



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**División y elongación celular para el
establecimiento de la distilia en *Bouvardia
ternifolia* (Cav.) Schlttdl (Rubiaceae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

ALINNE VENEGAS OLVERA



DIRECTORA DE TESIS: DRA. KARINA JIMÉNEZ DURÁN

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX

2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno	1. Datos del alumno
Apellido paterno	Venegas
Apellido materno	Olvera
Nombre(s)	Alinne
Teléfono	56459791
Universidad Nacional Autónoma de México	Universidad Nacional Autónoma de México
Carrera	Biología
Número de cuenta	308111811
2. Datos del tutor	2. Datos del tutor
Grado	Dra.
Nombre(s)	Karina
Apellido paterno	Jiménez
Apellido materno	Durán
3. Datos del sinodal 1	3. Datos del sinodal 1
Grado	Dra.
Nombre(s)	Judith Guadalupe
Apellido paterno	Márquez
Apellido materno	Guzmán
4. Datos del sinodal 2	4. Datos del sinodal 2
Grado	Dra.
Nombre(s)	Martha Juana
Apellido paterno	Martínez
Apellido materno	Gordillo
5. Datos del sinodal 3	5. Datos del sinodal 3
Grado	M. en C.
Nombre(s)	José Gonzalo Ricardo
Apellido paterno	Wong
6. Datos del sinodal 4	6. Datos del sinodal 4
Grado	M. en C.
Nombre(s)	Ramiro
Apellido paterno	Cruz
Apellido materno	Dúran
7. Datos del trabajo escrito	7. Datos del trabajo escrito
Título	División y elongación celular para el establecimiento de la distilia en <i>Bouvardia ternifolia</i> (Cav.) Schltldl (Rubiaceae)
Número de páginas	81 p
Año	2017

Dedicatoria

A mi ejemplo a seguir, al ser más importante que existe para mí, a esa persona que admiro y que se ha sacrificado hasta el día de hoy por verme feliz y por darme lo mejor, a esa persona que me ha enseñado que la vida no es fácil, que si quieres ser la mejor, tienes que esforzarte, a esa persona que me ha enseñado y ayudado a crecer con los mejores valores, que me ha educado y sacado adelante solito, que hizo ese papel de madre y padre a la vez, que me ha brindado su apoyo y sus valiosos consejos, que a pesar de las dificultades siempre estuvo durante este largo proceso a mi lado, que nunca dudo de mis capacidades para lograr este sueño, a mi padre Fortino Venegas Pérez. Gracias por todo papito mío.

A mi Tita Esperanza Salinas, gracias Ma por siempre tratarme como una hija y compartir un poco de tu amor de madre para mí, gracias por creer en mí en lo que soy y por siempre cargarme la pila y por emocionarte de la manera en que lo haces por cada uno de mis logros.

A mi mejor amiga, que digo amiga a mi hermana Citlali Cornejo, gracias mamita por todo, por siempre estar a mi lado en los mejores y peores momentos de mi vida, gracias por tus consejos y tu cariño, gracias por siempre sacarme una sonrisa y por compartir a tu familia conmigo.

Y por último quiero dar gracias a David Munguia Torres, gracias por creer en mí, en mis capacidades, gracias por siempre estar a mi lado, gracias también por apoyarme en mis decisiones, por darme tu amor y comprensión, gracias por haber compartido este sueño que ahora hago realidad, gracias por las desveladas juntos para ayudarme a estudiar o hacer mi tarea, gracias por aquellos hermosos dibujos y láminas que me ayudabas hacer para mis tareas, gracias por aquellas tardes compartidas, gracias por todos esos sábados, sin ti, y sin tu gran apoyo y amor creo que nunca lo habría logrado, gracias infinitas Pa. Gracias a ti y a tu bella familia.

Agradecimientos

A la Dra. Karina Jiménez Durán por dirigirme, enseñarme y apoyarme en todo momento. Por ser una excelente profesora, por ser paciente y entregada, por nunca dejarme sola y siempre tener la disponibilidad de explicarme las cosas siempre mostrando un interés por que las cosas se entendieran y se realizaran lo mejor posible. Gracias por todo y por más, por cada uno de aquellos consejos y por cada uno de esos TU PUEDES ALINNE!.

A la Dra. Judith Márquez Guzmán, la Dra. Margarita Collazo Ortega, la Dra. Sonia Vásquez Santana, la Dra. Patricia Olguin Santos y a la Dra. Ana Laura López Escamilla, por su tiempo para realizar observaciones y correcciones a este trabajo a lo largo del transcurso del taller de plantas.

A la maestra M. en B. María Eugenia Muñiz Díaz de León por sus consejos y apoyo académico durante mi proceso de titulación,

A Iván Puente, por su disposición y amabilidad de ayudar y permitirme usar el equipo y las instalaciones del laboratorio de microscopia electrónica.

A la bióloga Montserrat Hernández Godínez por siempre tener disposición para explicarme cuestiones técnicas, por apoyarme y explicarme mis dudas para usar el programa Prisma, y por sus valiosos consejos y correcciones al escrito.

ÍNDICE

I. Resumen.....	1
II. Introducción.....	2
III. Antecedentes.....	4
3.1. Familia Rubiaceae.....	4
3.2. Género <i>Bouvardia</i>	5
3.3. Heterostilia	6
3.4. Distilia.....	6
3.5. Homostilia.....	7
3.6. Teorías evolutivas sobre la distilia.....	8
3.7. Polimorfismos.....	10
3.8. Determinación de la distilia.....	11
3.8.1. Vías de diferenciación del pistilo.....	11
3.8.2. Vías de diferenciación de la antera.....	11
3.9. Determinación de la distilia a nivel celular.....	11
IV. Objetivos.....	13
4.1. Objetivo general.....	13
4.2. Objetivos particulares.....	13
V. Materiales y métodos.....	14
5.1. Especie de estudio: <i>Bouvardia ternifolia</i> (Rubiaceae).....	14
5.2. Zona de estudio.....	15
5.3. Colecta y separación de muestras.....	17
5.4. Aclarado de muestras.....	18
5.5. Observación al microscopio.....	18
5.6. Fotomicrografías.....	19
5.7. Estadística.....	20
VI. Resultados.....	21
6.1. Longitud de las células de la corola	21
6.1.1. Longitud de las células de la corola morfo Pin.....	21
6.1.2. Ancho de las células de la corola del morfo Pin.....	21
6.1.3. Longitud de las células de la corola morfo Thrum.....	22
6.1.4. Ancho de las células de la corola morfo Thrum	23
6.1.5. Longitud de las células de la corola de las flores homostílicas.....	23
6.1.6. Ancho de las células de la corola de las flores homostílicas.....	24
6.1.7. Forma de las células de la corola.....	30
6.2. Longitud y ancho de las células del estilo	31
6.2.1. Longitud de las células del estilo morfo Pin	31
6.2.2. Ancho de las células del estilo morfo Pin	33
6.2.3. Longitud de las células del estilo morfo Thrum	33
6.2.4. Ancho de las células del estilo morfo Thrum.....	35
6.2.5. Longitud de las células del estilo flores homostílicas.....	35
6.2.6. Ancho de las células del estilo flores homostílicas.....	37

6.2.7. Forma de las células del estilo.....	41
6.3. Conteo celular	41
6.3.1. Conteo celular de la corola: parte baja	41
6.3.2. Conteo celular de la corola: parte alta	42
6.3.3. Conteo celular del estilo: parte baja	43
6.3.4. Conteo celular del estilo: parte media	44
6.3.5. Conteo celular del estilo: parte alta.....	45
6.3.6. Longitud y número de las células de la corola parte baja y alta (PB y PA).....	46
6.3.7 Longitud y número de las células del estilo parte baja, media y alta (PB, PM y PA).....	47
VII. Discusión.....	49
VIII. Conclusiones.....	54
IX. Perspectivas.....	55
X. Bibliografía.....	56
Apéndice.....	64
Tabla 1. Largo y ancho de las células de la corola parte baja y parte alta.....	64
Tabla 2. Conteo celular de la corola parte baja y parte alta.....	64
Tabla 3. Longitud de las células del estilo: parte baja, parte media y alta.....	65
Tabla 4. Ancho de las células del estilo: parte baja, parte media y alta.....	65
Tabla 5. Conteo celular del estilo: parte baja, parte media y parte alta.....	66
Pruebas post-hoc de Tukey para la posición de la antera.....	67
Tablas de la longitud de las células de la parte baja de la corola.....	67
Tablas de la longitud de las células parte alta de la corola.....	68
Tablas del ancho de las células parte baja de la corola.....	69
Tablas del ancho de las células de la parte alta de la corola.....	70
Pruebas post-hoc de Tukey para la posición de la antera-conteo celular.....	71
Tablas del conteo celular parte baja de la corola.....	71
Tablas del conteo celular de la parte alta de la corola.....	72
Pruebas post-hoc de Tukey para la posición del estilo.....	73
Tablas de la longitud de las células de la parte baja del estilo.....	73
Tablas de la longitud de las células de la parte media del estilo.....	74
Tablas de la longitud de las células de la parte alta del estilo.....	75
Tablas del ancho de las células de la parte baja del estilo.....	76
Tablas del ancho de las células de la parte media del estilo.....	77
Tablas del ancho de las células de la parte alta del estilo.....	78
Pruebas post-hoc de Tukey para la posición del estilo-conteo celular.....	79
Tablas del conteo celular parte baja del estilo.....	79
Tablas del conteo celular parte media del estilo.....	80
Tablas del conteo celular parte alta del estilo.....	81

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución geográfica de la Familia Rubiaceae.....	4
Figura 2. Distilia.....	7
Figura 3. Corte longitudinal de una flor homostílica larga.....	8
Figura 4. Los dos principales modelos de la evolución de la distilia.....	9
Figura 5. <i>Bouvardia ternifolia</i>	14
Figura 6. Distribución geográfica de <i>Bouvardia ternifolia</i>	15
Figura 7. Plano con el polígono oficial de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad Universitaria, UNAM. Ciudad de México.....	16
Figura 8. Zonas (parte baja y parte alta) de la corola.....	19
Figura 9. Zonas (PB, PM y PA) del estilo.....	20
Figura 10. Células de la parte alta y parte baja de la corola del morfo Pin.....	22
Figura 11. Células de la parte alta y parte baja de la corola del morfo Thrum.....	23
Figura 12. Células de la parte alta y parte baja de la corola de las flores homostílicas.....	24
Figura 13. Gráfica del promedio y desviación estándar de la longitud de las células de la parte baja de la corola para cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas).....	25
Figura 14. Gráfica del promedio y desviación estándar de la longitud de las células de la parte alta de la corola para cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas).....	26
Figura 15. Gráfica del promedio y desviación estándar del ancho de las células de la parte baja de la corola para cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas).....	27
Figura 16. Gráfica del promedio y desviación estándar del ancho de las células de la parte alta de la corola para cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas).....	28
Figura 17. Gráfica del largo de las células de la parte alta y parte baja de la corola morfo Pin.....	29
Figura 18. Gráfica del largo de las células de la parte alta y parte baja de la corola morfo Thrum.....	29
Figura 19. Gráfica del largo de las células de la parte alta y parte baja de la corola de las flores homostílicas.....	30
Figura 20. Células de la parte baja, media y alta del estilo del morfo Pin.....	32
Figura 21. Gráfica de la longitud de las células de la parte baja, media y parte alta del estilo para el morfo Pin.....	33
Figura 22. Células de la parte baja, media y alta del estilo del morfo Thrum.....	34
Figura 23. Gráfica de la longitud de las células de cada una de las etapas de la parte baja, media y parte alta del estilo para el morfo Thrum.....	35
Figura 24. Células de la parte baja, media y alta del estilo de las flores homostílicas.....	36
Figura 25. Gráfica de la longitud de las células de cada una de las etapas de la parte baja, media y parte alta del estilo para las flores homostílicas.....	37
Figura 26. Gráfica del promedio y desviación estándar de la longitud de las células de la parte baja del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y	

homostílicas).....	38
Figura 27. Gráfica del promedio y desviación estándar de la longitud de las células de la parte media del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).....	39
Figura 28. Gráfica del promedio y desviación estándar de la longitud de las células de la parte alta del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).....	40
Figura 29. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte baja de la corola para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).....	42
Figura 30. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte alta de la corola de para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).....	43
Figura 31. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte baja del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).....	44
Figura 32. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte media del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).....	45
Figura 33. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte alta del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).....	46

I. Resumen

La distilia en *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae) se caracteriza por dos tipos de morfos florales, el morfo Thrum con anteras largas y pistilos cortos y el morfo Pin, con anteras cortas y pistilos largos, aunque por un evento de recombinación se pueden generar individuos homostílicos, los cuales presentan las anteras y los pistilos situados a la misma altura. Estos individuos pueden ser de tipo largo o de tipo corto. En este estudio se analizaron, a nivel celular, flores Pin, Thrum y homostílicas, a través del desarrollo floral, para determinar si el establecimiento de la distilia en *B. ternifolia* está dada por división celular y/o por elongación celular. Se analizó cuál de las posibles vías evolutivas explican la diferencia de alturas de las estructuras reproductoras para cada uno de los morfos.

Durante las etapas tempranas del desarrollo floral, los morfos Pin, Thrum y las flores homostílicas, presentan un crecimiento homomórfico para la corola. En el caso del pistilo, la diferencia de alturas entre los morfos ocurre desde etapas muy tempranas (etapa 4). Para los morfos Pin y Thrum, la hercogamia surge primero en la estructura reproductora femenina (pistilo) y posteriormente en la estructura reproductora masculina (anteras), manteniéndose hasta la etapa de antesis. Estas diferencias están dadas, tanto por división como por elongación celular, siguiendo un patrón diferente para cada uno de los morfos. En el morfo Pin, la posición final de las anteras está dada por la longitud celular sobre todo de la parte alta de la corola, mientras que, la posición final del pistilo, es el resultado de división celular. Para el morfo Thrum, la longitud de las anteras está dada principalmente por división celular, mientras que la longitud del pistilo se encuentra determinada por ambos procesos celulares. En las flores homostílicas, la longitud de la antera está dada principalmente por elongación celular, mientras que la posición del pistilo es producto, de la elongación celular.

El análisis del tamaño y forma de la célula, dentro de la epidermis interna de la corola y del pistilo, mostraron que un mecanismo diferente media la elevación de las anteras y del pistilo entre los tres morfos. El análisis reveló que las células del tubo de la corola, de la parte baja, en los tres morfos son largas, delgadas y rectangulares, mientras que la parte alta de la corola se encuentra constituida por células pequeñas, anchas y redondas, a diferencia de las tres zonas del pistilo que están constituidas por células largas y rectangulares .

II. Introducción

Las Angiospermas representan el grupo más importante y diverso de las plantas vasculares. La variación morfológica de las flores se determina, principalmente, por los efectos combinados del genotipo, la programación del desarrollo y la variación ambiental (Diggle, 1992). Por esta razón, las Angiospermas han desarrollado adaptaciones morfológicas, fisiológicas y genéticas para favorecer la fecundación cruzada, como por ejemplo, los sistemas de autoincompatibilidad esporofítica y gametofítica, así como mecanismos de separación espacial y/o temporal de los órganos sexuales. La cercanía de las estructuras, tanto femeninas como masculinas, en una misma flor, aumenta la probabilidad de autopolinización y, por ende, de autofecundación. Para regularla, el pistilo participa de una manera muy importante, ya que, además de recibir al polen en la superficie estigmática, permite su hidratación, su germinación, su nutrición y la conducción de los tubos polínicos a través del estilo hacia el ovario, y a su vez, también sintetiza factores que ayudan a reconocer y discriminar el polen producido por la misma planta, de aquél que proviene de individuos genéticamente relacionados y de otras especies (McClure y Franklin-Tong, 2006).

Para promover la polinización cruzada, varias especies de plantas hermafroditas han desarrollado adaptaciones morfológicas, tales como la separación espacial del pistilo y de los estambres (hercogamia). Un tipo de hercogamia es la heterostilia, presente en 28 familias de Angiospermas (Barrett, 1992). La heterostilia es un polimorfismo floral, controlado genéticamente y por lo general, está asociado con un sistema de autoincompatibilidad, en el cual, las poblaciones presentan dos o tres morfos florales, que difieren entre sí en la posición recíproca de los estigmas y de las anteras. El caso más sencillo, la distilia, es un polimorfismo caracterizado por la presencia de hercogamia recíproca y un sistema de incompatibilidad genético, intramorfo, controlado de forma dialélica y, generalmente, de tipo esporofítico (de Nettancourt, 2001; Ferrero, 2009); dicho sistema de incompatibilidad mantiene una proporción equivalente (1:1) de cada uno de los morfos (Sampson y Krebs, 2012). Las flores de las plantas de morfo Pin presentan estilos largos, mientras que las anteras se disponen por debajo de éstos; por el contrario, en las plantas con morfo Thrum, las anteras se sitúan por encima de los estigmas (Barrett, 1992). En ambos casos, los estigmas se encuentran situados recíprocamente de las anteras del morfo opuesto y sólo el polen del morfo opuesto es compatible (Ganders, 1979; Lloyd y Webb, 1992; Taisma y Varela, 2005).

El sistema distílico previene la autofecundación y las cruza entre plantas del mismo morfo, promoviendo así la variabilidad genética. Además, existen otros caracteres que difieren

repetidamente entre morfos en las especies heterostílicas, la mayoría relacionados con características del polen y los estigmas. Las diferencias en el tamaño de la corola, la producción y el tamaño del polen, así como la forma y el tamaño de las papilas estigmáticas, entre otros, se conocen como polimorfismos florales. Así mismo, existen diferencias en el tamaño y la producción de polen entre morfos y normalmente implican una mayor producción de polen de menor tamaño por parte del morfo Pin y una menor producción de polen de mayor tamaño por parte del morfo Thrum (Dulberger, 1992; Ferrero, 2009; Richard y Koptur, 1993; Faivre y McDade, 2001; Romero, 2013). En sí, la distilia se ha usado como un sistema biológico para evaluar, tanto su origen y mantenimiento, como su posible transición a otros sistemas reproductivos (Beach y Bawa, 1980; Muenchow y Grebus, 1989).

La familia Rubiaceae comprende especies arbóreas, arbustivas, plantas erectas postradas o trepadoras, a veces epifíticas, herbáceas o leñosas, que crecen en diversos estratos de bosques tropicales (Borhidi y Pérez, 2002). Esta familia presenta más especies con heterostilia que ninguna otra familia de las Angiospermas.

La evolución de la distilia en la familia Rubiaceae y en otras familias de Angiospermas, se cree que deriva de los patrones de crecimiento diferenciales entre los morfos Pin y Thrum. Sin embargo, existen pocos estudios a nivel celular sobre el desarrollo floral temprano en especies heterostílicas. Por esta razón, el presente trabajo tiene como objetivo determinar qué eventos celulares están implicados en el establecimiento de la distilia en *Bouvardia ternifolia*, ya sea por división celular y/o por elongación celular así como por la forma de las células epidérmicas internas de la corola y las células epidérmicas del pistilo.

III. Antecedentes

3.1. Familia Rubiaceae

La Familia Rubiaceae, del orden de las Gentianales, está distribuida en todo el mundo (Figura 1), con una mayor diversidad en zonas tropicales (Taylor, 2001). Es un grupo muy definido y fácil de reconocer. La combinación de hojas simples, opuestas o verticiladas, la presencia de estípulas y flores con ovario ínfero y la corola gamopétala, son caracteres conspicuos en el diagnóstico (Delprete, 2004), aunque presenta muchas dificultades en su clasificación intrafamiliar (Bremer, 1996; Bremer y Eriksson, 2009). Esta familia, considerando su diversidad, es la cuarta más grande entre las fanerógamas, se han descrito y reconocido unos 650 géneros y 13 000 especies (Delprete, 2004). En México, la Familia Rubiaceae está representada por alrededor de 103 géneros, 585 especies y 31 infraespecies (Borhidi, 2006).

El polimorfismo de la heterostila ha evolucionado de forma independiente en al menos 24 a 28 familias de angiospermas (Barrett *et al.*, 2000; Barrett y Shore, 2008), siendo particularmente la familia Rubiaceae importante en este aspecto, ya que más de la mitad de sus géneros presenta heterostila (Barrett *et al.*, 2000); además, la mayoría de los estudios sobre el desarrollo floral de heterostila se enfocan a esta familia (Richards y Barrett, 1992; Faivre, 2000).



Figura 1. Distribución geográfica de la Familia Rubiaceae. Tomada de:

<http://www.thecompositaehut.com/index.html>

Muchas especies de la familia Rubiaceae son conocidas por su importancia económica, como por ejemplo la “quina” o “casarilla” (tribu Cinchoneae), que presenta varios alcaloides con variadas aplicaciones. El género *Pogonopus* y varios otros son fuente de compuestos cuyas pruebas presentan actividad anticancerígena. Otros géneros son comestibles (*Borojoa*) y ornamentales

(*Bouvardia*, *Hamelia*, *Ixora*, *Manettia*, *Pogonopus*, *Randia*, *Rondeletia* y *Warszewiczia*; Bruneton, 1993).

3.2. Género *Bouvardia*

Bouvardia es un género de la familia de las Rubiaceae. Las diferentes especies que componen a este género difieren en cuanto al tipo de hábitat. Se establecen en lugares de tipo rocoso, laderas o barrancas escarpadas en altitudes superiores a 500 m.s.n.m. Las condiciones ambientales en donde se establecen varían de xérico a muy méxico (Lorence, 1999). Este género presenta importancia económica por el atractivo de sus flores, y varias especies se usan como plantas ornamentales.

Este género presenta arbustos, sufrútices o hierbas perennes inermes, terrestres, flores bisexuales donde es frecuente el fenómeno de la heterostilia (Mendoza et al., 2004). Hojas opuestas o 3-5(6)-verticiladas, isofilas o ligeramente anisofilas, enteras, sin domacios; nervaduras secundarias pinnadas a palmadas (i.e., *B. quinquenervata*), nervadura menor no lineolada; estípulas interpeciolares y unidas a los pecíolos, angostamente triangulares, mucronadas, erguidas, persistentes, abiertas, a veces setoso-glandulares. Inflorescencias terminales y a veces en ramitas axilares, corimbiformes, cimosas o subcapitadas, paucifloras a multifloras o rara vez reducidas a una flor solitaria, bracteadas. Flores distilas; limbo calicino profundamente 4-lobado, sin calicofilos; corola tubular, hipocraterimorfa o infundibuliforme, verde, blanca, amarilla, anaranjada o roja, los lobos 4, valvares, sin apéndices; estambres 4, las anteras dorsifijas, incluidas o exertas; estigmas 2, oblongos a lineares, incluidos o exertos; ovario 2-locular, los óvulos numerosos, axilares pero la placenta insertada cerca de la base del septo. Frutos en cápsulas, loculicidas desde el ápice luego septicidas, subglobosas a oblatas, lateral y ligeramente comprimidas, cartáceas a coriáceas, a veces semiínferas por la prolongación de la porción apical en un rostro; semillas discoides, aplanadas y con una ala marginal membranácea. Aprox. 40 spp. Suroeste de los Estados Unidos [Arizona, Texas] a Panamá (Tropicos.org. 21 Feb 2017).

3.3. Heterostilia

Como se mencionó anteriormente la heterostilia es un polimorfismo floral en el cual las poblaciones de plantas presentan dos o tres morfos que difieren entre sí en la posición recíproca de los estigmas y las anteras en las flores (Ferrero, 2009). Las especies heterostílicas a menudo exhiben un sistema de incompatibilidad heteromórfica (HetSI), es decir la fecundación sólo ocurre entre individuos de diferentes morfos. La mayoría de las especies heterostílicas también exhiben características micromorfológicas diferentes, como las células epidérmicas estilares o granos de polen que difieren en el tamaño o forma entre los dos morfos (Barrett, 1992; Barrett *et al.*, 2000). Esta característica está controlada por un solo complejo de genes que segrega como un factor mendeliano simple, con un alelo dominante (*S*) y un alelo recesivo (*s*) presentes en el estado heterocigoto en plantas Thrum (*Ss*) y como homocigoto recesivo (*ss*) para plantas Pin (Matsui *et al.*, 2004; Webster y Gilmartin, 2006). En general, la heterostilia estimula la xenogamia y el flujo de polen entre morfos compatibles.

3.4. Distilia

La distilia está controlada por el super gen *S* que segrega como un factor mendeliano, y se ha postulado que está conformado por cinco genes: **G** (longitud del estilo), **I^S** (incompatibilidad estilar), **I^P** (incompatibilidad del polen), **P** (tamaño del polen) y **A** (altura de la antera) (Ganders, 1979; Barret, 1992; Matsui *et al.*, 2004).

