

Fenología reproductiva y anatomía floral de las plantas *Aloe vera* y *Aloe saponaria* (Aloaceae) en Cumaná, Venezuela

Róger Velásquez-Arenas¹ & José Imery-Buiza²

1. Centro de Investigaciones Ecológicas Guayacán (CIEGUDO).
2. Laboratorio de Genética Vegetal, Departamento de Biología, Herbario IRBR, Universidad de Oriente, Núcleo de Sucre, Cumaná, 6101, Venezuela, Apdo, 245; jimeryb@cantv.net

Recibido 04-VIII-2007. Corregido 22-II-2008. Aceptado 31-VII-2008.

Abstract: Reproductive phenology and flower anatomy of the plants *Aloe vera* and *Aloe saponaria* (Aloaceae) in Cumana, Venezuela. The reproductive phenology and the floral anatomy of two species of *Aloe* kept under nursery conditions were analyzed in eastern Venezuela from September 2001 to September 2002. *A. vera* flowered between December and May; *A. saponaria* from November through August. In both species, the anthesis lasted 48 h., the anther dehiscence coincided with the opening of the perianth, the stigma receptivity was higher on the second day of anthesis and nectar production reached 0.34 ml/flower. In *A. vera* 228±77 yellow flowers on long scapes of 76±11 cm and with 1 – 3 shafts were observed; *A. saponaria* had 94 ± 33 orange flowers on more compact scapes with 3–5 shafts. The pollen/ovule ratio was 4 115.2 in *A. vera* and 3 247.1 in *A. saponaria*, thus they can be classified as compulsory xenogams. Frequent visits of *Apis mellifera*, *Trigona* sp., *Poliste* sp., *Eumenes* sp., *Vespa* sp., *Leucippus fallax* and *Amazilia tobaci* were recorded. Although both species showed a high production of pollen and nectar, and the presence of potential pollinators, by the end of the flowering period, fruits were only observed in *A. saponaria*, with a 12 % reproductive efficiency. Coupled with the stigmatic receptivity results and the preliminary intra and interspecific crossing experiments, this suggests the existence of protandry and self-incompatibility as reproductive barriers reducing endogamy in these species. Rev. Biol. Trop. 56 (3): 1109-1125. Epub 2008 September 30.

Key words: Reproductive biology, pollination, phenology, floral syndrome, mellitophilia.

El género *Aloe*, comprende unas 380 especies, distribuidas principalmente en regiones tropicales y subtropicales de África y Asia. En estos ambientes, el género *Aloe* se diversifica en un amplio espectro que incluye hierbas perennes, arbustos y árboles (Smith y Van-Wyk 1991). La especie *A. vera* (L.) Burm. f. (= *A. barbadensis* Mill.) se encuentra naturalizada a lo largo de la región del Mediterráneo y zona tórrida del nuevo mundo (Carter 1994). En Venezuela y otros países del Caribe, esta especie es valorada por sus propiedades curativas y uso ornamental.

En general, los estudios preliminares han caracterizado a las plantas de *A. vera* como hierbas suculentas de uso medicinal, que

presenta flores amarillas de 2.5 cm de largo, agrupadas en racimos individuales o compuestos sobre escapos erguidos de 60 a 100 cm de alto, perianto tubular, estambres excertos y frutos capsulares dehiscentes, oblongos y triangulares con semillas elipsoidales y aplanadas (Sanabria 1978; Schnee 1984; Hoyos 1985; Sánchez 1999). Las plantas de *A. saponaria* se han descrito como hierbas medianamente suculentas, de uso ornamental, que se caracterizan por presentar inflorescencias erectas, simples o ramificadas de 60 cm de alto, con flores colgantes de color anaranjado-escarlata a rojo-escarlata de 3-4 cm de largo, forma tubular y frutos verdosos en forma de cápsulas dehiscentes (Hoyos 1982).

La escasa información sobre fenología reproductiva y morfología floral de las especies del género *Aloe* introducidas en América, aunado a la importancia agroindustrial de *A. vera* y a la necesidad de generar variabilidad genética para mejorar la tolerancia a enfermedades bacterianas, motivaron la realización del presente trabajo con el objetivo de analizar la fenología reproductiva y aspectos anatómicos florales en plantas de *A. vera* y *A. saponaria*, cultivadas en condiciones de vivero en un banco de germoplasma en el oriente de Venezuela.

MATERIAL Y MÉTODOS

Material vegetal: se utilizaron 50 plantas adultas por especie, cultivadas en macetas plásticas en el vivero del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente, ubicado a 10°28'03" N, 64°10'15" W, Cumaná, Venezuela. Las condiciones ambientales de este vivero corresponden a las de un bosque muy seco tropical, intervenido parcialmente para su funcionamiento y con las labores típicas de un centro de conservación *ex situ*. Las plantas de *A. vera*, provenían originalmente de una población naturalizada a 10°34'21" N, 64°10'15" O en la península de Araya y las de *A. saponaria* fueron adquiridas en un vivero comercial de la ciudad de Cumaná. Ambas especies se identificaron según Carter (1994), Van-Wyk y Smith (1996).

Descripción de la inflorescencia: la inflorescencia fue estudiada en todas las plantas, comenzando desde la emergencia del escapo. La duración de la inflorescencia se determinó anotando la fecha de apertura de la primera y última flor; el tamaño de la inflorescencia y el escapo se obtuvo mediante la diferencia de longitud desde la base del escapo hasta la primera y última flor abierta. El número de flores por planta se obtuvo contando por intervalos en la inflorescencia y sumando todos los intervalos para obtener el número total de flores por planta. Para la obtención del ancho del escapo, se midió el eje polar y eje ecuatorial, tanto en la base como a la altura de la primera flor abierta,

además se describió el color del escapo al momento de iniciarse la floración.

Morfología floral: se recolectaron flores de diez individuos en siete estadios distintos de antesis, desde dos días antes de la antesis (-2, -1), el día de antesis (0), hasta cuatro días después de antesis (1, 2, 3, 4). El análisis morfométrico se realizó midiendo las dimensiones florales (longitud y diámetro del perianto, androceo y gineceo) en material fresco, asimismo, los colores de las distintas piezas florales, se reconocieron por comparación con una escala Prismacolor. La longevidad floral se determinó desde la hora exacta en que ocurría la apertura de la flor (hora de antesis) y la hora en la cual ocurría el cierre floral. En estas flores también se registró la presencia de polen a fin de determinar en qué momento sucedía la dehiscencia de las anteras.

