



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Desarrollo floral en *Solanum tridynamum* Dunal  
(Solanaceae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Bióloga

P R E S E N T A :

Karen Noriega Piña

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. Sonia Vázquez Santana

2017

Ciudad Universitaria, CDMX





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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**

Noriega

Piña

Karen

5525400238

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

31018889-0

**2. Datos del tutor**

Dra.

Sonia

Vázquez Santana

**3. Datos del sinodal 1**

Dra.

Martha Juana

Martínez Gordillo

**4. Datos del sinodal 2**

Dr.

Sol

Cristians Niizawa

**5. Datos del sinodal 3**

M. en C.

José Gonzalo Ricardo

Wong

**6. Datos del sinodal 4**

Biól.

Jorge Fernando

Rojas Gutiérrez

**7. Datos del trabajo escrito**

Desarrollo floral en *Solanum tridynamum* Dunal (Solanaceae)

56 p.

2017

## Agradecimientos

A mi familia, en especial a mis padres, que me apoyaron en el camino y me permitieron terminar una carrera universitaria.

A la Dra. Sonia Vázquez Santana, que en todo momento tuvo la disposición de ayudarme y fue una excelente guía para que yo pudiera desarrollar esta tesis; gracias por todo.

Al Laboratorio de Desarrollo en Plantas de la Facultad de Ciencias y a todos los que ahí trabajan, agradezco me otorgaran las herramientas e instrumentos necesarios para poder realizar las observaciones que forman parte de este trabajo, además de, sus valiosas contribuciones que me ayudaron a mejorarlo.

Al taller “Biología de la reproducción, propagación y fisiología de angiospermas que viven en ambientes contrastantes”, en donde surgieron los esbozos de esta investigación.

A los revisores de este manuscrito: Dr. Sol Cristians Niizawa, Dra. Martha Juana Martínez Gordillo, M. en C. José Gonzalo Ricardo Wong y al Biól. Jorge Fernando Rojas Gutiérrez; les agradezco las correcciones y sugerencias que me otorgaron.

A la Dra. Silvia Espinosa Matías, del Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Facultad de Ciencias, por la ayuda en el procesamiento de material biológico y la toma de las imágenes en el MEB.

A la M. en F. Ana Isabel Bieler Antolín, del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, por la ayuda en la toma de algunas de las fotomicrografías que aquí presento.

Al Jardín Botánico Helia Bravo Hollis de Zapotitlán Salinas, Puebla, y al señor Maurino Reyes por permitirnos realizar las colectas y acompañarnos en la búsqueda de las plantas.

A los biólogos Román Becerra Reynoso por la ayuda en la edición de algunas fotomicrografías, Alin García Miranda por donarme parte de los botones florales con los que trabajé y al M. en C. Aldebarán Camacho, por enseñarme a cortar en el micrótopo.

A todos los amigos y amigas que estuvieron a mi lado en los días buenos y en los días malos.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por formarme como bióloga y como una buena ciudadana.

A todos los que me alentaron a completar este trabajo, muchas gracias.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	2
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	9
Área de estudio .....	9
Sistema de estudio .....	9
Procesamiento de las muestras para microscopía electrónica de barrido (MEB).....	13
Procesamiento de las muestras para microscopía fotónica .....	13
<b>RESULTADOS</b> .....	16
Morfología floral.....	16
Desarrollo floral .....	17
Desarrollo del grano de polen.....	28
Desarrollo del óvulo.....	38
<b>DISCUSIÓN</b> .....	44
<b>CONCLUSIONES</b> .....	50
<b>LITERATURA CONSULTADA</b> .....	51

## RESUMEN

La andromonoecia está presente en aproximadamente el 2% de las angiospermas. Los principales estudios realizados en el género *Solanum* analizan especies hermafroditas, recibiendo poca atención aquellas andromonoicas (que portan flores masculinas y hermafroditas en el mismo individuo), por lo que el estudio de *Solanum tridynamum* Dunal, aportará valiosa información sobre los patrones de desarrollo de las flores hermafroditas y masculinas.

En este trabajo se analizó el desarrollo floral comparativo de flores hermafroditas y masculinas de *Solanum tridynamum*. Para esto se fijaron en FAA botones florales en distintas etapas del desarrollo y flores de ambos morfos, de los cuales un parte se incluyó en Paraplast y se obtuvieron cortes histológicos de 6  $\mu\text{m}$  que fueron teñidos con safranina-verde rápido. Otros botones se incluyeron en LR-White, se cortaron a 1-2  $\mu\text{m}$  y se tiñeron con azul de toluidina. Se realizaron observaciones en microscopía de luz y microscopio electrónico de barrido. Los resultados muestran que ambos morfos florales presentan heteranteria (anteras de diferentes alturas). El desarrollo del androceo es similar para ambos morfos florales, las anteras son bilobuladas, tetrasporangiadas, y presentan cámaras de aire en la cara adaxial y abaxial, forman polen tricolporado y la dehiscencia es poricida apical y lateral. El gineceo de las flores hermafroditas presenta un ovario globoso, bicarpelar, con óvulos campilótrofos y unitégmicos, con placentación axilar, similar a otras especies del mismo género. El gineceo de las flores masculinas es reducido a nivel de estilo, estigma y ovario, este último presenta pocos óvulos, en comparación a los que produce el morfo hermafrodita, pero no forma frutos porque (1) las zonas de reconocimiento del polen son reducidas y (2) el estigma queda protegido entre las anteras y no recibe polen.

## INTRODUCCIÓN

*Solanum* es el género más grande de la familia Solanaceae y agrupa de 1250 a 1700 especies, siendo uno de los diez géneros de angiospermas con más especies (Nee, 1986; Frodin, 2004). El género *Solanum* en México está integrado por aproximadamente 150 especies (Nee, 1993).

Se caracteriza por poseer generalmente flores hermafroditas (Anderson y Symon, 1989), aunque varias de sus especies presentan sistemas monoicos (individuos que presentan flores unisexuales masculinas y femeninas), sistemas andromonoicos (individuos con flores hermafroditas mezcladas con flores unisexuales masculinas), o sistemas dioicos (aquellos que producen flores masculinas y femeninas en diferentes individuos) (Anderson y Symon, 1989; Hokche y Ramírez, 2006). Así mismo un número de taxones de *Solanum* presentan modificaciones a la flor típica del género y muestran características inusuales, como corolas pentámeras, estambres desiguales y enantiostilia (el pistilo, desviado a la izquierda o a la derecha, de manera que cada tipo de flor es la imagen especular de la otra) (Bohs *et al.*, 2007).

*Solanum tridynamum* se ubica dentro del subgénero *Leptostemonum*, que es conocido como "spiny *Solanum*" o *Solanum* con espinas, en el que se incluyen plantas que se caracterizan por tener espinas en las hojas y en los tallos, con un número estimado de 350 a 450 especies (Levin *et al.*, 2006). Algunas especies de este subgénero son reportadas con varios grados de andromonoecia, en los cuales varía la proporción de frutos, semillas, el tipo de placentación y el número de carpelos entre los morfos florales (Anderson y Symon, 1989).

Los caracteres reproductivos de algunas especies no hermafroditas son inusuales y representan aparentemente formas sexuales intermedias entre hermafroditas y unisexuales. El estudio de especies no hermafroditas es una oportunidad para contribuir al conocimiento sobre la evolución de otros tipos de sistemas de reproducción sexual en plantas (Anderson y Symon, 1989), por lo que el enfoque de la presente investigación es sobre *Solanum tridynamum*, una especie descrita como heterantérica (con anteras de diferentes tamaños) y funcionalmente andromonoica, con individuos que presentan tanto flores hermafroditas como masculinas, estas últimas con gineceo reducido y sin formar frutos (García, 2016). Esta misma autora determinó que *S. tridynamum* presenta un sistema de cruce mixto y es una especie xenógama facultativa; sin embargo, falta determinar el desarrollo de los gametos masculinos y femeninos y saber si el gineceo reducido de las flores masculinas desarrolla óvulos, estilo y estigma normales, como indicadores del grado de esterilidad femenina, o determinar la causa por la que no forma fruto.

## ANTECEDENTES

### ***Expresión sexual en angiospermas***

Alrededor del 90% de las angiospermas presenta una expresión sexual hermafrodita, el otro 10% está representado por sistemas dioicos, androdioicos, ginodioicos, trioicos, trimonoicos, ginomonoicos y andromonoicos (Barrett y Hough, 2012). La andromonoecia está presente en aproximadamente 4000

especies, representando aproximadamente el 2% del total de las angiospermas (Yamplosky y Yamplosky, 1922; Miller y Diggle, 2003).

La ontogenia de las flores hermafroditas ha sido modificada varias veces, dando como resultado los programas de desarrollo que producen flores estaminadas o carpeladas, sin embargo, los cambios que subyacen en el tránsito, desde la producción de flores bisexuales a la producción de flores unisexuales, no se han investigado de manera detallada (Mitchell y Diggle, 2005).

La andromonoecia es uno de los sistemas de reproducción sexual en el cual los individuos llevan flores masculinas y hermafroditas. Este sistema puede ser un intermedio en la evolución hacia la plena unisexualidad o puede ser una forma estable para promover el entrecruzamiento (Ainsworth, 2000; Hokche y Ramírez, 2006). La monoecia es una modificación del desarrollo, en lugar de una separación genética, como es el caso de la dioecia. Una población monoica podría convertirse en una dioica a través de una serie de mutaciones que alteren la proporción de flores masculinas y femeninas en los individuos (Ainsworth, 2000).

Existen dos categorías de flores unisexuales: (1) *flores unisexuales por aborto*, donde ocurre la iniciación del androceo y del gineceo, posteriormente se detiene el desarrollo en uno o el otro conjunto de órganos; y (2) *flores unisexuales desde el inicio*, en las cuales el meristemo floral inicia el desarrollo único del androceo o del gineceo, sin pasar por una etapa hermafrodita (Mitchell y Diggle, 2005). La especie en la que se enfoca este estudio, *S. tridynamum*, correspondería a la primer categoría; aunque cabe señalar que no existen evidencias que demuestren que dichas observaciones son correctas. Es por ello

que un estudio embriológico sobre *S. tridynamum* sería de gran utilidad para describir a detalle el desarrollo y conocer el patrón para cada morfo floral.

### ***Embriología de la familia Solanaceae***

La embriología vegetal estudia el desarrollo de las estructuras reproductivas y procesos como microsporogénesis, megasporogénesis, microgametogénesis, megagametogénesis, la polinización y la fecundación, hasta la formación del embrión y de las semillas (Sharma, 2009).

En un estudio donde se analizaron especies de 27 géneros de la familia Solanaceae, se encontró que, en más de la mitad de las especies estudiadas, la formación de la pared de la antera es de tipo básico, mientras que en el 36% es de tipo dicotiledóneo. También se observan algunas modificaciones debido a divisiones periclinales subsecuentes en las capas formadas (capas medias y en ocasiones el endotecio) (Carrizo-García, 2002; 2003; Carrizo-García y Barbosa, 2006).

En la sección *Lycopersicon* del género *Solanum*, en la antera joven se observan dos capas parietales secundarias entre la epidermis y el tejido esporógeno; se observan diferentes patrones de divisiones celulares periclinales en estas dos capas, las cuales dan lugar a las capas subepidérmicas presentes en la antera madura. Estas capas están bien definidas antes de que la meiosis inicie en las células madre de las microsporas (Carrizo-García y Barbosa, 2006).

Para la familia Solanaceae se ha descrito que la pared de la antera comprende epidermis, endotecio, dos o tres capas medias efímeras y un tapete secretor. En *Withania somnifera*, el endotecio, la capa media exterior y algunas

células de la región conectiva desarrollan engrosamientos fibrosos (Johri y Ambegaokar, 1992). En *Nicotiana glutinosa* L. y *N. tabacum* L., el endotecio está compuesto por varias capas (Jos y Singh, 1968), mientras que en *Solanum nigrum* L.; los engrosamientos fibrosos están restringidos sólo a la región apical de las anteras (Saxena y Singh, 1969).

En *Solanum rostratum* Dunal; la pared de la antera está compuesta, al inicio del desarrollo, por cuatro capas: epidermis, endotecio, capa media y tapete, todas uniestratificadas, excepto la capa media que tiene de cuatro a cinco estratos celulares (González, 2011).

En *Cestrum oblongifolium* Schltldl, *C. roseum* Kunth y *C. uhdei* Dammer ex Francey, se menciona que las anteras son tetrasporangiadas, presentan epidermis simple, papilosa, con una cutícula conspicua. Bajo la epidermis se encuentra el endotecio, formado por una capa de células rectangulares y desaparece en la zona del estomio. El tejido conectivo está formado por células de parénquima de tamaño y forma irregular y presenta un haz vascular al centro. En las anteras con granos de polen maduro, se observan capas remanentes del tapete adyacentes al endotecio. El estigma presenta epidermis provista de largas papilas de 70-100  $\mu\text{m}$ , el estilo está formado por tejido parenquimático de células rectangulares, rodeadas de una epidermis uniestratificada, papilosa, seguida de tejido parenquimatoso y al centro el tejido de transmisión con células de menor tamaño. El ovario es globoso, bicarpelar y con placentación axilar (Ramírez, 2013).

En *Cestrum bigibbosum* Pittier se ha observado que la pared de la antera madura presenta una epidermis papilosa y una capa de endotecio. El patrón de desarrollo de la pared de la antera es del tipo dicotiledóneo, con divisiones

periclinales en algunas zonas de la capa media. El endotecio presenta engrosamientos reticulados, con mayor ramificación hacia la parte media de la célula. El tapete es de tipo secretor, con algunas células binucleadas y degenera en el estado de microsporas libres. La meiosis de las células madre de las microsporas es simultánea, con formación centrípeta de la pared celular, dando lugar a una tétrada de microsporas tetraédrica. Los granos de polen se liberan en estado bicelular (Castro-Laporttea y Galatib, 2012).