La distilia es una adaptación encontrada principalmente en la familia Rubiaceae. Especies típicamente distílicas son autoincompatibles y presentan incompatibilidad intramorfo, de forma que, la mayoría de las veces, los entrecruzamientos entre flores de morfos distintos son capaces de producir progenie viable (Ganders, 1979; Lloyd y Webb, 1986). Además, comúnmente se puede encontrar una razón equilibrada entre individuos de ambos morfos florales en las poblaciones (Ganders, 1979). La distilia (isopleitia), por lo tanto, es interpretada como una estrategia que minimiza las posibilidades de autofertilización, promoviendo el flujo de polen entre morfos (Figura 2).

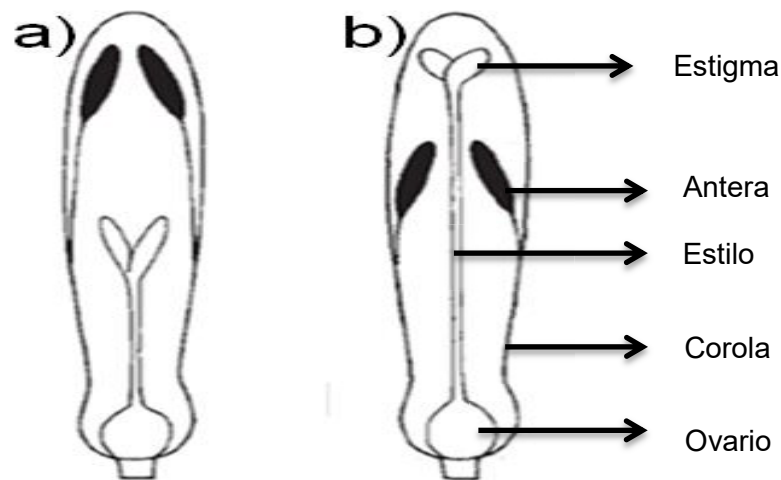


Figura 2. Distilia a) Morfo Thrum, b) Morfo Pin. Modificada de: Hernández y Ornelas (2007).

3.5. Homostilia

La variación dentro de los grupos distílicos presenta derivaciones implicadas en los sistemas reproductivos, como la homostilia, la cual se refiere a flores con anteras y estigmas, al mismo nivel. Este tipo de morfo, que también está presente en *B. ternifolia*, es un carácter derivado de plantas distílicas (Hamilton, 1990; Barrett, 1992). La homostilia se interpreta como el resultado de una recombinación del supergen S (Barrett y Richards, 1990).

Richards (1986), encontró que solamente individuos con morfo Thrum (brevistílicos heterocigotos) pueden dar origen a individuos homostílicos. Se pueden encontrar plantas homostílicas largas, cuando las anteras y los estigmas son largos y homostílicas cortas cuando las anteras y los estigmas son cortos, siendo los morfos homostílicos largos más frecuentes que los morfos homostílicos cortos (Figura 3, Ganders, 1979; Sobrevila *et al.*, 1983; Richards, 1986). La homostilia puede aparecer como carácter único de una población o, más comúnmente, dentro de una población con heterostilia, con sólo unos pocos individuos homostílicos (Hamilton, 1990).

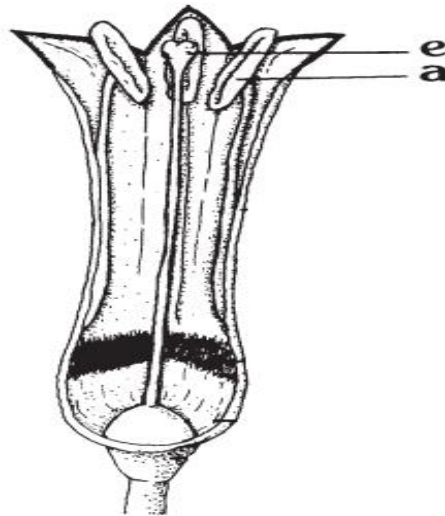


Figura 3. Corte longitudinal de una flor homostilica larga. Se muestran los niveles de anteras y estigma (a=anteras, e= estigma). Modificada de: Coelho y Barbosa (2003).

3.6. Teorías evolutivas sobre la distilia

Durante los últimos 36 años, se han propuesto tres modelos para explicar el origen evolutivo de la heterostilia. Estos modelos se diferencian en la secuencia y en la forma en que se presentan sus componentes. El primer modelo, propuesto por Charlesworth y Charlesworth (1979), también nombrado como modelo de la prevención de la autofecundación, sugiere morfos incompatibles, cuyas características morfológicas son posteriores a la evolución de un sistema de incompatibilidad (SI), es decir, defienden que el sistema de incompatibilidad (SI) surge como primer paso antes de la hercogamia, el segundo y tercer modelo, conocido como modelo de la transferencia de polen, propuesto por Lloyd y Webb (1992) y Sakai y Toquenaga (2004), respectivamente, propone morfos con las características morfológicas de heterostilia bien definidas y establecidas desde las primeras etapas de desarrollo floral, es decir que la hercogamia se originó previo al SI (Figura 4). La evolución de la heterostilia podría haber implicado la polinización preferencial entre las flores con las dos posiciones recíprocas de las anteras y de los estigmas (Sakai y Toquenaga, 2004; Cohen *et al.*, 2012).

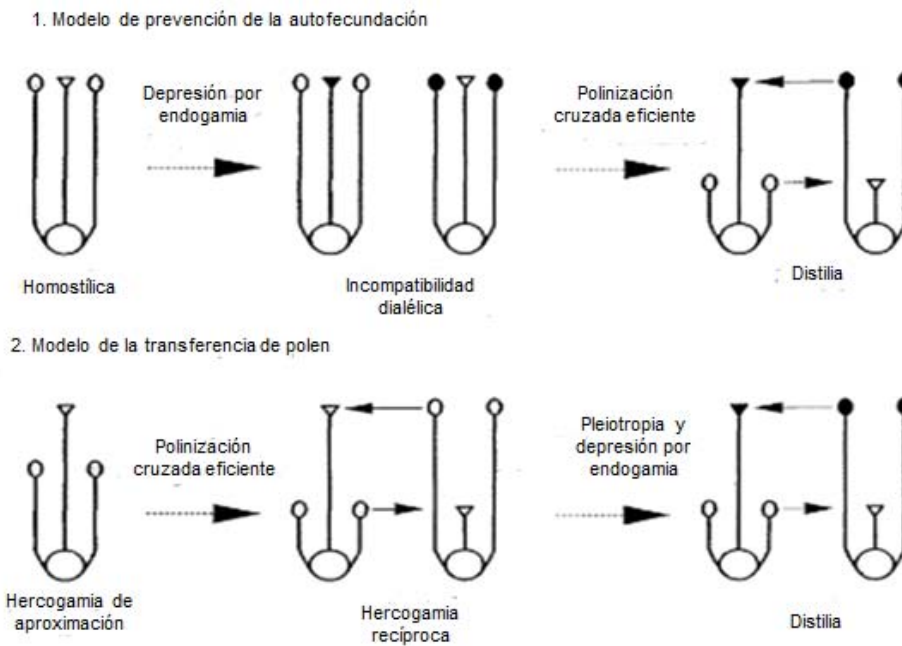


Figura 4. Los dos principales modelos de la evolución de la distilia. 1) Modelo de prevención de la fecundación (Charlesworth y Charlesworth, 1979). 2) Modelo de transferencia de polen (Lloyd y Webb, 1992). Modificada de: Barret, (1992).

Las especies heterostílicas comúnmente poseen un HetSI, el cual está controlado por un sistema dialéctico esporofítico, que evita o reduce la autofecundación y la cruce intramorfo (Dulberger, 1992; Faivre, 2002). En este sistema se inhibe la germinación y/o el crecimiento del polen de la misma flor o de una flor del mismo morfo. Aunque varios estudios han puesto de manifiesto las diferencias entre los morfos Pin y Thrum en varios rasgos, relacionados con la biología pre-polinización, tales como los patrones de producción de polen, esto aún no es suficiente, pues no existen muchos datos y estudios sobre la interacción y el reconocimiento entre las células del polen y el pistilo, durante esta reacción de incompatibilidad.

Para las especies con HetSI, la mayoría de los estudios sólo indican los sitios de incompatibilidad, y las descripciones de la reacción de incompatibilidad se limitan a unas pocas especies de algunas familias, como la familia Rubiaceae. *Bouvardia ternifolia* es una especie distílica, la cual es capaz de producir frutos en las cruces intramorfo y en menor proporción de las autopolinizaciones. Coello-Coutiño y colaboradores (1984), realizaron cruces experimentales legítimas intermorfo e ilegítimas intramorfo y autopolinizaciones en plantas de *B. ternifolia*, obteniendo que el porcentaje de frutos

de las cruas intermorfo fue muy alto en comparación con las cruas ilegítimas intramorfo y las autopolinizaciones donde el porcentaje de frutos de los experimentos fue bajo. Esto indica que el sistema de incompatibilidad no es muy eficiente y que la principal estrategia reproductiva de *B. ternifolia* es la fecundación cruzada, evitando de esta manera la endogamia (Coello-Coutiño *et al.*, 1984; López, 2007).

B. ternifolia presenta un sistema de incompatibilidad en el cual no solo genera diferencias en el grano de polen, sino también en las papilas estigmáticas, las cuales están íntimamente involucradas en el sistema de reconocimiento. La fase de interacción polen-pistilo en la que se encuentren es diferente para las polinizaciones legítimas e ilegítimas, determinando que el sistema de incompatibilidad heteromórfico se activa estrictamente en etapas avanzadas (Romero, 2013).

3.7. Polimorfismos

Los taxones con heterostila muestran una serie de caracteres que permiten la discriminación entre los pistilos y estambres. Además de la posición recíproca de los órganos sexuales, en las especies distílicas existen una serie de caracteres que se encuentran ligados a las distintas posiciones de las anteras y los estigmas de cada uno de los morfos y que son muy variables, los cuales son conocidos como polimorfismos (Ganders, 1979; Sobrevila *et al.*, 1983; Dulberger, 1992; Richard y Koptur, 1993; Hernández, 2006). Entre estos polimorfismos, se encuentra el tamaño de las anteras, del polen, su producción, forma, color y la escultura de la exina que los recubre, así como el tamaño, el color y la forma del estigma, el tamaño de las papilas estigmáticas, su forma e inclusive su composición, así como la longitud del estilo están controlados por genes designados como **A**, **P** y **G**, respectivamente, los cuales están estrechamente vinculados con el supergen *S*, conocido como supergen *S*. La evidencia sugiere que estos genes se encuentran muy cerca del centrómero y que a mayor distancia entre el locus y el centrómero se incrementan las probabilidades de recombinación (Dulberger, 1992; Faivre y McDade, 2001; Romero, 2013; Webster y Gilmartin, 2006).

3.8. Determinación de la distilia

3.8.1. Vías de diferenciación del pistilo

En la familia Rubiaceae se han propuesto al menos dos vías de desarrollo para las diferencias de alturas del pistilo entre flores Pin y Thrum (Figura 4). Las vías son: (1) En *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg. y *P. chiapensis* Standl. las diferencias en los pistilos entre flores Pin y Thrum son el resultado de las diferencias estructurales desarrolladas en etapas tempranas y mantenidas a lo largo del desarrollo (Faivre, 2000) y (2) en *B. ternifolia* y *Hedyotis salzmannii* (DC.) Steud. la divergencia de las alturas del pistilo entre morfos ocurre en etapas tardías durante la elongación del botón floral (Faivre, 2000; Riveros *et al.*, 1995; Richards y Barrett, 1992).

3.8.2. Vías de diferenciación de la antera

El desarrollo del androceo en la familia Rubiaceae, en el que los estambres son típicamente epipétalos, las diferencias en la altura de la antera pueden ser el resultado de al menos tres vías de desarrollo, las cuales son: (1) diferencias en las tasas de crecimiento en las primeras etapas de desarrollo de floral (Riveros *et al.*, 1995; Richards y Barrett, 1992), (2) diferencias mínimas en el alargamiento de los filamentos durante todo el desarrollo del botón, que resulta en las diferencias de la altura de la antera entre los morfos florales (Faivre, 2000) y (3) las diferencias entre los morfos son debido a los cambios de desarrollo tardío de las tasas de crecimiento, así como diferencias en la cantidad de crecimiento del botón en cada uno de los morfos (Richards y Barrett, 1992).

3.9. Determinación de la distilia a nivel celular

Existen pocos trabajos que abordan el establecimiento de la distilia a nivel celular. En un estudio comparativo floral en *Lithospermum*, (Boraginaceae; Cohen *et al.*, 2012), género que presenta especies tanto homostílicas como heterostílicas, encontraron que la longitud de las células epidérmicas del tubo de la corola incrementa de una manera lineal tanto de la parte alta como de la parte baja en ambos casos; así como que las tasas de crecimiento de las células epidérmicas del tubo de la corola, tanto de la parte alta como la parte baja, no son significativamente diferentes entre especies heterostílicas. A su vez, los patrones de desarrollo de las células epidérmicas estilares difieren entre flores heterostílicas y homostílicas y los cambios del desarrollo que afectan a

las posiciones de los estigmas y de las anteras de cada morfo, probablemente obedecen a modificaciones temporales o espaciales de la función del gen correspondiente (Cohen *et al.*, 2012).

Un análisis del desarrollo de la flor en etapas tardías, en *Primula vulgaris* (Primulaceae), reveló que la forma de la célula y el tamaño dentro del tubo de la corola muestran que un mecanismo diferente media la elevación de las anteras entre los morfos Pin y Thrum. Este estudio también reveló que las células del tubo de la corola superior, en flores Thrum, son más anchas que las de las flores Pin y que esta diferencia, en cuanto al tamaño celular, influye en el ancho de la corola (Webster y Gilmartin, 2006).

En un estudio morfométrico, Hernández (2014), aborda la diferenciación a lo largo del desarrollo floral, en los morfos de *Bouvardia ternifolia*. Sus resultados revelaron que existe un crecimiento homomórfico en los caracteres sexuales femeninos y masculinos en los tres tipos florales (Pin, Thrum y homostílicas), y que la hercogamia surge en las etapas posteriores del desarrollo floral, siendo la parte femenina la primera en diferenciarse y posteriormente la masculina. En cuanto a las homostílicas se vio que las trayectorias de crecimiento de los órganos sexuales no mostraron una variación, es decir, este tipo de morfo no presentó hercogamia (Hernández, 2014). Sin embargo, falta determinar el patrón de desarrollo celular. Lloyd y Webb (1992), proponen a la hercogamia de aproximación como precursor evolutivo de la heterostilia. El trabajo de Hernández (2014) lo sustenta, pues la hercogamia surge inicialmente en rasgos femeninos y posteriormente en los masculinos, manteniéndose hasta la etapa de antesis.

IV. Objetivos

4.1. Objetivo general

Determinar si el establecimiento de los morfos florales en *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae) se debe a un mayor número celular y/o a un mayor tamaño de las células de la epidermis interna de la corola y de la epidermis del estilo.

4.2. Objetivos particulares

Conocer el tamaño y número de células presentes en la epidermis interna de la corola, en diferentes etapas del desarrollo floral de los morfos Pin, Thrum y flores homostílicas de *B. ternifolia*.

Conocer el tamaño y número de células presentes en la epidermis del estilo de los morfos Pin, Thrum y flores homostílicas, en diferentes etapas del desarrollo floral de *B. ternifolia*.

Relacionar los cambios celulares presentes en cada etapa del desarrollo floral con el establecimiento de la distilia.

V. Materiales y métodos

5.1. Especie de estudio: *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae)

Bouvardia ternifolia (Figura 5), perteneciente a la familia Rubiaceae, presenta una heterostilia dimórfica, con individuos Pin y Thrum. En ambos casos, los estambres se encuentran adnados a la corola. En las poblaciones de *B. ternifolia* es posible encontrar también individuos homostílicos, aunque la proporción de estos es muy baja (Richard y Koptur, 1993; Faivre, 2000).

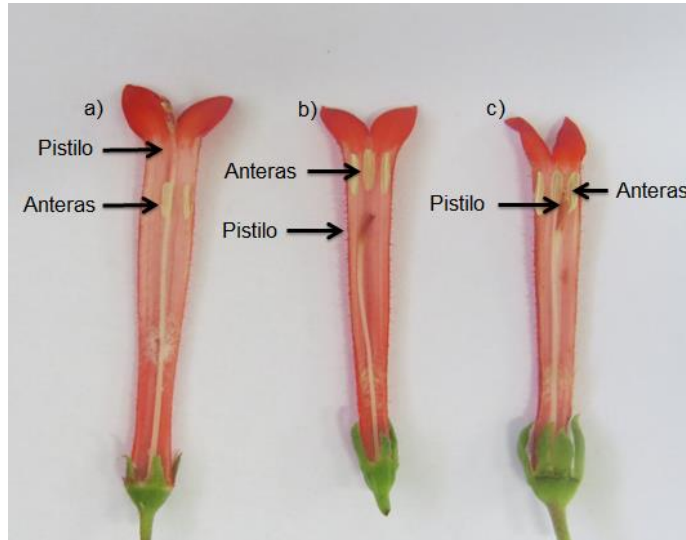


Figura 5. *Bouvardia ternifolia* a) Morfo Pin, b) Morfo Thrum, c) Flores homostílicas. En cada morfo se muestra la posición final que ocupa el pistilo y las anteras para la etapa de antesis.

B. ternifolia es originaria de Mesoamérica (Figura 6), se localiza en bosques de pino-encino, matorral xerófilo y pastizales, pero preferentemente en lugares perturbados, desde el sureste de Texas, Nuevo México y Arizona en Estados Unidos, hasta Oaxaca y Veracruz en México; en el Valle de México se distribuye, en altitudes de 2250 a 3000 msnm (Calderón y Rzedowski, 2001). Es una planta herbácea perenne, de 0,3 a 1,5 m de altura; presenta ramas papiloso-hopídulas, con 3 a 4 hojas por nudo, por lo común verticiladas, cortamente pecioladas, elíptico-lanceolares, con base atenuada y borde entero (Ortiz y Vargas, 2008); estípulas y pecíolos pequeños; flor actinomorfa, tubular, color salmón, rojo, naranja-rojo o escarlata (Blackwell, 1968), con pelos papilosos blancos con los ápices rojos, sus flores duran abiertas de 4 a 5 días, siendo receptiva, desde el primer día de la apertura. Las inflorescencias son generalmente una cima terminal, de 3 a 40 flores; su fruto es de tipo cápsula. El nombre español, trompetilla, se refiere a la forma de las corolas. Esta especie se caracteriza porque es principalmente polinizada por los colibríes *Amazilia beryllina* e

Hylocharys leucoti. Ocasionalmente, se han observado otras especies como *Cynanthus latirostris*, *Eugenes fulgens*, *Lampornis clemenciae*, *Calothorax lucifer*, *Tilmatura dupontii* (Arizmendi *et al.*, 1994). En mucho menor proporción, *B. ternifolia* es polinizada por la mariposa *Phoebis sennae* (Coello-Coutiño *et al.*, 1984). En cuanto a su fenología, esta especie florece de julio a septiembre y fructifica de octubre a noviembre (Rzedowski y Rzedowski, 1985; Faivre, 2000; Hernández, 2006; Torres *et al.*, 2008).



Figura 6. Distribución geográfica de *Bouvardia ternifolia*.

5.2. Zona de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), ubicada al suroeste de la Ciudad de México, dentro del campus de Ciudad Universitaria (19°18'21"–19°20'11" N y 99°10'15"–99°12'4" O), a una altitud de 2250 a 2600 msnm., en la delegación Coyoacán (Figura 7). El área de la reserva es de 146.8 ha; dicha localidad presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano [Cb (w1) w]. Su temperatura media anual es de 15.6 °C y su precipitación media anual es de 833 mm. La vegetación corresponde a matorral xerófilo, heterogéneo, con grandes diferencias en su estructura florística, constituido, principalmente, por un estrato herbáceo bien desarrollado, un arbustivo y pocos elementos arbóreos. Las herbáceas representan la forma de crecimiento más abundante (77 %), mientras que los arbustos y los

árboles representan un porcentaje minoritario (23%). La especie dominante y más típica del estrato arbustivo es *Senecio praecox*. En la REPSA se pueden observar dos temporadas de floración bien definidas: (a) la seca, que comprende los meses de noviembre a mayo; y (b) la de lluvias, que abarca los meses de junio a octubre. El tipo de sustrato es de roca basáltica, relativamente reciente, originaria de la erupción del volcán Xitle, hace aproximadamente 1670 años. La cobertura de suelo es escasa, de tipo eólico y poco profundo (Rzedowski, 2006; López, 2007).



Figura 7. Plano con el polígono oficial de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad Universitaria, UNAM. Ciudad de México. La flecha indica la zona de colecta.

5.3. Colecta y separación de muestras

La colecta de botones florales se realizó de julio a agosto de 2014, en la REPSA. Se colectaron tres botones florales por etapa de desarrollo, contemplando seis etapas (etapa 4 a 9) con una N=54, siendo 18 botones florales para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas; Tabla 1). Para este estudio se trabajó a partir de la etapa cuatro, ya que a partir de esta etapa, tanto la parte baja como alta de la corola se encuentran bien marcadas y definidas, además de que el pistilo y el filamento de la antera presentan una buena longitud para su manipulación, estos dos aspectos fueron muy importantes para la toma de las fotomicrografías.

Las clases (K) se determinaron por medio de la fórmula de Sturges (1926):

$$K=1+3,322*\log(n)$$

Dónde:

K=número de clases

Log= logaritmo en base 10

n= número de observaciones en la muestra o población.

Una vez definido el número de clases, el siguiente paso fue calcular el ancho de clase preliminar (Cp). La Cp se calcula dividiendo el rango entre K, o sea:

$$Cp= \text{rango}/K= (\text{valor máximo}-\text{valor mínimo})/K$$

Tabla 1. Etapas de desarrollo para los tres morfos de acuerdo al tamaño del botón

Morfo	Pin, Thrum, homostílicas
Etapas	Tamaño (mm)
1	0.01-2.15
2	2.16-4.31
3	4.32--6.46
→ 4	6.47-8.61
5	8.62-12.91
6	12.92-15.06
7	15.07-17.21
8	17.22-19.36
9*	19.37-21.51

N=54. Para el morfo Pin corresponden 18 individuos, Thrum 18 y homostílicas 18. Para cada etapa de cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas) se midieron 60 células, de las cuales 30 correspondieron a la parte baja y 30 a la parte alta de la corola, con tres repeticiones por etapa. * Etapa antesis. Para este estudio se trabajó a partir de la etapa 4.

5.4. Aclarado de muestras

Las muestras colectadas se fijaron en FAA (formol, ácido acético, alcohol etílico y agua, en una proporción de 1:0.5:5:3.5). Después de unos días de fijación, las muestras se lavaron tres veces con amortiguador de fosfatos (PBS), por cinco minutos, para retirar el exceso de fijador.

Una vez lavadas las muestras, se procedió a disectar para extraer lo siguiente: una parte de corola con dos anteras y el pistilo (Figura 8 y 9), para posteriormente colocar las partes en una solución de aclarado (Glicerol al 30% y Dimetil Sulfóxido-DMSO al 2%). Las muestras permanecieron en la solución de aclarado por al menos tres semanas.

5.5. Observación al microscopio

Para la observación al microscopio óptico, las muestras se montaron en un portaobjetos con medio de montaje Nal (Nal 4.2M, $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ 8mM, glicerol al 65% y DMSO al 2%) y se cubrieron con un cubreobjetos.

5.6. Fotomicrografías

Las fotomicrografías se tomaron con un microscopio óptico Olympus BX51. En el caso de la corola con las dos anteras, se tomaron seis fotografías por etapa, ya que la corola se dividió en dos partes, las cuales corresponden a la parte baja y a la parte alta, respectivamente, debido a que el filamento de la antera se encuentra adnado a la corola y se ha visto que ésta es la que determina la altura final de la misma (Figura 8). Por lo tanto, de cada parte se tomaron tres fotomicrografías para cada una de las etapas, de cada uno de los morfos, con un total de 108 fotomicrografías por morfo. Las fotomicrografías fueron procesadas con el programa Image Pro Plus 7, para posteriormente medir y contabilizar el número de células presentes.

