

**CRECIMIENTO Y POTENCIAL REPRODUCTIVO DE LA BORA
(*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) (PONTEDERIACEAE) EN ALGUNAS
LAGUNAS DE LA PLANICIE DE INUNDACIÓN DEL TRAMO MEDIO, RÍO
ORINOCO, VENEZUELA**

**GROWTH AND REPRODUCTIVE POTENTIAL OF WATER HYACINTH (*Eichhornia
crassipes* (Mart.) SOLMS) (PONTEDERIACEAE) IN SOME LAGOONS AT FLOODPLAIN
OF THE MIDDLE ORINOCO RIVER, VENEZUELA**

JULIO C. RODRÍGUEZ R.¹, MALYURIS CHIRE², SABRINA RODRÍGUEZ², ALFREDO GUILARTE²

*Universidad de Oriente, ¹ Núcleo de Nueva Esparta, Centro Regional de Investigaciones Ambientales,
Guatamare, Isla de Margarita, Venezuela. ² Núcleo de Sucre, Escuela de Ciencias, Departamento de Biología,
Cumaná, Venezuela. E-mail: juliorod58@gmail.com*

RESUMEN

La bora (*Eichhornia crassipes*) crece naturalmente en la planicie inundable del Tramo Medio del río Orinoco. Su amplia distribución y biomasa impacta en las comunidades aledañas a estos ecosistemas lénticos. El crecimiento reproductivo y vegetativo, la biología floral y la fecundidad de la bora fueron determinadas en el período enero-julio de 2005, durante la época de sequía, en las lagunas Castellero, Teja y Tejita, cercanas a la población de Caicara del Orinoco. Se confinaron inicialmente cinco rosetas de la bora en jaulas de exclusión y se contabilizaron el número de rosetas hijas y la biomasa seca (g.m²) a los quince, treinta, sesenta y noventa días después de la siembra. En áreas de las lagunas con mayor intensidad de floración se contaron el número de plantas florecidas, no florecidas y fructificadas. Se observó la distribución espacial de los estambres y estigma para determinar el fenómeno de heterostilia. El número de plantas y la biomasa se duplicaron en un promedio de 20 y 24 días, respectivamente. El mayor crecimiento en rosetas m² se registró en los meses de enero y febrero, y en biomasa en febrero y mayo. Es frecuente encontrar plantas florecidas en los meses de sequía y ocasionalmente en la época de lluvia. De los tipos de heterostilia, únicamente se encontraron plantas con flores mesostila. La reproducción de la bora es principalmente vegetativa y las semillas son raramente encontradas en las cápsulas.

PALABRAS CLAVE: Crecimiento reproductivo, crecimiento vegetativo, fecundidad, heterostilia.

ABSTRACT

The water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) grows naturally in some floodplains of the middle Orinoco River. Its widespread distribution and biomass is causing a great impact in the towns near these lentic ecosystems. The vegetative growth, floral biology and fecundity of *E. crassipes* were determined in the Castellero, Teja and Tejita lagoons near Caicara del Orinoco, from January to July 2005, during the dry season. Plants were placed at initial density of five rosettes in floating baskets in the floodplains and the number of daughter plants (g. m⁻²) and dry biomass m⁻² were determined at fifteen, thirty, sixty and ninety days after seeding. The number of plants with and without flowers or fructified were counted in areas of the lagoons with the highest flowering intensity. The spatial distribution of stamens in relation to the stigma were observed in order to determine the presence of heterostyly. The number of water hyacinth plants and weight can double in an average of 20 and 24 days, respectively. The fastest growth rate (rosettes m⁻²) was found in January and February while the major growth rate in dry weight m⁻² was recorded in February-May. It is frequent to find inflorescences in the dry season and occasionally in the wet season. From the kinds of heterostyly only plants with mesostyle flowers were found. The reproduction of water hyacinth is mainly vegetative and seeds are scarcely found in the capsules.

KEY WORDS: Reproductive growth, vegetative growth, fecundity, heterostyly.

INTRODUCCIÓN

Eichhornia crassipes ("bora") es una planta acuática flotante libre, algunas veces adheridas al sustrato, cuyo crecimiento y desarrollo se da preferentemente en ambientes lénticos. Su cobertura, en estado natural de crecimiento, forma parte del equilibrio ecológico en el medio acuático donde habita, al desempeñar un papel fundamental en la cadena trófica como productor primario y proporcionar directa o indirectamente alimento, refugio, sitios de reproducción, entre otros, para numerosos

organismos acuáticos explotables (Velásquez 1994). Sin embargo, la cobertura y densidad de la bora puede incrementar excesivamente por el aporte de nutrientes (principalmente nitrógeno y fósforo) y materia orgánica producto de la actividad antrópica sobre los sistemas hidrológicos (Penfound y Earle 1948).

El control de la excesiva cobertura y densidad de la bora es necesario para eliminar sus efectos adversos sobre el ambiente, tales como la pérdida de agua por evapotranspiración, la sedimentación e invasión de

plantas terrestres que aceleran las etapas sucesionales, la interferencia de los movimientos de embarcaciones con fines de recreación, transporte y pesca, la obstaculización en el funcionamiento de las obras hidroeléctricas y de irrigación, la creación de condiciones de estancamiento de agua por la acumulación de grandes cantidades de materia orgánica, el impedimento del proceso fotosintético debajo de densos cuerpos flotantes. También causa problemas en la salud pública al favorecer el desarrollo de poblaciones de animales, principalmente de insectos vectores de enfermedades (Gutiérrez *et al.* 2000).