Para la familia Solanaceae se ha descrito que el óvulo es hemianátropo, anátropo, campilótropo o anfítropo, unitégmico y tenuinucelar. La nucela persiste por un largo tiempo en *S. phureja* (Juz. et Buk.) (Dnyasangar y Cooper, 1960). Durante el desarrollo del óvulo, el arquesporio es unicelular o multicelular. Una sola célula funciona como célula madre de la megaspora, la cual, después de la meiosis, produce una tétrada lineal o en forma de T. La megaspora calazal es la que se desarrolla en un saco embrionario tipo *Polygonum*. Las sinérgidas son en forma de pera y las antípodas son efímeras (Johri y Ambegaokar, 1992).

### ***Relaciones filogenéticas***

*Solanum tridynamum* pertenece a la división Magnoliophyta, se encuentra dentro de un grupo llamado Gunneridae, específicamente en el subgrupo Pentapetalae, orden Solanales, familia Solanaceae, subfamilia Solanoideae y subgénero *Leptostemonum*, cuyos miembros se caracterizan por poseer espinas afiladas en las hojas. Dentro del subgénero *Leptostemonum*, la especie de estudio

se encuentra en el clado *Elaeagnifolium*, junto a *S. elaeagnifolium* Cav. y a *S. hindsianum* Benth. (Levin *et al.*, 2006; NCBI, 2015).

Los principales estudios realizados en el género *Solanum* analizan especies hermafroditas, recibiendo poca atención las andromonoicas, por lo que el estudio de *S. tridynamum* aportará valiosa información sobre los patrones de desarrollo de las flores hermafroditas y masculinas, así como la formación de los gametos, especialmente en el gineceo reducido del morfo masculino.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Describir los morfos florales de *Solanum tridynamum* a lo largo de su desarrollo.

### Objetivos particulares

1. Describir el patrón de desarrollo y la micromorfología de los tipos florales presentes en *S. tridynamum*.
2. Describir el desarrollo del androceo, incluidas la microsporogénesis y la microgametogénesis, en los morfos florales presentes de *S. tridynamum*.
3. Describir el desarrollo del gineceo, la megasporogénesis y la megagametogénesis, en los morfos florales presentes en *S. tridynamum*.

# MATERIALES Y MÉTODOS

## Área de estudio

Se trabajó en dos localidades ubicadas dentro de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, en la zona con vegetación correspondiente a matorral xerófilo (Rzedowski, 2006), en la región de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. La Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán se localiza en el sureste del estado de Puebla y al noroeste del estado de Oaxaca, en la zona de confluencia de la Región Neártica y Neotropical, con una extensión de 490,186 ha, entre los paralelos 17°32'24.00" y 18°52'55.20" de latitud norte y los meridianos 96°59'24.00" y 97°48' 43.20" de longitud oeste (Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, 2015).

El promedio anual de precipitación en la región del valle varía desde los 250 a los 500 mm, y se presenta principalmente de mayo a octubre, con mayores posibilidades de precipitación entre junio y septiembre (INEGI, 1981; Enge y Whiteford, 1989).

## Sistema de estudio

*Solanum tridynamum* Dunal, son arbustos de 0.5-2 m de altura, con tallos de hasta 4 cm de diámetro, densamente tomentosos, poseen tomento blanco o teñido de púrpura, a menudo ferrugíneo, con tricomas estrellados sésiles, mezclados con tricomas corto-estipitados, glandulares. Los tallos pueden ser inermes o armados con pocas a numerosas espinas rectas, de 5-10 mm de largo.

Las hojas son angostamente ovadas, de 5-10 cm de largo, 2.5-5 cm de ancho, tomentosas en el haz, con tricomas porrecto-estrellados, de estípites cortos y con 8-10 rayos, más densamente tomentosas en el envés, con tricomas blancos de corto estípites o con algunas espinas rectas, de 5-10 mm de largo, el margen es entero, sinuado o escasamente lobado, con 1-3 pares de lóbulos, el ápice es redondeado a agudo, la base oblicua, truncada. Los pecíolos de 1-3 cm de largo, tomentosos, algunas veces armados.

Las inflorescencias son extra-axilares, simples, de 4-15 cm de largo, densamente blanco-tomentosas, algunas veces con hasta 35 flores. El fruto es erecto, generalmente armado con espinas (Nee, 1993). Las flores son ligeramente zigomorfas. El cáliz es tubular, mide de 8 hasta 12 mm de largo antes de madurar, es lobado hacia la mitad y acrescente en el fruto hasta los 2 cm de largo, rodea al fruto y presenta una gran cantidad de espinas. La corola es estrellada, azul o lila, raramente blanca, con poco aroma, de 3 cm de largo y de 4 a 5 cm de ancho, con lóbulos hasta la mitad, con tricomas en el exterior, ramificados y sésiles, o cortamente estipitados sobre el nervio medio, los pétalos están lanceolados en la punta. Las anteras son cinco, son amarillas y desiguales: dos son rectas y cortas, de 6 a 8 mm de largo, las otras tres son más largas, miden de 15 a 20 mm de largo, y son muy curvadas en el caso de las flores masculinas. El gineceo es glabro; el estilo es rudimentario, de cerca de 1 mm de largo en las flores masculinas, y de 20 a 25 mm de largo y curvado, asemejándose a las anteras largas de las flores hermafroditas (Nee, 1993; Vibrans, 2010; García, 2016).

*Solanum tridynamum* florece todo el año, especialmente en la época de lluvia, entre los meses de junio y septiembre (Nee, 1993; García, 2016).

## Obtención y fijación del material biológico

Se colectaron botones florales de *S. tridynamum* de distintos tamaños: menores a 1 cm de longitud y de hasta 3.5 cm (también incluye a las flores en antesis), los cuales se fijaron en FAA (formaldehído: etanol: ácido acético: agua, 1.5:0.5:3.5), las etapas que se establecieron en este estudio (se muestran en la tabla 1 y 2). Después de una semana de fijación, los botones se lavaron con agua corriente y se transfirieron a etanol al 50%, por dos horas. Posteriormente, se almacenaron en etanol al 70% hasta su procesamiento para el microscopio electrónico de barrido o para inclusión.

<b>Tabla 1.</b> Etapas de desarrollo de <i>S. tridynamum</i> establecidas en este estudio para describir el desarrollo floral mediante microscopía electrónica de barrido	
<b>No.</b>	<b>Longitud del botón floral para los morfos</b>  masculino ♂ y hermafrodita ♀
<b>1</b>	<1 mm
<b>2</b>	1-1.5 mm
<b>3</b>	1.6-2.0 mm
<b>4</b>	2.0-2.5 mm
<b>5</b>	2.6-3.0 mm
<b>6</b>	3.1-6.0 mm
<b>7</b>	Fraccionados a 1 cm (antesis)

<b>Tabla 2.</b> Etapas de desarrollo de <i>S. tridynamum</i> establecidas en este estudio para describir el desarrollo floral mediante cortes histológicos				
	Longitud del botón floral	Etapa de desarrollo		
		Androceo		Gineceo
		 Morfo masculino	 Morfo hermafrodita	 Morfo masculino
<b>A</b>	< 1 cm	Diferenciación de las capas de la antera y el tejido esporógeno	Formación del tegumento y la célula madre de la megaspora	
<b>B</b>	1- 1.5 cm	Célula madre de las microesporas y Microsporogénesis (meiosis)	Formación de la megaspora funcional (meiosis)	
<b>C</b>	1.5- 2 cm	Formación del grano de polen joven	Formación del megagametofito	
<b>D</b>	2->3.5 cm	Antesis: polen bicelular	Antesis: óvulos maduros bien formados y óvulos con saco embrionario vacío	Antesis: óvulo maduros bien formados

### *Deshidratación*

Para deshidratar los botones florales se separaron parcialmente los sépalos y los pétalos. Los botones se sometieron a concentraciones graduales de etanol (85, 96 y 100%), incubando por 1 h en cada uno.

## Procesamiento de las muestras para microscopía electrónica de barrido (MEB)

Una vez deshidratados los botones, se seleccionaron algunos de los botones de menor y de mayor tamaño, (estos últimos se fraccionaron a un centímetro), se desecaron llevando a punto crítico con CO<sub>2</sub> en una desecadora (CPD-030 Bal-Tec). Posteriormente, el material se montó en portamuestras metálicos sobre cinta conductora de carbón y se cubrieron con oro en una ionizadora (Denton Vacuum Desk II). Finalmente, se observaron en el MEB (Jeol JSM-5310LV), para obtener las fotomicrografías.

## Procesamiento de las muestras para microscopía fotónica

- Inclusión en LR-White

Parte del material deshidratado con etanol se infiltró en mezclas progresivas de LR-White 25%-Etanol absoluto, LR-White 50%-Etanol absoluto, LR-White 75%-Etanol absoluto, durante 1 h en cada mezcla. Después se impregnó en LR-White puro por 24 h. La polimerización se llevó a cabo en cápsulas de gelatina en una estufa a 56 °C, en ausencia de oxígeno, durante 24 h.

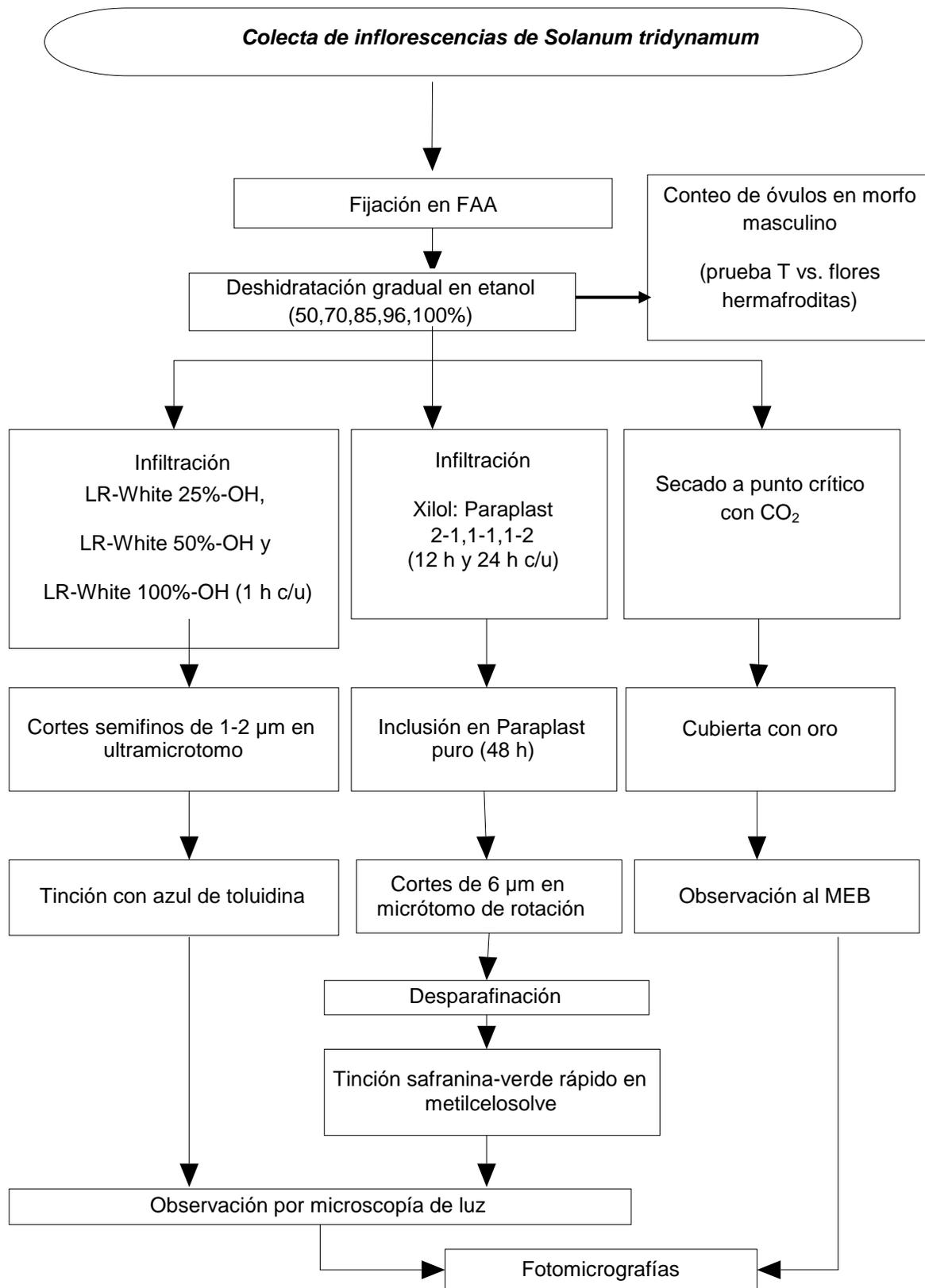
Al material incluido en las cápsulas se le realizaron cortes de entre 1-2 µm de grosor en un ultramicrotomo (RMC MT 998), con cuchillas de vidrio, de acuerdo con las técnicas generales de procesamiento (López *et al.*, 2005). Los cortes se tiñeron con azul de toluidina al 1%.

- Inclusión en Paraplast

Después de la deshidratación de los tejidos, una parte de las muestras se sometió a mezclas progresivas de xilol:paraplast 2:1, xilol:paraplast 1:1,

xilol:paraplast 1:2 y dos cambios de paraplast puro, durante 24 h a 56 °C, en cada uno (López *et al.*, 2005). Posteriormente, se incluyeron en paraplast puro en moldes metálicos y permanecieron ahí hasta su solidificación. Los cortes se hicieron a 6 µm, en un micrótopo de rotación (American Optical 820).

Para la desparafinación, se incubaron los cortes en los portaobjetos, por 30 min, a 56 °C, y de manera consecutiva en las siguientes disoluciones: xilol, xilol: etanol al 100% 1:1, etanol al 100% y etanol al 96%, por 4 min en cada una. Finalmente, se realizó la tinción con safranina-verde rápido en metilcelosolve. El diagrama de flujo del esquema 1 concentra los pasos básicos de los métodos.