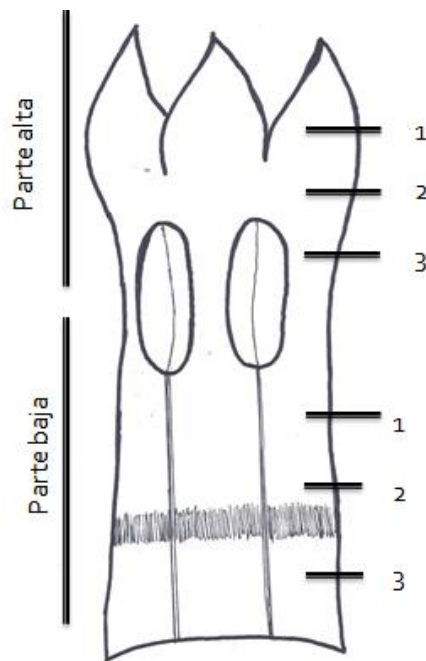


Figura 8. Se muestran las dos zonas (parte baja y parte alta) de la corola. Las líneas indican las zonas de obtuvieron las seis fotomicrografías.

Para el caso del pistilo, se tomaron tres fotomicrografías de tres zonas diferentes del estilo, designadas como parte baja (PB), parte media (PM) y parte alta (PA), respectivamente (Figura 9), por lo que se tomaron un total de 54 fotomicrografías del estilo por morfo, ya que para cada etapa se hicieron tres repeticiones, al igual que con la corola.

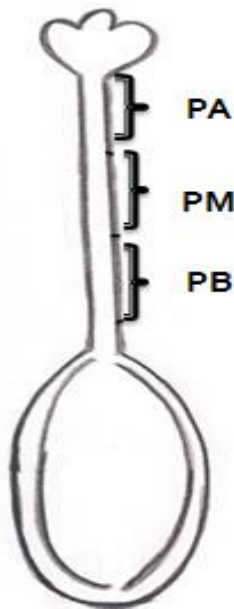


Figura 9. Se muestra las tres zonas (PB, PM y PA) de donde se obtuvieron las fotomicrografías del estilo.

Se midió la longitud y el ancho de 10 y 15 células epidérmicas por fotomicrografía para la corola y el estilo, respectivamente, para la determinación del cambio celular presente en cada una de las etapas de cada uno de los morfos. Para calcular la cantidad de células presentes en la corola y el estilo, se dibujó una línea de (700 μm) por fotomicrografía y se procedió a contar el número de células presentes en la misma, para, posteriormente, con una regla de tres, calcular la cantidad total de células de cada zona, para cada uno de los órganos florales (corola y estilo).

5.7. Estadística

Con el programa Prisma 5, se realizó la prueba estadística de Kolmogórov-Smirnov (K-S), para saber si los datos presentaban una distribución normal, además se realizó la prueba de homoscedasticidad, esto para determinar si los datos cumplían las características para realizar la prueba de ANOVA. Para estimar y comparar la variación del largo y ancho de las células, así como su número, se realizó la prueba post-hoc de Tukey.

Para cada etapa de cada morfo, se obtuvo el promedio, y mediante el análisis de ANOVA se comparó el tamaño (largo y ancho) y el número celular para determinar las diferencias estadísticamente significativas entre las etapas y entre los tres morfos (Pin, Thrum y homostílicas), de cada una de las partes de la corola y del estilo.

VI. Resultados

6.1. Longitud de las células de la corola

Existen diferencias en la elongación de las células epidérmicas del tubo de la corola de la parte alta y baja en cada uno de los morfos Pin, Thrum y homostílicas.

6.1.1. Longitud de las células de la corola morfo Pin

Para el caso del morfo Pin, las células de la parte baja de la corola en las etapas 5 ($218.15 \pm 47.8 \mu\text{m}$), y 6 ($303.53 \pm 79.2 \mu\text{m}$), aumentan en longitud, manteniendo su tamaño constante desde la etapa 7 hasta la 9, en un intervalo que va de 367.08 a $385.80 \mu\text{m}$ (Figuras 10 y 13). En la parte alta de la corola, en el morfo Pin, las células aumentan constante y paulatinamente en longitud a partir de la etapa 5 ($131.26 \pm 34.87 \mu\text{m}$) hasta la 8 ($188.82 \pm 42.38 \mu\text{m}$), pero no es hasta la etapa 9 cuando las células alcanzan la mayor longitud ($291.0 \pm 69.41 \mu\text{m}$; Figuras 10 y 14).

Comparando las células de la parte baja y de la parte alta del morfo Pin, en todas las etapas, las células de la parte baja son significativamente más largas que las células de la parte alta ($p < 0.05$; Figuras 10 y 17).

6.1.2. Ancho de las células de la corola morfo Pin

El ancho de las células de la parte baja no varía a lo largo de las etapas, manteniendo un intervalo de 41.47 a $45.15 \mu\text{m}$ (Tabla 1 del apéndice). Ocurre lo mismo para el ancho de las células de la parte alta, ya que es similar en todas las etapas, presentando un intervalo de 56.35 a $59.17 \mu\text{m}$ (Tabla 1 del apéndice).

El ancho de las células es significativamente mayor en la parte alta que en la parte baja de la corola ($p < 0.05$; Figura 10, Tabla 1 del apéndice).

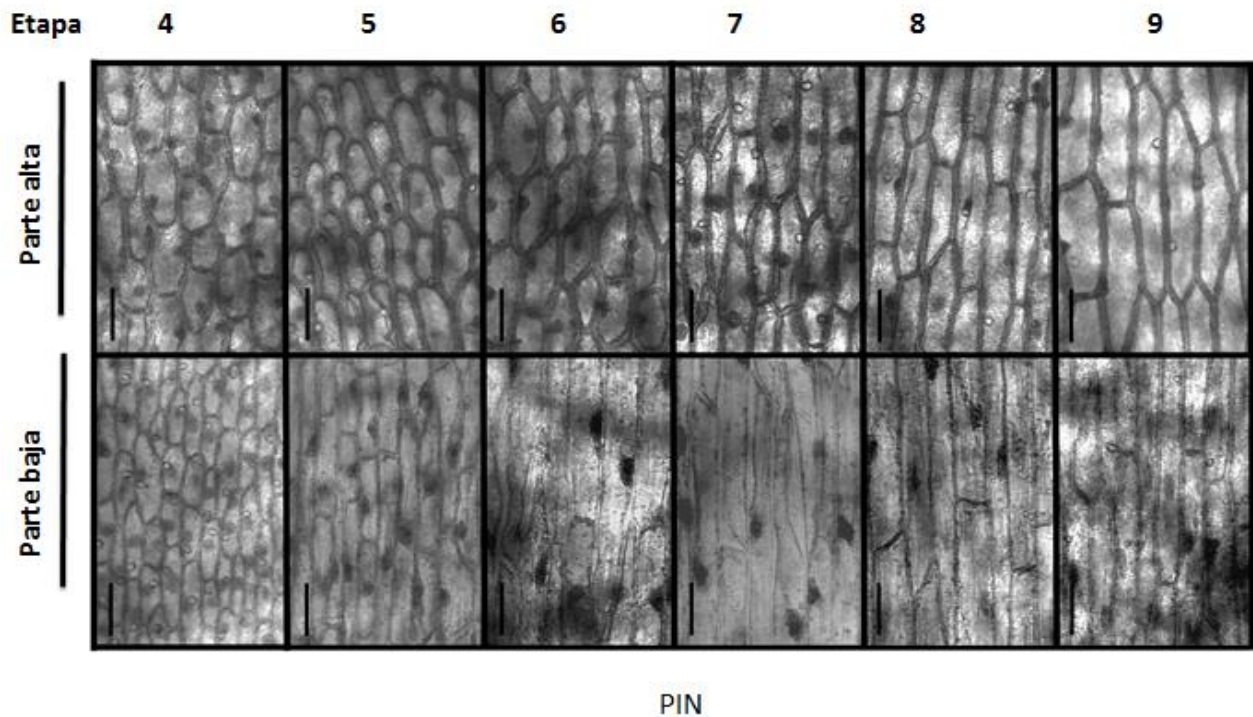


Figura 10. Células de la parte alta y parte baja de la corola del morfo Pin. Panel superior: células de la parte alta. Panel inferior: células de la parte baja. Escala =100µm. Se puede observar un cambio en la longitud de las células de la parte baja y alta de la corola conforme va aumentando la etapa de desarrollo. Las células de la parte baja son de mayor longitud en comparación con las células epidérmicas de la parte alta de la corola.

6.1.3. Longitud de las células de la corola morfo Thrum

En el morfo Thrum (Figura 11), las células de la parte baja comienzan el proceso de elongación celular a partir de la etapa 5 ($261.22 \pm 58.54 \mu\text{m}$), aunque la elongación es mayor desde la etapa 7 ($342.6 \pm 82.07 \mu\text{m}$) hasta la 9 ($437.46 \pm 106.65 \mu\text{m}$; Figuras 11 y 13). En la parte alta, el cambio celular más evidente ocurrió en la etapa 6 ($137.64 \pm 25.68 \mu\text{m}$), en donde las células isodiamétricas de las etapas anteriores han cambiado y son más largas y anchas. La longitud de las células de la parte alta se mantiene constante desde la etapa 7 ($163.44 \pm 34.96 \mu\text{m}$) hasta la 9 ($182.15 \pm 49.85 \mu\text{m}$; Figuras 11 y 14). Las células de la parte baja de la corola alcanzan longitudes significativamente más altas en comparación con las células de la parte alta ($p < 0.05$), en todas las etapas, con excepción de la etapa 4, donde su tamaño es similar (Figura 18).

6.1.4. Ancho de las células de la corola morfo Thrum

El ancho de las células de la parte baja de la corola, es constante y similar ($p>0.05$) en todas las etapas, manteniéndose en un intervalo de 37.97 a 46.04 μm , por otra parte el ancho de las células de la parte alta es similar ($p>0.05$), manteniéndose en un intervalo de 55.8 a 66.55 μm , siendo mayor en comparación con el ancho de las células de la parte baja de la corola ($p<0.05$; Figura 11, tabla 1 del apéndice).

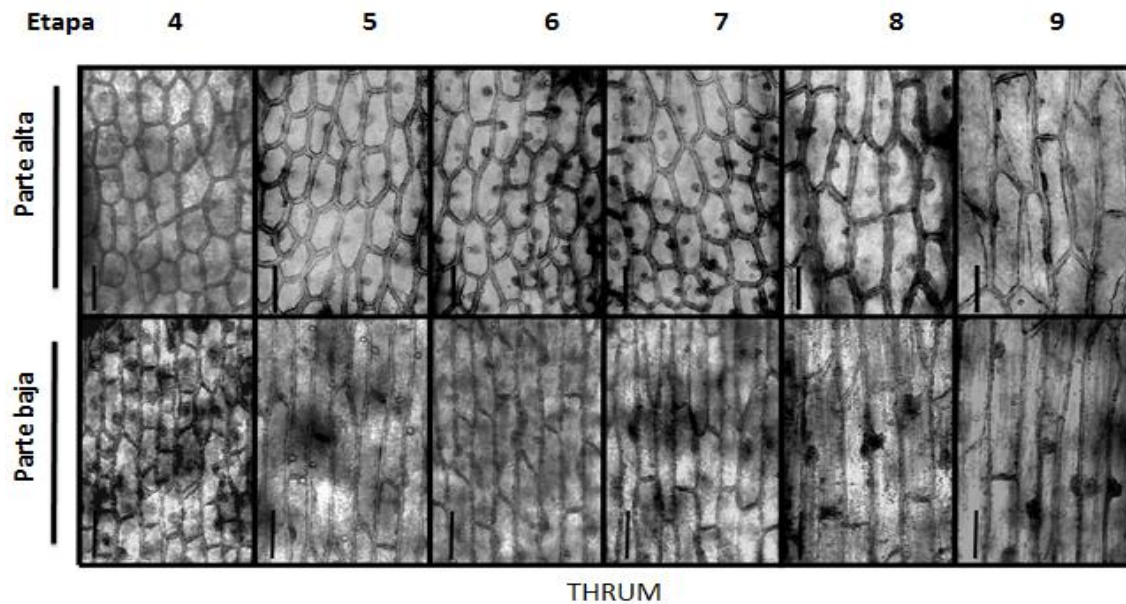


Figura 11. Células de la parte alta y parte baja de la corola del morfo Thrum. Panel superior: células de la parte alta. Panel inferior: células de la parte baja. Escala =100 μm . Se puede observar un cambio en la longitud de las células epidérmicas de la parte baja y alta de la corola conforme va aumentando la etapa de desarrollo. Las células de la parte baja son de mayor longitud en comparación con las células epidérmicas de la parte alta de la corola.

6.1.5. Longitud de las células de la corola de las flores homostílicas

En el caso del morfo homostílico hay un aumento de crecimiento en longitud de las células de la parte baja de la corola desde la etapa 7 ($335.86\pm 72.36 \mu\text{m}$) hasta la etapa 9 ($539.22\pm 100.8 \mu\text{m}$; Figuras 12 y 13). Para el caso de la parte alta de la corola, la etapa 7 presenta células más largas ($160.31\pm 50.0 \mu\text{m}$) en comparación con las etapas anteriores. Este crecimiento continúa hasta la etapa 9 ($227.53\pm 62.77 \mu\text{m}$; Figuras 12 y 14).

El comportamiento en cuanto al largo de las células de la parte baja y alta de la corola sigue el mismo patrón que en los dos morfos anteriores, ya que las células de la parte baja alcanzan longitudes significativamente más altas (133.97-539.22 μm), en comparación con la longitud de las células de la parte alta de la corola (94.08-227.53 μm , $p < 0.05$; Figura 19).

6.1.6. Ancho de las células de la corola de las flores homostílicas

El ancho de las células de la parte baja de la corola, se mantiene de la etapa 4 a la 8, en un intervalo de 36.82 a 42.73 μm , ya que en la etapa 9 es evidente que las células aumentan en ancho tanto en la parte baja (48.8 \pm 8.45 μm) como en la parte alta de la corola (73.37 \pm 9.16 μm ; Figuras 12, 15 y 16). El ancho de las células en las flores homostílicas en etapa 4 es significativamente mayor en la parte alta (51.04-73.37 μm) que en la parte baja de la corola (36.82-48.8 μm , $p < 0.05$; tabla 1 del apéndice).

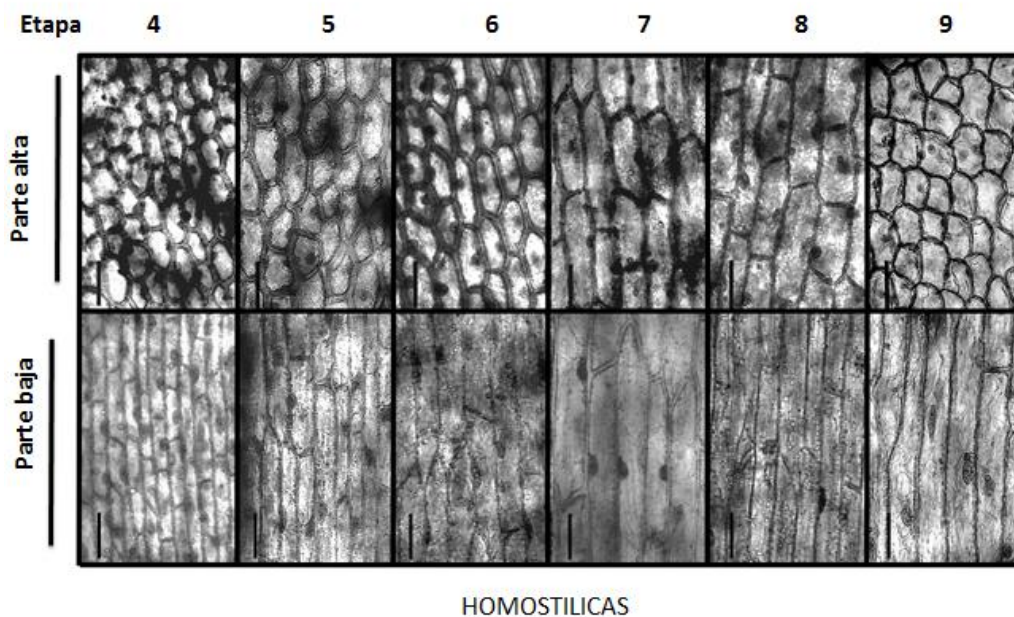


Figura 12. Células de la parte alta y parte baja de la corola de las flores homostílicas. Panel superior: células de la parte alta. Panel inferior: células de la parte baja. Escala =100 μm . Se puede observar un cambio en la longitud de las células epidérmicas de la parte baja y alta de la corola conforme va aumentando la etapa de desarrollo. Las células de la parte baja son de mayor longitud en comparación con las células epidérmicas de la parte alta de la corola.

La comparación de la longitud de las células de la parte baja, en las 6 diferentes etapas (4 a 9), muestra que la longitud de las células de la parte baja de los tres morfos Pin ($137.62 \pm 23.0 \mu\text{m}$), Thrum ($116.82 \pm 24.6 \mu\text{m}$) y homostílicas ($133.97 \pm 28.03 \mu\text{m}$) no difieren en la etapa 4 ($p > 0.05$), pero sí lo hacen a partir de la etapa 5 ($F_{216.0}$, Pin $218.15 \pm 47.8 \mu\text{m}$, Thrum $261.22 \pm 58.54 \mu\text{m}$ y homostilica $206.84 \pm 37.08 \mu\text{m}$) en donde el morfo Thrum presenta células de mayor longitud, en comparación con los otros dos morfos, aunque ya para la etapa 9 la elongación de las células de la parte baja en flores homostílicas es significativamente mayor ($539.22 \pm 100.8 \mu\text{m}$, $p < 0.001$), seguido del morfo Thrum ($437.46 \pm 106.65 \mu\text{m}$, $p < 0.001$) y por último el morfo Pin ($385.80 \pm 106.4 \mu\text{m}$, $p < 0.001$; Figura 13, tablas a1, b1, c1 del apéndice). Esta diferencia está dada por la posición que ocupan las anteras dentro de la flor.

Por otra parte, la longitud de las células de la parte alta de la corola es similar para los tres morfos desde la etapa 4 hasta la 7; sin embargo, en la etapa 9 hay un crecimiento mayor de las células del morfo Pin ($291.00 \pm 69.41 \mu\text{m}$, $p < 0.001$) con respecto a las células de Thrum ($182.15 \pm 49.85 \mu\text{m}$) y homostílicas ($227.53 \pm 62.77 \mu\text{m}$). En la etapa 9, las células de las flores homostílicas presentan una mayor longitud en comparación con Thrum ($F_{122.8}$, Thrum $182.15 \pm 49.85 \mu\text{m}$, homostílicas $227.53 \pm 62.77 \mu\text{m}$, $p < 0.001$; Figura 14, tabla 1 del apéndice, tablas a2, b2, c2 del apéndice).

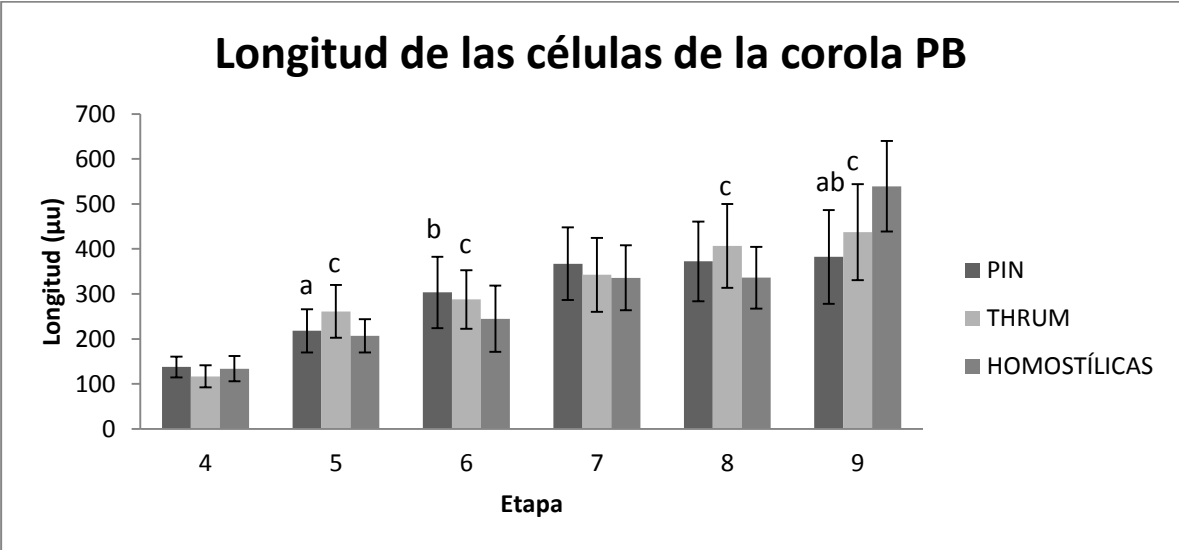


Figura 13. Gráfica de los promedios y desviación estándar de la longitud de las células de la parte baja de la corola para cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas). Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. P \neq T= a; P \neq H= b; T \neq H = c *(Diferencias estadísticamente significativas $P < 0.001$; $F_{216.0}$).

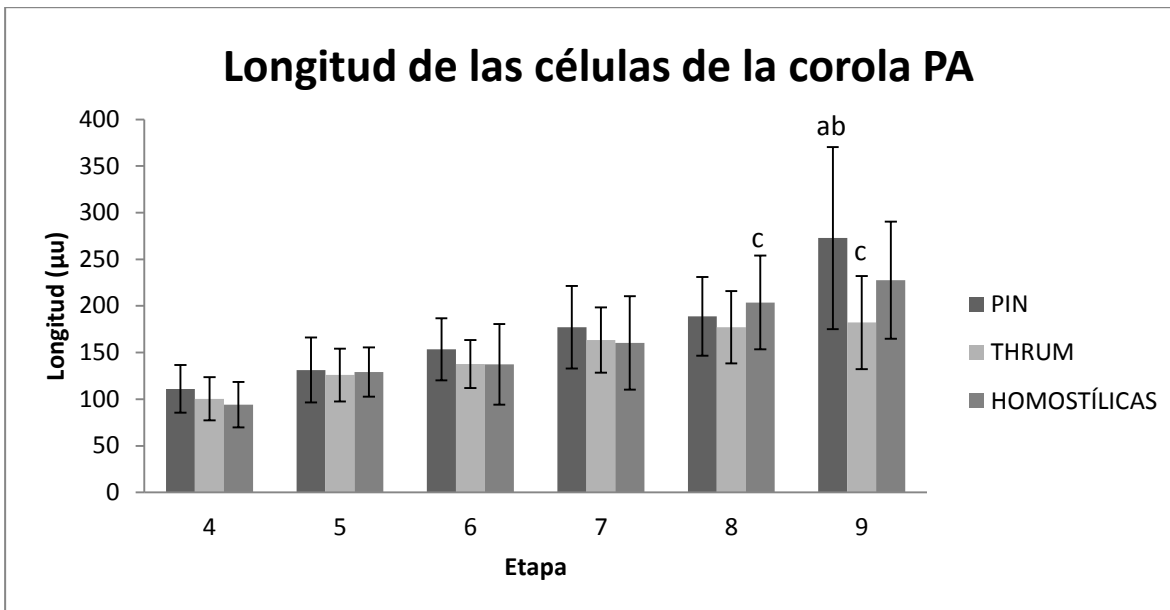


Figura 14. Gráfica de los promedios y desviación estándar de la longitud de las células de la parte alta de la corola para cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas). Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. $P \neq T = a$; $P \neq H = b$; $T \neq H = c$ *(Diferencias estadísticamente significativas $P < 0.001$; $F_{122,8}$).

En cuanto al ancho de las células de la parte baja, no hay diferencias marcadas entre los morfos, ya que en promedio el ancho de las células de la parte baja de cada una de las etapas de los tres morfos es similar ($p > 0.05$, $F_{17,98}$, Figura 15, tablas a3, b3, c3 del apéndice). Con excepción de la etapa 9, en donde las flores homostílicas ($48.8 \pm 8.45 \mu\text{m}$) presentan para esta etapa células significativamente más anchas, en comparación con el morfo Pin ($45.15 \pm 7.26 \mu\text{m}$, $p < 0.05$).