Relación Polen/Óvulo (P/O): se realizaron cortes longitudinales y transversales de ovarios, provenientes de flores en antesis reciente, para determinar el número de óvulos empleando un microscopio estereoscópico. El número de granos de polen se evaluó en flores con anteras maduras, previas al estado de dehiscencia. Estas anteras se colocaron en una cápsula de Petri estéril con una atmósfera húmeda para promover la apertura en condiciones controladas. Una vez abierta, se tomó una antera y se sacudió con un pincel estéril sobre una cápsula milimetrada con glicerina. Se contaron los granos de polen suspendidos en 1 mm² (tres repeticiones por cápsula) y se determinó el número de granos de polen por flor (NGP) mediante la fórmula $NGP = G_{PUA} \times AC \times 6$, donde G_{PUA} = promedio del número de granos de polen por unidad de área, AC = área de la cápsula (mm²), 6 = número de anteras por flor. La relación polen/óvulo se calculó dividiendo el número de granos polen entre el número de óvulos por flor (Cruden 1977).

Volumen de néctar y concentración de sacarosa: la producción de néctar se midió introduciendo una pipeta Pasteur en el interior

de la flor hasta extraer todo el néctar, el cual fue depositado en un vial para posteriormente obtener la lectura del volumen con una minipipeta de 1 ml. La concentración de sacarosa en el néctar se determinó empleando un refractómetro de mano Atago. Se evaluó una flor por cada estadio de maduración floral en 10 plantas de cada especie. La concentración de azúcar se expresó como el porcentaje masa volumen.

Receptividad del estigma: la receptividad se comprobó empleando el método de Osborn *et al.* (1988), que consiste en colocar una gota de peróxido de hidrógeno al 40% sobre los estigmas y tomar como resultado positivo la producción de burbujas. Este ensayo se realizó en diez plantas de cada especie, para cada estadio de maduración de la flor.

Visitantes florales: los visitantes florales fueron estudiados mediante observaciones directas sobre las flores, realizando monitoreos constantes entre las 7:00-10:00 AM y luego por un periodo de 15 min, cada 3 h durante el resto del día. Estas observaciones fueron llevadas a cabo durante diez días distribuidos en toda la fase de floración. La identificación de las especies visitantes fue realizada, por el personal de los Laboratorios de Zoología y

Entomología del Departamento de Biología de la Universidad de Oriente, mediante fotografías y ejemplares capturados. Durante las observaciones no existían perturbaciones aparentes para la llegada de los visitantes propios de la zona donde se desarrolló la investigación.

Conservación de los especímenes: Una vez finalizadas las evaluaciones reproductivas, se trasladaron las 100 plantas estudiadas hasta el banco de germoplasma de especies suculentas UDO-Biología, Cumaná-Venezuela (10°26'32" N, 64°09'14" O) y actualmente se mantienen *in vivo* bajo las condiciones ambientales de un bosque muy seco tropical.

RESULTADOS

Desarrollo de la inflorescencia de *Aloe vera*: en los ejemplares de *A. vera* comenzó la aparición del escapo en diciembre (Fig. 1); el tiempo de desarrollo fue de 16-23 días, presentando una coloración verde-manzana. El período de floración se inició en el mismo mes, extendiéndose hasta mayo, con un pico de floración entre febrero-marzo (Fig. 2), en donde el 81% de las plantas florecieron. Al culminar este período no hubo formación de frutos en ninguna de las 50 plantas. La inflorescencia en *A. vera* fue tipo racemosa, con un eje principal

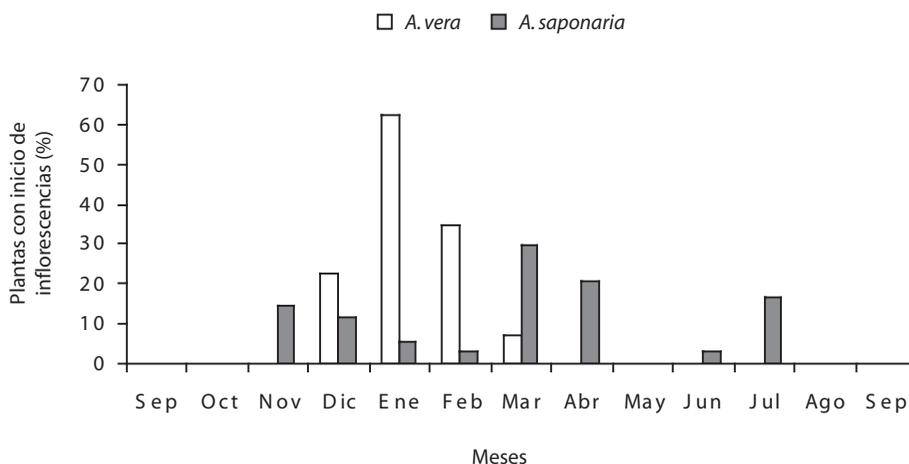


Fig. 1. Emergencia de las inflorescencias en *Aloe vera* y *Aloe saponaria* entre septiembre 2001 y septiembre 2002.

Fig. 1. Inflorescence emergency in *Aloe vera* and *Aloe saponaria* from September 2001 to September 2002.

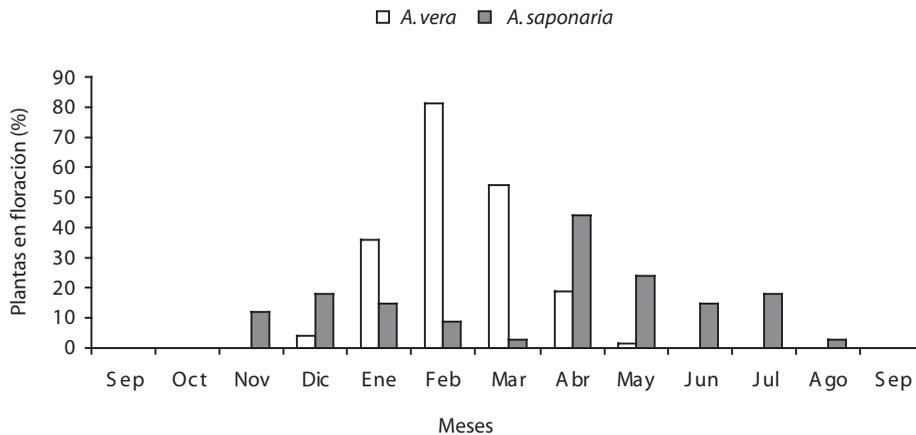


Fig. 2. Floración de *Aloe vera* y *Aloe saponaria* entre septiembre 2001 y septiembre 2002.

Fig. 2. Flowering of *Aloe vera* and *Aloe saponaria* from September 2001 to September 2002.

y uno a dos ejes secundarios, sobre un escapo erguido, capaz de contener 228.3 ± 77.3 flores perfectas. Algunos ejemplares de *A. vera* presentaron dos a tres inflorescencias durante el periodo de evaluación (Cuadro 1).

Desarrollo de la inflorescencia de *Aloe saponaria*: se inició con la aparición del escapo en noviembre (Fig. 1), con un tiempo de desarrollo entre 19-21 días y presentando una coloración verde-manzana. El período de floración comenzó en el mismo mes, extendiéndose hasta agosto, con un pico de floración en abril (Fig. 2), donde florecieron 43% de las plantas. Al culminar este período se observó la formación de 0.12 ± 0.03 frutos/flor. El tipo de inflorescencia presente en esta especie fue racemosa compacta simple o ramificada (2-4 ejes secundarios), sobre un escapo ondulado, capaz de contener 93.6 ± 33.1 flores. Estas plantas pueden presentar dos a cuatro inflorescencias durante su época de floración (Cuadro 1). En ambas especies, la duración de la antesis fue de 48 h.