El uso de agentes biológicos, tales como *Nechetina eichhorniae* y *N. bruchi* han controlado exitosamente la cobertura y densidad de la bora en el río Nilo y cuerpos de agua de Papúa, Nueva Guinea y la India (Bashir y Bennett 1986, Jayanth 1988, Julien y Orapa 1999). En otros países, donde los controles biológicos no son efectivos, se han utilizados herbicidas y los métodos mecánicos (Ashton *et al.* 1979, Gopal 1987, Gutiérrez *et al.* 2000). Sin embargo, la estrategia de manejo más adecuada depende de la respuesta de la planta a los diferentes ambientes donde habita (Wilson *et al.* 2005).

Las planicies de inundación del río Orinoco son susceptibles a cambios importantes cuando son utilizadas como receptoras de aguas residuales urbanas, causando una excesiva proliferación de plantas acuáticas y ocasionando problemas sobre la población que habita en el entorno de las lagunas. Tales son los casos de las lagunas El Medio y Los Francos del tramo bajo del río Orinoco, aledañas al casco urbano de Ciudad Bolívar y las lagunas La Teja, La Tejita y Castellero del tramo medio del río Orinoco cercanas a la población de Caicara del Orinoco (Rodríguez y Betancourt 1999), las cuales se han utilizado como vertederos de aguas residuales, haciendo que *E. crassipes* sea el pleustófito libre más frecuente y predominante durante todo el año al formar densas poblaciones que cubren parcial o totalmente esas lagunas.

Aunque a nivel mundial existen numerosas investigaciones sobre la biología, el crecimiento, productividad y ecología de *E. crassipes* (Penfound y Earle 1948, Gay 1960, Chadwick y Obeid 1966, Bock 1969, Knipling *et al.* 1970, Tag El Seed y Obeid 1975, Wolverton y McDonald 1978, Lallana 1980a,b, Lallana y Marta 1980, Reddy y Tucker 1983, Neiff y Poi de Neiff 1984, Rodríguez 1994, Rodríguez 1996, Rodríguez y Betancourt 1999, Gutiérrez *et al.* 2000, Wilson *et al.* 2005, Rodríguez *et al.* 2011), la mayoría de ellas se han realizado bajo condiciones experimentales de laboratorio. En tal sentido, la presente investigación estudia esta planta bajo

condiciones climatológicas y ambientales naturales, para conocer sus respuestas a estímulos locales que contribuyan al establecimiento de planes de recuperación de los cuerpos de aguas afectados, determinando la extensión de la proliferación mediante la evaluación de su reproducción vegetativa, biología floral y la capacidad de generación de semillas en las lagunas La Teja, La Tejita y Castellero en el tramo medio del río Orinoco.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita (Fig. 1) que ocupan una planicie de cota inferior a los 60 metros sobre el nivel del mar, localizadas en el tramo medio del río Orinoco. El clima local es biestacional, con temporadas de sequía y de lluvia bien definidas, tal como se observa en el climadiagrama de Gausson para Ciudad Bolívar (Fig. 2), donde la temporada de sequía se extiende desde noviembre hasta abril y la temporada de lluvia se ubica entre mayo y octubre. Este comportamiento es típico para la extensión de la cuenca del Orinoco que corresponde al estado Bolívar y está relacionado con la profundidad de las lagunas (Rodríguez *et al.* 2011).

La profundidad de las lagunas varía entre 2 y 10,40 m dependiendo de la crecida del río Orinoco; la transparencia del agua entre 0,2 y 2,5 m, siendo los meses con menor promedio de febrero a mayo; la temperatura del agua oscila entre 25,5°C y 32,5°C, presentando los meses de enero y febrero los menores promedios 27,6°C y 27,8°C, respectivamente. El oxígeno disuelto en el agua presenta valores mensuales entre 0,1 y 8,9 mg/L, encontrándose los menores en los meses de enero, junio y marzo; el pH oscila entre 3,65 y 7,00 siendo febrero y marzo los meses con valores más altos (6,76 y 6,88, respectivamente). Los valores de nitrógeno y fósforo total oscilan entre 8,89 y 154,84 $\mu\text{mol.L}^{-1}$; 0,74 y 8,02 $\mu\text{mol.L}^{-1}$, respectivamente (Rodríguez y Betancourt 1999).

Durante los meses enero-julio de 2005, en tres sectores diferentes de las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita, se ubicaron cuatro jaulas de exclusión de 1 m² de superficie y 0,50 m de profundidad, con su respectiva réplica, confinándose en cada una de ellas cinco rosetas con peso y longitud total promedio de 150 g y 20-25 cm respectivamente.

El período de cosecha se realizó tomándose las jaulas a los quince, treinta, sesenta y noventa días respectivamente. A las rosetas hijas de las plantas iniciales, luego de limpiarles sus raíces, se les determinó el peso seco por gravimetría.

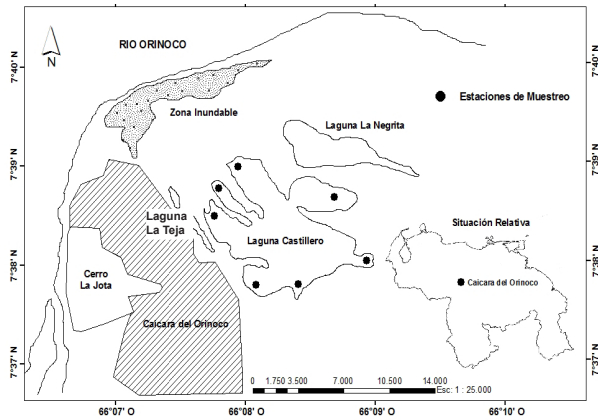


Figura 1. Ubicación geográfica de las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita.