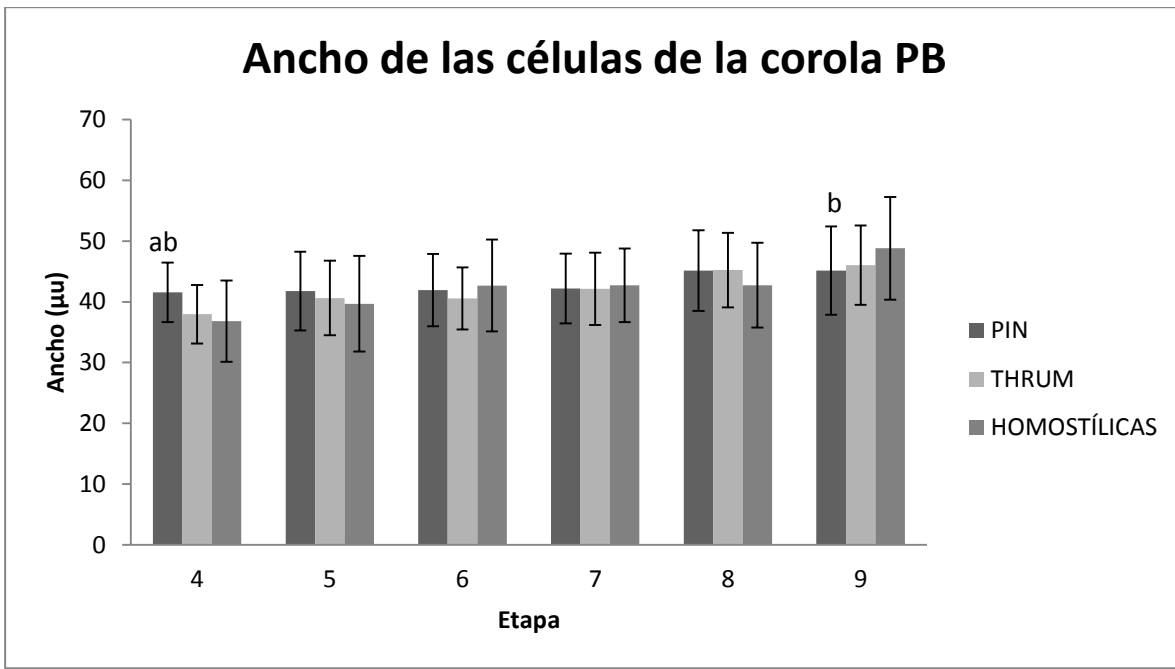


Figura 15. Gráfica de los promedios y desviación estándar del ancho de las células de la parte baja de la corola para cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas). Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. $P \neq T = a$; $P \neq H = b$; $T \neq H = c$ *(Diferencias estadísticamente significativas $P < 0.001$; $F_{17,98}$).

El ancho de las células de la parte alta no presenta diferencias significativas desde la etapa 5 hasta la 6, para los tres morfos. En la etapa 7, Thrum presenta las células significativamente más anchas que los otros dos morfos ($F_{48,92}$, Thrum $63.13 \pm 6.51 \mu\text{m}$, Pin $58.82 \pm 5.71 \mu\text{m}$ y homostílicas $59.41 \pm 7.57 \mu\text{m}$; $p < 0.01$, $p < 0.05$ respectivamente), pero para la etapa 9, las células de las flores homostílicas presentan los valores mayores, seguida del morfo Thrum y Pin (homostílica $73.37 \pm 9.16 \mu\text{m}$, Thrum $66.55 \pm 5.82 \mu\text{m}$ y Pin $59.17 \pm 8.49 \mu\text{m}$; $p < 0.001$; Figura 16, tabla 1 del apéndice; tablas a4, b4, c4 del apéndice).

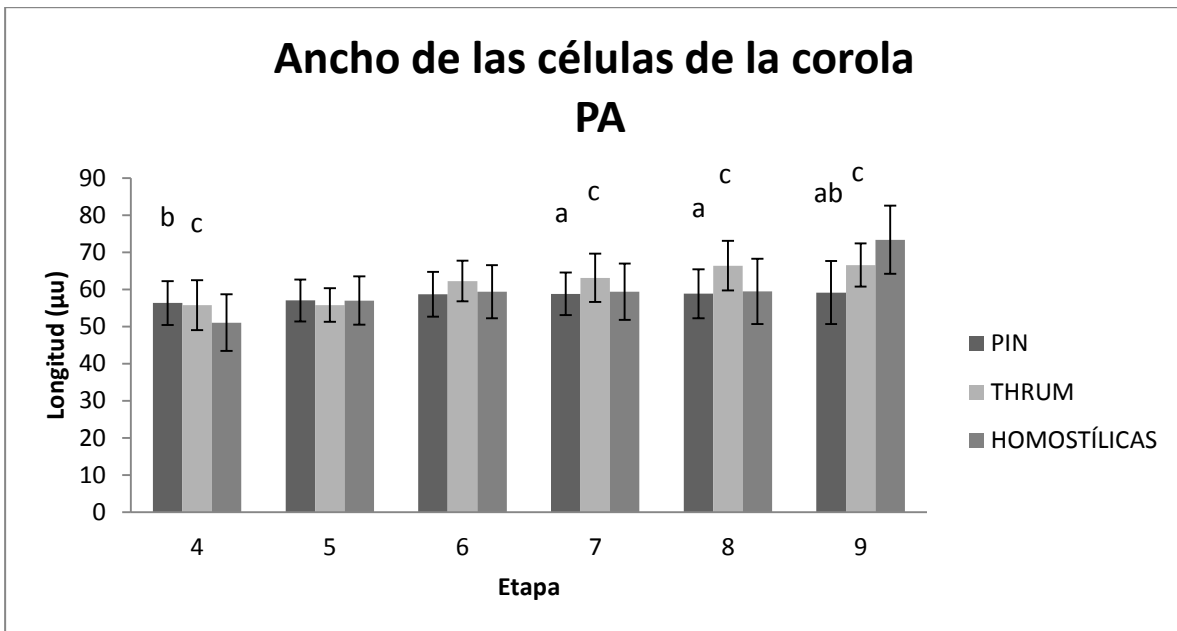


Figura 16. Gráfica del promedio y desviación estándar del ancho de las células de la parte alta de la corola para cada morfo (Pin, Thrum y homostílicas). Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. $P \neq T = a$; $P \neq H = b$; $T \neq H = c$ *(Diferencias estadísticamente significativas $p < 0.001$; $F_{48,92}$).

Para los tres morfos florales existe un patrón similar en el crecimiento, pues en todos los casos las células son más largas en la parte baja de la corola (Figura 17 a 19). Las flores homostílicas, en flores en anthesis (etapa 9), es quien presenta las células más largas en la parte baja de la corola, seguido del morfo Thrum y finalmente del morfo Pin (homostílica $539.22 \pm 100.8 \mu\text{m}$, Thrum $437.46 \pm 106.65 \mu\text{m}$ y Pin $385.41 \pm 106.4 \mu\text{m}$, $F_{216,0}$, $p < 0.001$; Figura 13). En la parte alta de la corola, las células de mayor longitud las presenta el morfo Pin, seguido de las flores homostílicas y finalmente de Thrum (Pin $291.00 \pm 69.41 \mu\text{m}$, homostílica $227.53 \pm 62.77 \mu\text{m}$ y Thrum $182.15 \pm 49.85 \mu\text{m}$, $F_{122,8}$, $p < 0.001$; Figura 14).

En lo referente al ancho celular, la parte alta tiene células más anchas en comparación con las células de la parte baja de la corola (Tabla 1 del apéndice). Las flores homostílicas para la etapa de anthesis presentan células más anchas, tanto para la parte baja como alta, seguidas del morfo Thrum y Pin (Figuras 15 y 16; tabla 1 del apéndice).

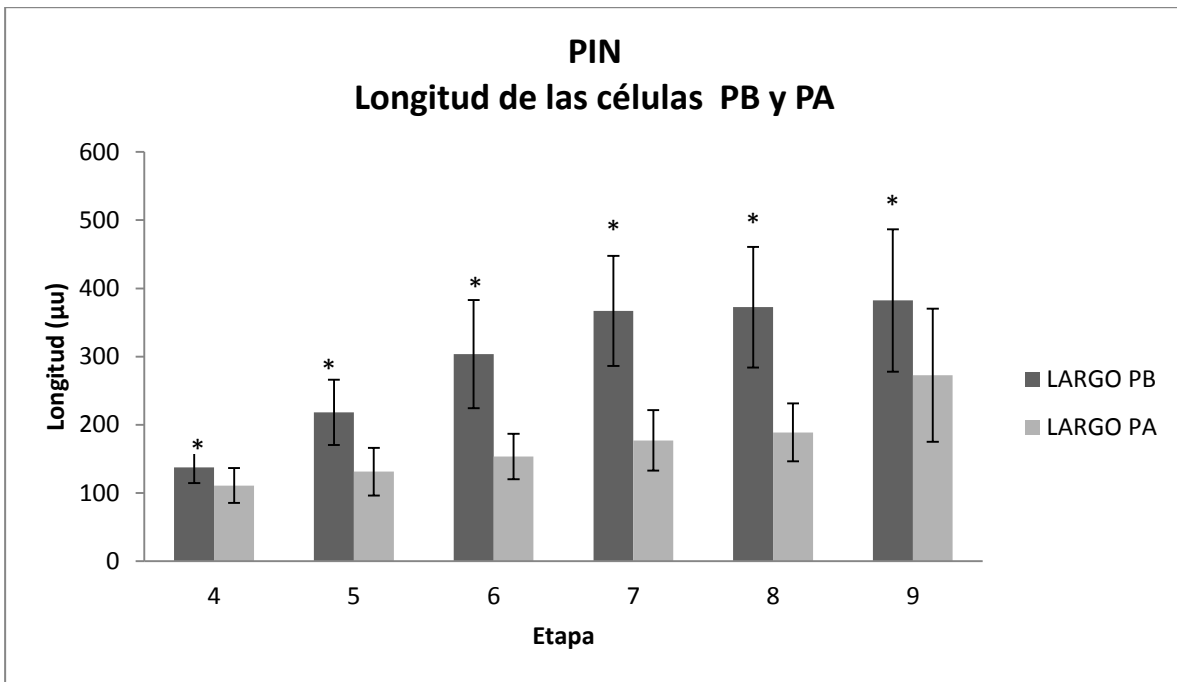


Figura 17. Gráfica del largo de las células de la parte alta y parte baja de la corola morfo Pin. PB= Parte baja y PA= Parte alta. Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. El * marca las diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$ entre PB y PA

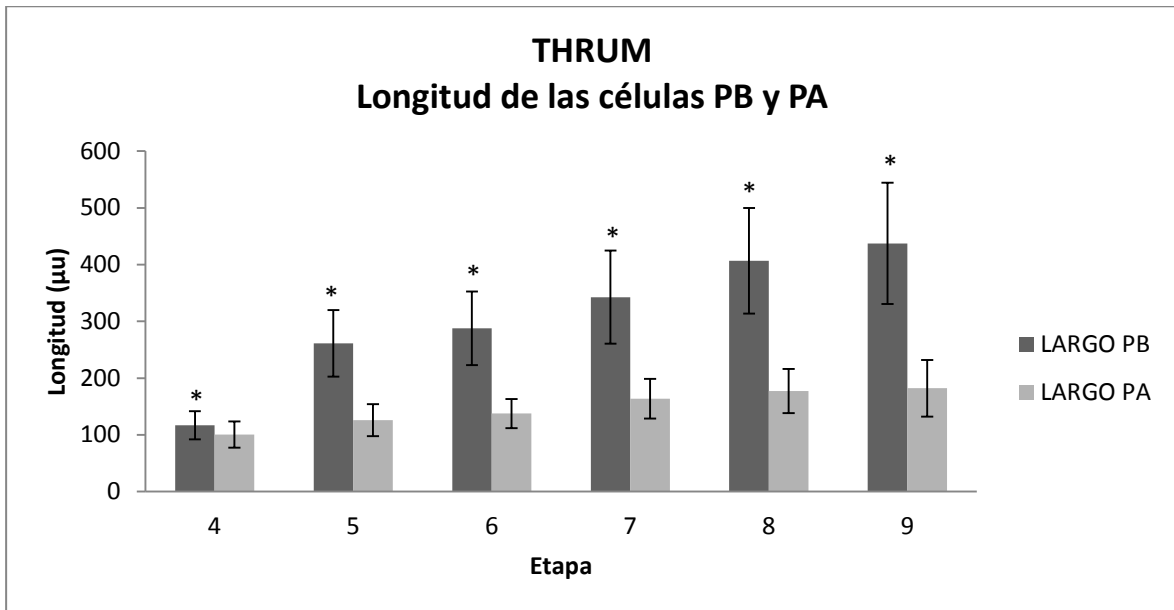


Figura 18. Gráfica del largo de las células de la parte alta y parte baja de la corola morfo Thrum. PB= Parte baja y PA= Parte alta. Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. El * indica las diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$ entre PB y PA.

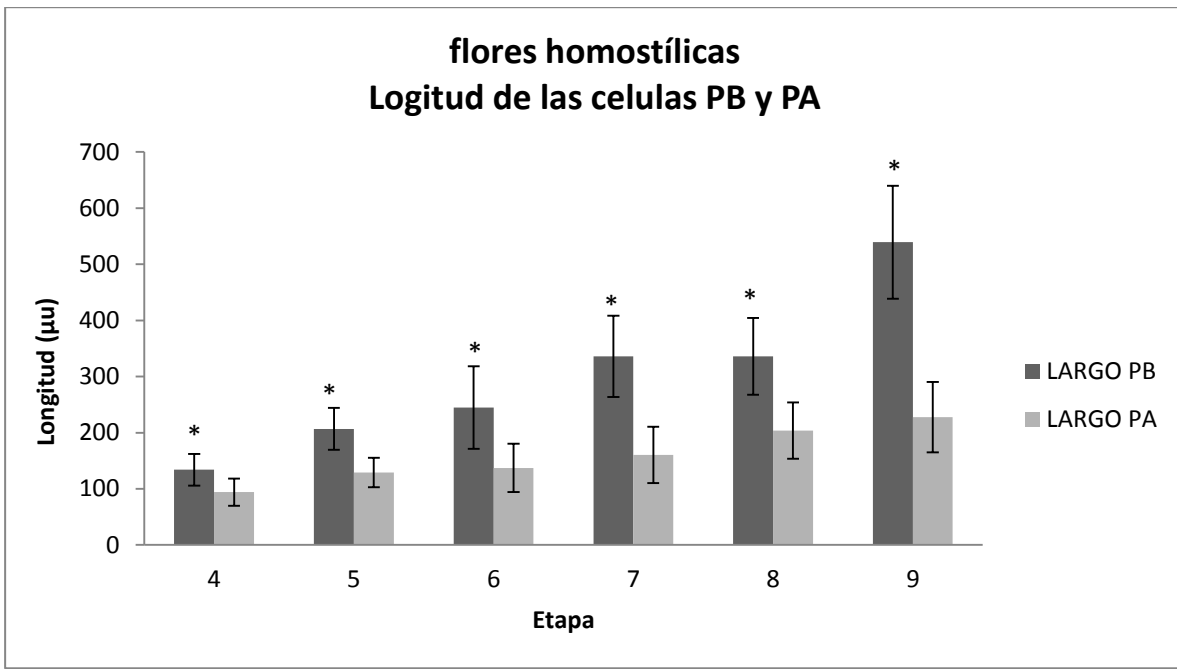


Figura 19. Gráfica del largo de las células de la parte alta y parte baja de la corola de las flores homostilicas. PB= Parte baja y PA= Parte alta. Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. El * indica las diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$ entre PB y PA.

6.1.7. Forma de las células de la corola

La forma de las células tanto de la parte baja como de la parte alta de la corola sigue un mismo patrón para cada uno de los morfos y cada una de las etapas, ya que, la parte baja está constituida por células rectangulares mientras que la parte alta de la corola está constituida por células de forma isodiamétrica.

6.2. Longitud y ancho de las células del estilo

Existen diferencias en la elongación de las células epidérmicas del estilo correspondientes a la parte baja, media y alta en cada uno de los morfos: Pin, Thrum y flores homostílicas.

6.2.1. Longitud de las células del estilo morfo Pin

En el morfo Pin, las células de la parte baja del estilo mantienen un crecimiento en longitud constante desde la etapa 4 hasta la 8, en un intervalo de 49.55 a 71.04 μm , para la etapa de antesis (etapa 9) las células alcanzan la longitud de $81.90 \pm 6.17 \mu\text{m}$ (Figuras 20 y 21, tabla 3 del apéndice). En la parte media del estilo las células aumentan paulatinamente en longitud desde la etapa 4 a la 7, manteniéndose en un intervalo de 62.37 a 99.11 μm , ya para la etapa 8 ($142.3 \pm 12.67 \mu\text{m}$) y 9 ($150.3 \pm 7.33 \mu\text{m}$), las células alcanzan las longitudes significativamente mayores en comparación con las células de la parte baja ($p < 0.05$). La longitud de las células de la parte alta del estilo en el morfo Pin, aumenta constante y paulatinamente en longitud a partir de la etapa 6 ($68.04 \pm 2.59 \mu\text{m}$), pero no es hasta la etapa 9 (antesis) cuando las células alcanzan la mayor longitud ($79.81 \pm 2.99 \mu\text{m}$, Figuras 20 y 21).

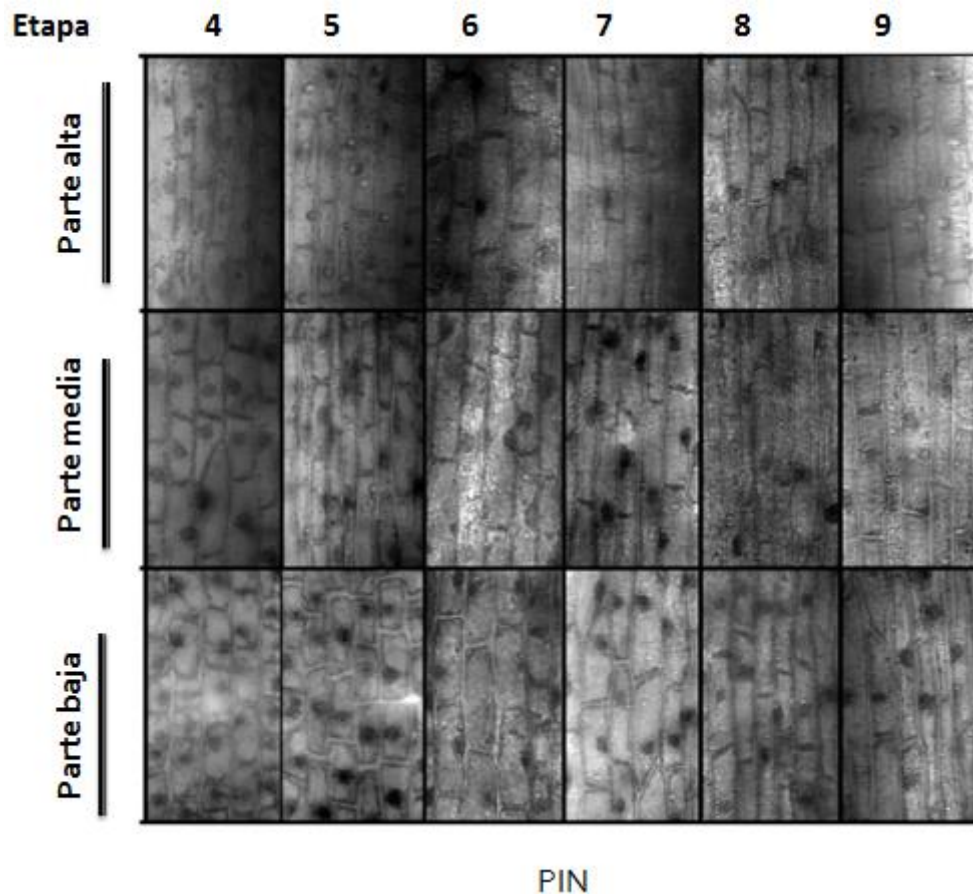


Figura 20. Células de la parte baja, media y alta del estilo del morfo Pin. Panel superior: células de la parte alta. Panel intermedio: células de la parte media. Panel inferior: células de la parte baja. Escala =100µm. Las células epidérmicas de las tres zonas del estilo aumentan en longitud mientras va aumentando la etapa de desarrollo del botón floral. El ancho celular se mantiene para las tres zonas.

Comparando la longitud de las células epidérmicas del estilo de la parte baja, media y alta del morfo Pin, en todas las etapas, las células de la parte baja y alta son significativamente de menor longitud que las células epidérmicas de la parte media del estilo ($p < 0.05$; Figura 21).

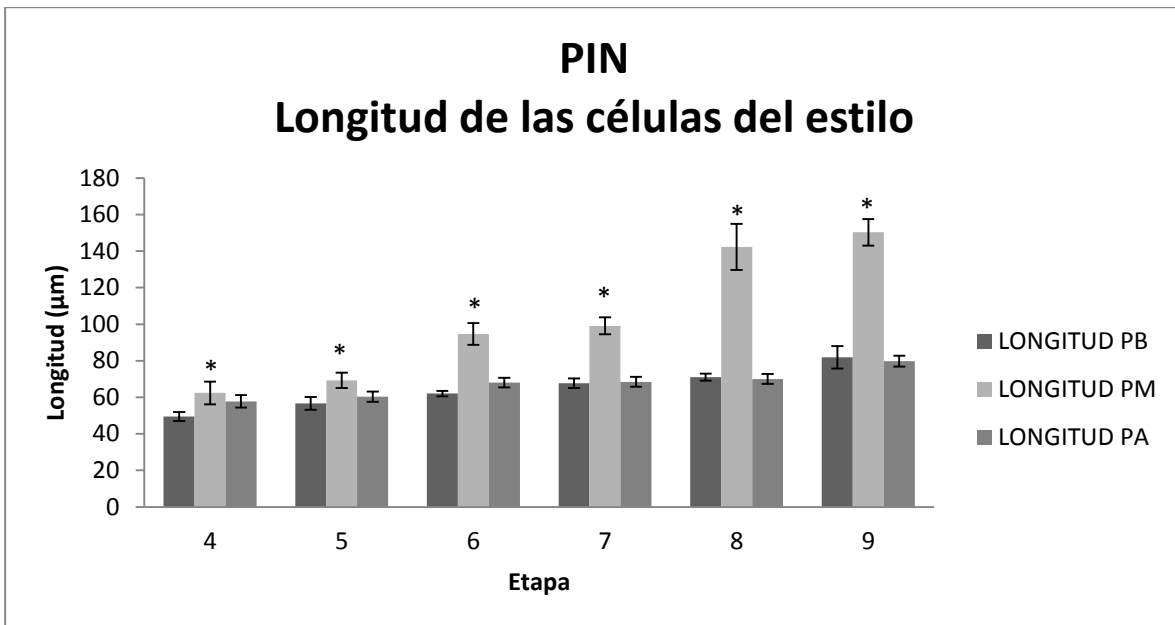


Figura 21. Gráfica de la longitud de las células de la parte baja, media y parte alta del estilo para el morfo Pin. PB= Parte baja, PM= Parte media y PA= Parte alta. Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. El * indica las diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$ entre PB, PM y PA.

6.2.2. Ancho de las células del estilo morfo Pin

Con respecto al ancho de las células de la parte baja del estilo, éste no varía a lo largo de las etapas, manteniendo un intervalo de 15.06 a 15.54 μm (Figura 21, tabla 4 del apéndice). Lo mismo ocurre para el ancho de las células epidérmicas de la parte media y alta del estilo, el cual no varía manteniéndose en un intervalo de 14.83 a 15.49 μm y 15.09 a 15.66 μm , respectivamente. El ancho de las células no difiere entre zonas para la etapa de anthesis ($p > 0.05$, Figura 20, tabla 4 del apéndice).

6.2.3. Longitud de las células del estilo morfo Thrum

En el morfo Thrum (Figura 22), las células de la parte baja del estilo comienzan el proceso de elongación celular a partir de la etapa 5 ($47.06 \pm 1.97 \mu\text{m}$), aunque la elongación es mayor desde la etapa 7 ($65.42 \pm 4.69 \mu\text{m}$) hasta la 9 ($85.70 \pm 6.73 \mu\text{m}$; Figuras 22 y 23). En la parte media, el cambio celular más evidente ocurre en la etapa 6, en donde las células que en etapas anteriores eran

cortas ($59.37 \pm 7.34 \mu\text{m}$) para esta etapa son ligeramente más largas ($87.61 \pm 4.80 \mu\text{m}$). La longitud de las células epidérmicas de la parte media del estilo aumenta de manera constante desde las primeras etapas hasta la etapa de antesis, cuando las células alcanzan una longitud mayor ($157.7 \pm 10.66 \mu\text{m}$; Figuras 22 y 23). Las células de la parte alta del estilo aumentan ligeramente en longitud, a partir de la etapa 5 ($62.54 \pm 3.80 \mu\text{m}$), para la etapa de antesis las células alcanzan mayores longitudes ($89.14 \pm 3.89 \mu\text{m}$).