Morfología floral de *Aloe vera* y *Aloe saponaria*: las flores de *A. vera* poseen una coloración amarillo-limón con líneas verde-manzana, colores que cambian a amarillo-ocre a medida que transcurren los distintos estadios

de maduración (Fig. 3, Cuadro 2). Cada flor posee una longitud que varía según los estadios, entre 26-34 mm (Cuadro 3), presentando un perianto de forma tubular, ligeramente abultado en la zona intermedia (Fig. 3).

Las flores de *A. saponaria* poseen una coloración rojo-ladrillo con líneas verdes y el ápice de los tépalos de color arena; colores que, a medida que transcurren los distintos estadios de maduración, cambian a rosado con líneas grises claras (Cuadro 4). Estas flores poseen una longitud entre 28-35 mm, según el estadio en que se encuentre (Cuadro 5) y presenta un perianto de forma tubular, con abultamiento en la región subapical y una constricción hacia la base, por encima del ovario (Fig. 3).

Tanto las flores de *A. vera* como las de *A. saponaria* se encuentran orientadas hacia abajo durante la floración, son bisexuales, actinomorfas y compuestas por seis tépalos unidos desde la base hasta pasada la mitad del perianto (gamotépalos). El androceo está formado por seis estambres que alcanzan una longitud entre 27-32 mm en *A. saponaria* y 25-35 mm en *A. vera* (Cuadro 3 y 5); filamentos simples aplanados; anteras oblongas, ditecas, basifijas, con dehiscencia longitudinal, introsas. El gineceo de *A. saponaria* es de 25-40 mm de longitud; mientras que en

CUADRO 1
Características de las inflorescencias en Aloe vera y A. saponaria

TABLE 1
Inflorescence characteristics in Aloe vera and A saponaria

Carácter	<i>A. vera</i>	<i>A. saponaria</i>
Número de inflorescencias/planta	1.39±0.52	1.46±0.59
Número de ejes/inflorescencia	1.67±0.61	2.83±1.01*
Número de flores en el eje principal	167.28 ±34.79	50.92±12.76*
Número de flores en el primer eje secundario	91.77±39.11	25.83±8.48*
Número de flores en el segundo eje secundario	89.80±12.48	20.67±7.49*
Número de flores en el tercer eje secundario	-	18.00±7.72
Número de flores en el cuarto eje secundario	-	16.00±14.00
Número total de flores/inflorescencia	228.32±77.29	93.58±33.07*
Duración (días) de la floración/inflorescencia	16.42±5.03	14.71±2.46
Duración (días) de la inflorescencia	39.67±4.91	33.58±6.34*
Longitud (cm) del eje de la inflorescencia hasta la primera flor abierta	49.83±7.73	52.53±11.20*
Longitud (cm) del eje de la inflorescencia hasta la última flor abierta	75.67±11.34	62.45±5.30*
Longitud (cm) efectiva de la inflorescencia	25.84±5.77	9.92±11.43*
Ancho de la parte basal del escapo de la inflorescencia	15.02±1.94	7.71±0.95*
Ancho del escapo a la altura de la primera flor	9.18±0.85	8.04±0.79

Los valores indican promedios±desviación estándar. *: diferencias significativas ($t_s p \leq 0.05$).

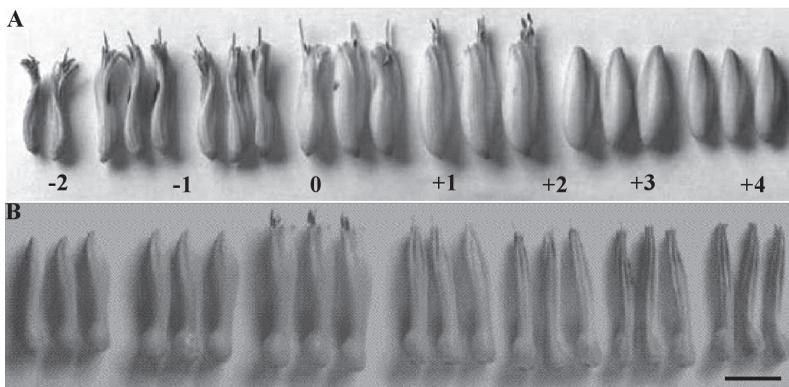


Fig. 3. Morfología de las flores de *Aloe vera* (A) y *A. saponaria* (B) en los diferentes estadios de madurez. Los números indican los días antes (-2, -1) y después (+1, +2, +3, +4) de anthesis (0). Barra = 1.5 cm.

Fig. 3. Floral morphology from *Aloe vera* (A) and *A. saponaria* (B) at different maturity stages. Numbers show days before (-1, -2), and after (+1, +2, +3, +4) anthesis. Bar = 1.5 cm.

CUADRO 2
Coloración de los componentes florales de Aloe vera en diferentes estadios de madurez

TABLE 2
Floral components color of Aloe vera at different maturity stages

Carácter de flor	Estadios de madurez de la flor (días con relación a la antesis)						
	-2	-1	0	1	2	3	4
Perianto	Amarillo limón/ líneas verde manzana	Amarillo limón/ líneas verde manzana	Amarillo/ líneas verde claras	Amarillo/ líneas verde claras	Amarillo/ líneas verdes poco visibles	Amarillo crema	Amarillo ocre
Estigma	Crema	Crema	Crema	Crema	Crema	Crema	Crema
Estilo	Amarillo limón	Crema/ Amarillo limón	Crema Amarillo limón/ocre	Limón/ocre	Ocre tostado/ Amarillo limón	Ocre tostado/ Amarillo limón	Ocre tostado/ Amarillo limón
Ovario	Verde claro	Verde claro	Verde claro	Verde claro	Verde claro	Verde manzana	Verde sepia
Filamentos	Crema/ Amarillo limón	Crema/arena	Crema/ocre	Crema/ocre	Ocre/oro	Ocre/cobre	Cobre
Anteras	Arena	Arena	Arena	Arena	Cobre	Cobre	Cobre
Pedicelo	Verde manzana	Verde manzana	Verde manzana	Verde manzana	Verde oliva	Verde oliva	Verde oliva
Escapo	Verde manzana	Verde manzana	Verde manzana	Verde manzana	Verde oliva	Verde oliva	Verde oliva

Colores según escala Prismacolor.