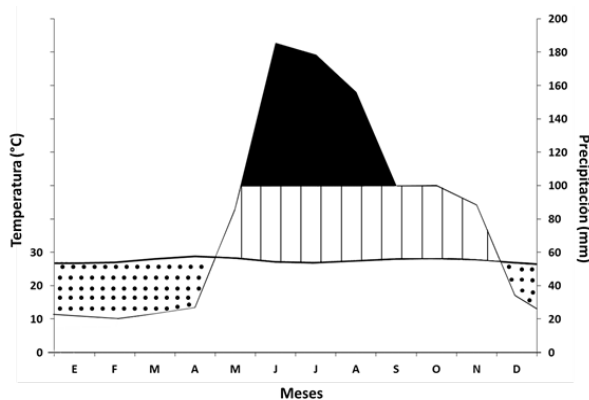


Figura 2. Climadiagrama de Gausson, Ciudad Bolívar (43 msnm). Temperatura y precipitación promedio anual: $27,56 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ y $1.016,91 \pm 210$ mm (período 1994-2007). Fuente: Estación Meteorológica FAV, aeropuerto de Ciudad Bolívar. Estación de sequía (área punteada), estación de lluvia (área de rayado vertical) y estación superhúmeda (área de color negro).

Con las cosechas a los 15 días de cada mes, se comparó el crecimiento mensual; mientras que las cosechas de 15, 30, 60 y 90 días se utilizaron para construir el modelo logístico del crecimiento de las poblaciones en estudio en cada laguna, dependiente de la densidad, expresado en rosetas m^{-2} y en peso seco ($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$). El modelo experimental incluyó la determinación de la tasa relativa de crecimiento (TRC) y la capacidad de carga o densidad asintótica (K) (Gutiérrez *et al.* 1989). Para fines comparativos se calculó la tasa relativa de crecimiento porcentual (TRC, $\% \text{días}^{-1}$) y el tiempo de duplicación (TD, días) (Mitchell 1978).

Para la caracterización de la reproducción sexual, en siete estaciones se lanzó una cuadrata de 1 m^2 , a lo largo de tres transectos por cada estación, delineados en forma perpendicular a las áreas donde se observó mayor intensidad de floración.

Las plantas fueron recolectadas, contadas y

clasificadas como plantas con flores, sin flores y fructificadas, a las que se les determinó la longitud total y peso seco de hojas y raíces. A las plantas florecidas, adicionalmente se les determinó la longitud de las espigas, el número de flores por espiga. La proporción del tipo de heterostilia se obtuvo tomando al azar muestras de tres inflorescencias de cada lance en áreas pequeñas.

Se efectuaron mediciones de los tipos de flores utilizando una lupa binocular y una regla milimétrica. Se midió la longitud de los filamentos estaminales desde su lugar de inserción hasta las anteras, además de la longitud del estilo tomada desde la base de inserción del ovario. En cada espiga, las mediciones se practicaron sobre tres flores, dispuestas en el extremo distal, proximal y parte media. Se observó la distribución espacial de los estambres y estigmas en las flores para diferenciar los tipos de heterostilia según Lallana y Marta (1980).

A las plantas con flores, también se les contabilizó el número de pedúnculos florales y el número de flores/pedúnculo floral; mientras que a las plantas fructificadas se les contó el número de semillas/cápsula.

Se relacionaron los datos de la longitud de las hojas y longitud de las plantas con el pedúnculo floral, así como también los datos de la longitud del pedúnculo floral con el número de flores a través de un análisis de regresión simple.

A través de los datos del crecimiento (rosetas m^{-2} y $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) a los 15 días de enero a julio, del número de inflorescencias/ m^2 mensual y de la estacionalidad de la floración, se aplicó un análisis de varianza (Modelo I). Los valores significativos fueron comparados por el procedimiento de prueba simultánea Duncan ($p < 0,05$). Los cálculos se hicieron utilizando el paquete estadístico Software Statgraphic Centurión XV.

RESULTADOS

El crecimiento, tanto en densidad como en peso seco de la bora entre las tres lagunas no se diferenció significativamente ($p > 0,05$) por lo que se combinaron los datos del crecimiento de las rosetas m^{-2} y $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$.

El crecimiento de las plantas de bora (rosetas m^{-2} y $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) a los 15 días, se diferenció significativamente ($p < 0,05$) entre los meses enero a julio. Con respecto al crecimiento en rosetas m^{-2} , la prueba a posteriori Duncan ($p < 0,05$) separó tres grupos de meses, donde enero se

diferenció como el de mayor promedio en la tasa relativa de crecimiento (TRC = 5,8% día⁻¹) y donde las plantas duplicaron, en un tiempo menor, el número de rosetas (TD = 12 días); en febrero hubo un incremento moderado (TRC = 3,9% día⁻¹ y TD = 18 días); mientras que los meses marzo, junio y julio formaron un grupo con el menor promedio de la tasa relativa de crecimiento (TRC = 3% día⁻¹) y donde tardó mayor tiempo en duplicar el número de rosetas m⁻² (TD = 23 días). En cuanto al crecimiento en peso seco (g.m⁻²), la prueba a posteriori Duncan ($p < 0,05$) separó dos grupos homogéneos, determinándose que los meses de febrero y mayo se diferenciaron como el grupo de mayor tasa relativa de crecimiento (TRC) y en donde se logró el menor tiempo de duplicación (TD) de la biomasa (6,6 g.m⁻² y 10 días, respectivamente); mientras que enero, marzo, abril, junio y julio formaron el grupo donde se encontró la menor tasa relativa de crecimiento y el mayor tiempo que tarda en duplicar el peso (1,9 g.m⁻² y 36 días, respectivamente). La densidad asintótica (capacidad de carga) tanto en rosetas m² como en g.m⁻² resultó ser de: 3-5,8% y 1,9-6,6% por día, 12-23 y 10-36 días, 70-120 plantas m² y 66-70 g.m⁻², respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de la bora tanto en número de rosetas m⁻² como en peso seco (g.m⁻²) en las lagunas Castellero, Teja y Tejita del Tramo Medio, río Orinoco.