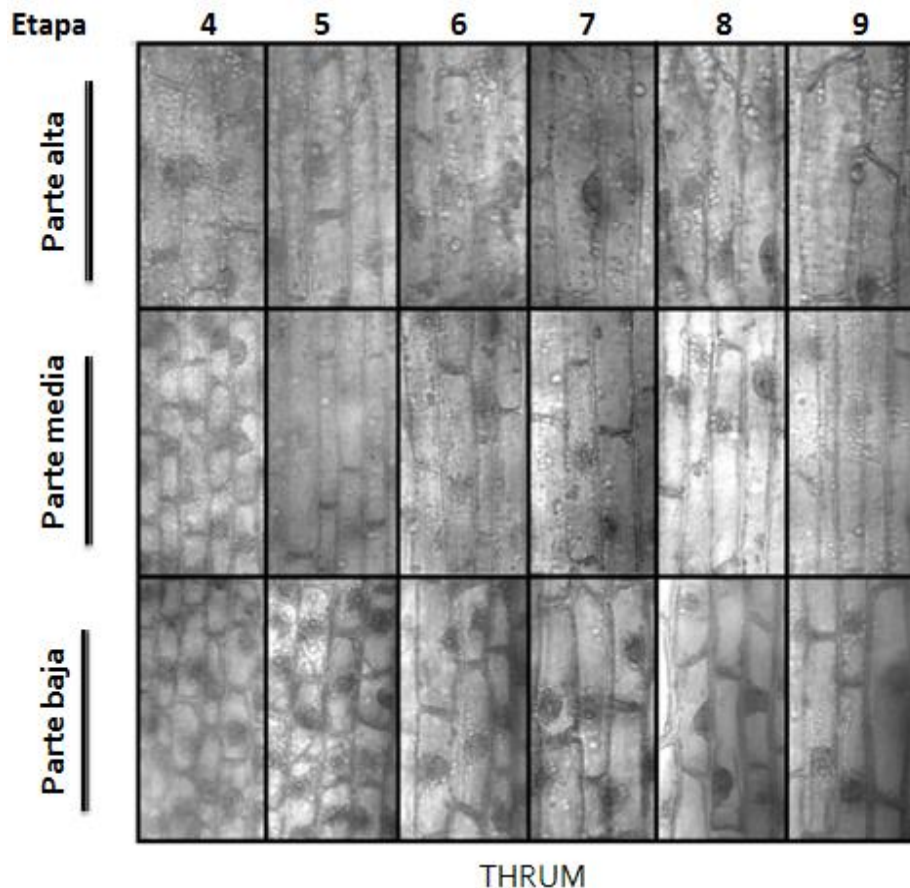


Figura 22. Células de la parte baja, media y alta del estilo del morfo Thrum. Panel superior: células de la parte alta. Panel intermedio: células de la parte media. Panel inferior: células de la parte baja. Escala = $100\mu\text{m}$. Las células epidérmicas de las tres zonas del estilo aumentan en longitud mientras va aumentando la etapa de desarrollo del botón floral. El ancho celular se mantiene para las tres zonas.

Comparando la longitud de las células del estilo, de las tres zonas, se puede ver que al igual que el morfo Pin, en el morfo Thrum, no existen diferencias significativas para la etapa de antesis en cuanto a la longitud de las células de la parte baja y alta ($p > 0.05$, Figura 23); sin embargo, la

longitud de la parte media del estilo, para esta etapa, es significativamente mayor en comparación con la parte baja y la parte alta del estilo ($p < 0.05$, Figura 23).

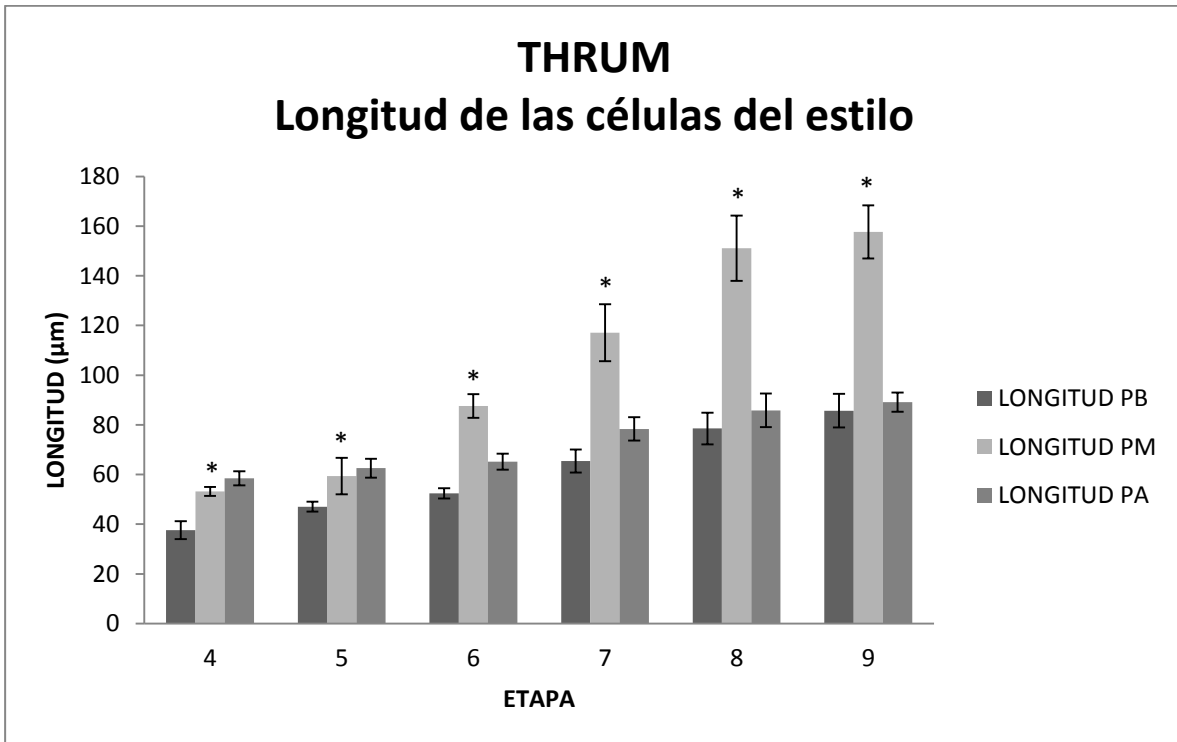


Figura 23. Gráfica de la longitud de las células de cada una de las etapas de la parte baja, media y parte alta del estilo para el morfo Thrum. PB= Parte baja, PM= Parte media y PA= Parte alta. Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. El * indica las diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$ entre PB, PM y PA.

6.2.4. Ancho de las células del estilo morfo Thrum

El ancho de las células de la parte baja y media no varía para la etapa de antesis, mientras que el ancho de las células de la parte alta para esta etapa es ligeramente mayor (parte baja 15.54 ± 0.25 μm , parte media 15.16 ± 0.58 μm y parte alta 16.39 ± 0.34 μm ; Figura 22, tabla 4 del apéndice).

6.2.5. Longitud de las células del estilo de flores homostílicas

En el caso de las flores homostílicas, se puede observar que hay un aumento de crecimiento en longitud de las células de la parte baja del estilo, desde la etapa 6 (78.87 ± 4.60 μm) hasta la etapa 9 (182.5 ± 7.91 μm ; Figuras 24 y 25), donde las células epidérmicas son para esta etapa de mayor

longitud en comparación con las etapas anteriores. Para el caso de la parte media del estilo, el proceso de elongación celular comienza a partir de la etapa 5 ($68.68 \pm 4.60 \mu\text{m}$). Este crecimiento continúa hasta la etapa 9 ($172.1 \pm 6.69 \mu\text{m}$), la cual presenta células más largas en comparación con las etapas anteriores (Figura 25). Por otra parte, las células epidérmicas de la parte alta del estilo comienzan a elongarse a partir de la etapa 5 ($70.18 \pm 4.08 \mu\text{m}$), presentando un crecimiento constante desde la etapa 6 ($79.25 \pm 5.89 \mu\text{m}$) hasta la etapa de antesis ($92.69 \pm 3.21 \mu\text{m}$; Figura 25).

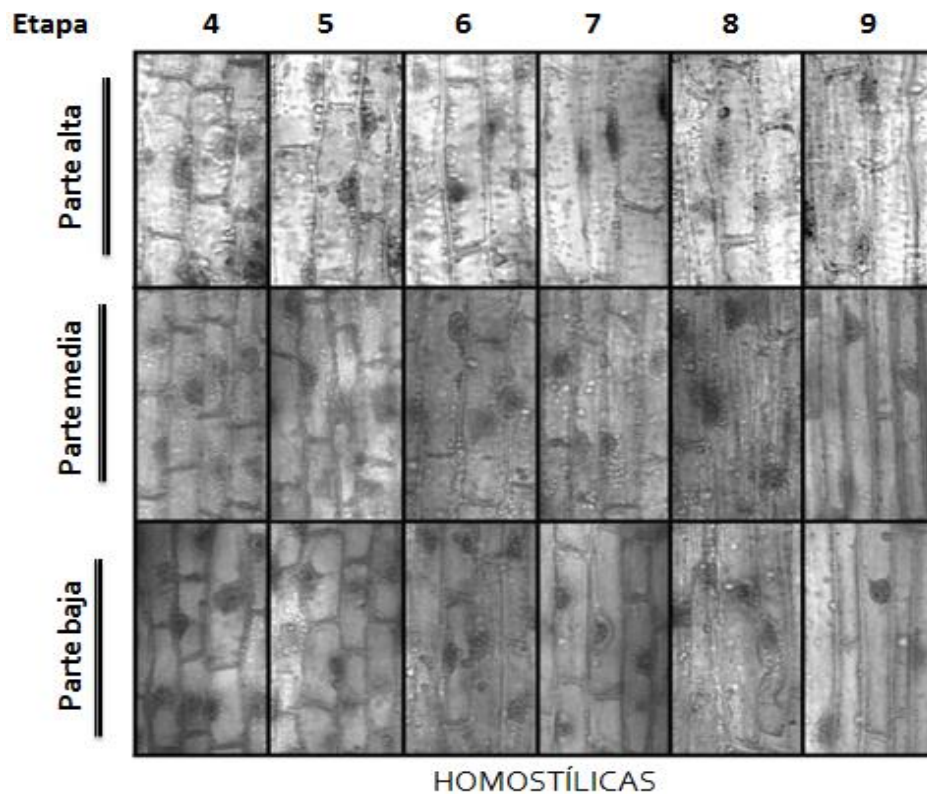


Figura 24. Células de la parte baja, media y alta del estilo de las flores homostílicas. Panel superior: células de la parte alta. Panel intermedio: células de la parte media. Panel inferior: células de la parte baja. Escala=100 μm . Las células epidérmicas de las tres zonas del estilo aumentan en longitud mientras va aumentando la etapa de desarrollo del botón floral. El ancho celular se mantiene para las tres zonas.

El comportamiento en cuanto a la longitud de las células de la parte baja, media y alta del estilo sigue un patrón diferente que en los dos morfos anteriores (Pin y Thrum), ya que, las células de la parte baja alcanzan longitudes más altas, seguidas de la parte media y por último de la parte alta ($P < 0.05$; Figura 25).

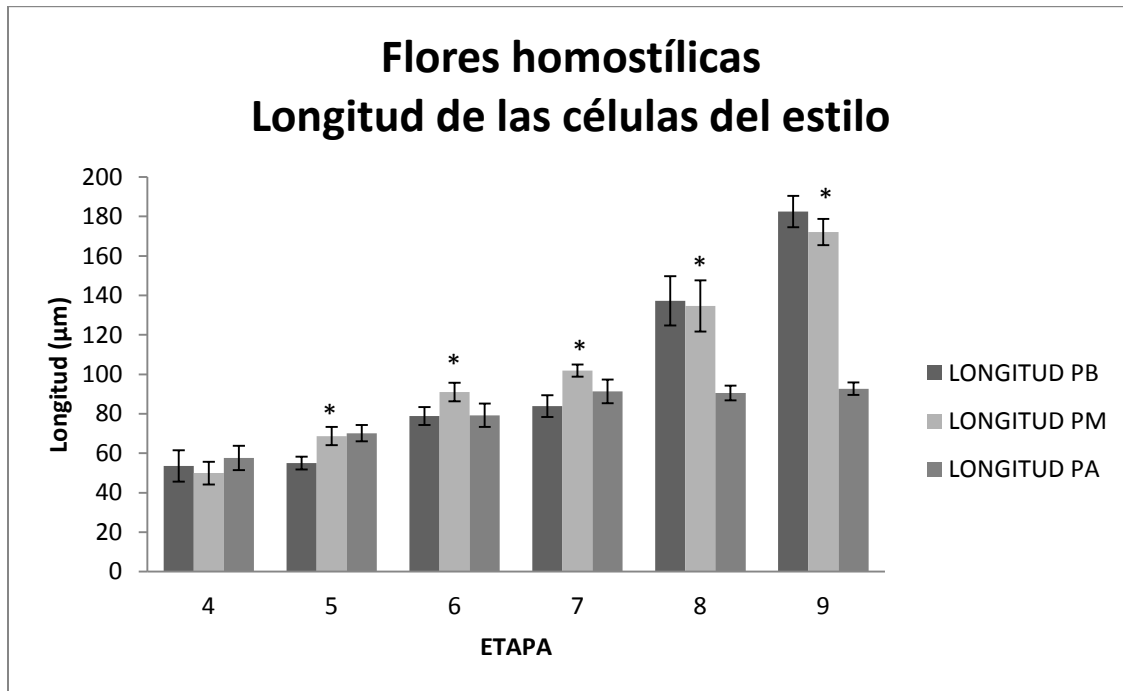


Figura 25. Gráfica de la longitud de las células de cada una de las etapas de la parte baja, media y parte alta del estilo para las flores homostílicas. PB= Parte baja, PM= Parte media y PA= Parte alta. Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. El * indica las diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$ entre PB, PM y PA.

6.2.6. Ancho de las células del estilo de flores homostílicas

El ancho de las células de la parte baja, media y alta de las flores homostílicas no varía entre zonas para la etapa de antesis (parte baja $15.87 \pm 0.36 \mu\text{m}$, parte media $15.25 \pm 0.39 \mu\text{m}$ y parte alta $15.28 \pm 0.33 \mu\text{m}$; Figura 24, tabla 4 del apéndice).

La comparación de la longitud de las células de la parte baja del estilo entre los morfos, en las 6 diferentes etapas (4 a 9) muestra que la longitud de las células de la parte baja entre el morfo Pin y las flores homostílicas no difieren en la etapa 4 (Pin $49.55 \pm 53.56 \mu\text{m}$, homostílicas $53.56 \pm 7.88 \mu\text{m}$) y 5 (Pin $56.61 \pm 3.52 \mu\text{m}$, homostílicas $55.08 \pm 3.22 \mu\text{m}$), pero sí lo hacen a partir de la etapa 6 (F_{1392} , Pin $62.04 \pm 1.51 \mu\text{m}$, homostilica $78.87 \pm 4.60 \mu\text{m}$; $p < 0.001$, tabla a7, b7, c7 del apéndice) en donde las flores homostílicas presentan células de mayor longitud en comparación con el morfo Pin, ya

para la etapa de antesis (etapa 9), la elongación de las células de la parte baja en flores homostílicas es significativamente mayor ($182.5 \pm 7.91 \mu\text{m}$, $p < 0.001$), seguido del morfo Thrum ($85.70 \pm 6.73 \mu\text{m}$) y por último el morfo Pin ($81.90 \pm 6.17 \mu\text{m}$; Figura 26, tabla 3 del apéndice, tablas a7, b7, c7 del apéndice). Por otra parte, el morfo Thrum desde la etapa 4 ($37.65 \pm 3.61 \mu\text{m}$) hasta la 6 ($52.43 \pm 2.05 \mu\text{m}$) presenta células significativamente de menor longitud, en comparación con el morfo Pin y las flores homostílicas ($p < 0.001$), siendo en la etapa 7 ($78.53 \pm 6.35 \mu\text{m}$) cuando su elongación celular incrementa, manteniéndose relativamente constante hasta la etapa de antesis ($85.70 \pm 6.73 \mu\text{m}$), etapa en la cual sus células son ligeramente de mayor longitud que las del morfo Pin (Pin $81.90 \pm 6.17 \mu\text{m}$; Figura 26, tabla 3 del apéndice).

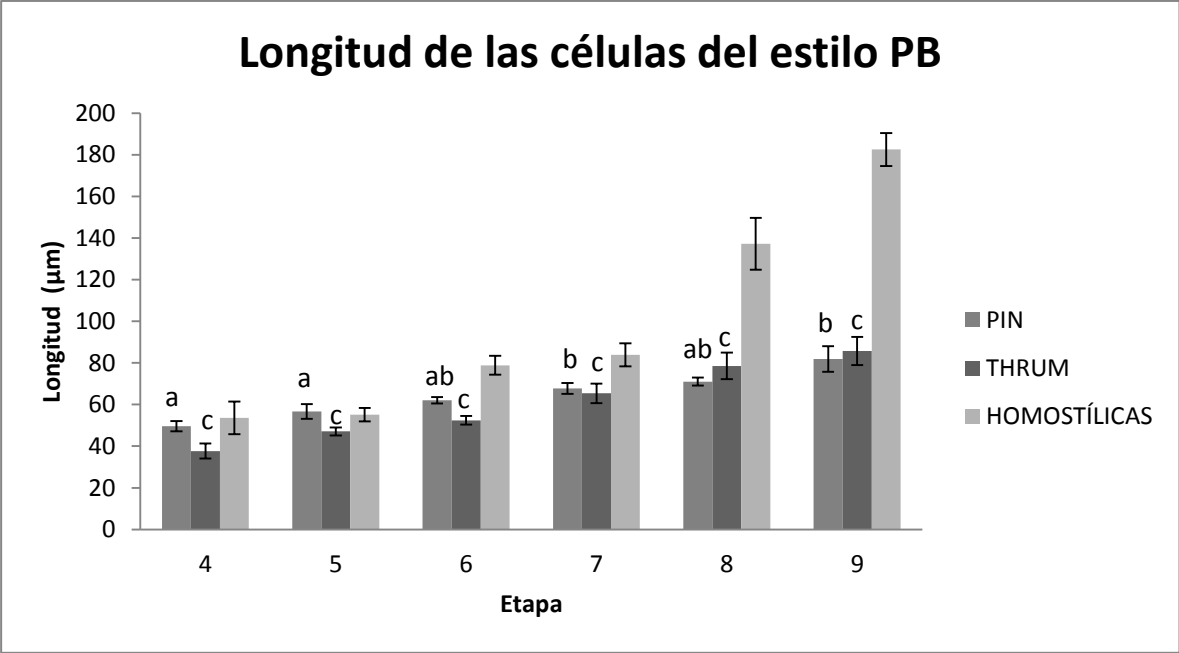


Figura 26. Gráfica del promedio y desviación estándar de la longitud de las células de la parte baja del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas). Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. P \neq T= a; P \neq H= b; T \neq H = c *(Diferencias estadísticamente significativas $P < 0.001$; F_{1392}).

Por otra parte, la longitud de las células de la parte media del estilo es variable para los tres morfos, desde la etapa 4 hasta la 9; para la etapa de antesis hay un crecimiento en longitud mayor de las células de las flores homostílicas ($172.1 \pm 6.69 \mu\text{m}$, $p < 0.001$) seguidas del morfo Thrum

($157.7 \pm 10.66 \mu\text{m}$) y por último el morfo Pin ($150.3 \pm 7.33 \mu\text{m}$; F_{1392} , Figura 27, tabla 3 del apéndice, tablas a8, b8, c8 del apéndice).

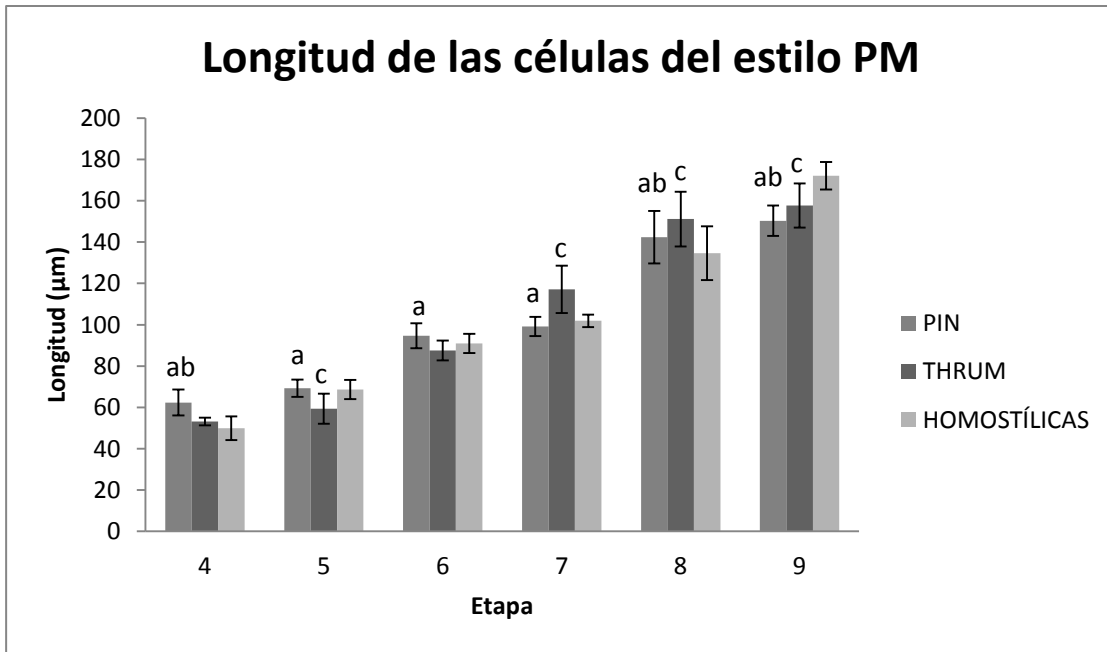


Figura 27. Gráfica del promedio y desviación estándar de la longitud de las células de la parte media del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas). Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. $P \neq T = a$; $P \neq H = b$; $T \neq H = c$ *(Diferencias estadísticamente significativas $P < 0.001$; F_{1392}).

La longitud de las células de la parte alta del estilo no varía en la etapa 4 para los tres morfos (Pin $57.78 \pm 3.43 \mu\text{m}$, Thrum $58.44 \pm 2.85 \mu\text{m}$ y homostílicas $57.64 \pm 6.12 \mu\text{m}$); ya para la etapa de antesis hay un crecimiento en longitud mayor en las células de las flores homostílicas ($92.69 \pm 3.21 \mu\text{m}$) seguidas del morfo Thrum ($89.14 \pm 3.89 \mu\text{m}$) y por último el morfo Pin ($79.81 \pm 2.99 \mu\text{m}$). El morfo Pin, para la etapa de antesis presenta diferencias significativas con Thrum y las flores homostílicas ($p < 0.05$; F_{1392} , Figura 28, tabla 3 del apéndice, tablas a9, b9, c9 del apéndice).