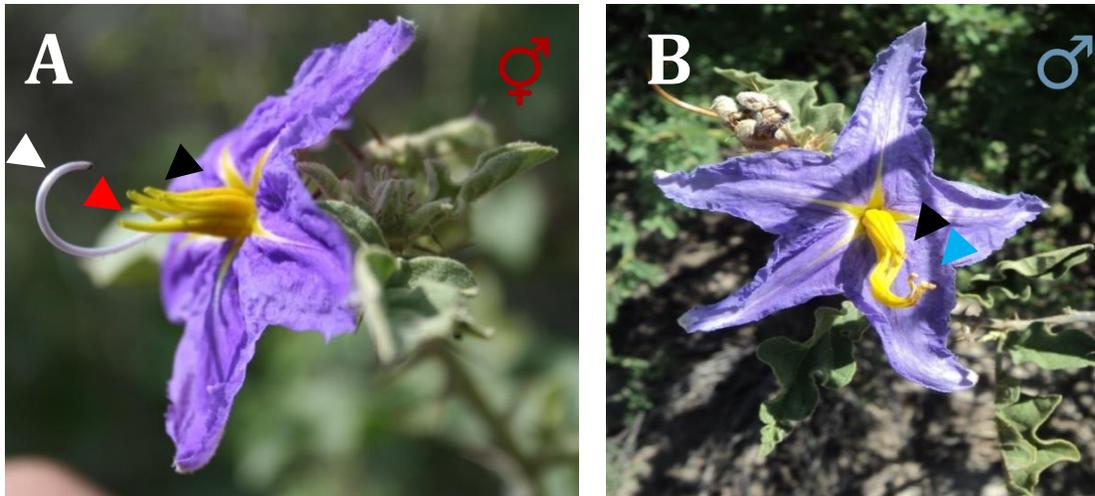
**Esquema 1.** Resumen de lo métodos utilizados en el presente trabajo.

# RESULTADOS

## Morfología floral

En la población estudiada de *Solanum tridynamum*, la floración se presenta después de la breve temporada de lluvias, aunque raramente se pueden encontrar flores a lo largo del año, cuando ocurren lluvias esporádicas. Esta especie presenta inflorescencias formadas por dos tipos florales: una flor hermafrodita en la base de la inflorescencia y seis flores masculinas, en la parte central y apical. La antesis inicia en la flor hermafrodita y en los siguientes días, abren secuencialmente las flores masculinas. La flor hermafrodita (Fig. 2A) tiene sépalos de color verde y presenta numerosos tricomas y espinas, la corola es gamopétala, posee pétalos lobados y morados; el androceo está formado por cinco estambres, de dos alturas (medianos y cortos), con dehiscencia poricida, apical; el gineceo con estilo curvo y de color lila pálido, que sobresale en longitud a los estambres, el estigma es negro cuando la flor se encuentra en antesis.

La flor masculina (Fig. 2B) posee sépalos verdes con pocas espinas y tricomas, la corola es similar a la de la flor hermafrodita, pero tiene pétalos con ápice agudo, el androceo formado por cinco estambres, tres largos y curvos, de longitud y curvatura similar a la del pistilo de la flor hermafrodita y dos estambres pequeños y rectos; el pistilo no se distingue porque es reducido y queda por debajo de las anteras.



**Figura 1.** Flores de *Solanum tridynamum* en antesis. **A.** Flor hermafrodita, mostrando corola gamopétala y pétalos morados, androceo formado por cinco estambres de dos alturas, medianos (flecha roja) y cortos (flecha negra), con dehiscencia poricida apical, gineceo con estilo curvo (flecha blanca), que sobresale en longitud a los estambres. **B.** Flor masculina con estambres largos y curvos (flecha azul) y estambres cortos y rectos (flecha negra).

## Desarrollo floral

### Botones florales de etapa 1 (menores a 1 mm)

Las primeras etapas de desarrollo son similares en flores hermafroditas y masculinas. Con base en las micrografías obtenidas en el MEB, los botones florales más pequeños muestran sépalos cubiertos de tricomas, los cuales son numerosos y estrellados (Fig. 2A). Los pétalos rectos en la base, pero curvos en su ápice, el cual se dobla hacia el interior del botón floral (Fig. 2A, B). Los primordios de estambres son cinco, alternan con los pétalos, las anteras son rectas, con una ligera depresión en el ápice, tres son de mayor tamaño; se distingue en el centro del botón floral el primordio del gineceo, de 100  $\mu\text{m}$  de longitud; los estambres y el gineceo tienen células epidérmicas lisas (Fig. 2B).

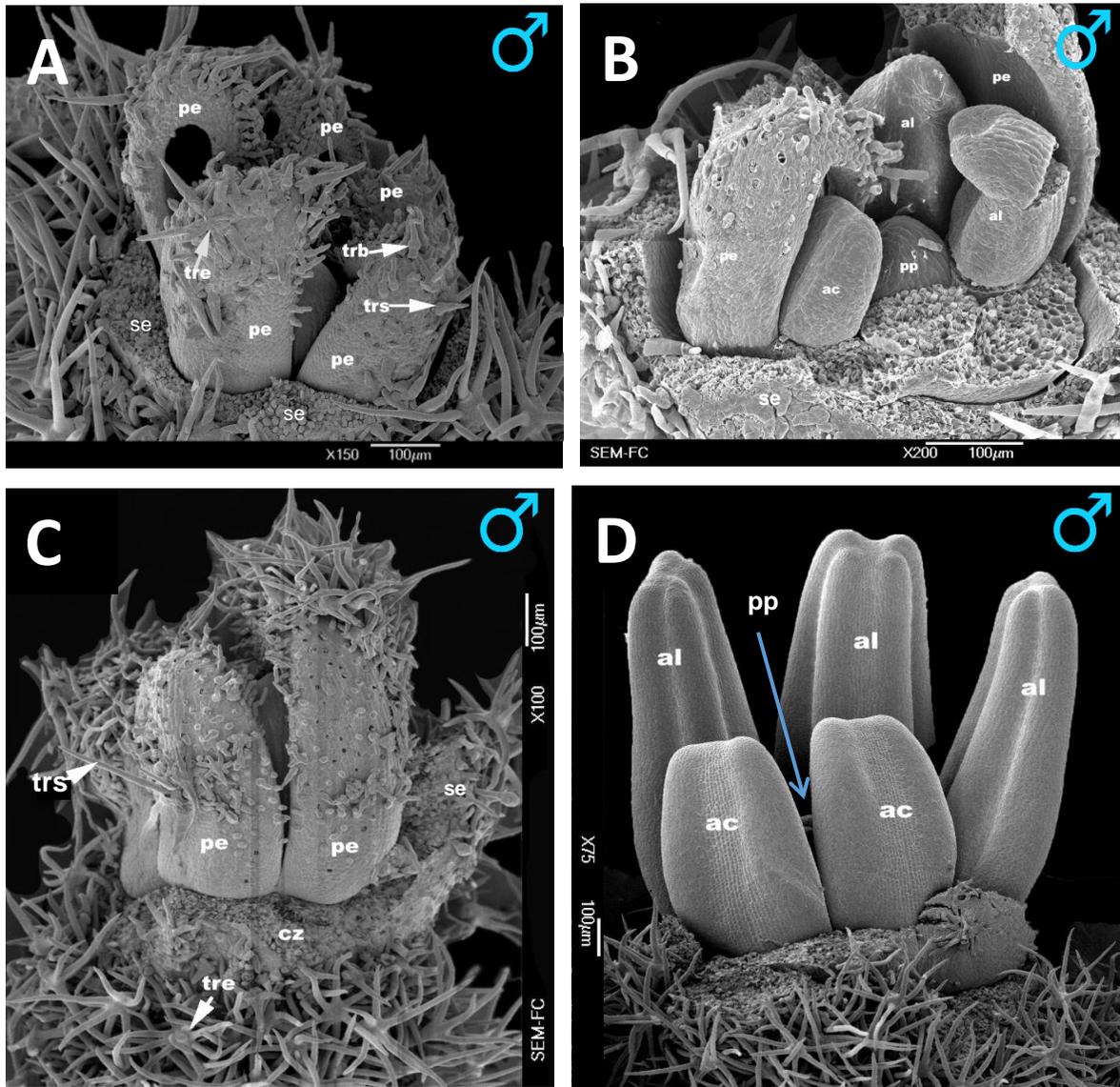
### **Botones florales de etapa 2 (de 1 a 1.5 mm de longitud)**

En esta etapa, en la cara abaxial (envés) de los sépalos, se presentan numerosos tricomas de tres tipos: tricomas estrellados multirradiados, tricomas agudos en forma de espina y tricomas bicelulares (con célula basal más grande que la apical); los brazos de los tricomas multirradiados se entrelazan unos con otros; en el ápice de los pétalos abundan los tricomas estrellados y en la parte media los rectos y algunos agudos, la base sólo presenta escasos tricomas unicelulares (Fig. 2C). Las anteras crecen tanto a lo largo como a lo ancho, con apariencia aplanada dorsiventralmente y bilobuladas, con un amplio tejido conectivo que une las tecas, siendo ligeramente deprimido hacia la parte dorsal, también se distingue una depresión pequeña a lo largo de cada par de microsporangios; el filamento de las anteras, es tan corto que no se alcanza a percibir; en el centro del botón floral y casi a la mitad de la longitud de las dos anteras cortas se aprecia el gineceo en desarrollo (Fig. 2D).

### **Botones florales en etapa 3 (1.6 a 2.0 mm de longitud)**

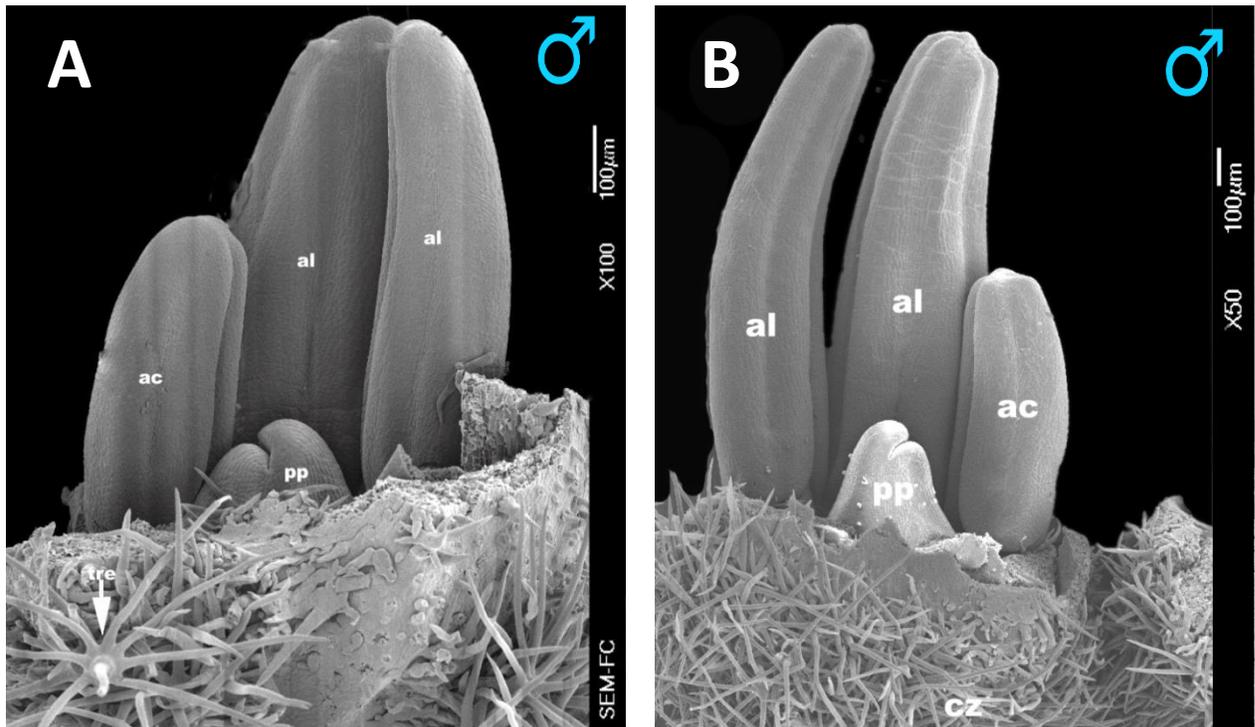
En esta etapa en el morfo floral masculino, se hace más evidente la diferencia entre los dos tamaños de anteras: anteras largas y anteras cortas, haciendo referencia a su longitud. Todas las anteras en desarrollo presentan una ligera curvatura en la parte abaxial, la cual se forma por el abultamiento del tejido conectivo, que une a las tecas de cada antera, siendo más notable en las anteras largas; el gineceo muestra dos primordios carpelares, cuyos ápices se encuentran libres, uno de ellos de mayor tamaño y ligeramente curvo, el gineceo en desarrollo

es de menor tamaño que los estambres. El promedio de la longitud de las anteras largas fue de 1650.23  $\mu\text{m}$  ( $n=7$ ), mientras que el promedio de la longitud del primordio del pistilo fue de 400.91  $\mu\text{m}$  ( $n=7$ ), en los sépalos y pétalos siguen surgiendo tricomas (Fig. 3A). La parte abaxial de los lóbulos de las anteras largas aumentan de tamaño con mayor rapidez que la parte adaxial; mientras que en los carpelos comienzan a surgir algunos tricomas (Fig. 3B).



**Figura 2. Botones florales del morfo masculino observados en MEB. A-B, etapa 1; C-D, etapa 2. A.** Cáliz parcialmente disectado y corola abierta manualmente. **B.** Perianto y androceo parcialmente disectados, mostrando pétalos, anteras (cortas y largas) y

primordio del pistilo. **C.** Cáliz y corola con pétalos que muestran diversos tipos de tricomas (estrellados multirradiados, en forma de espina, bicelulares). **D.** Sépalos con tricomas estrellados multirradiados, androceo formado por tres anteras largas, que comienzan a curvarse, y dos cortas, la flecha señala el primordio del pistilo. **ac**, antera corta; **al**, antera larga; **cz**, cáliz; **pe**, pétalos; **pp**, primordio del pistilo; **se**, sépalo; **trb**, tricomas bicelulares; **tre**, tricomas estrellados multirradiados; **trs**, tricomas en forma de espina. Barra de escala= 100  $\mu$ m.