Parámetros	Rosetas m ⁻²			Peso seco (g.m ⁻²)	
	Meses			Meses	
	Ene	Feb	Mar-Jun-Jul	Feb-May	E-M-A-Jun-Jul
TRC (% día ⁻¹)	5,8	3,9	3	6,6	1,9
TD (días)	12	18	23	10	36
K	95	120	70	70	66

TRC: Tasa Relativa de Crecimiento, TD: Tiempo de Duplicación, K: Carga Máxima. Ene: enero, Feb: febrero, Mar-Jun-Jul: marzo-junio-julio, Feb-May: febrero-mayo, E-M-A: enero-marzo-abril.

Diversos factores que afectan la capacidad de carga y la tasa de crecimiento (luz, humedad, ataque de insectos y patógenos, alelopatía, vientos, corrientes superficiales del agua, competencia intraespecífica, entre otros) no se tomaron en consideración para esta investigación. Sin embargo, a través de un modelo matemático general se predijo el crecimiento tanto en plantas por m⁻² como en g.m⁻² para las tres lagunas estudiadas. Al no encontrarse diferencias significativas ($p > 0,05$) entre los valores observados y los calculados por la ecuación matemática, el crecimiento de la bora se ajusta al modelo logístico de crecimiento (Fig. 3 y 4).

Las características reproductivas sexuales de las

plantas de bora entre las tres lagunas estudiadas fueron estadísticamente similares ($p > 0,05$), por lo que se hizo un pool de muestras para la determinación general del potencial reproductivo.

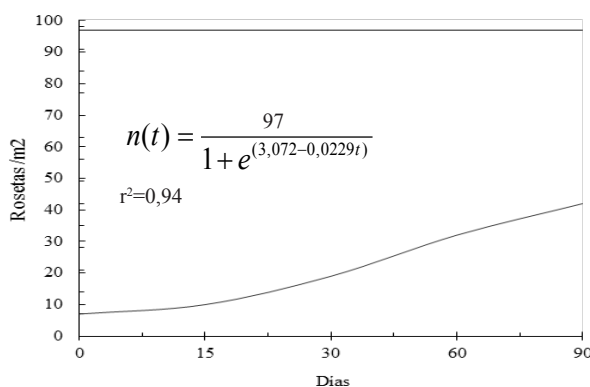


Figura 3. Modelo de crecimiento logístico para la densidad (rosetas.m⁻²) de bora en las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita. n(t): Crecimiento en un tiempo t. r²: Coeficiente de determinación.

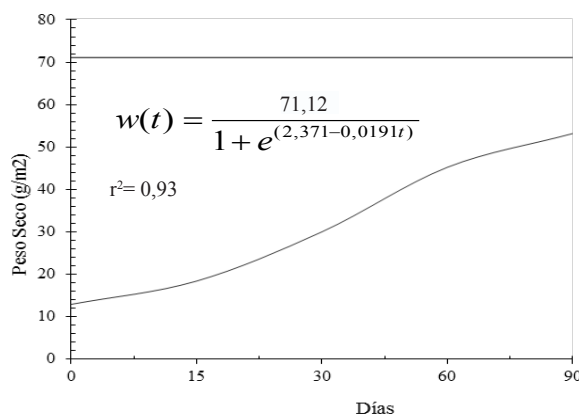


Figura 4. Modelo de crecimiento logístico para el peso seco (g m⁻²) de bora en las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita. w(t): Crecimiento en un tiempo t. r²: Coeficiente de determinación.

Se encontró marcada estacionalidad en la floración de la bora ($p < 0,05$). La prueba a posteriori Duncan ($p < 0,05$) diferenció el mes de marzo como el de mayor promedio de inflorescencias/m². Abril y mayo formaron un grupo homogéneo con porcentajes de frecuencias moderadas de floración; mientras que el menor porcentaje de floración se presentó en el grupo formado por los meses de enero, febrero, junio y julio (Fig. 5).

Las inflorescencias se observaron en las plantas con tamaño de 10 cm a mayor de 70 cm de longitud total, siendo más frecuente encontrar inflorescencias en plantas con 21-30 cm, pero en menor frecuencia las

plantas florecidas mayores de 51 cm (Fig. 6). Existe relación lineal significativa entre la longitud de la hoja y el pedúnculo floral ($p < 0,001$), la longitud total de la planta y el pedúnculo floral ($p < 0,05$) y entre la longitud del pedúnculo floral y el número de flores ($p < 0,05$) de la bora (Tabla 2).

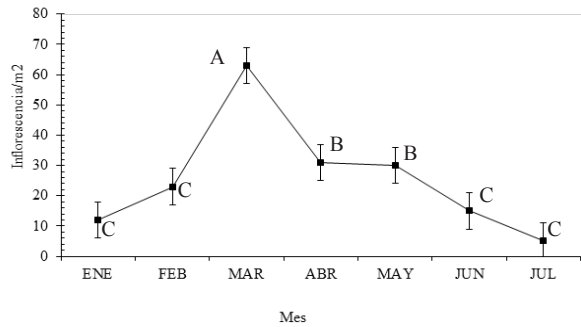


Figura 5. Estacionalidad de la floración de bora en las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita. Líneas verticales: límites de confianza al 95%. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas significativas (prueba de Duncan, $p < 0,05$).