CUADRO 3
Características morfológicas de los componentes florales en Aloe vera

TABLE 3
Morphometrical characteristics of the floral components in Aloe vera

Carácter de flor	Estadios de madurez de la flor (días con relación a la antesis)						
	-2	-1	0	1	2	3	4
Longitud Flor	26.10±1.66	30.60±2.37	31.90±2.08	31.70±1.64	30.70±1.57	29.80±1.40	28.70±1.06
Diámetro Flor	6.33±0.43	7.28±0.68	7.67±0.66	7.25±0.90	5.09±1.18	4.17±0.33	3.36±0.27
Longitud Ovario	5.40±0.25	5.75±0.19	5.95±0.37	6.29±0.25	5.60±0.93	5.86±0.52	5.49±0.59
Diámetro Ovario	2.59±0.21	2.77±0.15	2.95±0.21	3.11±0.23	3.22±1.02	2.39±0.39	2.09±0.43
Longitud Estilo	17.25±1.62	19.16±1.21	28.10±3.76	28.20±1.88	27.38±1.41	28.30±3.95	26.30±2.00
Diámetro Estilo	0.65±0.08	0.73±0.06	0.71±0.08	0.73±0.08	0.48±0.14	0.39±0.18	0.31±0.09
Diámetro Estigma	0.22±0.07	0.21±0.05	0.23±0.71	0.20±0.07	0.18±0.07	0.15±0.07	0.19±0.02
Longitud Filamentos	19.40±1.41	22.42±1.64	30.12±1.66	-	-	-	-
Diámetro Filamentos	0.89±0.16	0.95±0.19	0.93±0.17	-	-	-	-
Longitud Antera	3.68±0.36	3.72±0.33	3.25±0.33	-	-	-	-
Ancho Antera	1.44±0.14	1.39±0.14	0.94±0.16	-	-	-	-

Los valores indican promedio±desviación estándar (mm).

CUADRO 4
Coloración de los componentes florales de Aloe saponaria en diferentes estadios de madurez

TABLE 4
Floral components color of Aloe saponaria at different maturity stages

Estadios de madurez de la flor (días con relación a la antesis)

Carácter de flor	-2	-1	0	1	2	3	4
Perianto	Rojo ladrillo/ líneas verde claro/ Arena	Carne anaranjado	Anaranjado/ crema/ verde claro	Carne/ carne claro	Carne/ gris claro	Carne/ gris claro	Rosado/ gris claro
Estigma	Amarillo claro	Amarillo claro	Amarillo limón	Amarillo limón	Ocre tostado	Cobre	Crema
Estilo	Amarillo canario	Amarillo claro	Amarillo limón	Amarillo limón	Ocre tostado	Cobre	Crema
Ovario	Verde claro	Verde claro	Verde claro	Verde manzana	Pardo	Pardo	Café oscuro
Filamentos	Amarillo limón	Amarillo limón	Amarillo limón	Amarillo limón	Oro	Oro	Oro
Anteras	Amarillo ocre	Ocre tostado	Ocre tostado	Marrón siena	Oro	Cobre	Cobre
Pedicelo	Rojo escarlata/ verde claro	Carne/ verde claro	Anaranjado/ verde claro	Carne claro/ verde claro	Verde claro	Verde manzana	Verde claro
Escapo	Verde manzana	Verde manzana	Verde manzana	Verde manzana	Verde oliva	Verde oliva	Verde oliva

Colores según escala PrismaColor.

CUADRO 5
Características morfológicas de los componentes florales en Aloe saponaria

TABLE 5
Morphometrical characteristics of the floral components in Aloe saponaria

Carácter de flor	Estadios de madurez de la flor (días con relación a la antesis)							
	-2	-1	0	1	2	3	4	
Longitud Flor	28.02±2.34	31.90±3.15	32.86±2.03	33.73±1.17	32.54±1.71	31.44±1.31	30.54±0.76	
Diámetro Flor	6.21±0.38	7.44±0.35	7.86±0.30	7.66±0.63	5.98±1.23	5.25±0.66	4.75±0.92	
Longitud Ovario	8.54±0.17	9.00±0.57	9.61±0.57	9.99±0.52	9.33±0.61	8.92±0.94	8.40±0.79	
Diámetro Ovario	2.57±0.08	2.69±0.16	2.88±0.15	3.10±0.22	2.16±0.72	1.75±0.38	1.39±0.45	
Longitud Estilo	15.47±1.18	18.17±0.98	24.33±1.21	26.83±2.56	25.00±1.10	24.50±0.84	24.17±0.75	
Diámetro Estilo	0.54±0.08	0.56±0.07	0.58±0.13	0.43±0.12	0.43±0.11	0.31±0.13	0.43±0.56	
Diámetro Estigma	0.24±0.07	0.25±0.07	0.24±0.10	0.22±0.09	0.19±0.09	0.17±0.06	0.14±0.05	
Longitud Filamentos	20.81±1.56	25.19±1.53	26.86±0.69	-	-	-	-	
Diámetro Filamentos	0.96±0.22	0.98±0.20	0.86±0.22	-	-	-	-	
Longitud Antera	4.72±0.45	4.57±0.52	3.93±0.40	-	-	-	-	
Ancho Antera	1.61±0.17	1.51±0.08	0.98±0.19	-	-	-	-	

Los valores indican promedio±desviación estándar (mm).

A. vera es de 25-37 mm. En ambas especies el gineceo está conformado por tres carpelos sincárpicos; ovario súpero con forma alargada y oblonga en la base (Fig. 4), trilobular con dos hileras de óvulos por lóculo en placentación axial; estilo simple, cilíndrico, delgado y alargado; estigma pequeño y plumoso.

Receptividad del estigma: en las dos especies el estigma permaneció receptivo durante la antesis y los posteriores estadios de maduración floral, presentando su mayor intensidad un día después de la antesis (Cuadro 6).

Relación Polen/Óvulo (P/O): el índice P/O en *A. vera* resultó 1.28 veces mayor que

en *A. saponaria* (Cuadro 7). Los índices obtenidos en estas especies fueron comparados con el sistema reproductivo propuesto por Cruden (1977), y entraron en la categoría de xenogamia obligatoria.

Volumen de néctar y concentración de sacarosa: la presencia de néctar se observó a partir de la antesis y durante los estadios posteriores, siendo mayor la cantidad acumulada de néctar al día después de la antesis (Cuadro 8). En los estadios de maduración restantes, el volumen de néctar cuantificado fue escaso. La concentración de sacarosa en el néctar de *A. vera* estuvo comprendida entre 13.6-20.9%; mientras que *A. saponaria* presentó un ámbito de concentración entre 16.2-20.9%.

CUADRO 6

Reacción del peróxido de hidrógeno sobre estigmas de Aloe vera y A. saponaria

TABLE 6

Hydrogen peroxide reaction on stigmas of Aloe vera and A. saponaria

Estadios de madurez de la flor (días con respecto a la antesis)	<i>Aloe vera y Aloe saponaria</i>	
	Reacción	Intensidad
Dos días antes (-2)	-	-
Un día antes (-1)	-	-
El día de antesis (0)	+	M
Un días después (+1)	+	A
Dos días después (+2)	+	M
Tres días después (+3)	+	B
Cuatro días después (+4)	+	MB

Reacción: (-) sin burbujeo, (+) burbujeo. Intensidad: A = alta, M = media, B = baja y MB = muy baja.