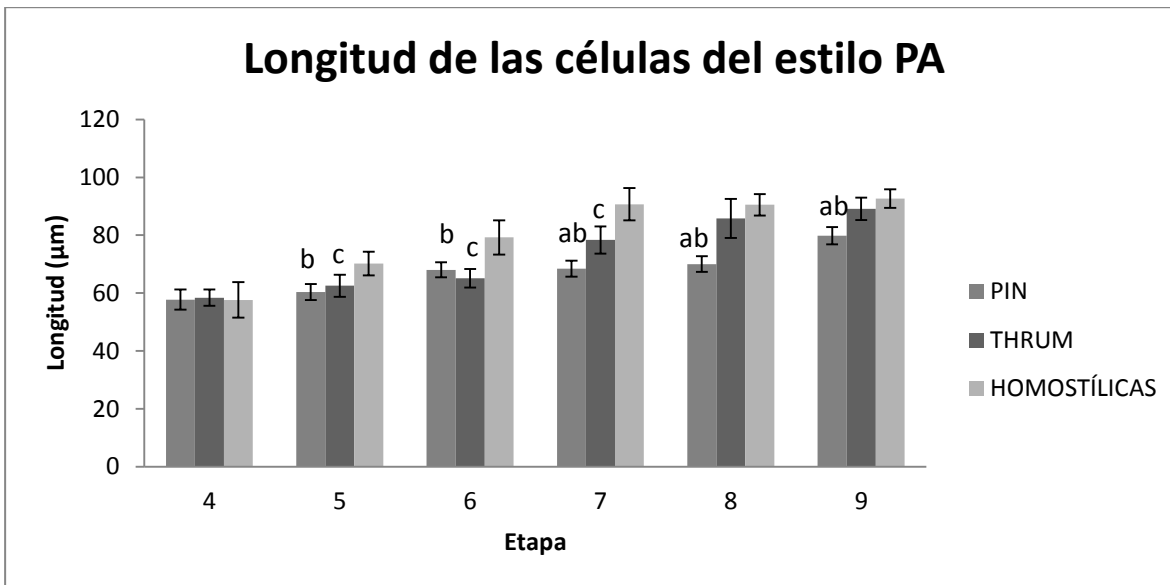


Figura 28. Gráfica del promedio y desviación estándar de la longitud de las células de la parte alta del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas). Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar. $P \neq T = a$; $P \neq H = b$; $T \neq H = c$ *(Diferencias estadísticamente significativas $p < 0.001$; F_{1392}).

Para los tres morfos florales existe un patrón diferente en el crecimiento estilar. En el caso del morfo Pin, para la etapa de antesis, es la parte media la que presenta células de mayor longitud, seguida de la parte baja y, por último, la parte alta, para el morfo Thrum, es la parte media la que presenta células de mayor longitud, seguida de la parte alta y, por último, la parte baja; en las flores homostílicas, se observó que es la parte baja la que más contribuye, seguido de la parte media y, por último, la parte alta. En cuanto a la longitud de las células, las flores homostílicas en etapa de antesis, para la parte baja presentan las células de mayor longitud ($182.5 \pm 7.91 \mu\text{m}$), seguidas del morfo Thrum ($85.70 \pm 6.73 \mu\text{m}$) y, por último, el morfo Pin ($81.90 \pm 6.17 \mu\text{m}$); para la etapa de antesis en la parte media del estilo las flores homostílicas presentan células de mayor longitud ($172.1 \pm 6.69 \mu\text{m}$), seguido del morfo Thrum ($157.7 \pm 10.66 \mu\text{m}$) y, por último, el morfo Pin ($150.3 \pm 7.33 \mu\text{m}$); la longitud de las células del estilo en etapa de antesis de la parte alta, sigue un mismo patrón ya que, las flores homostílicas son las que presentan las células de mayor longitud ($92.69 \pm 3.21 \mu\text{m}$), seguidas del morfo Thrum ($89.14 \pm 3.89 \mu\text{m}$) y, por último, el morfo Pin ($79.81 \pm 2.99 \mu\text{m}$; F_{1392} , $p < 0.001$; tabla a7, b7, c7; tabla a8, b8, c8; tabla a9, b9, c9 del apéndice, Figuras 26, 27 y 28).

En cuanto al ancho de las células de la parte baja del estilo, no hay diferencias marcadas entre los morfos, ya que en promedio el ancho de las células de la parte baja de cada una de las etapas de los tres morfos es similar ($F_{32,43}$, tabla 4 del apéndice, tablas a10, b10, c10 del apéndice). Lo mismo ocurre para el ancho de las células de la parte media del estilo, en donde no hay diferencias marcadas entre las etapas del mismo morfo ni entre los morfos, ya que en promedio el ancho de las células de la parte media de cada una de las etapas para los tres morfos es similar ($F_{32,43}$, tabla 4 del apéndice, tablas a11, b11, c11 del apéndice). El ancho de las células de la parte alta del estilo no varía entre las etapas del mismo morfo; sin embargo, éste si varía entre los morfos, en la etapa 4 el morfo Thrum, presenta células más anchas ($15.27 \pm 0.29 \mu\text{m}$), seguido del morfo Pin ($15.09 \pm 0.27 \mu\text{m}$) y por último, las flores homostílicas ($14.58 \pm 0.88 \mu\text{m}$), para la etapa de antesis es el morfo Thrum el que presentan células ligeramente más anchas que el morfo Pin y las flores homostílicas ($16.39 \pm 0.34 \mu\text{m}$, $15.51 \pm 0.31 \mu\text{m}$ y $15.28 \pm 0.33 \mu\text{m}$, respectivamente; tabla 4 del apéndice, tablas a12, b12, c12 del apéndice).

6.2.7. Forma de las células del estilo

La forma de las células del estilo en las tres diferentes zonas (parte baja, media y alta) para cada uno de los morfos y cada una de las etapas es igual ya que, las células son de forma rectangular.

6.3. Conteo celular

6.3.1. Conteo celular de la corola: parte baja

El conteo celular de la parte baja para el morfo Pin, indica que en las etapas 4 (30.64 ± 2.07 células) y 5 (33.20 ± 1.27 células) se presenta un mayor número celular y que, a partir de la etapa 6 el número celular disminuye y éste se mantiene hasta la etapa 9 (28.99 ± 0.24 células). Por otra parte, en el morfo Thrum, las etapas 4 (44.22 ± 9.66 células) y 5 (38.25 ± 2.62 células), presentan un mayor número celular, y a partir de la etapa 6 (35.00 ± 0.32 células), el número celular disminuye y se mantiene constante hasta la etapa de antesis (32.62 ± 2.15 células). Las flores homostílicas mantienen un número celular constante desde la etapa 4 (36.74 ± 2.61 células), hasta la etapa de 8

(36.60 ± 0.31 células), ya que para la etapa de antesis el número celular disminuye (30.90 ± 0.44 células; Figura 29).

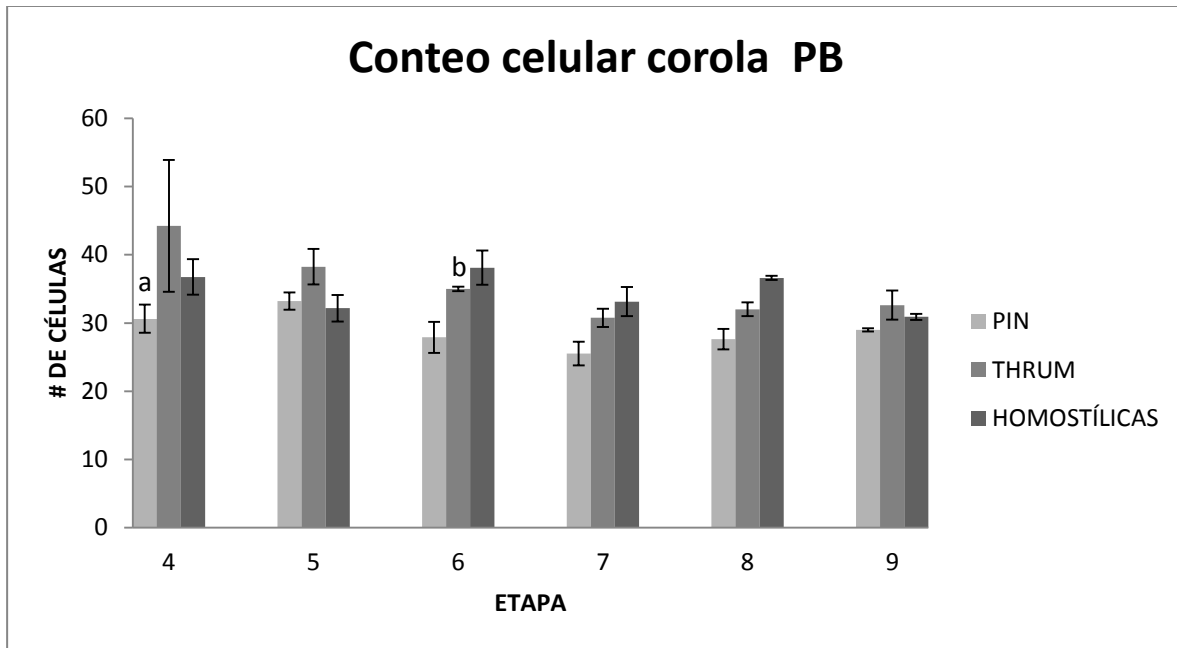


Figura 29. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte baja de la corola para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).

$P \neq T = a$; $P \neq H = b$; $T \neq H = c$ *(Diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$; $F_{247,6}$).

6.3.2. Conteo celular de la corola: parte alta

Para la parte alta de la corola, el morfo Pin en la etapa 4 presenta un menor número celular (30.81 ± 3.22 células), a partir de la etapa 5 (40.40 ± 2.00 células) hasta la 8 (35.43 ± 6.11 células), es cuando el número celular aumenta y se mantiene constante y éste vuelve a disminuir para la etapa de antesis (26.39 ± 0.77 células). El morfo Thrum en la etapa 4 presenta un menor número celular (28.03 ± 1.79 células), y es a partir de la etapa 5 (36.60 ± 0.79 células) hasta la etapa de antesis (33.30 ± 2.57 células) cuando el número celular aumenta y se mantiene relativamente constante. Las flores homostílicas presentan el mayor número celular en la etapa 4 (38.35 ± 0.21 células) hasta a la etapa 6 (33.55 ± 2.11 células), en las etapas 7 (29.35 ± 2.90 células) y en la etapa 8, el número celular disminuye (25.07 ± 0.31 células), ya para la etapa de antesis el número celular vuelve a incrementar (33.57 ± 1.37 células, Figura 30).

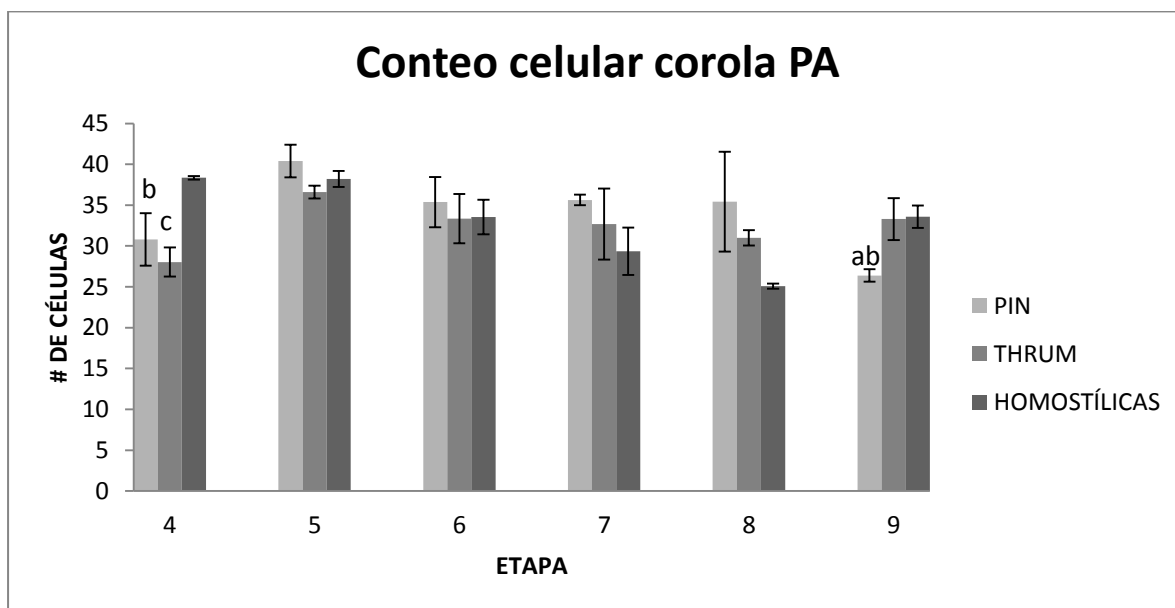


Figura 30. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte alta de la corola de para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).

P≠ T= a; P≠ H= b; T≠ H = c *(Diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$; $F_{54,46}$).

6.3.3. Conteo celular del estilo: parte baja

El conteo celular de la parte baja del estilo para el morfo Pin, indica que el número celular aumenta conforme la etapa y se mantiene relativamente constante desde la etapas 5 (64.06 ± 2.05 células) hasta la etapa de antesis (80.26 ± 1.11 células). Por otra parte, en el morfo Thrum, en las etapas 4 (41.52 ± 1.07 células), 5 (52.55 ± 1.42 células) y etapa 6 (61.09 ± 1.34 células) el número celular aumenta ligeramente, y a partir de la etapa 7 (57.21 ± 3.21 células) hasta la etapa de antesis (55.97 ± 0.82) el número celular disminuye. Las flores homostílicas mantienen un número celular constante desde la etapa 5 (52.77 ± 0.10 células) hasta la etapa 7 (62.74 ± 0.73 células), ya para la etapa de antesis el número celular disminuye (32.43 ± 0.58 ; Figura 31).

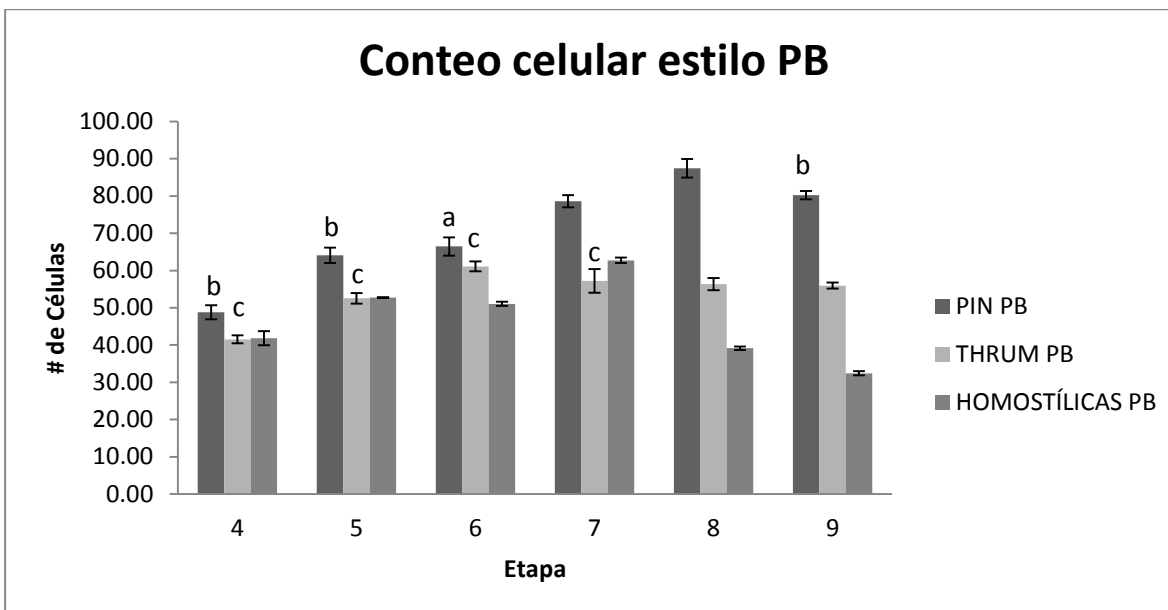


Figura 31. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte baja del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).

P ≠ T = a; P ≠ H = b; T ≠ H = c *(Diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$, $F_{75,17}$).

6.3.4. Conteo celular del estilo: parte media

El conteo celular de la parte media del estilo, para el morfo Pin indica que el número celular se mantiene relativamente constante desde la etapa 4 (38.74 ± 1.49 células) hasta la etapa de antesis (43.73 ± 0.60 células). En el morfo Thrum, de la etapa 4 (29.40 ± 0.76 células) a la etapa 9 (31.91 ± 0.47 células) el número celular se mantiene constante. Las flores homostílicas mantienen un número celular constante desde la etapa 4 (44.82 ± 2.03 células) hasta la etapa 8 (40.02 ± 0.30 células), para la etapa de antesis el número celular disminuye ligeramente (34.25 ± 0.61 células; Figura 32).

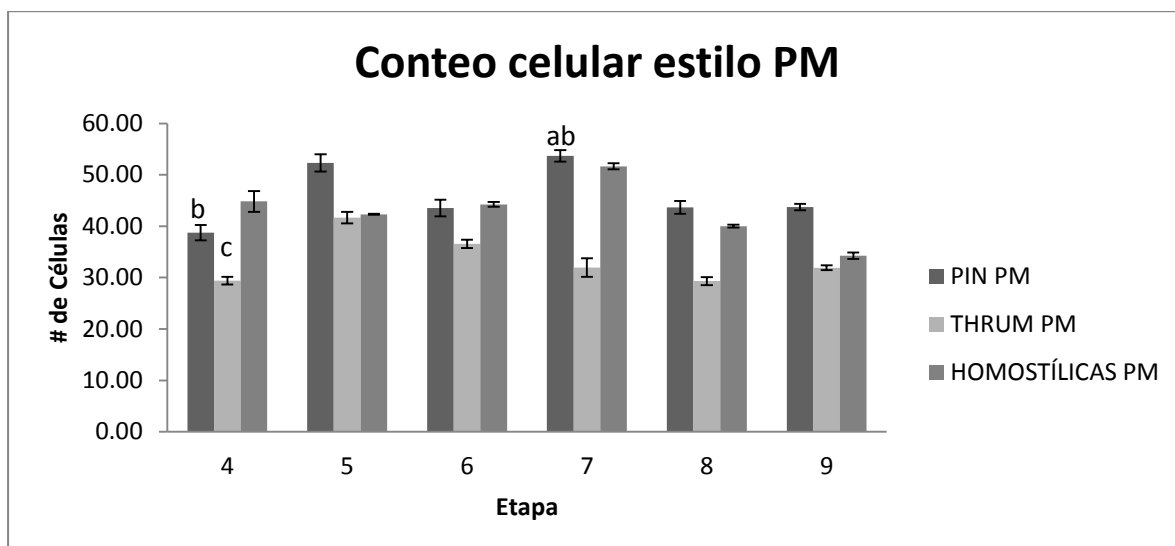


Figura 32. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte media del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).

P ≠ T = a; P ≠ H = b; T ≠ H = c *(Diferencias estadísticamente significativas $p < 0.05$, $F_{34,99}$).

6.3.5. Conteo celular del estilo: parte alta

Para la parte alta del estilo, el morfo Pin desde la etapa 4 (41.82 ± 1.61 células) hasta la etapa 6 (60.59 ± 2.25 células), presenta un menor número celular, a partir de la etapa 7 (77.77 ± 1.63 células) hasta la etapa de antesis (82.36 ± 1.14 células), es cuando el número celular aumenta. El morfo Thrum desde la etapa 6 (49.17 ± 1.07 células) hasta la etapa de antesis, presenta un número celular constante (53.81 ± 0.79 células). Las flores homostílicas presentan el menor número celular en la etapa 4 (41.02 ± 5.23 células) y 5 (41.41 ± 0.08 células), a partir de la etapa 6 (50.81 ± 0.57 células) hasta a la etapa de antesis, el número celular aumenta considerablemente (63.86 ± 1.14 células; Figura 33).

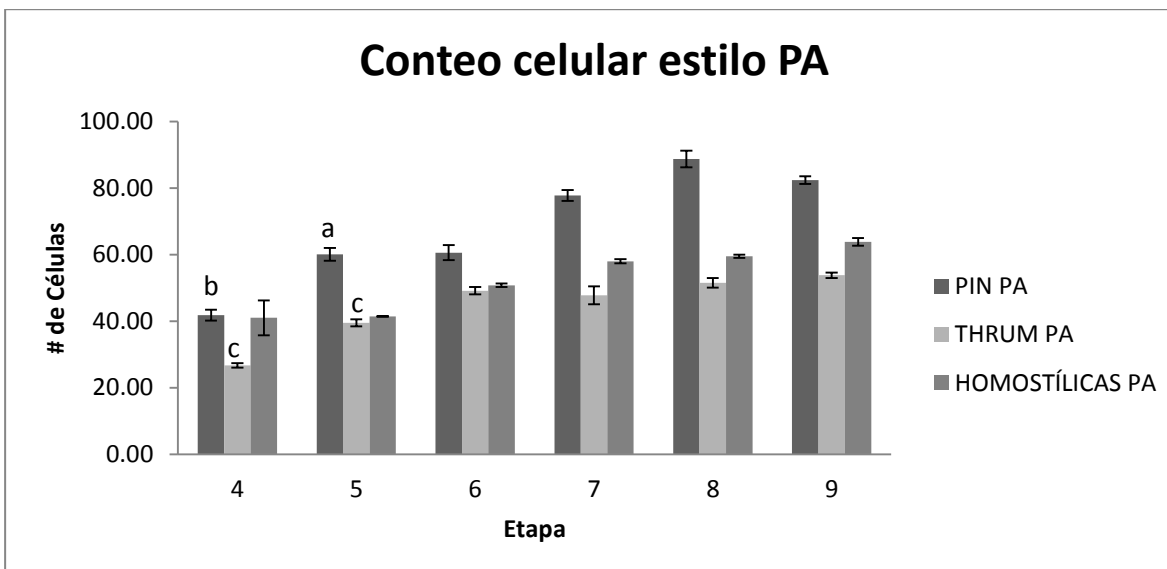


Figura 33. Gráfica del promedio y desviación estándar del conteo celular de la parte alta del estilo para cada uno de los morfos (Pin, Thrum y homostílicas).

$P \neq T = a$; $P \neq H = b$; $T \neq H = c$ *(Diferencias estadísticamente significativas $P < 0.05$, $F_{18,72}$).

El conteo celular indica que el morfo Pin en etapa de anthesis presenta un mayor número celular en la parte baja, media y alta del estilo, comparado con el morfo Thrum y las flores homostílicas. Las flores homostílicas, para la etapa de anthesis presentan mayor número celular en la parte media y alta del estilo, en comparación con el morfo Thrum, mientras que el morfo Thrum en la parte baja del estilo, presenta más células que las flores homostílicas ($p < 0.001$; Figura 31, 32 y 33; tablas a13, b13, c13, a14, b14, c14, a15, b15, c15 del apéndice). Diferencia que está dada por la longitud que presenta el pistilo en cada uno de los morfos.

6.3.6. Longitud y número de las células de la corola parte baja y alta (PB y PA)

Los tres morfos presentan diferencias en cuanto a la forma de las células, ya que, la parte alta de la corola está constituida por células isodiamétricas y pequeñas en comparación con la parte baja, la cual presenta células rectangulares, largas y delgadas. La longitud de las células de la parte baja de la corola para los tres morfos aumenta conforme va aumentando la etapa; al final (etapa 9) solo el morfo Thrum y las flores homostílicas presentan una mayor longitud en las células de la parte baja de la corola, pues tanto el morfo Thrum como las flores homostílicas presentan anteras largas.

El morfo Pin presenta células de menor longitud en la parte baja de la corola en comparación con el morfo Thrum y las flores homostílicas (Figuras 13) para la etapa de antesis (etapa 9), mientras que el morfo Thrum presenta células de menor longitud en comparación con las flores homostílicas, aunque las flores homostílicas tienen menor número celular, dichas diferencias entre morfos tienen que ver con la posición que ocupan las anteras dentro de la flor. En cuanto al número celular, en la etapa de antesis los morfos Thrum y las flores homostílicas presentan mayor número celular en la parte baja de la corola en comparación con el morfo Pin (Figuras 29). Para la etapa de antesis, es el morfo Thrum quien presenta anteras de mayor longitud seguido de las flores homostílicas y, por último, el morfo Pin (Tabla 2).

Tabla 2. Longitud y conteo celular para la parte baja y alta de la corola etapa de antesis

	Longitud (µm) X # Celular PB	Longitud (µm) X # Celular PA
<i>Pin</i>	385.8X28.99= 11184.34	291.00X26.39= 7679.49
<i>Thrum</i>	437.46X32.62 = 14269.94	182.15X33.3= 6065.59
homostílicas	539.22X30.90= 16661.39	227.53X37.57= 7638.18

El primer valor corresponde a la longitud de las células de la PB y PA de la corola respectivamente, el segundo valor representa el número celular. Ambos valores corresponden a la etapa de antesis (etapa 9).

6.3.7. Longitud y número de las células del estilo parte baja, media y alta (PB, PM y PA)

Los tres morfos presentan un mismo patrón de diferenciación celular en cuanto a la forma de las células, ya que, tanto la parte baja, media, así como la parte alta, está constituida por células rectangulares, largas y delgadas. Es claro también para los tres morfos que el largo de las células de las tres diferentes zonas del estilo, aumenta conforme va aumentando la etapa; al final (etapa 9) las flores homostílicas para la parte baja, media y alta del estilo presentan una mayor longitud celular. El mayor número celular en la parte baja, media y alta del estilo, en etapa de antesis, lo presenta el morfo Pin. Para la etapa de antesis, es el morfo Pin quien presenta el pistilo de mayor longitud, seguido de las flores homostílicas y, por último, el morfo Thrum (Tabla 3).