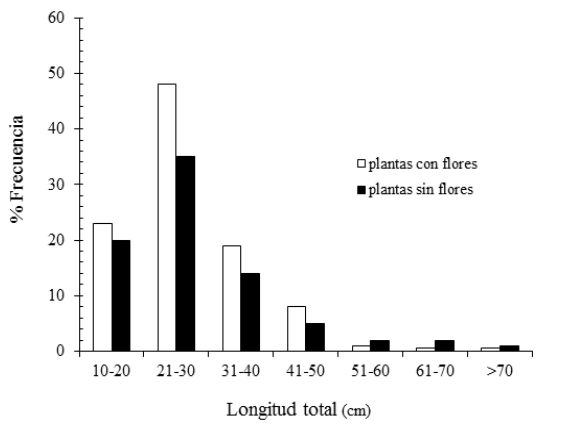


Figura 6. Porcentajes de las frecuencias del tamaño de las plantas con flores y sin flores de bora en las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita.

Tabla 2. Resumen estadístico de la relación entre los caracteres morfométricos de las plantas de la bora y su estructura floral.

Relación	Ajuste	a	b	t	F	r ²
LPF-LH	Lineal	-0,0508	0,868	23,247***	540,423***	0,83
LTP-LPF	Lineal	0,9175	0,5878	12,649**	159,648***	0,59
LPF-NºF	Lineal	2,1177	0,22	14,569**	212,259***	0,65

Longitud del pedúnculo floral (LPF), Longitud de la hoja (LH), Longitud total de la planta (LTP), Número de flores (Nº F), Intersección (a), Pendiente (b), Prueba de Student (t), Prueba de Fisher (F) y Coeficiente de determinación (r²), ** = ($p < 0,05$), *** = ($p < 0,001$).

El número de flores/inflorescencias varió de 5 a 35 y las plantas más frecuentes fueron aquellas que presentaron

de 7 a 11 flores, mientras que las menores ocurrencias fueron las de 22 a 35 flores (Fig. 7). De un total de 2.794 cápsulas examinadas, 2.659 (95%) no contenían semillas. En las cápsulas que presentaban semillas (5%), fue más frecuente encontrar de 1 a 21 semillas y rara vez con más de 60 semillas (Fig. 8).

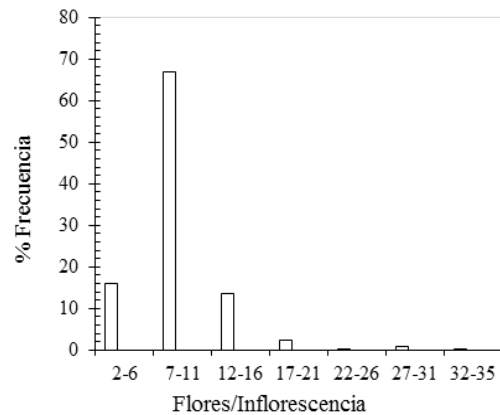


Figura 7. Porcentaje del número de flores por inflorescencia de las plantas de bora en las lagunas Castellero, la Teja y la Tejita.

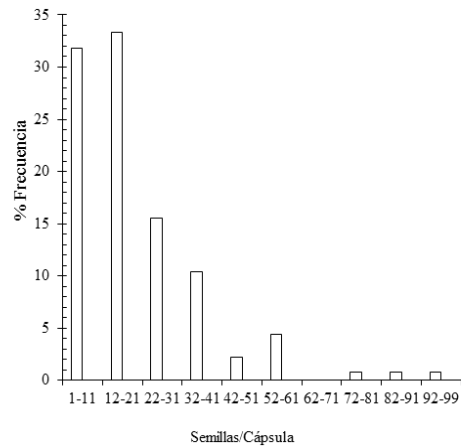


Figura 8. Porcentaje del número de semillas/cápsula de las plantas de bora en las lagunas Castellero, la Teja y la Tejita.

De los diferentes tipos de heterostilia, se encontraron únicamente flores mesostilas con una longitud media del estilo de 2,95 cm; mientras que el tamaño promedio de los estambres largos y cortos fueron de 2,27 cm y 0,73 cm respectivamente (Tabla 3).

Tabla 3. Longitud promedio (cm) de los estambres y del estilo en flores de *Eichhornia crassipes* en las planicies de inundación del Tramo Medio, Río Orinoco.

	Estambres largos	Estambres cortos	Estilo
Media ± DS	2,27 ± 0,30	0,73 ± 0,22	2,95 ± 0,47
Rango	1,5-3,4 (n = 66)	0,4 -1,4 (n = 66)	2,0-3,7 (n = 66)

DS: Error estándar.

DISCUSIÓN

Las diferencias mensuales en el crecimiento de *Eichhornia crassipes* podría tener su explicación en la variación hidrométrica de las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita. El bajo nivel de las aguas de las lagunas, durante la época de sequía (noviembre-abril), causa el enraizamiento al sustrato de las plantas de la bora, lo que contribuye al incremento de la cobertura por reproducción vegetativa (Rodríguez 1996). Betancourt (1997) encontró durante los meses de sequía mayor producción de plantas de la bora con tallas menores de 20 cm en la laguna Castellero, facilitado por el bajo nivel de profundidad que favorece su multiplicación, la cual produce con el tiempo una estratificación morfológica de las plantas en la cobertura, desde los márgenes hacia el espejo de agua de la laguna. En época de lluvia, esta cobertura estratificada desaparece por el incremento del nivel de las aguas que desarraiga las plantas de la bora, las cuales son esparcidas por el viento y las corrientes. La fragmentación de los frágiles estolones hace que las plantas de menor tamaño sean arrastradas, no sólo hacia diferentes zonas de la laguna y sitios inundados por la crecida del río, sino también al cauce de éste, cuando hace contacto con la laguna. Esto podría explicar la ocurrencia de la menor producción de rosetas durante el periodo de lluvia (mayo a octubre).