CUADRO 7

Relación polen/óvulo en Aloe vera y A. saponaria

TABLE 7

Pollen/ovule ratio in Aloe vera and A. saponaria

Especie	Número de granos de polen por flor	Número de óvulos por flor	Relación polen/óvulo
<i>A. vera</i>	249 487.12	60.1	4 151.18
<i>A. saponaria</i>	331 205.22	102.0	3 247.11

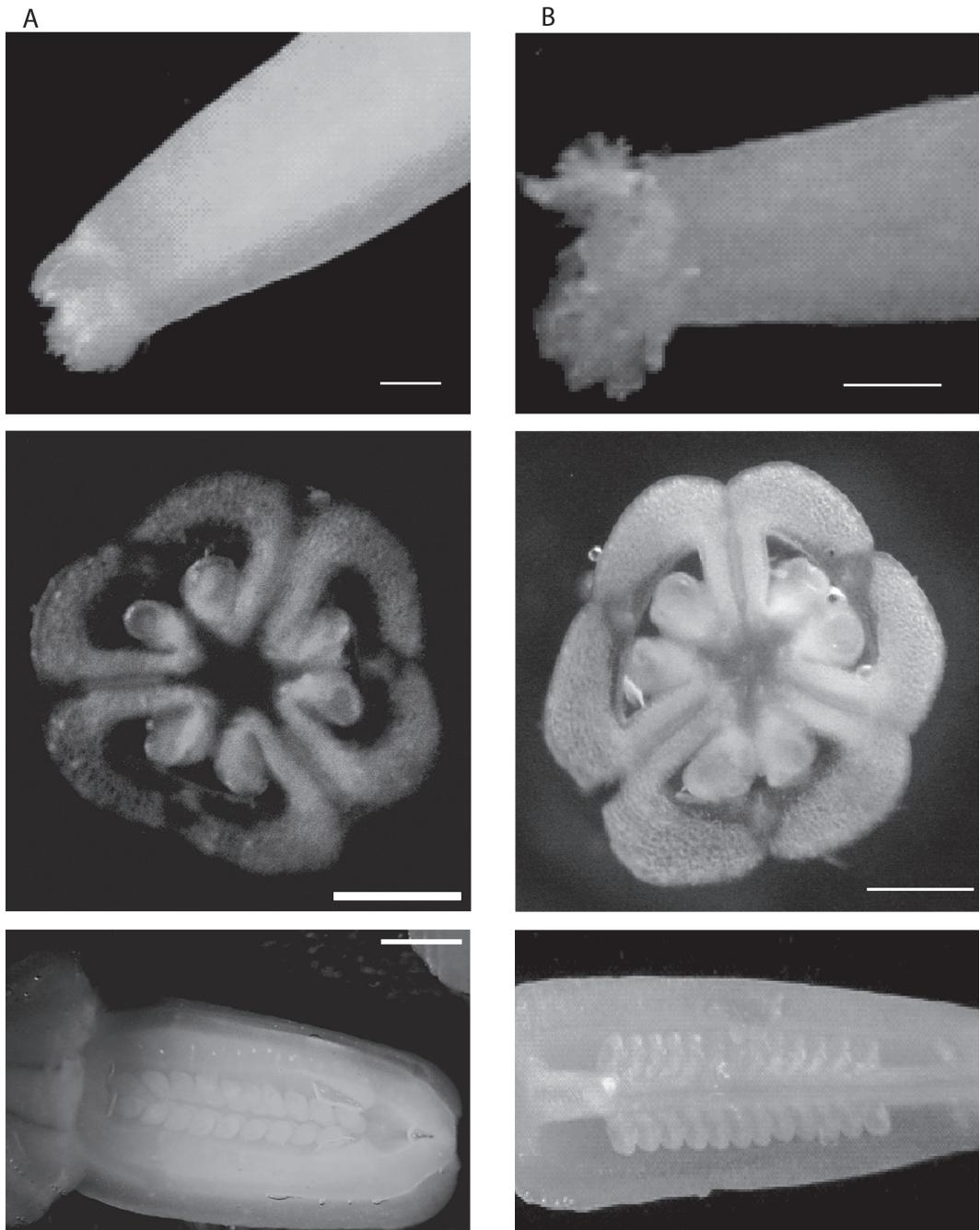


Fig. 4. Rasgos morfoanatómicos del gineceo en flores de *Aloe vera* (A) y *A. saponaria* (B). Barra = 1 mm.

Fig. 4. Gynoecium morfoanatomic features in flowers of *Aloe vera* (A) and *A. saponaria* (B). Bar = 1 mm.

CUADRO 8
Volumen de néctar (ml) en flores de Aloe vera y A. saponaria

TABLE 8
Nectar volume (ml) in flowers of Aloe vera and A. saponaria

Especie	Estadios de maduración floral						
	-2	-1	0	1	2	3	4
<i>A. vera</i>	-	-	0.30	0.37	0.07	0.06	0.05
<i>A. saponaria</i>	-	-	0.34	0.36	0.08	0.06	0.04

CUADRO 9
Visitantes florales en Aloe vera y A. saponaria

TABLE 9
Floral visitors to Aloe vera and A. saponaria

Visitante floral	Familia	Frecuencia
<i>Apis mellifera</i>	Apidae	+++
<i>Trigona</i> sp.	Meliponidae	++
<i>Poliste</i> sp.	Vespidae	+
<i>Eumenes</i> sp.	Vespidae	+
<i>Vespa</i> sp.	Vespidae	+
<i>Leucippus fallax</i>	Trochilidae	+++
<i>Amazilia tobaci</i>	Trochilidae	+++

Frecuencia: (+++) alta, (++) media, (+) baja.

Visitantes florales: las flores de *A. vera* y *A. saponaria* fueron visitadas por cinco especies de insectos pertenecientes al orden Himenóptera, distribuidas en las familias Apidae, Meliponidae, Vespidae y dos especies de aves pertenecientes al orden Apodiforme de la familia Trochilidae. La tasa de visita de estas especies para recolectar néctar y polen fue mayor en la mañana (Cuadro 9) y la especie que presentó mayor número de individuos visitantes fue *Apis mellifera*.

DISCUSIÓN

Las plantas de *Aloe vera* cultivadas en condiciones de vivero iniciaron su floración en diciembre, similar a lo observado por Imery y Cequea (2002) en poblaciones naturalizadas de

la península de Araya. En ambos ambientes, el inicio de la floración coincide con la temporada anual en la cual disminuyen el fotoperíodo y la temperatura media diaria, hasta promedios de 11.5 h luz y 23°C, respectivamente (Guevara *et al.* 1992). No obstante, en las condiciones experimentales y etapa de evaluación de la presente investigación, la floración culminó un mes después (abril) de lo señalado por los mencionados autores.