Tabla 3. Longitud y conteo celular para la PB, PM y PA del estilo

	Longitud (μm) X # Celular PB	Longitud (μm) X # Celular PM	Longitud (μm) X # Celular PA
<i>Pin</i>	81.90X80.26= 6573.29	150.30X43.73= 6572.61	79.81X82.35= 6547.64
<i>Thrum</i>	85.70X55.97= 4796.62	157.70X31.91= 5032.20	89.14X53.81= 4796.62
homostílicas	182.5X32.43= 5918.47	172.1X34.25=5894.42	92.69X63.83= 5919.18

El primer valor corresponde a la longitud de las células de la PB, PM y PA del estilo respectivamente, el segundo valor representa el número celular. Ambos valores corresponden a la etapa de anthesis (etapa 9).

VII. Discusión

El patrón de establecimiento de la hercogamia masculina en *B. ternifolia* está influenciado tanto por división como por elongación, siguiendo un patrón diferente en cada uno de los morfos. En el caso del morfo Pin, la posición final de la antera está dada, tanto por elongación, como por número celular, siendo la longitud y el número celular menor para la parte baja de la corola en comparación con el morfo Thrum y las flores homostílicas. Para la parte alta de la corola de este morfo, se puede observar que, para etapa de antesis, presenta células de mayor longitud pero un menor número celular esta zona, en comparación con el morfo Thrum y las flores homostílicas. En el caso del morfo Thrum, el establecimiento de la hercogamia masculina se encuentra determinado más por número celular (división celular), sobre todo en la parte baja de la corola, ya que la longitud de las células en esta zona para la etapa de antesis es mucho menor en comparación con las flores homostílicas (Figuras 13 y 29). En las flores homostílicas, el patrón es diferente, ya que en la altura de las anteras tiene una mayor participación la elongación celular de la parte baja de la corola (Figura 13).

La parte alta de la corola participa en determinar la longitud final de la corola. El morfo Pin, en la etapa 6, comienza el proceso de elongación de las células de la parte alta hasta la etapa de antesis (etapa 9), en donde el morfo Pin presenta células de mayor longitud en comparación con los otros dos morfos, pero menor número celular. Al parecer hay un tipo de compensación por parte de la flor, ya que lo mismo ocurre con el morfo Thrum y homostílicas, los cuales presentaron longitudes celulares menores en la parte alta, pero mayor número celular en comparación con el morfo Pin (Figuras 14 y 30).

Los resultados obtenidos son similares a lo previamente reportado en *B. ternifolia* (Hernández, 2014), ya que los patrones de crecimiento en las primeras etapas, tanto en la parte baja como en la parte alta de la corola, son semejantes entre los morfos, presentando un crecimiento homomórfico. Dicho estudio reporta que el cambio en la longitud de la parte baja de la corola comienza a partir de la etapa 7, mientras que el cambio en la longitud de la parte alta de la corola comienza a visualizarse a partir de la etapa 5, para todos los morfos. En este estudio, es a partir de la etapa 5 cuando comienzan a visualizarse diferencias significativas, de la parte baja, mientras que en la parte alta de la corola las diferencias comienzan a visualizarse a partir de la etapa 6 (Figuras 13 y

14). En antesis (etapa 9), las flores homostílicas son las que presentan los valores más altos en cuanto a la longitud de las células de la parte baja, seguido del morfo Thrum y por último el morfo Pin, que presenta los valores más bajos para este carácter (Figura 13), diferente a lo reportado por Hernández (2014), ya que los resultados de su estudio muestran que para la etapa 9 el morfo Thrum es el que presenta los valores más altos, seguido de las flores homostílicas y por último el morfo Pin. Para el caso de la longitud de las células de la parte alta de la corola, el morfo Pin es el que presenta las células de mayor longitud, seguido de las flores homostílicas y por último el morfo Thrum, esto se asemeja a lo reportado por Hernández (2014). Es necesario que se dé primeramente un cambio a nivel celular, para poder observar una característica a nivel macroscópico, esto podría explicar por qué en este estudio, las diferencias entre morfos se presentan en etapas anteriores a lo que reporta en su estudio Hernández (2014).

Un estudio floral comparativo en *Lithospermum*, género que presenta especies tanto homostílicas como heterostílicas, se descubrió que las tasas de crecimiento de las células epidérmicas del tubo de la corola de la parte baja y de la parte alta, no son estadísticamente diferentes entre los morfos (Cohen *et al.*, 2012), en *B. ternifolia* esto no ocurre, ya que el tamaño y el número de las células epidérmicas del tubo de la corola, tanto por encima como por debajo del punto de unión del filamento de las anteras, es diferente, siendo más cortas, anchas y ovaladas en la parte alta y más largas, menos anchas y rectangulares en la parte baja. Las diferencias celulares, en cuanto al largo y ancho, permanecen para los tres diferentes morfos, dependiendo de la posición (parte baja y alta) y de la etapa de desarrollo en la que ésta se encuentre.

En *Primula vulgaris*, Webster y Gilmartin, 2006 revelaron que existe una diferencia en cuanto al tamaño de las células en etapas tardías, en ambos morfos, Pin y Thrum. Esto se acerca a lo observado en *B. ternifolia*, aunque para esta especie el cambio en el tamaño celular, en cuanto a la longitud, sobre todo de la parte baja de la corola, comienza desde etapas tempranas siendo más evidente en las últimas etapas de desarrollo para los morfos Pin, Thrum y las flores homostílicas; ya que el ancho de las células, en general, no difiere entre morfos.

Richards y Barret (1992), reportan que las diferencias en las tasas de crecimiento y de alargamiento celular, en las primeras etapas, contribuyen a la altura final de las anteras. En este estudio se prueba que para *B. ternifolia* existe un patrón diferente, ya que de acuerdo con los datos

presentados la diferenciación espacial marcada entre los morfos comienza a darse en etapas tardías (etapa 5 parte baja y 6 parte alta). También proponen que las razones de las diferencias en la altura de la antera, entre los morfos florales, podrían estar dados por cambios en el desarrollo tardío de las tasa de crecimiento, en *B. ternifolia* se observó un patrón de diferenciación similar. Las diferencias de tamaño, forma y número celular en *B. ternifolia*, sugiere que estas diferencias celulares entre morfos dependen de la especie, de la familia, de factores epigenéticos e inclusive de las condiciones ecológicas y meteorológicas a las que esté sujeta la especie (Elle y Hare, 2002; Mal y Lovett, 2005; Torres, 2007). En estudios celulares, llevados a cabo con otras especies de otras familias, por ejemplo *Lithospermum* (Boraginaceae, Cohen *et al.*, 2012), es evidente una diferencia en cuanto a la forma y al tamaño celular, los cuales dependen, en gran medida, de las características propias de la flor, como por ejemplo, el tamaño de la corola. Para *B. ternifolia*, los caracteres propios de la corola como la longitud varía entre morfos y entre las poblaciones, dependiendo principalmente de la temporalidad. En su estudio Hernández (2014), concluye que la longitud de la corola en *B. ternifolia* no es un polimorfismo floral; sin embargo, en este estudio se vio que en la población estudiada sí hay diferencias en cuanto a la longitud de la corola en etapa de anthesis, siendo las homostílicas las que presentan corolas más largas, seguidas del morfo Thrum y por último el morfo Pin, dichas diferencias podrían explicarse por los meses en los que se hicieron las colectas.

De las tres posibles vías para explicar la posición final de las anteras dentro de la flor, los datos aquí presentados muestran que la propuesta por Richards y Barrett (1992) explica y se acerca más a lo observado en este estudio, ya que, en *B. ternifolia*, la diferencia en cuanto a la altura de las anteras, entre los morfos, comienzan a evidenciarse en etapas posteriores del desarrollo floral.

El patrón de establecimiento de la hercogamia femenina, en *B. ternifolia*, está influenciado, tanto por división como por elongación celular, siguiendo un patrón diferente en cada una de las zonas y para cada uno de los morfos. En el caso del morfo Pin, la posición final del pistilo está dada, tanto por la elongación como por el número celular, para este morfo el número celular es el que más contribuye en la parte baja, parte media y para la parte alta. En el morfo Thrum la parte baja, media y alta son favorecidas tanto por longitud como por número celular, en la parte baja, media y alta (PB, PM y PA) de las flores homostílicas, es la longitud la que más contribuye a la altura final del pistilo. Además, en este estudio se observó que también la zona (PB, PM y PA) juega un papel

importante para determinar la altura final del pistilo, ya que en el caso del morfo Pin y Thrum la parte media es la que participa en mayor medida en determinar la longitud final del pistilo, mientras que en las flores homostílicas es la parte baja (Figuras 21, 23 y 25; tabla 3).

Los resultados obtenidos de la longitud del pistilo son similares a lo previamente reportado en *B. ternifolia* (Hernández, 2014), el cual reporta que el cambio en la longitud del estilo en los tres morfos, comienza a partir de la etapa 4. En este estudio las diferencias comienzan a partir de la etapa 4, entre morfos, solo en la parte baja y media del estilo (Figura 26 y 27), ya que para la parte alta, las diferencias estadísticamente significativas comienzan a partir de la etapa de la etapa 5 (Figura 28), siendo la parte baja y la media las que más influyen de manera diferente entre morfos, para la altura final del pistilo. Faivre (2000) reporta que en *B. ternifolia* los morfos distílicos tienen un patrón de crecimiento similar durante el desarrollo temprano del botón floral, similar a lo observado en este estudio, ya que, las diferencias marcadas entre los morfos comienzan a visualizarse en etapas tardías tanto de la parte femenina como de la parte masculina.

Para este estudio, lo que se observó es que al final (etapa 9) las flores homostílicas son las que presentan los valores más altos en cuanto a la longitud de las células de la parte baja, media y alta del estilo, seguidas del morfo Thrum y por último el morfo Pin (Figura 26, 27 y 28). En cuanto al número celular de la parte baja, media y alta del estilo es el morfo Pin el que presenta los valores más altos (Figura 31,32 y 33).

La divergencia temprana en las trayectorias ontogénicas en el pistilo de *B. ternifolia*, explican, en parte, la variación morfo específica en la antesis (Hernández, 2014). Otro factor a considerar en la variación del tamaño del pistilo es la plasticidad fenotípica en la expresión de la hercogamia (Wolff y Lied-Shumann, 2007), que pueden ser el resultado de factores medioambientales y ecológicos, como es el papel crucial que juegan los polinizadores (Lloyd y Webb, 1986; Barrett *et al.*, 1997; Hernández, 2006). Los polinizadores han sido tradicionalmente vistos como una de las principales presiones selectivas en la evolución de las características florales de las plantas que visitan; sin embargo, los visitantes florales ilegítimos, como por ejemplo los robadores de néctar, también son albergados por estas plantas y éstos también pueden influir en la evolución de sus caracteres florales debido a que pueden tener un fuerte impacto en su adecuación (Irwin y Brody, 2000; Maloof y Inouye, 2000).

Estudios anteriores plantean dos posibles vías que sugieren las diferencias para determinar la altura final del pistilo en especies con heterostilia, los datos obtenidos indican que de las dos vías propuestas para determinar la altura final del pistilo, la que más se acerca a lo observado en este estudio es la propuesta por Richards y Barrett (1992), Riveros y colaboradores (1995) y Faivre (2000), en donde se propone que las diferencias en los pistilos entre flores Pin y Thrum son el resultado de diferencias estructurales desarrolladas en etapas tardías de la elongación del botón floral. En este estudio, en *B. ternifolia* la hercogamia femenina se establece primero en los morfos Pin, Thrum y las flores homostílicas y posteriormente lo hace la parte masculina, los resultados obtenidos indican que las diferencias están dadas tanto por elongación de las células como por división celular, siguiendo un patrón diferente en cada uno de los morfos dependiendo de la posición que ocupe el pistilo y las anteras dentro de la flor.

VIII. Conclusiones

- Los tres morfos presentan células de mayor longitud en la PB de la corola.
- Las flores homostílicas en anthesis presentan células de mayor longitud en la PB de la corola seguidas del morfo Thrum y por último del morfo Pin.
- Las flores homostílicas de la población son de tipo largo, por lo cual la longitud de las células de la PB de la corola es similar a las del morfo Thrum.
- Cada una de las zonas del estilo en longitud de las células contribuye de manera diferente a la altura final del pistilo en cada uno de los morfos, en el morfo Pin y Thrum es la PM la que mayor contribución tiene, en las flores homostílicas es la PB.
- El establecimiento de la hercogamia masculina y femenina en *B. ternifolia* está dado, tanto por elongación celular como por número celular, siguiendo un patrón diferente en cada uno de los morfos y de las zonas.
- La hercogamia femenina en *B. ternifolia* es la primera en establecerse y posteriormente lo hace la parte masculina.
- La forma celular en la corola varía, la parte baja está constituida por células rectangulares mientras que la parte alta, está constituida por células isodiamétricas. En el caso del estilo las células en las tres zonas son rectangulares.
- La diferenciación espacial de los órganos sexuales masculinos, en *B. ternifolia*, vista a nivel celular, apoya más la hipótesis que plantea que las diferencias entre los morfos son debido a los cambios de desarrollo tardío del botón floral.
- La diferenciación espacial de los órganos sexuales femeninos, en *B. ternifolia*, vista a nivel celular apoya más la hipótesis que plantea que la divergencia de las alturas del pistilo entre morfos ocurre en etapas tardías durante la elongación del botón floral.

IX. Perspectivas

- Al demostrar que para el establecimiento de la distilia en *Bouvardia ternifolia* se requieren dos procesos celulares los cuales son división y elongación celular, sería interesante y enriquecedor realizar este tipo de estudios para otras especies de la misma familia y de otras que presenten este fenómeno para establecer si estos procesos celulares son exclusivos de esta especie o de la familia o son procesos celulares generalizados.
- A nivel microscópico se vio que la longitud y el número celular están involucrados en el establecimiento de la distilia en *B. ternifolia*, de una manera diferente para la parte femenina y la parte masculina. Es importante conocer qué tipo de genes y de qué manera participan en este proceso.
- Es necesario realizar estudios con otras poblaciones de *B. ternifolia* de otros estados del país para determinar si estos cambios celulares se mantienen para esta especie o cambian dependiendo de las condiciones ambientales e inclusive la función que ejerzan los polinizadores sobre las poblaciones.

X. Bibliografía

- Arizmendi M. C., Espinosa de los Monteros A., Ornelas J. F., Morales A., Acosta I., Moreno J., y L. Pérez. 1994. Las plantas polinizadas por Colibríes en el Pedregal de San Ángel. En Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel: Ecología, historia natural y manejo. Compilador Ariel Rojo, UNAM.
- Barrett S.C.H. 1992. Evolution and function of heterostyly. Springer-Verlag, New York.
- Barrett, S.C.H., Cole, W. W., Arroyo, J., Cruzan, M. B., y Lloyd D. G. 1997. Sexual polymorphisms in *Narcissus triandrus* (Amaryllidaceae): is this species tristylous?. *Heredity*. 78:135-145.
- Barrett S.C.H., Jesson K. L. y Baker M. A. 2000. The Evolution and Function of Styler Polymorphisms in Flowering Plants. *Annals of Botany*. 85: 253-265.
- Barrett S.C.H. y Richards J.H. 1990. Heterostyly in tropical plants. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 55:35-61.
- Barrett S.C.H. y Shore J.S. 2008. New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics. En: V. Franklin-Tong (Eds). *Self-Incompatibility in flowering plants: evolution, diversity and mechanisms*. Springer-Verlag, Berlin. p: 3-32.
- Beach J. H. y Bawa K. S. 1980. Role of pollinators in the evolution of dioecy from the distyly. *Evolution*. 34:1138-1142.
- Blackwell W. H. Jr. 1968. Revision of *Bouvardia* (Rubiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 55(1): 1-30.
- Borhidi A. 2006. Rubiáceas de México. Akadémiai Kiadó Budapest. Hungría. 580 pp.

- Borhidi y N. D. Pérez. 2002. Introducción a la taxonomía de la familia Rubiaceae en la flora de México. *Acta Botanica Hungarica*. 44(3–4): 237–280.
- Bremer B. 1996. Phylogenetic studies within Rubiaceae and relationships to other families based on molecular data. *Opera Botanica Belgica*. 7:33-50.
- Bremer B. y T. Eriksson. 2009. Time tree of Rubiaceae: Phylogeny and dating the family, sub-families and tribes. *International Journal of Plant Sciences*. 170: 766-793.
- Bruneton, J. 1993. Pharmacognosie, Phytochimie, Plantes medicinales. En: Rea, J. 1995. *Cinchona* y La tribu Cinchoneae (Rubiaceae) en Bolivia, Actualización Sistemática, Fotoquímica y Actividad Antimalarica, Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias Puras y Naturales, Universidad mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia.
- Calderón R. G., y J. Rzedowski. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de ecología A C., CONABIO, Xalapa, Veracruz, México.
- Coelho C. P. y Barbosa A. A. A. 2003. Biología reproductiva de *Palicourea macrobotrys* Ruiz & Pavon (Rubiaceae): um possível caso de homostilia no gênero *Palicourea* Aubl. *Brasil. Bot.* 26(3): 403-413.
- Coello-Coutiño G., Martínez S. M. M., Meléndez P. A. V. y Pazos R. B. 1984. Incompatibilidad sexual y distilia en *Bouvardia ternifolia*. Simposio en sistemas Biológicos de la Facultad de Ciencias II: 247-260.
- Cohen, J. I., Litt, A., y Davis, J. I. 2012. Comparative floral development in *Lithospermum* (Boraginaceae) and implications for the evolution and development of heterostyly. *American Journal of Botany*. 99:797-805.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1979. A model for the evolution of heterostyly. *The American Naturalist*. 114:467-498.

- De Nettancourt D. 2001. The genetics of self –incompatibility. En: Incompatibility and Incongruity in Wild and Cultivated Plants. Springer Berlin Heidelberg. p: 25-72.
- Delprete P. G. 2004. Rubiaceae. En: Smith, N., S. A.Mori, A. Henderson, D. Stevenson y S. V. Heald (Eds.). Flowering plants of the neotropics. Princeton University Press. Princeton New Jersey. 594 pp.
- Diggle P. K. 1992. Development and the evolution of plant reproductive characters. En: Wyatt RE (ed) Ecology and evolution of plant reproduction. Chapman and Hall, New York. p:326–355.
- Dulberger R. 1992. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. In S. C. H. Barrett [ed.], Evolution and function of heterostyly. Springer Verlag, New York, New York, USA. p:40–84
- Elle E. y Hare J. D. 2002. Environmentally induced variation in floral traits affects the mating system in *Datura wrightii*. Functional Ecology.16:79-88.
- Faivre A. E. 2000. Ontogenetic differences in heterostylous plants and implications for development from a herkogamous ancestor. Evolution 54:847-858.
- Faivre A. E. 2002. Variation in pollen tube inhibition sites within and among three heterostylous species of Rubiaceae. International Journal of Plant Sciences.163(5):783–794.
- Faivre A. y McDade L. 2001. Population- level variation in the expression of heterostyly in three species of Rubiaceae: Does reciprocal placement of anthers and stigmas characterize heterostyly? American Journal of Botany. 88: 841-853.
- Ferrero, V. 2009. La ecología y evolución del polimorfismo floral en *Lithodora* (Boraginaceae). Ecosistemas. 18(3):30-34.

- Ganders F.R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*. 17:607-635.
- Hamilton C.W. 1990. Variation on a distylous theme in Mesoamerican *Psychotria* subgenus *Psychotria* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 55:62-75.
- Hernández G. A. 2006. Colibríes y la especialización sexual en el arbusto diestílico *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF.
- Hernández G. M. 2014. Morfometría floral de *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schlttdl., una especie distílica. Tesis de licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 96 pp.
- Hernández A. y Ornelas F. J. 2007. Development of Distylous Flowers and Investment of Biomass in Male and Female Function in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Plant Biology*. 9: 694-704.
- Irwin R.E. y Brody A.K. 2000. Consequences of nectar robbing for realized male function in a hummingbird-pollinated plant. *Ecology*. 81:2637-2643.
- Lewis D. y Jones D. A. 1992. Genetics of heterostyly. En: Barret S. C. H. (eds) *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer, Berlin. 129-150pp.
- López V. A. 2007. Evolución del sistema reproductivo de *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae), México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Orientación Biología Experimental), Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 94 pp.

- Lorence D. H. 1999. A nomenclator of Mexican and Central American Rubiaceae. Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden. 73: 1-177.
- Lloyd D. G. y Webb C. J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigma in Angiosperms. II. Hecogamy. New Zealand Journal of Botany. 24:163-178.
- Lloyd D. G. y Webb, C. J. 1992. The evolution of heterostyly. En: Barrett S.C.H. Ed. *Evolution and Function of heterostyly*. Springer Verlag, Heidelberg. p:151-178.
- Maloof J. E. y Inouye D. W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists?. Ecology. 81:2651-2661.
- Mal T. K. y Lovett-Doust J. 2005. Phenotypic plasticity in vegetative and reproductive traits in al invasive weed, *Lythrum salicaria* (Lythraceae), in response to soil moisture. American Journal of Botany. 92:819-825.
- Matsui K., Nishio T., y Tetsuka T. 2004. Genes outside S supergene suppress S functions in Buckheat (*Fagopyrum esculentum*). Annals of Botany. 94:805-809.
- McClure B. y V Franklin–Tong. 2006. Gametophytic self–incompatibility: understanding the cellular mechanisms involved in self pollen tube inhibition. Planta 224:233-245.
- Mendoza H., Ramírez P. B. R. y Jiménez L. C. 2004. RUBIACEAE DE COLOMBIA: Guía ilustrada de géneros. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. p:21-42.
- Muenchow G. y Grebus M. 1989. The evolution of dioecy form distily: Reevaluation of the hypothesis of the loss of long tongued pollinators. The American Naturalist. 33:149-156.

- Ortiz P. R. y G. Vargas L. 2008. Explorando la relación entre registros de colibríes y abundancia de flores con escalamiento espacio-temporal. *The Neotropical Ornithological Society*. (19): 473–483.
- Richards A. J. 1986. *Plant breeding systems*. George Allen & Unwin, London.
- Richards J. H. y Barrett, S. C. H. 1992. The development of heterostyly. En: Barrett S. C. H (Eds.). *Evolution and Function of Heterostyly*. Berlin: Springer-Verlag. p:85–127.
- Richards J. H. y Koptur, S. 1993. Floral variation and distily in *Guettarda scabra* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*. 80:31-40.
- Riveros G. M., Barría O. R., P. Humaña A. M. 1995. Self-compatibility in distylous *Hedyotis salzmannii* (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 194: 1-8.
- Romero O.P. 2013. Caracterización del sistema de incompatibilidad heteromórfico de *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae), una especie distílica. Tesis de Licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 89p.
- Rzedowski J. 2006. Matorral Xerófilo. En: *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. p:247-273.
- Rzedowski J. y Rzedowski de G. C. 1985. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Instituto Politécnico Nacional, Instituto de Ecología. México, DF.

- Sampson D. y Krebs R. 2012. Quantitative evaluation of reciprocal herkogamy in the distylous species, *Hedyotis caerulea* (Rubiaceae). *Plant Systematic Evolution* 298:1361-1370.
- Sakai S. y Toquenaga Y. 2004. Heterostyly: Speciation within a species. *Population Ecology*. 46: 253- 262.
- Sobrevila C., Ramírez N. y Enrech N. X. 1983. Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae) heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica*. 15:161-169.
- Sturges H. 1996. The choice of a class-interval. *J. Amer. Statist. Assoc.* 21: 65–66.
- Taisma M. A. y Varela C. W. 2005. Sistema de compatibilidad en la especie distíllica *Cordia curassavica* (JACQ.) R&S (Boraginaceae). *Interciencia*. 7(30): 431-435.
- Taylor, C.M. 2001. Overview of the neotropical genus *Notopleura* (Rubiaceae: Psychotrieae), with the description of some new species. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 88: 478-515.
- Torres, D. I. 2007. Efecto de la herbívoría en la interacción colibríes y arbustos distílicos de *Bouvardia ternifolia*, experimentación en campo en la Malinche, Tlaxcala. Tesis de licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 44pp.
- Torres I., L. Salinas C. Lara y C. Castillo-Guevara. 2008. Antagonists and their effects in a hummingbird-plant interaction: field experiments. *Ecoscience*. 15:65-72.
- Webster A. M. y Gilmartin M. P. 2006. Analysis of late stage flower development in *Primula vulgaris* reveals novel differences in cell morphology and temporal aspects of floral heteromorphy. *New Phytologist*. 171:591-603.