Por otra parte, los máximos promedios del crecimiento en peso seco coinciden con las mayores concentraciones de nitrito y nitrato reportados por Rodríguez (1996) en la laguna Castellero durante los meses de febrero y mayo; mientras que, los mayores promedios del crecimiento en rosetas m⁻² coinciden con los altos valores de nitrógeno total encontrados en la laguna en los meses de enero y febrero por el mismo autor. De igual modo, señala que las variaciones mensuales de la biomasa no se correlacionan significativamente con la temperatura, el oxígeno y el pH de la laguna; sin embargo, la biomasa se asocia a los cambios de profundidad y de transparencia. Esto es de esperarse, puesto que durante la temporada de sequía la entrada de agua hacia la laguna disminuye y por efecto de los vientos alisios el agua se torna turbia (Rodríguez y Betancourt 1999).

El carácter oligotrófico de las tres lagunas estudiadas (Rodríguez y Betancourt 1999), en comparación con diversos cuerpos de agua señalados por otros autores, puede tener discrepancia en cuanto a la estimación de los parámetros de crecimiento de la bora, debido a las variaciones en las características físico-química del agua, las diferencias climáticas y geomorfológicas. En este

trabajo, se encontraron valores del tiempo de duplicación y la tasa relativa de crecimiento de las plantas de bora (12-23 días y 3-5,8% en densidad; 10-36 días y 1,9-6,6% en peso seco) superiores a los estimados por Penfound y Earle (1948) en California. Bock (1966), en Jamaica, estimó un incremento en el peso seco de 9,9% diario y una duplicación de 7 días en el mes de junio; Millán (1980), en la represa El Guamo, Venezuela y Haller (1990) en Florida, estimaron el tiempo de duplicación de la planta en 10-15 días, con una tasa de crecimiento que varió entre 4,7 y 5,2% por día. Batanouny y El-Fiky (1975, citado por Rodríguez 1996), en el río Nilo, observaron un crecimiento de la bora de 7,5 y 6,8% por día, y una duplicación de 9 y 10 días en el mes de septiembre.

Los modelos de crecimiento, tanto en plantas m⁻² como en g.m⁻² de la bora, desarrollados para las tres lagunas estudiadas, definen un crecimiento lento en los 15 días de iniciado el confinamiento, posiblemente debido a la adaptación y/o aclimatación de las plantas, seguido de un crecimiento rápido, entre los 15 a 60 días. Después de los 60 días, el crecimiento se hace mínimo cuando el espacio comienza a saturarse de plantas (Gutiérrez *et al.* 1989). En éste último periodo se observó que la longitud de las plantas se incrementa, posiblemente debido a la competencia intraespecífica por espacio, luz y nutrientes. Pérez del Viso *et al.* (1968), Tucker (1981) y Rodríguez (1996) coinciden en señalar que cuando un espacio confinado se satura de plantas, el crecimiento horizontal y el número de plantas hijas permanecen casi constantes, pero se incrementa verticalmente el tamaño de los peciolo de las hojas. Esto trae como consecuencia que la tasa de cambio de biomasa en peso seco y número de plantas no ocurra paralelamente (Rodríguez *et al.* 2011).

La baja frecuencia de floración de las plantas de mayor tamaño, en comparación con aquellas de menor tamaño, posiblemente se deba a la poca intensidad de luz que incide sobre el rizoma de las plantas grandes, y que no es lo suficientemente óptima para equilibrar hormonalmente a la planta y estimular el florecimiento (Penfound y Earle 1948).

No se tienen claramente identificados los factores que inciden en la floración de la bora. Posiblemente, el tamaño de la raíz de la planta y los altos niveles de azúcares libres en el rizoma pueden ser indicadores del florecimiento (Luu y Getsinger 1990). Por otra parte, se piensa que la relación de la biomasa seca tallo-raíz de las plantas de la bora es indicativo de floración, ya que en los meses de sequía donde hay mayor disponibilidad de nutrientes orgánicos, la parte aérea predomina sobre la radical (relación tallo/raíz),

indicando un crecimiento en altura y biomasa de las hojas y el rizoma que activa el periodo de floración (Lallana 1980). Rodríguez y Betancourt (1999) encontraron en la laguna Castellero las mayores concentraciones de nutrientes y de materia orgánica en descomposición durante la época de sequía, coincidiendo con el periodo mayor intensidad de floración de la bora; mientras que, en la época de lluvia, es raro observar floración.

El potencial de reproducción sexual de *Eichhornia crassipes*, al contrario de la reproducción vegetativa, parece ser reducido debido al alto porcentaje de cápsulas sin semillas y el bajo contenido de semillas por cápsulas, sin embargo, probablemente suficientes para mantener la variabilidad genética de las poblaciones, lo cual es frecuente en este tipo de plantas. Estos valores son mayores que los señalados por Rodríguez (1996), quien encontró un bajo potencial reproductivo de las plantas de la bora en la laguna Castellero, debido a que el 69,86% de las cápsulas no contenían semillas, encontrándose de 10 a 20 semillas/cápsulas, a pesar de haberse incrementado el número de inflorescencias/plantas entre 2 y 4, principalmente en aquellas plantas fijadas al sustrato cenagoso por el bajo nivel hidrométrico de la laguna durante la época intensa de sequía (marzo-abril).