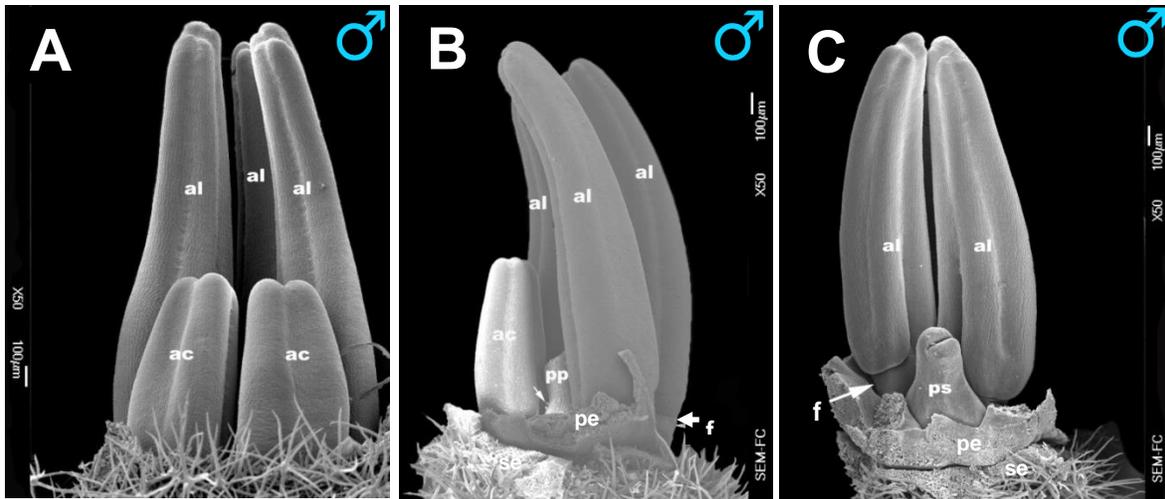


**Figura 3. Botones florales del morfo masculino en etapa 3 observados en MEB. A-B.** Botones florales con cáliz y corola disectados. Cáliz con tricomas estrellados multirradiados, androceo con una antera corta y una larga removidas. Las anteras largas curvándose. En ambas imágenes se muestra el primordio del pistilo con dos carpelos. **ac**, antera corta; **al**, antera larga; **cz**, cáliz; **pp**, primordio del pistilo; **se**, sépalo; **tre**, tricomas estrellados multirradiados. Barra de escala= 100  $\mu$ m.

#### **Botones florales en etapa 4 (de 2.0 a 2.5 mm de longitud)**

En botones florales masculinos, las anteras siguen elongándose y curvándose hacia el centro de la flor, las dos anteras cortas son la mitad del tamaño de las tres largas y en su ápice se comienzan a formar depresiones en cada lóbulo (cada lóbulo incluye un par de microsporangios), sitio donde más tarde

se formará el poro de dehiscencia apical (Fig. 4A). A su vez, el primordio del pistilo es la mitad de la longitud de las anteras cortas (Fig. 4B), la base del pistilo corresponde al ovario y es ligeramente más ensanchada y presenta tricomas (Fig. 4B), la parte del futuro estilo es liso en esta etapa, y en el ápice se distinguen los carpelos, con una muesca central; los filamentos de los estambres son anchos y muy cortos; también se distingue que los pétalos están fusionados en la base, formando un anillo (Fig. 4C).

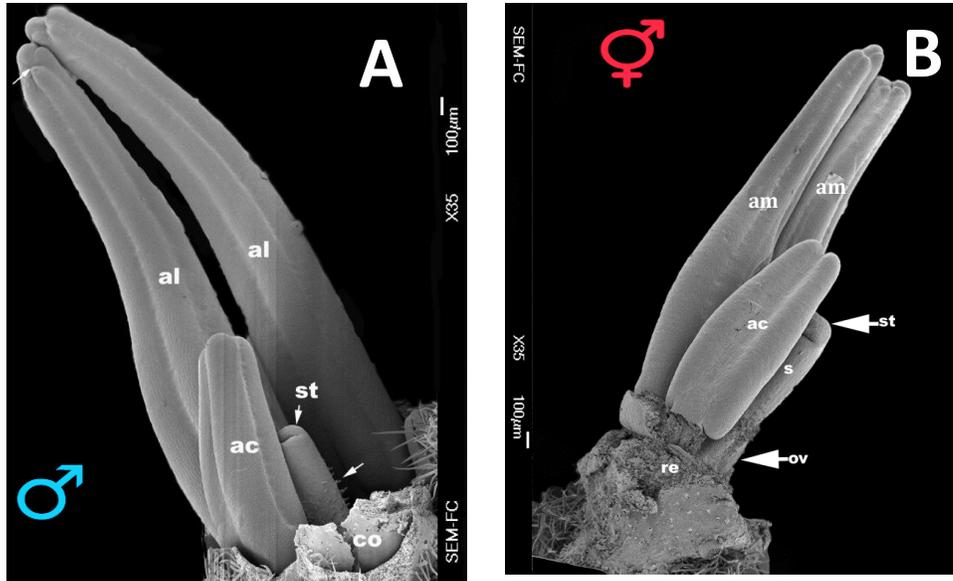


**Figura 4. Botones florales masculinos en etapa 4 vistos en MEB. A.** Perianto disectado, androceo formado por tres anteras largas y curvas y dos anteras cortas, casi rectas, cada lóbulos de antera marcado por una depresión longitudinal. Cáliz con tricomas estrellados multirradiados. **B.** La misma etapa con una antera corta removida mostrando el primordio del pistilo y tricomas sobre el ovario (flecha). **C.** Botón floral con tres anteras removidas, se observa el corto filamento. El primordio del pistilo tiene la base ensanchada y formará el ovario; un carpelo más prominente que el otro, dejando una muesca en el ápice; el estilo es corto. **ac**, antera corta; **al**, antera larga; **f**, filamento; **pe**, pétalos; **pp**, primordio del pistilo; **ps**, primordio del estilo; **se**, sépalos. Barra de escala= 100 µm.

#### Botones florales en etapa 5 (2.6 a 3.0 mm de longitud)

En esta etapa, las anteras largas de los botones florales masculinos son más del doble en longitud con respecto a las anteras cortas, ambos tipos con mayor curvatura. El pistilo se ha elongado, principalmente el estilo, en cuya base

se distinguen tricomas (Fig. 5A). En las flores hermafroditas se encontraron diferencias de crecimiento importantes entre los estambres y el pistilo con respecto al morfo masculino. Las dos anteras cortas del morfo hermafrodita son de la misma longitud que las anteras cortas del morfo masculino y se les denomina anteras cortas en ambos morfos florales. Sin embargo, las tres anteras largas del morfo hermafrodita no son tan alargadas ni curvas como las del morfo masculino, apenas alcanzan el doble de longitud de las anteras cortas (Fig. 5B), mientras que en el morfo masculino son más del doble de longitud (Fig. 5A), de tal manera que el mejor término para las anteras “largas” del morfo hermafrodita que se utilizará será anteras medianas, o anteras de longitud mediana. Otra diferencia es a nivel del pistilo, en la flor masculina el pistilo es menos elongado, sobre todo la zona del estilo y los tricomas son rectos (Fig. 5A), mientras que en la flor hermafrodita el ovario presenta abundantes tricomas multirradiados, así como en la base y la parte media del estilo. La longitud del pistilo completo en esta etapa es casi un 80% de la longitud de las anteras medianas (Fig. 5B). En ambos morfos, el gineceo se desarrolla más lentamente que el androceo y está formado por dos carpelos.



**Figura 5. Botones florales en etapa 5 vistos en MEB. A.** Morfo masculino con perianto y androceo parcialmente disectados y con tricomas. Se observan un par de anteras largas y curvas y una antera corta curva. El pistilo, con un par de carpelos fusionados y con tricomas rectos en el ovario y base del estilo (flecha). **B.** Botón hermafrodita mostrando un par de anteras medianas, una antera corta y el pistilo con tricomas estrellados en el ovario y base del estilo. **ac**, antera corta; **al**, antera larga; **am**, antera mediana; **co**, corola; **fi**, filamento; **ov**, ovario; **re**, receptáculo; **s**, estilo; **st**, estigma;. Barra de escala= 100  $\mu$ m

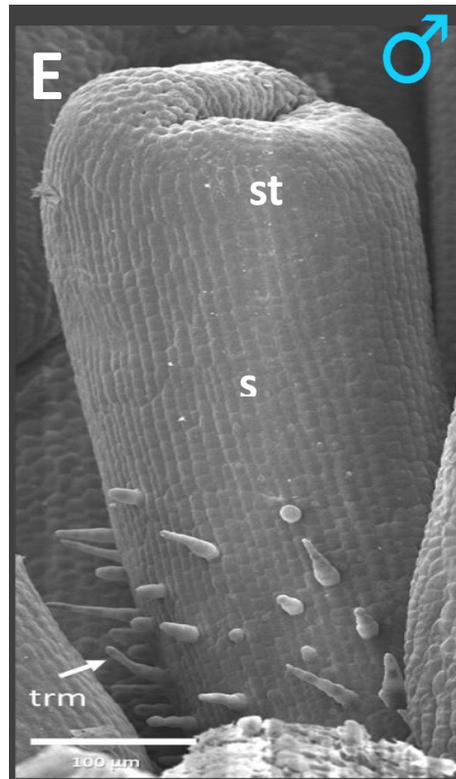
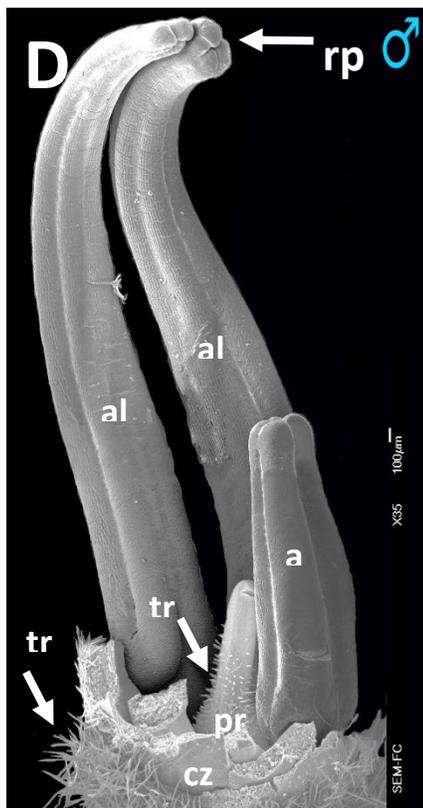
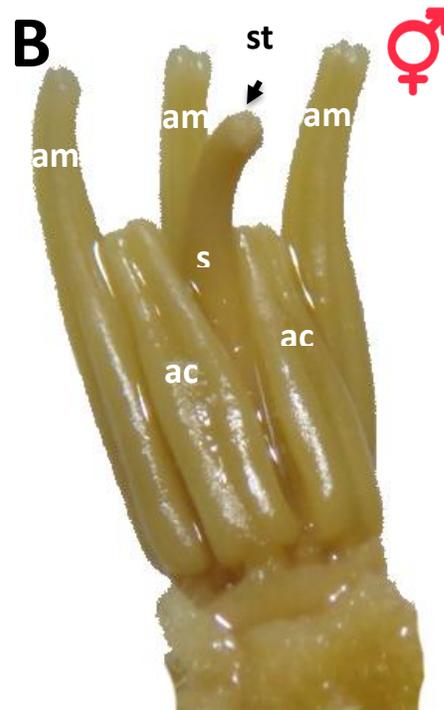
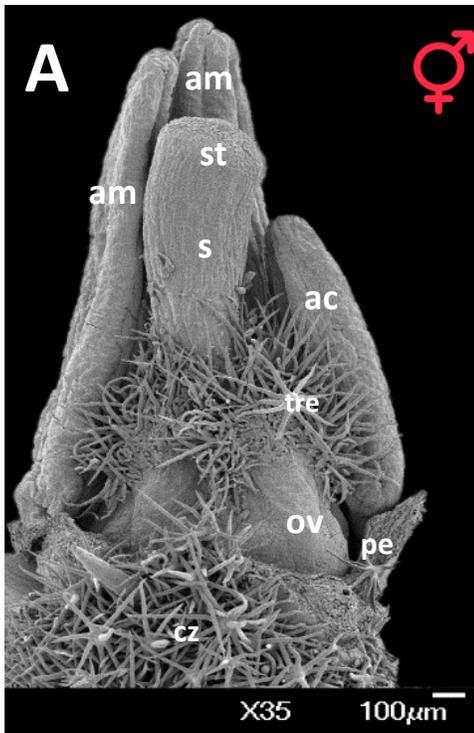
### Botones florales en etapa 6 (3.1 a 6 mm de longitud)

En el caso del morfo hermafrodita, se encuentra una importante diferenciación en tamaño del ovario, estilo y estigma a partir de esta etapa del desarrollo floral, siendo mayor en el de las hermafroditas (Fig. 6A, B), con respecto al del morfo masculino (Fig. 6C) y es la característica principal que permite diferenciar a ambos tipos florales. Las anteras cortas del morfo hermafrodita no son tan curvas y las medianas lo son ligeramente (Fig. 6B), en contraste con las anteras largas y muy curvas del morfo masculino (Fig. 6C).

En las flores hermafroditas el ovario es ensanchado, el estilo es cilíndrico, de igual longitud que el ovario y el estigma presenta papilas. El estilo de las flores hermafroditas se elonga casi a la altura de las anteras medianas y la pared del

ovario y la base del estilo se cubren con abundantes tricomas estrellados (Fig. 6A). Al final de esta etapa el gineceo de las hermafroditas tiene un estilo curvo que sobresale a la altura de las anteras cortas, pero no a las anteras medianas, el filamento de los estambres sigue siendo corto (Fig. 6B).