- Wolff D. y Liede-Schumann S. 2007. Evolution of flower morphology, pollen dimorphisms, and nectar composition in *Arcyphyllum*, a distylous genus of Rubiaceae. *Organisms Diversity and Evolution*. 7:106-123.

Páginas web

- Laboratorio de Sistemática de Plantas vasculares. (2015). Página en red: <http://www.thecompositaehut.com/index.html>. Consultada May 1 2015.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. (2017). Página en red: <http://www.tropicos.org/Name/40030160>. Consultada Feb 21 2017

Apéndice

Tabla 1. Largo y ancho de las células de la corola parte baja y parte alta

	Largo de las células parte baja (µm)			Ancho de las células parte baja (µm)			Largo de las células parte alta (µm)			Ancho de las células parte alta (µm)		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Etapa 4	137.62±23.0	116.82±24.6	133.97±28.03	41.57±4.8 9	37.97±4.82	36.82±6.68	111.02±25.4 7	100.42±23.1 1	94.08±24.35	56.35±5.91	55.8±6.72	51.04±7.63
Etapa 5	218.15±47.8	261.22±58.54	206.84±37.08	41.77±6.4 9	40.62±6.12	39.68±7.87	131.26±34.8 7	125.86±28.4 5	129.06±26.4 7	57.04±5.62	55.8±4.52	57.00±6.49
Etapa 6	303.53±79.2	287.84±64.93	244.73±73.73	41.93±5.9 4	40.55±5.09	42.68±7.54	153.57±33.2 6	137.64±25.6 8	137.26±43.2 1	58.68±6.05	62.26±5.48	59.37±7.16
Etapa 7	367.08±80.6	342.6±82.07	335.86±72.36	42.17±5.7 4	42.15±5.95	42.71±6.04	177.15±44.3 7	163.44±34.9 6	160.31±50	58.82±5.71	63.13±6.51	59.41±7.57
Etapa 8	372.51±88.5	406.73±93	349.5±56.87	45.13±6.6 4	45.22±6.14	42.73±6.99	188.82±42.3 8	177.15±38.8 9	203.62±50.2 8	58.86±6.6	66.40±6.67	59.48±8.75
Etapa 9	385.8±106.4	437.46±106.6 5	539.22±100.8	45.15±7.2 6	46.04±6.53	48.8±8.45	272.77±97.6	182.15±49.8 5	227.53±62.7 7	59.17±8.49	66.55±5.82	73.37±9.16

N= 54 flores, para *Pin* 18 flores, para *Thrum* 18 flores y 18 para homostílica. El primer valor corresponde al promedio de la etapa, ± su desviación estándar.

Tabla 2. Conteo celular de la corola parte baja y parte alta

	Conteo celular parte baja			Conteo celular parte alta		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Etapa 4	30.64±2.07	44.22±9.66	36.74±2.61	30.81±3.22	28.03±1.79	38.35±0.21
Etapa 5	33.20±1.27	38.25±2.62	32.16±1.94	40.40±2.00	36.60±0.79	38.20±0.98
Etapa 6	27.90±2.28	35.00±0.32	38.10±2.50	35.37±3.08	33.34±3.01	33.55±2.11
Etapa 7	25.52±1.74	30.76±1.33	33.14±2.15	35.64±0.66	32.67±4.35	29.35±2.90
Etapa 8	27.63±1.52	32.01±1.01	36.60±0.31	35.43±6.11	30.99±0.95	25.07±0.31
Etapa 9	28.99±0.24	32.62±2.15	30.90±0.44	26.39±0.77	33.30±2.57	33.57±1.37

N= 324 mediciones, para *Pin* 108 mediciones, para *Thrum* 108 mediciones y 108 para homostílica. El primer valor corresponde al promedio de la etapa, ± su desviación estándar.

Tabla 3. Longitud de las células del estilo: parte baja, parte media y alta.

	Longitud de las células parte baja (µm)			Longitud de las células parte media (µm)			Longitud de las células parte alta (µm)		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Etapa 4	49.55±2.44	37.65±3.61	53.56±7.88	62.37±6.22	53.17±1.80	49.97±5.74	57.78±3.43	58.44±2.85	57.64±6.12
Etapa 5	56.61±3.52	47.06±1.97	55.08±3.22	69.29±4.24	59.37±7.34	68.68±4.60	60.35±2.74	62.54±3.80	70.18±4.08
Etapa 6	62.04±1.51	52.43±2.05	78.87±4.60	94.67±5.97	87.61±4.80	90.98±4.69	68.04±2.59	65.14±3.24	79.25±5.89
Etapa 7	67.73±2.57	65.42±4.69	83.89±5.55	99.11±4.67	117.1±11.41	101.9±3.04	68.45±2.73	78.35±4.73	90.71±5.56
Etapa 8	71.04±1.86	78.53±6.35	137.2±12.45	142.3±12.67	151.1±13.19	134.6±13.02	70.04±2.68	85.83±6.72	90.52±3.68
Etapa 9	81.90±6.17	85.70±6.73	182.5±7.91	150.3±7.33	157.7±10.66	172.1±6.69	79.81±2.99	89.14±3.89	92.69±3.21

N= 2430 mediciones, para *Pin* 810, para *Thrum* 810 y 810 para homostílica. El primer valor corresponde al promedio de la etapa, ± su desviación estándar.

Tabla 4. Ancho de las células del estilo: parte baja, parte media y alta.

	Ancho de las células parte baja (µm)			Ancho de las células parte media (µm)			Ancho de las células parte alta (µm)		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Etapa 4	15.06±0.28	14.39±0.47	15.43±1.58	14.86±0.43	14.60±0.28	15.32±0.97	15.09±0.27	15.27±0.29	14.58±0.88
Etapa 5	15.54±0.31	14.63±0.30	15.38±0.67	14.86±0.42	15.05±0.30	15.49±0.78	15.28±0.37	15.50±0.28	14.81±0.48
Etapa 6	15.42±0.46	15.18±0.13	15.35±0.37	14.83±0.38	15.05±0.45	15.19±0.33	15.47±0.49	16.13±0.22	14.63±0.37
Etapa 7	15.47±0.31	15.57±0.33	15.17±0.32	15.33±0.26	15.22±0.35	15.10±0.52	15.66±0.40	16.27±0.36	15.04±0.38
Etapa 8	15.31±0.26	15.60±0.47	15.14±0.35	15.19±0.22	15.06±0.40	15.07±0.37	15.50±0.35	16.16±0.30	15.45±0.54
Etapa 9	15.42±0.32	15.54±0.25	15.57±0.36	15.49±0.30	15.16±0.58	15.25±0.39	15.51±0.31	16.39±0.34	15.28±0.33

N= 2430 mediciones, para *Pin* 810, para *Thrum* 810 y 810 para homostílica. El primer valor corresponde al promedio de la etapa, ± su desviación estándar.

Tabla 5. Conteo celular del estilo parte baja, parte media y parte alta

	Conteo celular parte baja			Conteo celular parte media			Conteo celular parte alta		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica
Etapa 4	48.77±1.88	41.52±1.07	41.82±1.90	38.74±1.49	29.40±0.76	44.82±2.03	41.82±1.61	26.75±0.69	41.02±5.23
Etapa 5	64.06±2.05	52.55±1.42	52.77±0.10	52.34±1.67	41.66±1.12	42.32±0.09	60.09±1.92	39.54±1.07	41.41±0.08
Etapa 6	66.46±2.47	61.09±1.34	51.05±0.57	43.55±1.62	36.56±0.80	44.25±0.50	60.59±2.25	49.17±1.07	50.81±0.57
Etapa 7	78.59±1.65	57.21±3.21	62.74±0.73	53.71±1.12	31.96±1.80	51.65±0.60	77.77±1.63	47.77±2.68	58.02±0.67
Etapa 8	87.46±2.49	56.32±1.62	39.16±0.46	43.66±1.24	29.31±0.80	40.02±0.30	88.70±2.52	51.53±1.49	59.50±0.44
Etapa 9	80.26±1.11	55.97±0.82	32.43±0.58	43.73±0.60	31.91±0.47	34.25±0.61	82.36±1.14	53.81±0.79	63.86±1.14

N= 486 mediciones, para *Pin* 162, para *Thrum* 162 y 162 para homostilica. El primer valor corresponde al promedio de la etapa, ± su desviación estándar.

Pruebas post-hoc de Tukey para la posición de la antera

Tablas de la longitud de las células de la parte baja de la corola

Tabla a1. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	20.80	2.702	P>0.05	ns
5	-43.07	5.594	P<0.05	*
6	15.69	2.038	P>0.05	ns
7	24.49	3.181	P>0.05	ns
8	-34.22	4.445	P>0.05	ns
9	-51.69	6.714	P<0.001	***

Tabla b1. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	3.644	0.4734	P>0.05	ns
5	11.31	1.469	P>0.05	ns
6	58.80	7.638	P<0.001	***
7	31.22	4.056	P>0.05	ns
8	23.02	2.991	P>0.05	ns
9	-153.4	19.93	P<0.001	***

Tabla c1. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-17.16	2.228	P>0.05	ns
5	54.38	7.064	P<0.001	***
6	43.11	5.600	P<0.05	*
7	6.733	0.8746	P>0.05	ns
8	57.24	7.436	P<0.001	***
9	-101.8	13.22	P<0.001	***

N=3240 células. Para el morfo *Pin* corresponden 1080 células, *Thrum* 1080 y homostílica 1080.
ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud de las células parte alta de la corola

Tabla a2. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	10.60	2.427	P>0.05	ns
5	5.400	1.236	P>0.05	ns
6	15.93	3.648	P>0.05	ns
7	13.71	3.139	P>0.05	ns
8	11.67	2.671	P>0.05	ns
9	108.8	24.91	P<0.001	***

Tabla b2. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	16.93	3.876	P>0.05	ns
5	2.200	0.5036	P>0.05	ns
6	16.31	3.734	P>0.05	ns
7	16.84	3.856	P>0.05	ns
8	-14.80	3.388	P>0.05	ns
9	63.42	14.52	P<0.001	***

Tabla c2. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	6.333	1.450	P>0.05	ns
5	-3.200	0.7326	P>0.05	ns
6	0.3778	0.0864	P>0.05	ns
7	3.133	0.7173	P>0.05	ns
8	-26.47	6.059	P<0.01	**
9	-45.38	10.39	P<0.001	***

N=3240 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 1080 mediciones, *Thrum* 1080 y homostílica 1080. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del ancho de las células parte baja de la corola

Tabla a3. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	3.489	5.087	P<0.05	*
5	1.156	1.685	P>0.05	ns
6	1.378	2.009	P>0.05	ns
7	0.02222	0.0324	P>0.05	ns
8	-0.08889	0.1296	P>0.05	ns
9	-0.8889	1.296	P>0.05	ns

Tabla b3. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	4.644	6.772	P<0.001	***
5	2.089	3.046	P>0.05	ns
6	-0.7556	1.102	P>0.05	ns
7	-0.5333	0.7777	P>0.05	ns
8	2.400	3.500	P>0.05	ns
9	-3.644	5.314	P<0.05	*

Tabla c3. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	1.156	1.685	P>0.05	ns
5	0.9333	1.361	P>0.05	ns
6	-2.133	3.111	P>0.05	ns
7	-0.5556	0.8101	P>0.05	ns
8	2.489	3.629	P>0.05	ns
9	-2.756	4.018	P>0.05	ns

N=3240 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 1080 mediciones, *Thrum* 1080 y homostílica 1080. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del ancho de las células de la parte alta de la corola

Tabla a4. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.5556	0.7723	No	ns
5	1.244	1.730	No	ns
6	-3.578	4.974	No	ns
7	-4.311	5.993	Yes	**
8	-7.533	10.47	Yes	***
9	-7.378	10.26	Yes	***

Tabla b4. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	5.311	7.383	Yes	***
5	0.04445	0.0617	No	ns
6	-0.6889	0.9577	No	ns
7	-0.6000	0.8341	No	ns
8	-0.6222	0.8650	No	ns
9	-14.20	19.74	Yes	***

Tabla c4. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	4.756	6.611	Yes	***
5	-1.200	1.668	No	ns
6	2.889	4.016	No	ns
7	3.711	5.159	Yes	*
8	6.911	9.607	Yes	***
9	-6.822	9.484	Yes	***

N=3240 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 1080 mediciones, *Thrum* 1080 y homostílica 1080. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Pruebas post-hoc de Tukey para la posición de la antera-conteo celular

Tablas del conteo celular parte baja de la corola

Tabla a5. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-1.444	7.135	P<0.001	***
5	0.888	4.391	P>0.05	ns
6	-0.444	2.195	P>0.05	ns
7	-0.555	2.744	P>0.05	ns
8	-0.222	1.098	P>0.05	ns
9	-0.111	0.5489	P>0.05	ns

Tabla b5. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.222	1.098	P>0.05	ns
5	0.222	1.098	P>0.05	ns
6	-1.333	6.586	P<0.01	**
7	-1.000	4.940	P>0.05	ns
8	-0.888	4.391	P>0.05	ns
9	0.888	4.391	P>0.05	ns

Tabla c5. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	1.667	8.233	P<0.001	***
5	-0.666	3.293	P>0.05	ns
6	-0.888	4.391	P>0.05	ns
7	-0.444	2.195	P>0.05	ns
8	-0.666	3.293	P>0.05	ns
9	1.000	4.940	P>0.05	ns

N= 162 mediciones, para *Pin* 54 mediciones, para *Thrum* 54 mediciones y 54 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del conteo celular de la parte alta de la corola

Tabla a6. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	q	Valor de P	Sumario
4	-1.222	2.965	$P > 0.05$	ns
5	-0.222	0.539	$P > 0.05$	ns
6	0.111	0.269	$P > 0.05$	ns
7	-1.111	2.695	$P > 0.05$	ns
8	-0.222	0.539	$P > 0.05$	ns
9	-3.333	8.086	$P < 0.001$	***

Tabla b6. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	q	Valor de P	Sumario
4	-4.111	9.973	$P < 0.001$	***
5	-1.556	3.774	$P > 0.05$	ns
6	-0.777	1.887	$P > 0.05$	ns
7	0.888	2.156	$P > 0.05$	ns
8	0.333	0.808	$P > 0.05$	ns
9	-2.778	6.739	$P < 0.001$	***

Tabla c6. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	q	Valor de P	Sumario
4	-2.889	7.008	$P < 0.001$	***
5	-1.333	3.235	$P > 0.05$	ns
6	-0.888	2.156	$P > 0.05$	ns
7	2.000	4.852	$P > 0.05$	ns
8	0.555	1.348	$P > 0.05$	ns
9	0.555	1.348	$P > 0.05$	ns

N= 162 mediciones, para *Pin* 54 mediciones, para *Thrum* 54 mediciones y 54 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * ($P < 0.05$), ** ($P < 0.01$) y *** ($P < 0.001$).

Pruebas post-hoc de Tukey para la posición del pistilo

Tablas de la longitud de las células de la parte baja del estilo

Tabla a7. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	11.90	13.18	P<0.001	***
5	9.547	10.57	P<0.001	***
6	9.616	10.65	P<0.001	***
7	2.307	2.555	P>0.05	ns
8	-7.490	8.295	P<0.001	***
9	-3.799	4.208	P>0.05	ns

Tabla b7. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-4.006	4.437	P>0.05	ns
5	1.534	1.699	P>0.05	ns
6	-16.83	18.64	P<0.001	***
7	-16.16	17.90	P<0.001	***
8	-66.12	73.22	P<0.001	***
9	-100.6	111.4	P<0.001	***

Tabla c7. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-15.91	17.62	P<0.001	***
5	-8.013	8.875	P<0.001	***
6	-26.44	29.29	P<0.001	***
7	-18.47	20.45	P<0.001	***
8	-58.63	64.93	P<0.001	***
9	-96.78	107.2	P<0.001	***

N=2430 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 810 mediciones, *Thrum* 810 y homostílica 810. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud de las células de la parte media del estilo

Tabla a8. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	9.194	10.18	P<0.001	***
5	9.915	10.98	P<0.001	***
6	7.062	7.821	P<0.001	***
7	-18.01	19.94	P<0.001	***
8	-8.771	9.714	P<0.001	***
9	-7.481	8.285	P<0.001	***

Tabla b8. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	12.39	13.73	P<0.001	***
5	0.6100	0.6756	P>0.05	ns
6	3.686	4.082	P>0.05	ns
7	-2.822	3.125	P>0.05	ns
8	7.664	8.487	P<0.001	***
9	-21.86	24.21	P<0.001	***

Tabla c8. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	3.199	3.543	P>0.05	ns
5	-9.305	10.30	P<0.001	***
6	-3.376	3.739	P>0.05	ns
7	15.19	16.82	P<0.001	***
8	16.43	18.20	P<0.001	***
9	-14.38	15.93	P<0.001	***

N=2430 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 810 mediciones, *Thrum* 810 y homostílica 810. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud de las células de la parte alta del estilo

Tabla a9. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-0.6607	0.7317	P>0.05	ns
5	-2.185	2.420	P>0.05	ns
6	2.900	3.212	P>0.05	ns
7	-9.901	10.97	P<0.001	***
8	-15.79	17.49	P<0.001	***
9	-9.332	10.33	P<0.001	***

Tabla b9. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.1431	0.1585	P>0.05	ns
5	-9.827	10.88	P<0.001	***
6	-11.21	12.41	P<0.001	***
7	-22.83	25.29	P<0.001	***
8	-20.48	22.68	P<0.001	***
9	-12.88	14.26	P<0.001	***

Tabla c9. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.8038	0.8902	P>0.05	ns
5	-7.642	8.463	P<0.001	***
6	-14.11	15.63	P<0.001	***
7	-12.93	14.32	P<0.001	***
8	-4.687	5.191	P>0.05	ns
9	-3.546	3.928	P>0.05	ns

N=2430 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 810 mediciones, *Thrum* 810 y homostílica 810. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del ancho de las células de la parte baja del estilo

Tabla a10. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.6680	9.314	P<0.001	***
5	0.9107	12.70	P<0.001	***
6	0.2360	3.291	P>0.05	ns
7	-0.1049	1.462	P>0.05	ns
8	-0.2896	4.037	P>0.05	ns
9	-0.1169	1.630	P>0.05	ns

Tabla b10. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-0.3696	5.153	P>0.05	ns
5	0.1680	2.342	P>0.05	ns
6	0.0682	0.951	P>0.05	ns
7	0.2987	4.164	P>0.05	ns
8	0.1680	2.342	P>0.05	ns
9	-0.1516	2.113	P>0.05	ns

Tabla c10. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-1.038	14.47	P<0.001	***
5	-0.7427	10.36	P<0.001	***
6	-0.1678	2.339	P>0.05	ns
7	0.4036	5.627	P>0.05	ns
8	0.4576	6.380	P<0.01	**
9	-0.0346	0.4834	P>0.05	ns

N=2430 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 810 mediciones, *Thrum* 810 y homostílica 810. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del ancho de las células de la parte media del estilo

Tabla a11. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.2589	3.610	P>0.05	ns
5	-0.1920	2.677	P>0.05	ns
6	-0.2238	3.120	P>0.05	ns
7	0.1060	1.478	P>0.05	ns
8	0.1287	1.794	P>0.05	ns
9	0.3264	4.552	P>0.05	ns

Tabla b11. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-0.4602	6.548	P<0.01	**
5	-0.6309	8.797	P<0.001	***
6	-0.3647	5.085	P>0.05	ns
7	0.2318	3.232	P>0.05	ns
8	0.1260	1.757	P>0.05	ns
9	0.2447	3.411	P>0.05	ns

Tabla c11. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-0.7858	10.96	P<0.001	***
5	-0.4389	6.119	P<0.05	*
6	-0.1409	1.964	P>0.05	ns
7	0.1258	1.754	P>0.05	ns
8	-0.0026	0.037	P>0.05	ns
9	-0.0817	1.140	P>0.05	ns

N=2430 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 810 mediciones, *Thrum* 810 y homostílica 810. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del ancho de las células de la parte alta del estilo

Tabla a12. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	-0.1789	2.494	P>0.05	ns
5	-0.2240	3.123	P>0.05	ns
6	-0.6591	9.190	P<0.001	***
7	-0.6104	8.511	P<0.001	***
8	-0.6642	9.261	P<0.001	***
9	-0.8756	12.21	P<0.001	***

Tabla b12. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.5102	7.114	P<0.001	***
5	0.4616	6.435	P<0.01	**
6	0.8384	11.69	P<0.001	***
7	0.6142	8.564	P<0.001	***
8	0.04333	0.6042	P>0.05	ns
9	0.4144	5.779	P<0.05	*

Tabla c12. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.6891	9.608	P<0.001	***
5	0.6856	9.559	P<0.001	***
6	1.498	20.88	P<0.001	***
7	1.225	17.08	P<0.001	***
8	0.7076	9.865	P<0.001	***
9	1.290	17.99	P<0.001	***

N=2430 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 810 mediciones, *Thrum* 810 y homostílica 810. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Pruebas post-hoc de Tukey para la posición del estilo-conteo celular

Tablas del conteo celular parte baja del estilo

Tabla a13. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.0000	0.0000	P>0.05	ns
5	-0.4444	2.566	P>0.05	ns
6	-1.111	6.414	P<0.01	**
7	0.1111	0.6414	P>0.05	ns
8	0.3333	1.924	P>0.05	ns
9	0.5556	3.207	P>0.05	ns

Tabla b13. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	2.333	13.47	P<0.001	***
5	1.222	7.056	P<0.001	***
6	0.5556	3.207	P>0.05	ns
7	0.5556	3.207	P>0.05	ns
8	0.5556	3.207	P>0.05	ns
9	0.8889	5.131	P<0.05	*

Tabla c13. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	2.333	13.47	P<0.001	***
5	1.667	9.621	P<0.001	***
6	1.667	9.621	P<0.001	***
7	0.8889	5.131	P<0.05	*
8	0.2222	1.283	P>0.05	ns
9	0.3333	1.924	P>0.05	ns

N=162 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 54 mediciones, *Thrum* 54 y homostílica 54. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del conteo celular parte media del estilo

Tabla a14. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.1111	0.7529	P>0.05	ns
5	-0.4444	3.012	P>0.05	ns
6	0.0000	0.0000	P>0.05	ns
7	1.000	6.777	P<0.001	***
8	0.1111	0.7529	P>0.05	ns
9	0.0000	0.0000	P>0.05	ns

Tabla b14. *Pin* y homostilica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	1.000	6.777	P<0.001	***
5	0.0000	0.0000	P>0.05	ns
6	0.3333	2.259	P>0.05	ns
7	0.7778	5.271	P<0.05	*
8	-0.3333	2.259	P>0.05	ns
9	-0.3333	2.259	P>0.05	ns

Tabla c14. *Thrum* y homostilica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.8889	6.024	P<0.01	**
5	0.4444	3.012	P>0.05	ns
6	0.3333	2.259	P>0.05	ns
7	-0.2222	1.506	P>0.05	ns
8	-0.4444	3.012	P>0.05	ns
9	-0.3333	2.259	P>0.05	ns

N=162 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 54 mediciones, *Thrum* 54 y homostilica 54. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del conteo celular parte alta del estilo

Tabla a15. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	0.4444	2.900	P>0.05	ns
5	-0.7778	5.075	P<0.05	*
6	-0.1111	0.7249	P>0.05	ns
7	0.2222	1.450	P>0.05	ns
8	0.5556	3.625	P>0.05	ns
9	0.5556	3.625	P>0.05	ns

Tabla b15. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
4	1.333	8.699	P<0.001	***
5	0.0000	0.0000	P>0.05	ns
6	0.3333	2.175	P>0.05	ns
7	0.3333	2.175	P>0.05	ns
8	0.3333	2.175	P>0.05	ns
9	0.2222	1.450	P>0.05	ns

Tabla c15. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>q</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
Yes	0.8889	5.800	P<0.01	**
Yes	0.7778	5.075	P<0.05	*
6	0.4444	2.900	P>0.05	ns
7	0.1111	0.7249	P>0.05	ns
8	-0.2222	1.450	P>0.05	ns
9	-0.3333	2.175	P>0.05	ns

N=162 mediciones celulares. Para el morfo *Pin* corresponden 54 mediciones, *Thrum* 54 y homostílica 54. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).