Otros factores que podrían contribuir con el incremento de la producción de semillas en las plantas de la bora es la presencia de polinizadores, como la abeja *Apis mellifera*, la cual en el área de estudio se observó principalmente entre los meses de febrero a mayo; sin embargo, se mantuvo la baja fecundidad. Barrett (1980) examinó 7.750 flores de la bora en Stockton, California, determinando una estacionalidad en la producción de semillas. El 45,9% produjo cápsulas con un promedio de 44,2 semillas, señalando a los insectos como los principales agentes polinizadores de las flores, entre ellos la abeja *Apis mellifera*. Label y Obeid (1975, citado por Barrett 1980) señalan que la baja obtención de semillas puede relacionarse con la alta temperatura y la baja humedad durante el florecimiento. Barrett (1980) encontró, en flores polinizadas a 20 y 25°C, una proporción grande de granos de polen germinando después de 8 horas y en algunos, el tubo polínico había alcanzado el óvulo; sin embargo, en las flores polinizadas a 5 y 10°C, ocurrió la germinación del polen después de 32 horas, sin penetración del tubo polínico en el tejido estilar. De acuerdo a lo señalado por Barrett (op. cit), Rodríguez (1994) informó que la temperatura del agua de la laguna Castellero, oscila entre 28 a 30°C y la del aire en un rango de 29 a 36°C, probablemente, a estas temperaturas altas se inhiba la fecundación.

Es posible que, al haber un solo tipo de flor, explicaría el porcentaje bajo de semillas en las cápsulas de *Eichhornia crassipes* en las tres lagunas estudiadas.

El fenómeno de heterostilia en la bora es un hecho común y frecuente que pudiese afectar la reproducción sexual; no siempre es posible encontrar los tres tipos de flores en un mismo ambiente y en una misma planta. El hecho de que en nuestro ambiente los diferentes tipos de heterostilia no se presentan, tiene que ver probablemente con lo distante que se encuentra del centro de origen y dispersión de la especie, donde se encontraría la mayor diversidad de formas (rebalses de los tramos del río Amazonas, Brasil); sin embargo, no puede descartar la influencia del ambiente en la manifestación del carácter (Lallana y Marta 1980). Penfound y Earle (1948), en California, encontraron que el 99% de las flores observadas eran mesostilas. Las plantas con flores brevistilas y mesostilas son las que aparentemente pueden autofecundarse en condiciones naturales, pero en el caso de las longistilas es necesaria la fecundación cruzada; este hecho tiene relación con la disposición de los estambres con relación al estigma (Lallana y Marta 1980). Barrett (1980) encontró que de 1.465 flores autopolinizadas naturalmente, el 92,6% produjeron cápsulas con un promedio de 133,6 semillas/cápsulas; mientras que, de 1081 flores polinizadas artificialmente, el 97,4% produjeron cápsulas con un promedio de 155,7 de semillas/cápsulas. Contrariamente, en este trabajo, de 2.794 cápsulas, el 95% no contenían semillas, y en las cápsulas que presentaban semillas fue más frecuente encontrar de 1 a 21 (Fig. 8).

La diferencia en la producción de semillas por autopolinización y polinización cruzada de flores en plantas de la bora se atribuye normalmente a los sistemas de auto incompatibilidad que reducen el número de óvulos que son fertilizados por la autopolinización, como resultado de la acumulación de mutaciones que afectan la semilla y la fertilidad del polen (Barrett 1980). Es probable que la alta tasa de propagación vegetativa complementa la baja producción de semillas de las plantas de la bora en las tres lagunas estudiadas, ocasionada por la incompatibilidad y la influencia de los factores climáticos, entre ellos, tanto la temperatura del agua como la del aire y la humedad relativa. Posiblemente, todas las plantas son idénticas genéticamente (proviene de un mismo clon) y por lo tanto impide una reproducción sexual exitosa.

CONCLUSIONES

El crecimiento por reproducción vegetativa de la bora se incrementa durante la época de sequía, principalmente

en los meses de enero y febrero.

El crecimiento de la bora, tanto en rosetas m² y g.m⁻², en las tres lagunas estudiadas, puede predecirse mediante el modelo matemático de crecimiento logístico.

Existe una marcada estacionalidad de la floración de la bora, siendo más frecuente encontrar plantas florecidas en los meses de sequía y ocasionalmente en la época de lluvia.

Las flores mesostilas fueron las únicas, de los tipos de heterostilia, que presentaron las plantas de bora en las lagunas Castellero, La Teja y La Tejita.