En las flores masculinas las anteras largas aumentan de tamaño y se vuelven más curvas, pero el pistilo es reducido y ni siquiera alcanza la longitud de las anteras cortas (Fig. 6C). El estigma tiene poca diferenciación, el estilo es corto, con pocos tricomas, los cuales son alargados y agudos, pero no multirradiados, el ovario es casi del mismo diámetro que el estilo (Fig. 6C, D) y en las anteras largas existen depresiones abundantes en la parte lateral de cada par de microsporangios, lo cual sugiere que en etapas más avanzadas se observarán poros en esas regiones (Fig. 6 C).



**Figura 6. Botones florales hermafroditas (A-B) y masculinos (C-D), etapa 6. A.** Perianto, ovario y estilo con tricomas multirradiados; estigma papiloso. **B.** Observación en estereomicroscopio, el estilo curvo con longitud intermedia entre las anteras medianas y cortas. **C.** Anteras largas curvas, pistilo con abundantes tricomas agudos. **D.** Pistilo reducido, no hay diferenciación de estigma, la

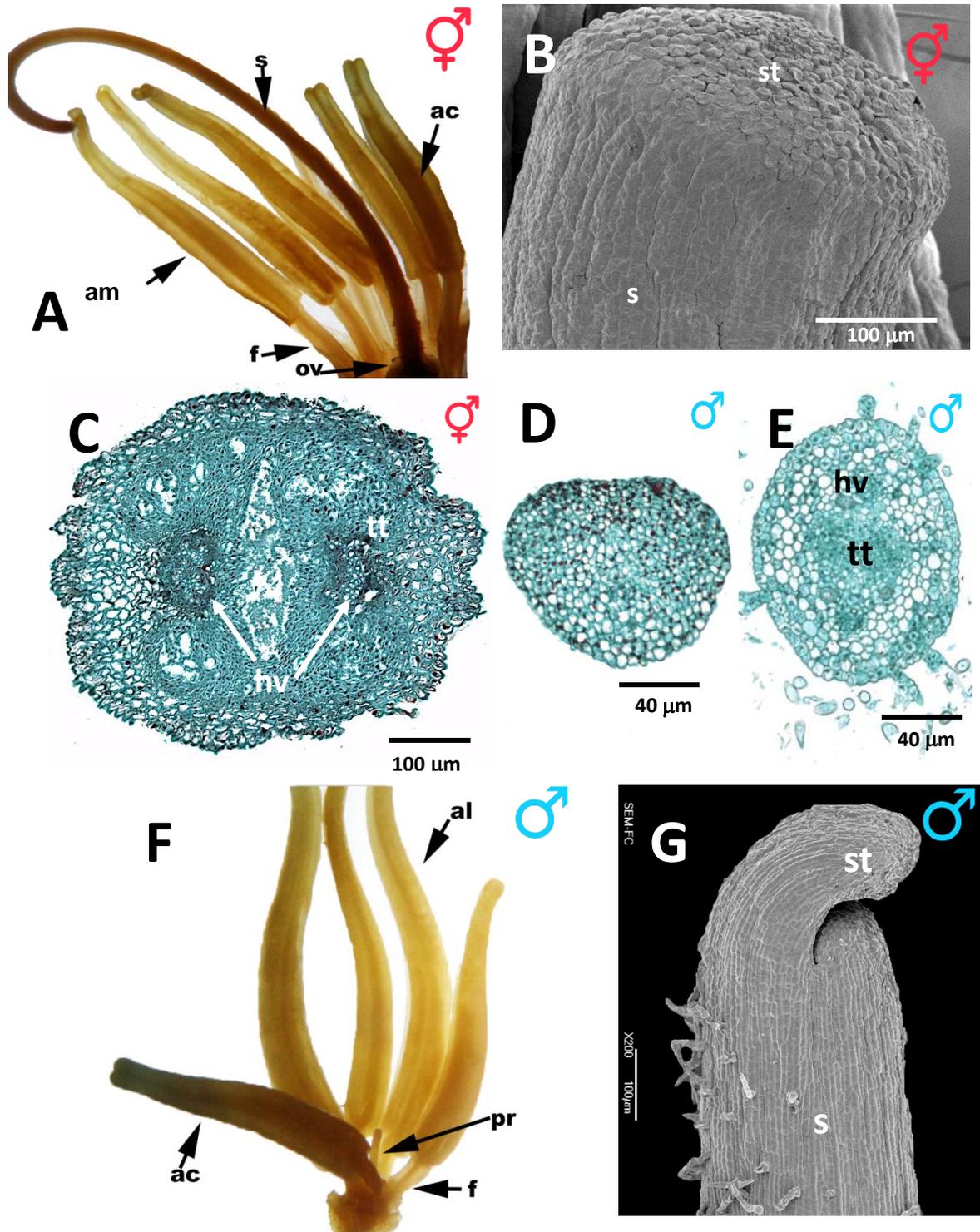
base del estilo y el ovario con tricomas de ápice agudo. **ac**, antera corta; **al**, antera larga; **am**, antera mediana; **cz**, cáliz, **ov**, ovario; **pr**, pistilo reducido; **rp**, región de poros apicales, **s**, estilo; **st**, estigma;; **tre**, tricomas estrellados multirradiados; **trm**, tricomas multicelulares rectos. Barra de escala= 100  $\mu$ m.

### **Flores en etapa de antesis**

Las flores hermafroditas en antesis, presentan el pistilo curvo, el estigma muy cercano a los poros apicales de las anteras medianas (Fig. 7A).

El estigma de las flores hermafroditas es de tipo húmedo y con múltiples papilas unicelulares (Fig. 7B). En el corte transversal del estigma se distinguen dos haces vasculares, abundante tejido de transmisión y una epidermis con cutícula evidente y taninos en la misma (Fig. 7C).

Las flores masculinas tienen un pistilo reducido, cercano a la longitud del filamento de los estambres (Fig. 7F). El estigma, con pocas papilas diferenciadas y algunas veces un carpelo con mayor longitud que el otro (Fig. 7D, G), algunos tricomas rectos alcanzan a desarrollarse a lo largo del corto estilo, el cual es sólido y tiene dos haces vasculares poco evidentes (Fig. 7E, G).



**Figura 7. Flores en antesis.** Hermafroditas (A-C) y masculinas (D-G). **A.** Flor vista en estereomicroscopio, mostrando la longitud del pistilo. **B.** Estigma papiloso. **C.** Corte transversal de estigma mostrando el tejido de transmisión y los haces vasculares. **D.** Estigma reducido. **E.** Corte transversal de estilo. **F.** Flor vista en estereomicroscopio, mostrando el pistilo reducido. **G.** Acercamiento al estigma y estilo reducido, un carpelo es más largo que el otro. **ac**, antera corta; **al**,

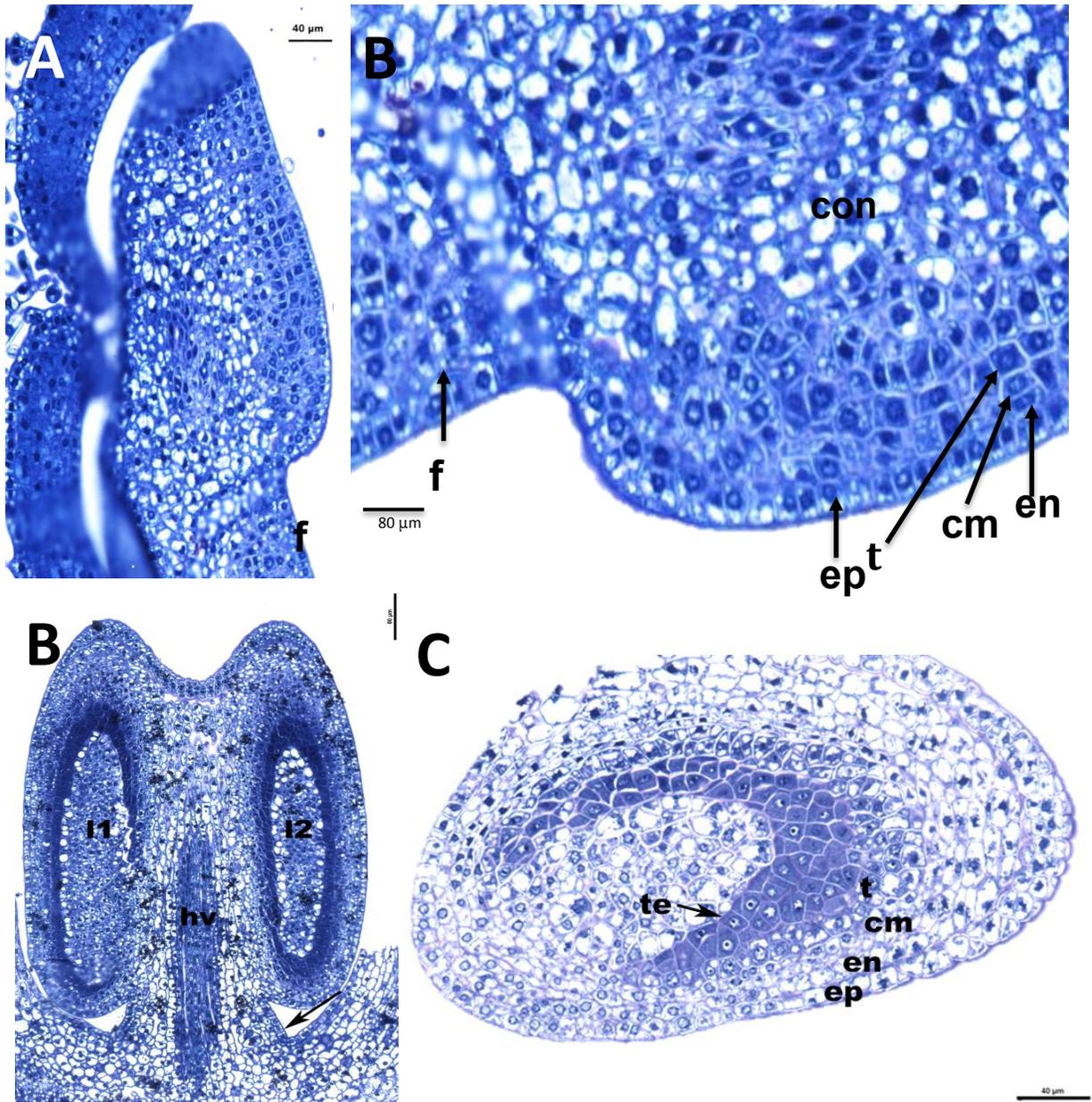
antera larga; **am**, antera mediana; **hv**, haz vascular; **p**, pistilo desarrollado; **pr**, pistilo reducido; **s**, estilo; **st**, estigma; **tt**, tejido de transmisión.

## Desarrollo del grano de polen

Los estambres del morfo hermafrodita y masculino son semejantes en desarrollo, lo único que varía es la longitud de las anteras, pero todas producen granos de polen viables, de tal manera que se describirá el desarrollo de ambos morfos y se mencionará cuando exista alguna diferencia entre ellas.

### Diferenciación de las capas de la antera y del tejido esporógeno

Desde la etapa más temprana del desarrollo de los estambres se muestra que tienen un filamento corto (Fig. 8A). La pared de la antera joven presenta una epidermis, un endotecio, capa media uniestratificada y tapete. Dado que el endotecio y la capa media surgen de la capa parietal externa (Fig. 8B) el desarrollo de la pared de la antera es tipo dicotiledóneo (de acuerdo a la clasificación de Davis, 1966). Posteriormente, el tejido vascular se desarrolla en el centro del filamento y del tejido conectivo en la antera (Fig. 8C). La pared de la antera rodea varias capas de tejido esporógeno (Fig. 8D).



