condiciones de nitrógeno a nivel de laboratorio [trabajo de grado]. Cali-Colombia: Departamento de Biología, Facultad de ciencias, Universidad del Valle; 2005.

SHINY KJ, REMANI KN, JALAJA TK, SASIDHARAN VK. Removal of Chromium by two aquatic pteridophytes. *J Environ Sci Eng.* 2004;46(3):249-251.

SIMPSON R, LAMBERS H, DALLING M. Nitrogen Redistribution during Grain Growth in Wheat (*Triticum aestivum* L.): IV. Development of a Quantitative Model of the Translocation of Nitrogen to the Grain. *Plant Physiol.* 1983;71:7-14.

STATSOFT INC. Statistica, versión 5.1. Estados Unidos; 1997.

SWANK J, BELOW F, LAMBERT R, HAGEMAN R. Interaction of Carbon and Nitrogen Metabolism in the Productivity of Maize. *Plant Physiol.* 1982;70:1185-1190.

TAIZ L, ZIEGER E. *Plant Physiology*. 3 ed. Estados Unidos: Sinauer Associates, Inc.; 1998.

TOLLEY L, RAPER D. Utilization of Ammonium as a Nitrogen Source : Effects of Ambient Acidity on Growth and Nitrogen Accumulation by Soybean. *Plant Physiol.* 1986;82:54-60.

TOTH VR, MESZAROS I, VERES S, NAGY J. Effects of the available nitrogen on the photosynthetic activity and xanthophyll cycle pool of maize in field. *J Plant Physiol.* 2002;159:627-634.

TRAPÁNI N, HALL AJ, WEBER M. Effects of constant and variable nitrogen supply on sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaf cell number and size. *Ann Bot.* 1999;84:599-606.

VOLENEC JJ, OURRY A, JOERN BC. A role for nitrogen reserves in forage regrowth and stress tolerance. *Physiol Plant.* 1996;97:185-193.

VOS J, BIEMOND H. Effects of nitrogen on development and growth of the potato plant. 1. Leaf appearance, expansion growth, life spans of leaves and stem branching. *Ann Bot.* 1992;70:27-35.

WALLEY F, YATES T, GROENIGEN JV, KESSEL CHV. Relationships Between Soil Nitrogen Availability Indices, Yield, and Nitrogen Accumulation of Wheat. *Soil Sci Soc Am J.* 2002;66:1549.

WALTER T. *Flora Caroliniana* Walter, secundum; 1788.