El potencial de reproducción sexual de la bora, al contrario de la reproducción vegetativa, está reducido en las tres lagunas estudiadas debido al alto porcentaje de cápsulas sin semillas y el bajo contenido de semillas por cápsula encontradas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASHTON PJ, SCOUT WE, STEYN DJ, WELLS RJ. 1979. The Chemical Control Programme against the water hyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms on Hartbeespoort Dam: historical and practical aspects. S. Afr. J. Sci. 75(3):303-306.
- BARRET S. 1980. Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth) fertility of clons of several regions. J. Appl. Ecol. 7(1):101-112.
- BASHIR MO, BENNETT FD. 1986. Biological control of water hyacinth on the White Nile, Sudam. In: Delfosse ES. (Ed.). Proceedings of the VI International Symposium on the Biological Control of Weeds, Agriculture Canada, Vancouver, Canada. 491-496 pp.
- BETANCOURT JA. 1997. Ecología de la bora, *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (Fam. Pontederiaceae) en la laguna Castellero, Edo. Bolívar. Venezuela. Trabajo de Grado, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente, Venezuela. pp. 104
- BOCK JH. 1966. An ecological study of *Eichhornia crassipes* with special emphasis on its reproductive biology. PhD Thesis, University of California, Berkeley, USA. 165 pp.
- BOCK JH. 1969. Productivity of the water hyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. Ecol. 50(1):460-464..
- CHADWICK M, OBEID M. 1966. A comparative study of the growth of *Eichhornia crassipes* and *Pistia stratiotes* L. in water culture. J. Ecol. 54(1):563-575.
- GAY PA. 1960. Ecological studies of *Eichhornia crassipes* Solms in the Sudan. I. Analysis of spread in the Nile. J. Ecol. 48(1):183-191.
- GOPAL B. 1987. Water hyacinth. Elsevier, Amsterdam. 567 pp.
- GUTIÉRREZ L, DÍAZ G, ROMERO F. 1989. Técnicas de evaluación del lirio acuático: densidad, cobertura y crecimiento. Informe técnico, IMTASARH, México. 101 pp.
- GUTIÉRREZ EL, RUIZ EF, URIBE EG, MARTÍNEZ JM. 2000. Biomass and productivity of water hyacinth and their application in control programs. In: Hill MP (Ed.). Proceedings of the Second IOBC Global Working Group on the Biological and Integrated Control of Water Hyacinth, ACIAR, Beijing, China. 102: 109-119 pp.
- HALLER B. 1990. Maintenance control of water hyacinth. Aquatics. 3(2):6-12.
- JAYANTH KP. 1988. Successful biological control of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) by *Noegetina eichhorniae* (Coleoptera: Curculionidae) in Bangalore, India. Trop. Pest. Manage. 34:263-266.
- JULIEN MH, ORAPA W. 1999. Successful biological control of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Papua New Guinea India by *Noegetina bruchi* and *Noegetina eichhorniae* (Coleoptera: Curculionidae). In: Spencer NR. (Ed.). Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds, Montana State University, Bozeman, Montana, USA. 1027 pp.
- KNIPLING EB, WEST S, HALLER WT. 1970. Growth characteristics, yield potential and nutritive content of water hyacinth. Soil Crop. Sci. Soc. FL. 30(1):51-63.
- LALLANA VH. 1980a. Productivity of the waterhyacinth *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, en una laguna isleña de la cuenca del río Paraná medio. I. Análisis

- del crecimiento. Bol. Soc. Arg. Bot. 20(1-2):99-107.
- LALLANA VH. 1980b. Productividad de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. en una laguna isleña del río medio. II. Biomasa y dinámica de población. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral. 5(1-2):73-81.
- LALLANA VH, MARTA M. 1980. Biología floral de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, en el río Paraná medio. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral. 11(1-2):73-81.
- LUU K, GETSINGER K. 1990. Seasonal biomass and carbohydrate distribution in water hyacinth: small scale evaluation. Technical Report A-90-1, U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS. 69 pp.
- MILLÁN AF. 1980. Evaluación de algunos parámetros físico-químico de las aguas del embalse "El Guamo" e influencia de la bora (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) en el proceso de eutrofización del embalse. Trabajo de Grado, Escuela de Ingeniería Agronómica, Universidad de Oriente, Venezuela. 182 pp.
- MITCHELL D. 1978. Aquatic weeds in Australia Inland water. Department. of Environment. Camberra, Housing and Community Australia Government Publishing Service. 112-198 pp.
- NEIFF JJ, POI DE NEIFF A. 1984. Cambios estacionales de la biomasa de *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms y su fauna en una laguna del Chaco, Argentina. Ecosur. 11(21-22):51-56.
- PENFOUND WT, EARLE TT. 1948. The biology of the water hyacinth. Ecol. Mongr. (18):448-472.
- PÉREZ DEL VISO R, TUR N, MANTOVI V. 1968. Estimación de la biomasa de hidrófitos en cuencas isleñas del Paraná medio. Physis. 28(76):219-222.
- REDDY KR, TUCKER JC. 1983. Productivity and nutrients uptake of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*). Aquat. Bot. 37(1):355-365.
- RODRÍGUEZ JC. 1994. Harvesting and drying hyacinths the natural ways. Aquaphyte. 14(2):4.
- RODRÍGUEZ JC. 1996. Estudios taxo-ecológico y de la dinámica poblacional de macrofitas acuáticas flotantes en la Laguna "Castillero" de Caicara del Orinoco, Edo. Bolívar, Venezuela. Informe del Consejo de Investigación, Universidad de Oriente, Venezuela. 177 pp.
- RODRÍGUEZ JC, BETANCOURT J. 1999. Caracterización físico-química de una laguna de inundación del tramo Orinoco medio y su relación con la biomasa de la cobertura de bora (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms). Interciencia. 24(4):243-250.
- RODRÍGUEZ JC, BETANCOURT J, GUILARTE AJ, MARCANO A. 2011. Cambios estacionales de la biomasa de bora (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) en una laguna de la planicie de inundación del tramo medio, río Orinoco (Venezuela). Ciencia. 19(4):264-276.
- TAG EL SEED M, OBEID M. 1975. Sexual reproduction of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms in the Nile. Weed Res. 15(1): 7-12.
- TUCKER C. 1981. Relationships between cultura density and the composition of the three floating aquatic macrophytes. Hydrobiol. 85(1):73-76.
- VELÁSQUEZ J. 1994. Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 992 pp.
- WILSON JR, HOLST N, REES M. 2005. Determinants and patterns of population growth in water hyacinth. Aquat. Bot. 81(1):51-67.
- WOLVERTON BC, McDONALD RC. 1978. Nutricional composition of water hyacinth grown on domestic sewage. Econ. Bot. 33(1):1-10.