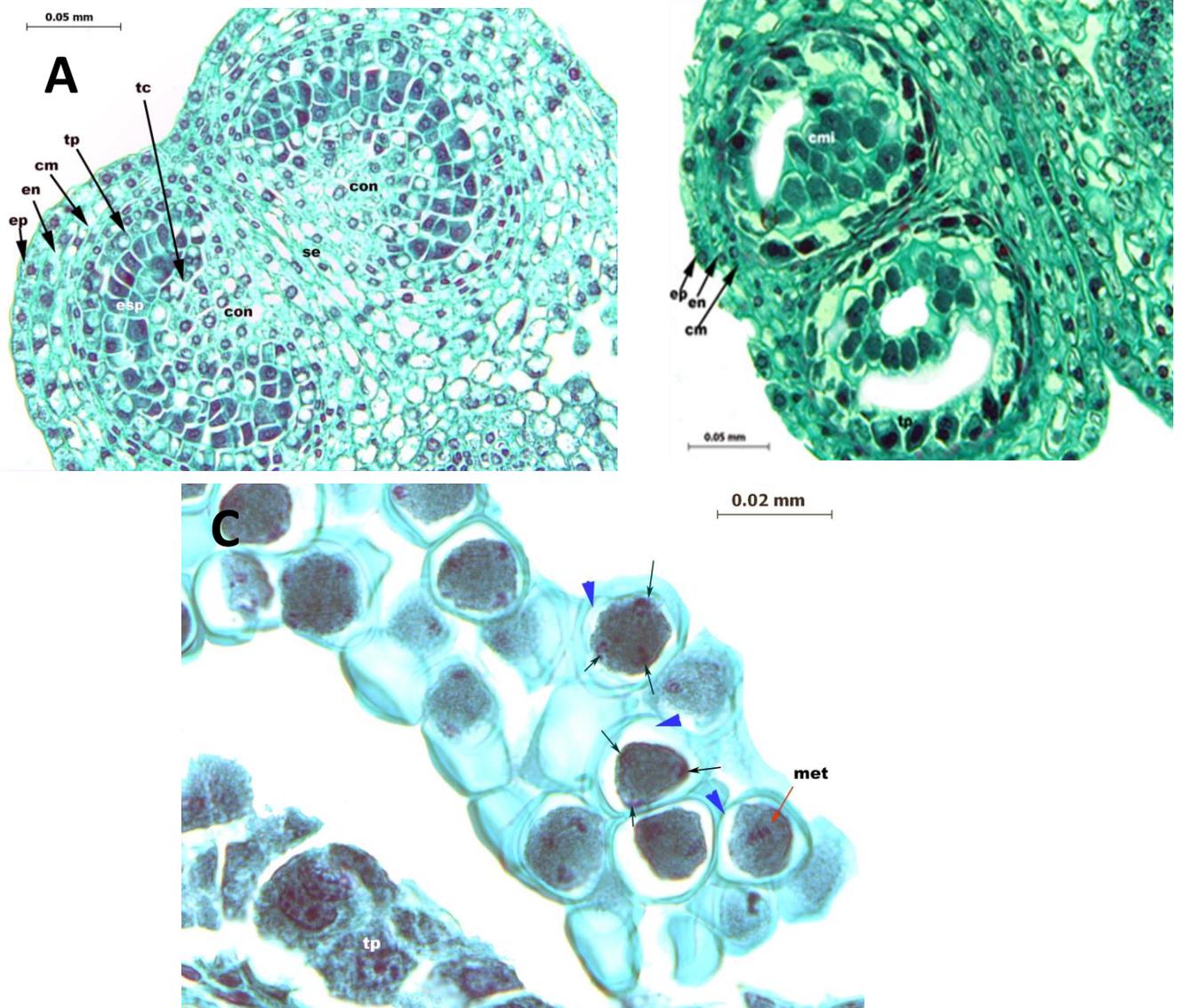
**Figura 8. Diferenciación de estambres.** **A.** Primordio de estambre en corte longitudinal. **B.** Acercamiento a la pared de antera tipo dicotiledóneo debido a que la capa secundaria externa se divide en endotecio y capa media. **C.** Estambre en corte longitudinal en etapa de tejido esporógeno, tapete (con citoplasma denso), y capa media multiestratificada; la flecha señala el filamento corto. **D.** Acercamiento a un microsporangio mostrando el tejido esporógeno rodeado por la pared de la antera. **cm**, capa media; **con**, tejido conectivo; **en**, endotecio; **ep**, epidermis; **f**, filamento; **hv**, haz vascular; **I1**, lóbulo 1; **I2**, lóbulo 2; **pe**, pétalo; **te**, tejido esporógeno; **t**, tapete. Barra de escala A= 40 µm B, C= 80 µm, D= 40 µm.

### **Células madres de las microsporas y microsporogénesis (meiosis)**

El tejido esporógeno prolifera en cada microsporangio, la capa media se divide periclinalmente, formando 2-3 estratos celulares (Fig. 9A). El tejido conectivo se introduce hacia el tejido esporógeno de cada microsporangio, haciendo que éste tome una forma de herradura; en esa zona, el tapete se diferenciará del tejido conectivo, de tal manera que el tapete en *Solanunum tridynamun* tendrá dos orígenes, tapetal y del conectivo (Fig. 9A).

Las células del tejido esporógeno se multiplican, aumentan de tamaño, toman una apariencia redondeada, se cubren de una pared de calosa y se convierten en células madres de las microsporas. Al mismo tiempo las células del tapete se vuelven cúbicas, su citoplasma se vuelve denso y el núcleo se divide por cariocinesis, siendo binucleado, lo cual caracteriza generalmente a un tapete secretor (Fig. 9B, C).

Cada célula madre de la microspora entra a meiosis de tipo simultáneo, originando cuatro núcleos haploides que comparten un mismo citoplasma, rodeado de calosa (Fig. 9C).



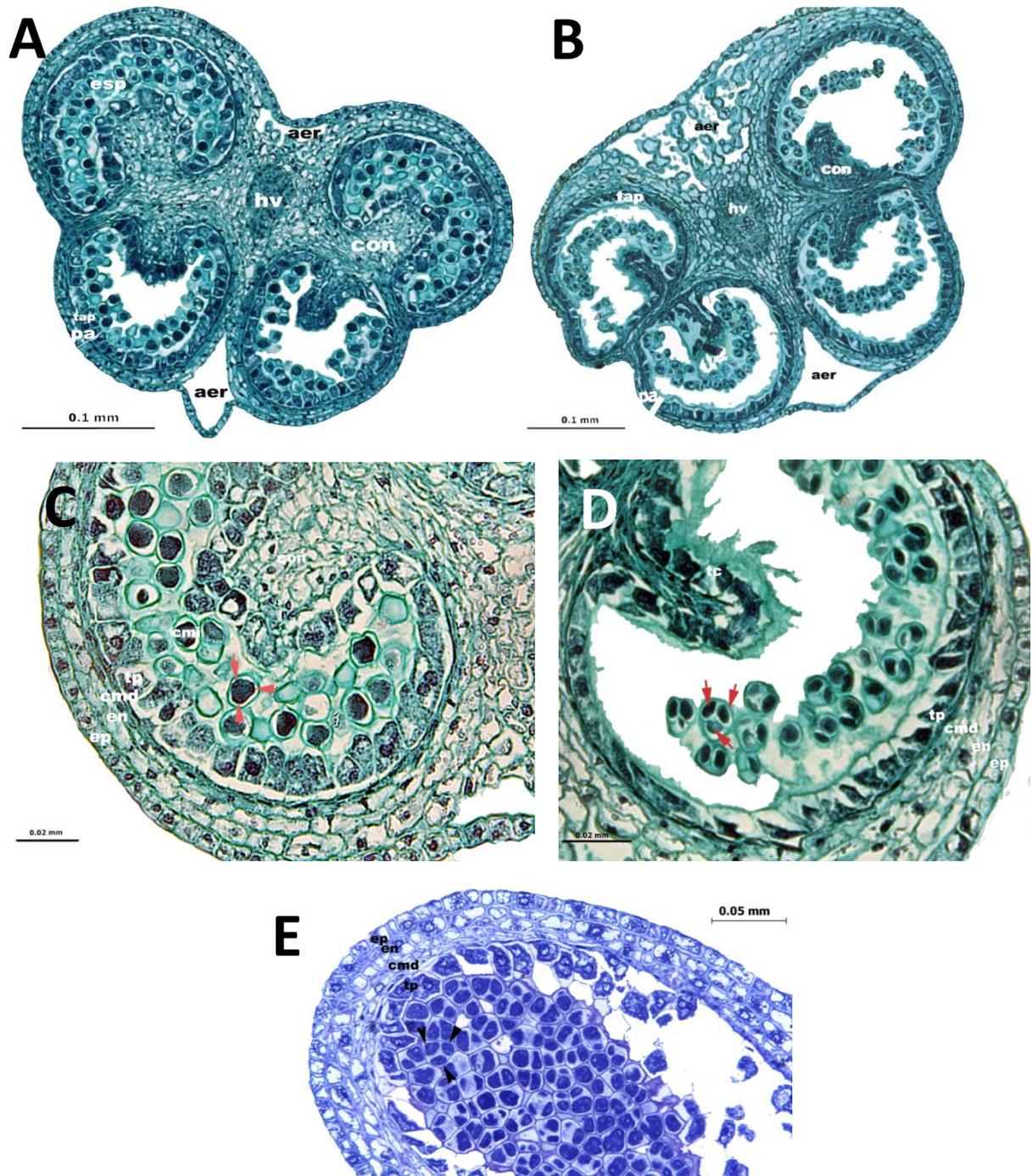
**Figura 9. Anteras en etapa intermedia y durante meiosis. A.** Antera en etapa de tejido esporógeno. **B.** Antera en etapa de célula madre de las microsporas. **C.** Antera en meiosis simultánea. Las flechas negras señalan los núcleos derivados de la meiosis, las azules la la pared de calosa, la flecha roja señala una célula en metafase. **Cm**, capa media; **cmi**, células madres de las microsporas. **con**, tejido conectivo; **en**, endotecio; **ep**, epidermis; **met**, metafase; **se**, septo; **tp**, tapete parietal; **tc**, tapete derivado del conectivo.

Tanto las anteras largas, como las cortas y medianas de ambos morfos son tetrasporangiadas, la forma de herradura de cada microsporangio se hace más pronunciada (Fig. 10 A, B). En cada lóbulo de la antera hay un septo que separa cada par de microsporangios y presenta varios estratos de tejido conectivo, el cual

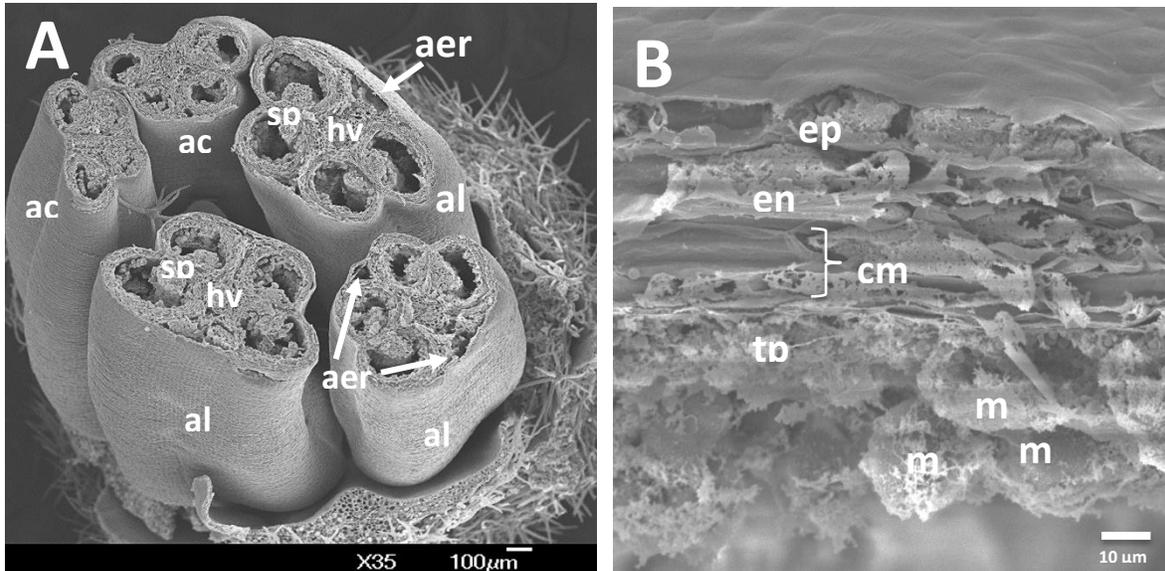
se alarga e introduce al tapete al centro de cada lóculo, en el centro de la antera se ubica un haz vascular; los dos lóculos de la cara adaxial de las anteras (los que dan al centro de la flor), son de menor tamaño que los dos lóculos de la cara abaxial (que dan hacia la corola), debido a la curvatura de las anteras. Existen dos zonas con tejido aerenquimático, con grandes espacios intercelulares, formando dos cámaras aéreas subepidérmicas, una por debajo de la epidermis adaxial y otra por debajo de la epidermis abaxial (Fig. 10A, B). Las células del tapete formado por el tejido conectivo, son más alargadas que las del tapete parietal y las que unen a las tecas de la antera, se presentan granos de almidón (Fig. 10C).

Al finalizar la meiosis, cada núcleo formado es rodeado de citoplasma y pared celular de calosa, formándose tétradas de microsporas tetraédricas; las células del tapete (tanto el tapete interno y parietal) comienzan a colapsarse y a degradar sus paredes celulares, para permitir que las secreciones salgan al interior del lóculo, donde se encuentran las tétradas rodeadas de calosa (Fig. 10D, E). El tejido conectivo, que se introdujo en cada lóculo, también comienza a degradarse (Fig. 10D). Generalmente, los dos tipos de anteras suelen encontrarse ligeramente desfasadas en cuanto al desarrollo. Cuando las anteras cortas están en etapa de células madres de las microsporas (como en la Fig. 10A, C), las anteras largas se encuentran en etapa de tétradas de microsporas (como en la Fig. 10D, E).

El diámetro de las anteras largas es mayor que el de las anteras cortas (Fig. 11A). Una vez que las paredes del tapete se degradan liberan enzimas que degradan la calosa que rodea a las tétradas, dejando libre a cada microspora y la exina se engrosará por sustancias provenientes del tapete (Fig. 11A, B).