Las plantas de *A. saponaria* presentaron un período de floración más amplio que las de *A. vera*, el cual estuvo comprendido entre noviembre y agosto. Esto concuerda con lo indicado por Van-Wyk y Smith (1996), quienes señalan que el período de floración de *A. saponaria* es muy variado con relación a otras especies de *Aloe*, y puede extenderse dependiendo

de la zona en que se encuentre. No obstante, se evidenció un notable solapamiento en los períodos de floración de ambas especies, lo cual resulta conveniente para la planificación de cruzamientos interespecíficos de utilidad en programas de mejora genética de rasgos agrónomicamente importantes o para la obtención de híbridos de valor ornamental.

Las dos especies presentaron inflorescencias en forma de racimo simple o compuesto sobre un escapo erguido de aproximadamente 90 cm de longitud para *A. vera*, tal como lo mencionan Hoyos (1985), Sanabria (1978), Schnee (1984) y Rosaspini (1996); y sobre un escapo ondulado de 70 cm para *A. saponaria*, más largo que lo indicado por Hoyos (1982). Estas formas de escapo han sido descritas con anterioridad por otros autores en plantas pertenecientes a este género (Carter 1994).

A pesar de que las dos especies presentaron homogeneidad en cuanto a los caracteres morfométricos de las flores, todos los valores de longitud, tanto del perianto como de los componentes del androceo y del gineceo en cada especie, son superiores a los señalados por Hoyos (1982, 1985); Schnee (1984) y Rosaspini (1996).

La placentación axial de los óvulos en las especies estudiadas, coincide con la descrita por Cronquist (1981), pero no con la de Carter (1994), que indica una placentación central en el género *Aloe*, clasificación que es errónea, considerando que este tipo de placentación presume la existencia de un ovario unilocular¹, por lo cual es posible que se trate de alguna confusión o uso incorrecto de los términos botánicos, a razón de que las especies estudiadas son claramente triloculares.

La mayoría de las características de la inflorescencia de *A. vera* presentaron mayores dimensiones que las de *A. saponaria*. Es posible que la mayor biomasa vegetativa de *A. vera*, permita desarrollar un escapo más robusto con

un mayor número de flores y a su vez presentar una mayor duración de la floración. También es de hacer notar que la menor longitud efectiva de la inflorescencia de *A. saponaria* es una consecuencia del tipo de racimo compacto, en donde la separación entre los nudos florales es muy estrecha.

Las dos especies mostraron una clara sincronización entre la apertura de la flor y la dehiscencia de las anteras. Este suceso también fue observado por Nassar *et al.* (1997) y Viana *et al.* (2001) en cactáceas columnares como *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus moritzianus*, *Subpilocereus repandus*, *S. horripinis* y *Trichocereus pasacana*. Por otra parte, en ambas especies de *Aloe*, se determinó que el estigma se encontraba más receptivo el día después de la dehiscencia de las anteras, lo que indica que estas especies presentan dicogamia del tipo protandria, debido a que las anteras de la flor liberan los granos de polen al menos 24 h antes del periodo de mayor receptividad de su estigma, resultados que concuerdan con lo descrito por Imery (2001), con base en la frecuencia de formación de frutos y semillas luego de cruzamientos dirigidos con polen de *A. saponaria* sobre estigmas de *A. vera* en diferentes estadios de maduración de la flor receptora. Pailler y Warren (2002), también describen la presencia de este tipo de dicogamia en la especie *A. mayottensis*. Este desfase temporal, constituye una estrategia para captar el polen transferido de otras flores, lo cual favorece la polinización cruzada (Webb 1985; Hoc y García 1998).

La dicogamia en ambas especies de *Aloe* es asincrónica, al igual que en plantas del género *Retanilla* (Medan y Arce 1999), debido a que las flores no abren al mismo tiempo, sino por nudos, permitiendo a los visitantes florales encontrar flores en varios estadios de maduración floral en la misma inflorescencia, haciendo posible la autopolinización. Esto sugiere la existencia de una barrera reproductiva complementaria que limitase la autogamia en grandes poblaciones de una misma especie de *Aloe*.

La producción promedio de néctar en las flores de ambas especies de *Aloe* (0.34 ml/flor)

1. Ivelisse Guevara. Profesora de Anatomía Vegetal, Departamento de Biología, Universidad de Oriente. (Comunicación personal).

fue parecida a la informada por Mione y Serazo (2001) en *Jaltomata biflora* (0.40 ml/flor) y superior a las observadas en *Trichocereus pasacana* (0.128 ml/flor) de Argentina (Viana et al. 2001), plantas con flores cuatro veces mayor al tamaño de las flores de *Aloe*. Este volumen de néctar también resultó superior a lo registrado en *Phaseolus vulgaris* con un promedio acumulado de 0.18 ml/flor durante toda la antesis (Hoc y García 1998); *Kalanchoe pinnata* (0.012 ml/flor), *K. daigremontiana* (0.065 ml/flor) y en *Eritrina mitis* (0.039 ml/flor) (Grasses y Ramírez 1998). Sin embargo, la concentración de sacarosa en el néctar de las especies estudiadas (13-21%) fue inferior a la de estas especies, como es el caso de *T. pasacana* (20-38%) (Viana et al. 2001), *P. vulgaris* (30.9%) (Hoc y García 1998), *Passiflora foetida* (34%) (García y Hoc 1995) o las plantas de *J. biflora* con una concentración de sacarosa entre 14.2-57.6% (Mione y Serazo 2001).

El promedio de néctar por inflorescencia en *A. vera* es de 77.6 ml y en *A. saponaria* es de 31.8 ml, y cada una de estas plantas puede llegar a formar hasta tres inflorescencias durante la época de floración, triplicando así el volumen de néctar disponible. Esta considerable cantidad de néctar, aunada a la elevada frecuencia de visitas por *A. mellifera*, permiten suponer que ambas especies de *Aloe* poseen un importante valor en la apicultura. Este argumento coincide con lo referido por Newton (2004), en base a los cambios de conducta adoptados por las abejas y la mayor producción de miel observada durante la floración de las especies de *Aloe* en poblaciones naturales de Sudáfrica.

La coloración es considerada como uno de los rasgos involucrados en la elección de las flores por parte de los polinizadores (Proctor y Yeo 1979). La frecuente visita de varios insectos y aves en las especies estudiadas tiene mucho que ver con la coloración del perianto y otros componentes florales (androceo y gineceo), lo cual en conjunto con el tipo de inflorescencia racemosa, capaz de producir un gran número de flores, permite que las inflorescencias de estas plantas sean sensorialmente llamativas para muchos visitantes florales.