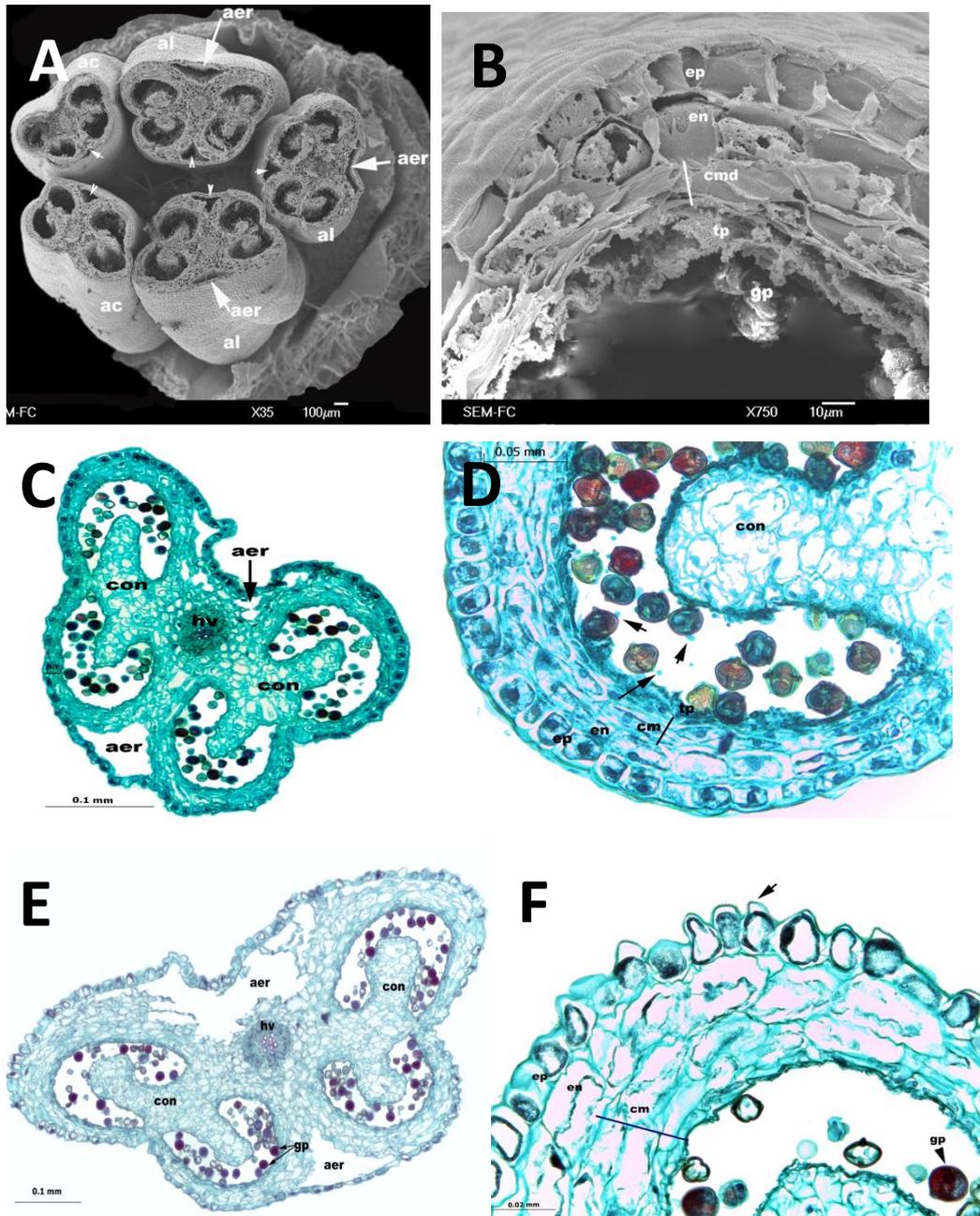
**Figura 10. Desarrollo de anteras masculinas en etapa de meiosis.** **A.** Corte transversal de una antera larga, se observan las cámaras de aire y dentro de los microsporangios se señalan los núcleos de microsporas previos a la celularización. **B.** Corte transversal de una antera corta en etapa de tétradas de microsporas. **C.** Acercamiento a la antera de la figura A. Dentro del microsporangio se señalan (flechas rojas) los núcleos de la meiosis. **D-E.** Acercamiento a la antera, en etapa de tétradas tetraédricas, rodeadas de calosa. **aer**, aerenquima; **cm**, capas medias; **con**, conectivo; **en**, endotecio; **ep**, epidermis; **hv**, haz vascular; **tap**, tapete, **tp**, tapete parietal; **tc**, tapete de origen conectivo.



**Figura 11. Anteras masculinas.** **A.** Corte transversal de androceo, muestra las dos anteras cortas (a la izquierda) y las tres anteras largas (a la derecha), con cuatro microsporangios separados por tejido conectivo, una amplia cámara de aire subepidérmica en la cara adaxial y otra en la cara abaxial. **B.** Acercamiento a pared de antera en etapa en la que son liberadas las microsporas de cada tétrada. **aer**, aerénquima; **al**, antera corta; **al**, antera larga; **cm**, capas medias; **con**, conectivo; **en**, endotecio; **ep**, epidermis; **m**, microsporas **hv**, haz vascular; **sp**, septo; **tp**, tapete,

### Formación del grano de polen

Una vez engrosada la exina de cada grano de polen las cámaras de aire, ubicadas subepidérmicamente, se hacen más evidentes (Fig. 12A, C) y las células de la epidermis de la antera almacenan taninos (Fig. 12B, C). No todos los granos de polen tienen citoplasma, algunos se observan vacíos (Fig. 12D y F). Posteriormente, las paredes externas de las células epidérmicas se vuelven papilosas, el endotecio no forma engrosamientos fibrilares y la capa media aún está formada de varios estratos celulares; el tejido conectivo es abundante (Fig. 12E, F), excepto en la zona lateral, donde se une cada par de microsporangios, la cual es ligeramente deprimida y que será la zona donde se formen poros de dehiscencia lateral (Fig. 12E). Los granos de polen maduros son tricolporados (Fig. 12F) y bicelulares (no mostrado).

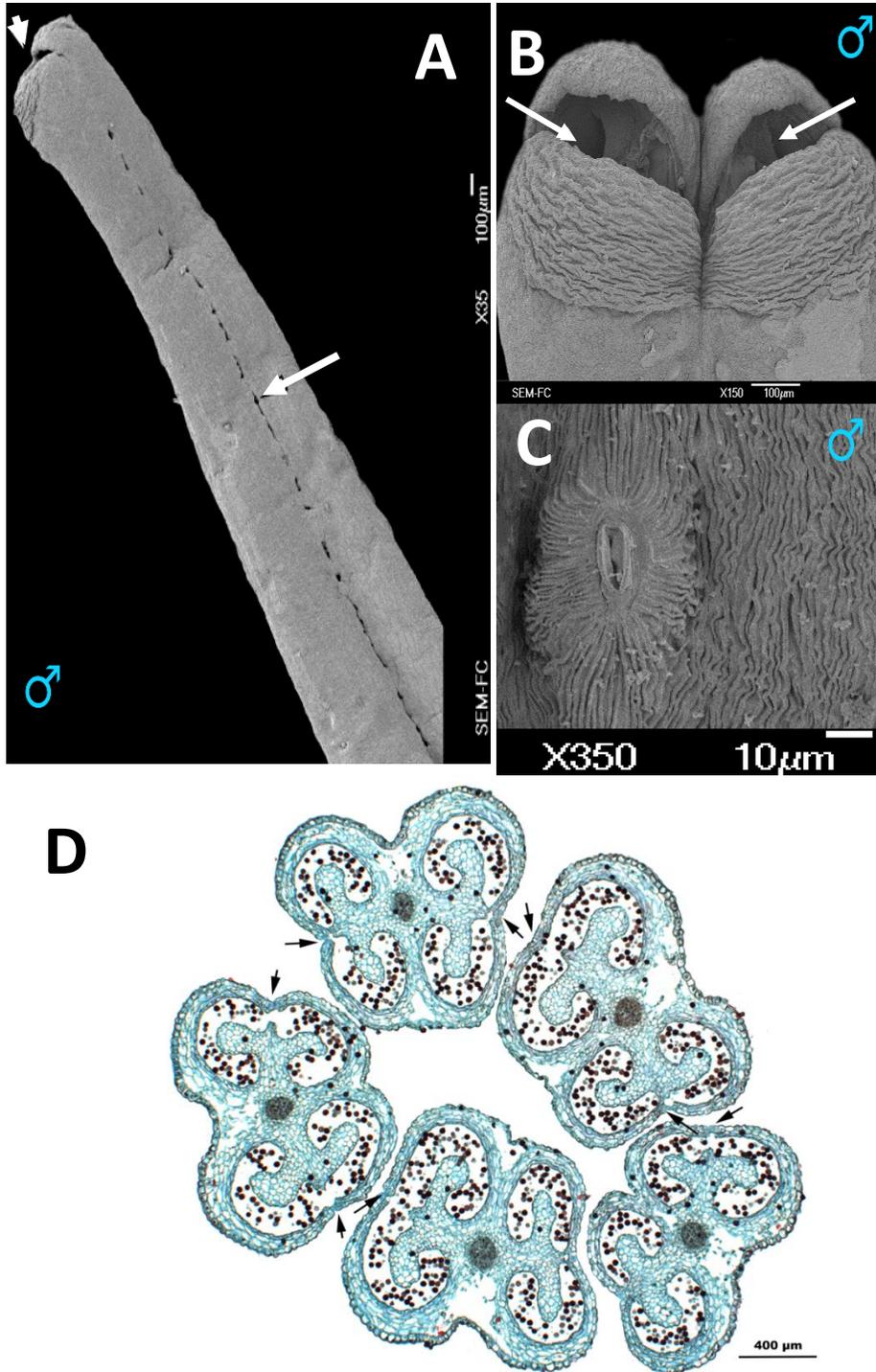


**Figura 12. Corte transversal de androceo y capas de la antera. A.** Androceo de flor hermafrodita. **B.** Capas de la pared de la antera, la epidermis tiene células con cutícula estriada y taninos en su interior. **C-D.** Antera larga granos de polen jóvenes, pared de antera formada por cinco estratos (epidermis, endotecio, capa media biestratificada y tapete) y acercamiento a microsporangio mostrando los cuerpos de Ubish y microsporas recubriéndose. **E-F.** Anteras con granos de polen triclorporados. La epidermis papilosa y endotecio sin engrosamientos. **ac**, Anteras cortas; **aer**, aerénquima; **al**, anteras largas; **cmd**, capa media biestratificada; **con**; tejido conectivo; **en**, endotecio; **ep**, epidermis; **hv**, haz vascular; **sp**, septo; **tap**, tapete.

### **Anteras maduras y dehiscencia (etapa de antesis)**

En esta fase, las anteras de ambos morfos presentan dehiscencia poricida apical, mediante un gran poro (Fig. 13A, B) y dehiscencia por poros laterales pequeños, a lo largo de cada lóbulo de la antera (Fig. 13A). Las paredes de las células de la antera, cercanas al poro apical, se contraen para permitir la dehiscencia, tomando una apariencia de paredes plegadas (Fig. 13B). Las anteras presentan estomas en la zona de dehiscencia apical, cerca de los pliegues (Fig. 13C).

En corte transversal, las anteras son bilobuladas y tetrasporangiadas, el tejido conectivo es amplio en la zona del septo, hacia el centro de la antera, no así hacia la pared de la antera, donde se forma cada poro lateral (Fig. 13D). En el centro de la antera se distingue el haz vascular (Fig. 13D). La pared de la antera tiene una epidermis uniestratificada, un endotecio de células cúbicas, sin engrosamiento en sus paredes, una capa media con varios estratos colapsados.



**Figura 13. Anteras en etapa floral de anthesis.** **A.** Se señalan los poros de dehiscencia apicales y laterales. **B.** Ápice de antera dehiscente, mostrando un poro apical por cada lóbulo de la antera y las paredes celulares externas de la epidermis, plegadas. **C.** Estoma sobre la línea de dehiscencia de la antera. **D.** Corte transversal de anteras, que muestra la apertura de los poros laterales y la carencia de tejido conectivo frente a los poros laterales. Barra de escala para A, B= 100  $\mu\text{m}$ , para C=10  $\mu\text{m}$ , para D= 400  $\mu\text{m}$

## Desarrollo del óvulo

### Formación del tegumento y la célula madre de la megaspora

En ambos morfos florales, la placentación es axilar, ésta surge en cuanto los dos carpelos se cierran para formar el ovario (Fig. 14A). En cada placenta surgen varios primordios de óvulos, inmediato a la iniciación de éstos, en el interior de la nucela, en posición subepidérmica, surge la célula arquesporrial, la cual se convierte en célula madre de la megaspora y de forma externa a la nucela surge el primordio del único tegumento, también se distingue el surgimiento de un pequeño funículo, la epidermis nucelar consta de un solo estrato celular (Fig. 14B).

### Formación de la megaspora funcional (meiosis)

El óvulo, se curva, el tegumento alcanza la longitud de las células de la nucela y comienza a desarrollarse el tejido vascular a lo largo del funículo; al mismo tiempo, la célula madre de la megaspora entra en meiosis, formando una tétrada lineal de megasporas, de las cuales, las tres micropilares degeneran y la calazal es la funcional, la nucela sigue teniendo un estrato de grosor y rodea a la megaspora funcional y las tres en degeneración. El tegumento tiene cerca de cuatro estratos de grosor (Fig. 14C, D), excepto en la zona micropilar, donde alcanza entre 5-6 estratos de células parenquimáticas (Fig. 14E).