Los colores amarillo, verde, rojo y anaranjado, presentes en las flores de *A. vera* y *A. saponaria*, son considerados por distintos autores como capaces de atraer a una gran diversidad de agentes polinizadores. Xena y Madriz (1994), al igual que Ramírez (1997), consideran al color amarillo como el segundo en la escala de colores por atraer a un grupo variado de visitantes, seguido de los colores verde, rojo y anaranjado que son visitados por varias especies de animales, pero en menor número. La atracción de estos colores se debe, por ejemplo, en las aves, a que detectan luz en casi todo el espectro ultravioleta, sintiéndose más atraídas por las flores que presentan colores intensos, amarillos, rojos, lo cual es muy notable en los colibríes que se orientan hacia las flores utilizando esta franja del espectro visible (Mizrahi 2003). Por su parte, las abejas tienen una visión que va del azul al espectro ultravioleta, siendo capaces de diferenciar tres colores complementarios entre varias intensidades de gris: el amarillo, el verde-azul y el azul. El espectro visible para las abejas, tiende hacia las radiaciones de longitud de onda corta; el rojo no pueden verlo y fácilmente lo confunden con el negro; en cambio, el ultravioleta, ellas lo ven como un color. Son mucho menos sensibles en el área de los amarillos, pero después de visitar durante 3-4 h pueden llegar a diferenciar el amarillo, el anaranjado y el verde.

Xena y Madriz (1994) y Ramírez (1997) observaron que las flores de igual color a las de *A. vera* y *A. saponaria*, fueron visitadas por dos colibríes, uno de ellos *Leucippus fallax*, y muchos himenópteros, resaltando la visita de *Apis mellifera*, al igual que en las plantas estudiadas en este trabajo.

Medan y Arce (1999), en especies de *Retanilla*, informan algunos rasgos comunes a los de *A. vera* y *A. saponaria*, por ejemplo, la elevada producción de polen, una cantidad considerable de néctar con concentración de sacarosa casi similar y flores protándricas dispuestas en racimos. Estas características atrajeron a un gran número de insectos (37 himenópteros en total), siendo una de las especies la abeja (*A. mellifera*). La diferencia en

cuanto al mayor o menor número de visitantes florales, está sujeta al sitio en que se encuentran distribuidas las plantas y a la época de floración de cada especie. A pesar de que las dos especies de *Aloe* compartieron los mismos visitantes florales y en la misma frecuencia de visitas, la especie que presentó mayor densidad de ejemplares visitantes fue *A. vera*. Esto puede deberse a que la inflorescencia en estas plantas presentan un mayor número de flores, lo cual en conjunto ofrece una intensa atracción sensorial para los visitantes florales. Esto explica que la especie visitante con mayor número de ejemplares/inflorescencia sea *A. mellifera*. Además, el solapamiento de los periodos de floración en ambas especies de *Aloe*, mantenidas en espacios cercanos y bajo las mismas condiciones experimentales, también representa una de las razones elementales para compartir los visitantes florales.

La morfometría de las flores, el color del perianto, la elevada producción de néctar y el tipo de inflorescencia asincrónica en *A. vera* y *A. saponaria*, son rasgos florales que determinan que el síndrome de polinización de estas plantas sea ornitofílico. Los datos de producción de néctar concuerdan con las observaciones de Percival (1965), quien señala un elevado volumen de néctar, como característica principal de las plantas polinizadas por colibríes.

Por otra parte, no se puede descartar que en estas plantas de *Aloe* las abejas jueguen un papel importante como polinizadores, ya que el estigma de las flores se expone a partir del segundo día de antesis como consecuencia del alargamiento del estilo y el inicio de la marchitez de los tépalos, permitiendo así que las abejas, cuando van en busca de néctar y polen, entren en contacto directo con el estigma. El síndrome de polinización ornitofílico ha sido sugerido también por Cronquist (1981) para la mayoría de las especies de género *Aloe* que presentan flores de tamaño igual o superior a las de *A. vera* y *A. saponaria*. En este sentido, la existencia de más de un síndrome de polinización no es extraño, como lo señalan Xena y Madriz (1994) y Ramírez (1997), debido a que existen especies vegetales que presentan

inflorescencias de colores muy llamativos para un gran grupo de visitantes florales que actúan como polinizadores.

La baja producción de frutos en *A. saponaria* y la ausencia total de estos en *A. vera*, a pesar de la gran producción de flores, se podría atribuir erróneamente a la escasez de especies polinizadoras; sin embargo, la frecuente visita de varias especies de insectos y de pequeños pájaros durante el periodo de antesis y la observación de estigmas impregnados de granos de polen, ponen de manifiesto una intensa y efectiva polinización, actividad que también fue observada por Imery y Cequea (2002), en una extensa población de *A. vera* ubicada en el oriente de Venezuela.

La ausencia de frutos en *A. vera* sugiere que, además de la protandria, existe un mecanismo complementario de autoincompatibilidad que limita la reproducción sexual en esta especie. La autoincompatibilidad en algunas especies de género *Aloe* fue propuesta inicialmente por Berger (1908), citado por Riley y Majumdar (1979) al observar que las plantas de *A. aethiopia*, *A. pluridens* y *A. caesia* no formaban frutos luego de una intensa autopolinización. Los altos valores de la relación P/O determinados en *A. vera*, contribuyen con esta hipótesis, puesto que es característico de las plantas autoincompatibles.

Los sistemas de apareamiento no fueron evaluados en esta investigación, debido a que habían sido estudiados con anterioridad y reportadas por Imery (2001). Este autor practicó numerosas polinizaciones controladas intra e interespecíficas con ejemplares conservados en vivero, observando formación de frutos sólo cuando las flores de *A. saponaria* eran autopolinizadas, o en aquellos cruzamientos en los que *A. vera* actuaba como progenitor femenino. Las flores autopolinizadas de *A. vera*, y las de *A. saponaria* que actuaron como receptoras del polen de *A. vera*, no desarrollaron frutos. Al colocar barreras artificiales sobre las inflorescencias, limitando así el acceso de los polinizadores, los frutos estuvieron ausentes en ambas especies. Los resultados de las polinizaciones artificiales y las evaluaciones de la eficiencia

reproductiva en condiciones naturales, en base a la relación entre el número de flores y frutos, sustentan la existencia de un mecanismo de autoincompatibilidad en ambas especies, el cual reduce la cantidad de frutos potenciales en *A. saponaria* y limita completamente su formación en *A. vera*.

Los trabajos de Riley y Majumdar (1979) e Imery (2001) refieren la existencia de autoincompatibilidad esporofítica en especies de la familia Aloaceae. En *A. vera*, esta barrera natural para la autofertilización, en combinación con la escasa variabilidad, como consecuencia de la exclusiva propagación vegetativa y la existencia de anomalías cromosómicas durante la formación del polen (Sapre 1975; Imery y Cequea 2002), disminuyen las posibilidades de que los granos de polen normales germinen sobre estigmas de flores de la misma especie, reduciendo así las expectativas de reproducción sexual en esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a José Véliz por prestar algunos equipos, a Pablo Cornejo y Jorge Muñoz por la identificación de visitantes florales, a William Lampe por la asesoría en aspectos de microscopía y fotografía y al Concejo de Investigación de la Universidad de Oriente (Venezuela) por el financiamiento a través del proyecto CI-5-010101-1223/05.

RESUMEN

Se analizó la fenología reproductiva y aspectos anatómicos florales en dos especies de *Aloe* conservadas en condiciones de vivero en el oriente de Venezuela, de septiembre 2001 a septiembre 2002. *A. vera* floreció de diciembre a mayo; *A. saponaria* de noviembre a agosto. En ambas especies, la antesis duró 48 h, la dehiscencia de la antera coincidió con la apertura del perianto, la receptividad del estigma fue mayor al segundo día de antesis y la producción de néctar alcanzó 0.34 ml/flor. En *A. vera* se observaron 228±77 flores de color amarillo sobre escapos extensos de 76±11 cm y 1-3 ejes; a diferencia de *A. saponaria* con 94±33 flores anaranjadas en escapos más compactos de 62±5 cm y 3-5 ejes. La relación polen/óvulo fue de 4 151.2 en *A. vera* y 3 247.1 en *A. saponaria*, clasificándose como xenógamas obligatorias. Se registraron

visitas frecuentes de *Apis mellifera*, *Trigona* sp., *Poliste* sp., *Eumenes* sp., *Vespa* sp., *Leucippus fallax* y *Amazilia tobaci*. A pesar de que ambas especies manifestaron una elevada producción de polen, néctar y la presencia de potenciales polinizadores, al término de la floración, sólo se observaron frutos en *A. saponaria*, con una eficiencia reproductiva de 12%, lo cual, junto a los resultados de la receptividad estigmática y los ensayos preliminares de cruzamientos intra e interespecíficos, sugiere la existencia de protandria y autoincompatibilidad como barreras reproductivas que reducen la endogamia en estas especies.

Palabras claves: Biología reproductiva, polinización, fenología, síndrome floral, melitofilia.

REFERENCIAS

- Carter, S. 1994. Aloaceae, p. 1-60. In R.M. Polhill (ed.). Flora of tropical east Africa. Balkema, Rotterdam, Holanda Meridional, Países Bajos.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Botanical Garden. New York, EE.UU.
- Cruden, R. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- García, M. & P. Hoc. 1995. Biología floral de *Passiflora foetida* (Passifloraceae). *Rev. Fac. Agro.* 13: 190-201.
- Grasses, C. & N. Ramirez. 1998. Biología reproductiva de cinco especies ornitófilas en un fragmento de bosque caducifolio secundario en Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 46.
- Guevara, M., Y. Bergerón, R. McNeil & A. Leduc. 1992. Seasonal flowering and fruiting in tropical semi-arid vegetation of northeastern Venezuela. *Biotropica* 24: 64-76.
- Hoc, P. & M. García. 1998. Biología floral y sistema reproductivo de *Phaseolus vulgaris* var. aborigineous. *Rev. Fac. Agro.* 14: 176-188.
- Hoyos, J. 1982. Guía de los árboles de Venezuela I. Soc. Cienc. Nat. La Salle. Monografía N° 31. Caracas, Venezuela.
- Hoyos, J. 1985. Flora de la isla de Margarita, Venezuela. Soc. Ciencias Nat. La Salle, Caracas, Venezuela.
- Imery, J. 2001. Protandria y autoincompatibilidad en *Aloe vera* L. LI AsoVAC. San Cristobal, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* 55: s.p.

- Imery, J. & H. Cequea. 2002. Anormalidades cromosómicas en la microsporogénesis de *Aloe vera* (L.) Burm. f. (Aloaceae). *Acta Bot. Venez.* 25: 143-152.
- Medan, D. & M. Arce. 1999. Reproductive biology of the Andean-disjunct genus *Retanilla* (Rhamnaceae). *Plant Syst. Evol.* 218: 281-291.
- Mione, T. & A. Serazo. 2001. Rediscovery and flora biology of *Jaltomata biflora* (Solonaceae). *Econ. Bot.* 55: 167-170.
- Mizrahi, D. 2003. La visión de las aves. *Zeledonia* 7: 19.
- Nassar, J., N. Ramírez & O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *Amer. J. Bot.* 84: 918-927.
- Newton, L.E. 2004. *Aloe* in habitat, p. 3-14. In T. Reynolds (ed.). *Aloes, the genus Aloe*. CRC Press, Boca Raton, Florida, EE.UU.
- Osborn, M., P. Kevan & M. Lane. 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia plaeacantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Syst. Evol.* 159: 85-94.
- Pailler, T. & B. Warren. 2002. Biologie de la reproduction de *Aloe mayottensis* (Liliaceae), une espece endemique de l'île Mayotte (Ocean indien). *Can. J. Bot.* 80: 340-348.
- Percival, M. 1965. *Flora biology*. Pergamon, Londres, Inglaterra.
- Proctor, M. & P. Yeo. 1979. *The pollination of flowers*. Collins, Londres, Inglaterra.
- Ramírez, N. 1997. Biología reproductiva y selección de especies nativas para la recuperación de áreas degradadas: métodos y significado. *Acta Bot. Venez.* 20: 43-66.
- Riley, H.P. & S.K. Majumdar. 1979. *The Aloineae: a biosystematic survey*. University Press, Lexington, Kentucky, EE.UU.
- Rosaspini R. 1996. *Aloe vera*, una planta milagrosa. Equipo de Investigación Nueva Era. Edic. Continente. Buenos Aires, Argentina.
- Sapre, A. 1975. Meiosis and pollen mitosis in *Aloe barbadensis* Mill. (*A. perfoliata* var. vera L. *A. vera* Auth. non Mill.). *Cytologia* 40: 525-533.
- Sanabria, M. 1978. Estudio sistemático de manglares de la Región Nor-Oriental Venezuela. Trabajo de pregrado. Departamento de Biología, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- Schnee, L. 1984. *Plantas comunes de Venezuela*. 3ª Edic. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca, Caracas, Venezuela.
- Smith, G. & B. Van-Wyk. 1991. Generic relations chips in the Aloideae (Asphodelaceae). *Taxon* 40: 557-581.
- Van-Wyk, B. & G. Smith. 1996. *Guide to the Aloes of South Africa*. Briza Publ., Pretoria. Sudáfrica.
- Viana, M., P. Baes., M. Saravia., E. Badano, & B. Schulumberger. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 29: 277-283.
- Webb, C. 1985. Protandry, pollination, and self-incompatibility in *Discaria toumatou*, New Zealand. *J. Bot.* 23: 331-335.
- Xena, N. & R. Madriz. 1994. Aspectos de la biología de polinización en el bosque enano de la cima del "Cerro Copey" (Isla Margarita). *Acta Bot. Venez.* 17: 35-68.

REFERENCIA DE INTERNET

- Sánchez, J. 1999. Los aloes. Edic. On line: <http://www.busca-plantas.com/Abe.htm> (consultado 10 febrero 2005).