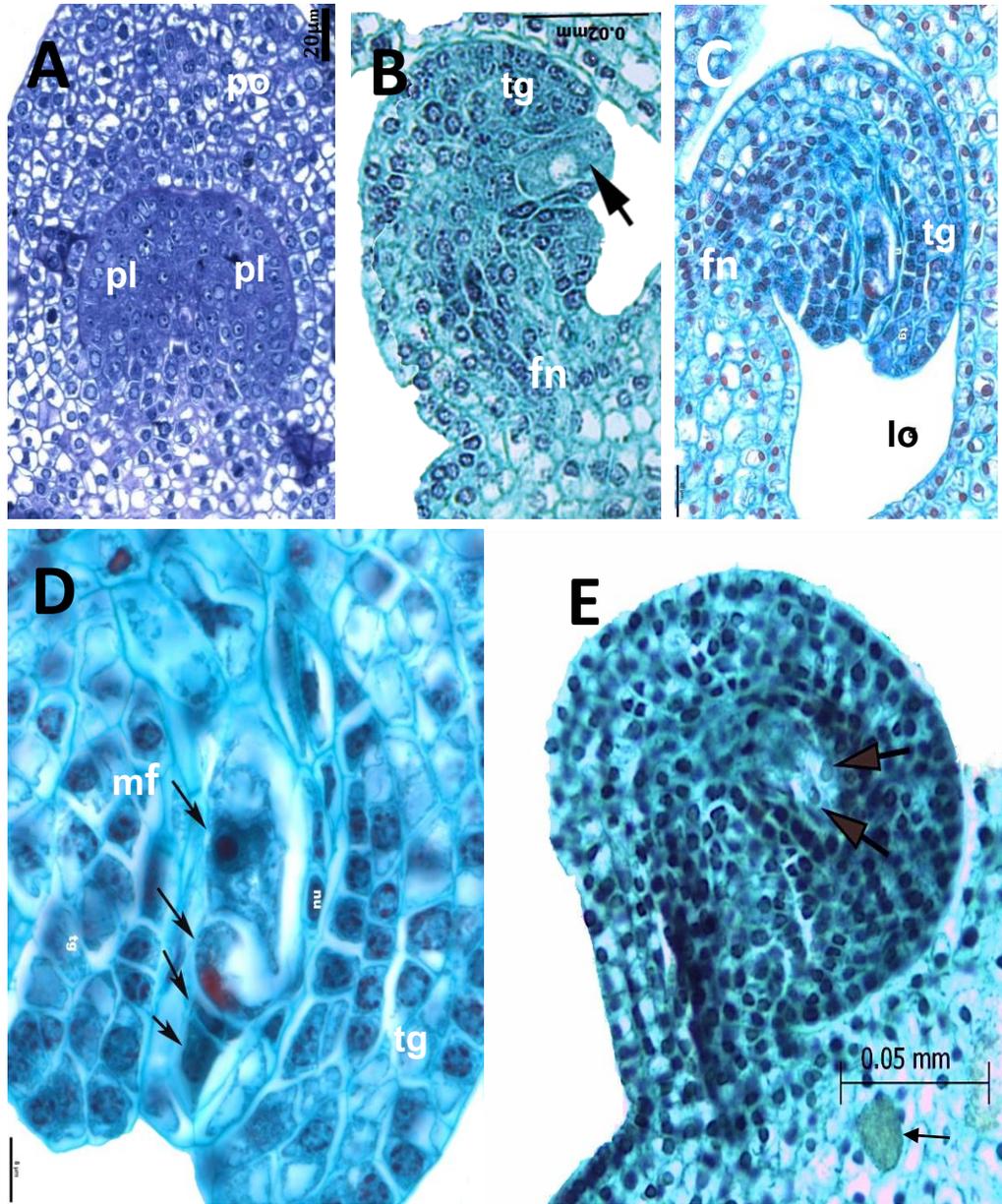
### Formación del megagametofito

La célula madre de la megaspora experimenta cariocinesis para formar el saco embrionario, mientras el óvulo continúa curvándose (Fig. 14E), luciendo en

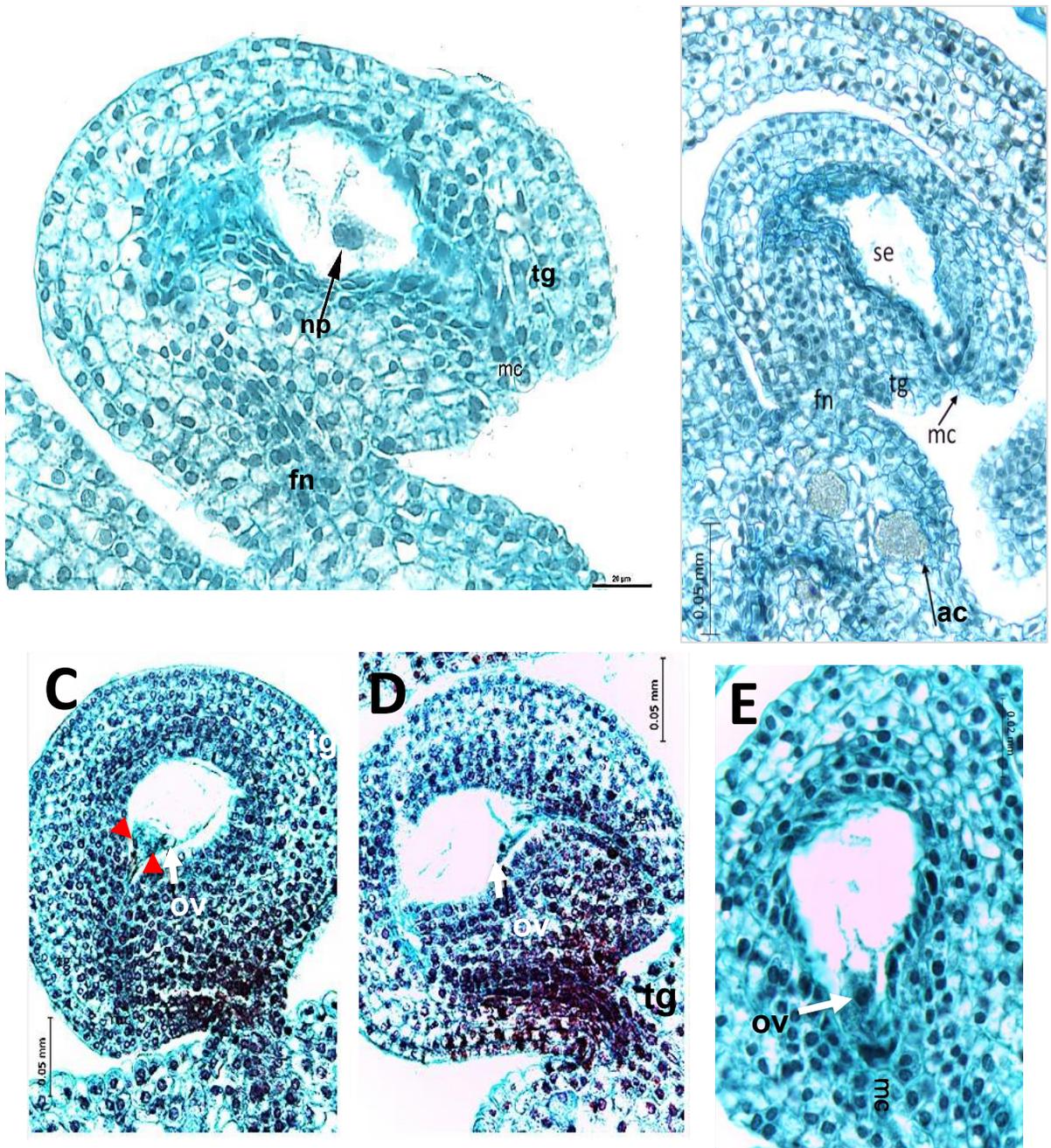
esta etapa como anátropo (Fig. 14E), pero posteriormente se convierte en campilótropo debido a una mayor curvatura del tegumento en la zona de la antirafe (aquella opuesta a la zona del funículo), con respecto a la zona de la rafe (aquella que queda cercana al funículo) (Fig. 15A, B). La nucela (específicamente la epidermis nucelar) sólo aparece en el ápice micropilar del saco embrionario, por lo cual el óvulo se define como tenuinucelado; los óvulos son casi sésiles (Fig. 15A). La placenta presenta células llenas de cristales (areniscas cristalinas, de acuerdo a Dottori y Cosa, 2007; Fig. 15B). La nucela degenera casi completamente, dejando al tegumento en íntimo contacto con el saco embrionario, el tegumento es multiestratificado y está formado por células parenquimáticas (Fig. 15 A-E). El haz vascular entra por el funículo y llega a la cálaza (Fig. 15D).

El saco embrionario es tipo *Polygonum*. Se observaron núcleos polares (Fig. 15A), dos sinérgidas (Fig. 15B, C, E) y ovocélula (Fig. 15C-E).

Ambos morfos florales forman óvulos normales; sin embargo, las flores masculinas tienen un menor número de óvulos y no en todos se observa la formación de un saco embrionario completo, además, su estigma y estilo están reducidos.



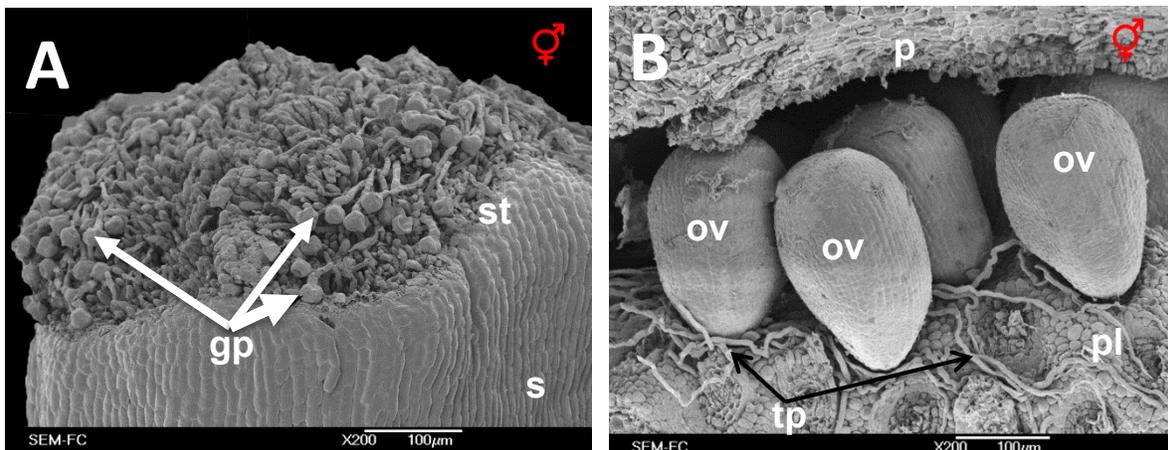
**Figura 14. Megasporogénesis e inicio de la megametogénesis.** **A.** Corte longitudinal de la iniciación de placenta. **B.** Primordio de óvulo en etapa de célula madre de la megaspóra y primordio de tegumento. **C.** Óvulo en etapa de tétrada de megasporas. **D.** Megaspóra funcional y megasporas micropilares degenerando. **E.** Se señala la mitosis de megaspóra funcional y arenisca cristalina. **Fn**, funículo; **mf**, megaspóra funcional; **nu**, nucela; **lo**, lóculo del ovario, **po**, pared del ovario; **pl**, placenta; **tg**, tegumento. Barra de escala A, B, C = 20  $\mu$ m, para D= 8  $\mu$ m, para E= 0.05 mm



**Figura 15. Óvulo maduro.** **A.** Óvulo con saco embrionario mostrando los núcleos polares y antípodas degenerando. **B.** Saco embrionario con antípodas en degeneración y una sinérgida. **C.** Saco embrionario con sinérgidas y ovocélula. **D.** Saco embrionario con ovocélula. **E.** Saco embrionario con sinérgidas. **ac**, areniscas cristalinas; **fn**, funículo; **mc**, micrópilo; **np**, núcleos polares; **nu**, nucela; **o**, ovocélula; **s**, sinérgidas; **tg**, tegumento.

## Antesis

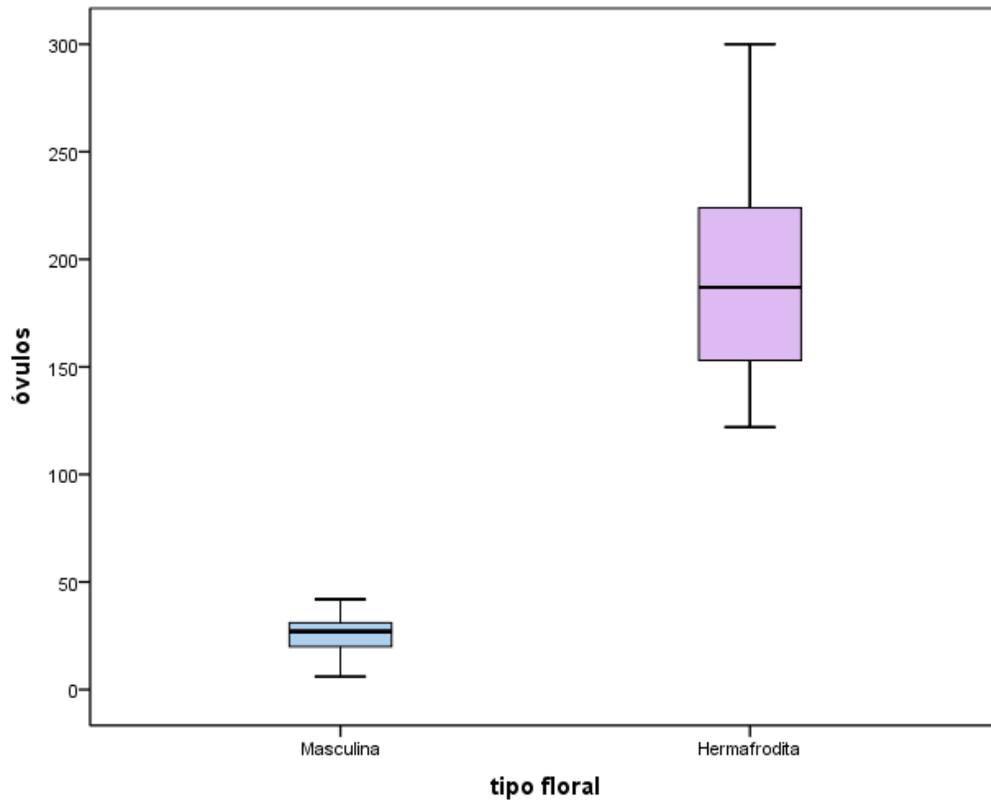
Posterior a la antesis, se observaron estigmas de flores hermafroditas con granos de polen germinando y con tubos polínicos (Fig. 16A). Dentro de la cavidad del ovario, existen numerosos óvulos maduros campilótropos, casi sésiles, cuyo micrópilo está muy cercano a la placenta y se observan tubos polínicos creciendo sobre la placenta, dirigiéndose a los micrópilos de los óvulos (Fig. 16B). Sólo los ovarios de las flores hermafroditas se convierten en frutos. Los estigmas y estilos de las flores masculinas son reducidos en cuanto a longitud y a los tejidos de conducción del polen; además, no reciben polen, porque quedan por debajo de las anteras.



**Figura 16. Gineceo de una flor hermafrodita polinizada.** **A.** Estigma de flor hermafrodita en antesis, con polen germinando y tubos polínicos creciendo sobre el estigma, las flechas señalan grano de polen germinando. **B.** Óvulos maduros y tubos polínicos creciendo dentro de la cavidad del ovario. **gp**, granos de polen germinando; **ov**, óvulos; **p**, pared del ovario; **pl**, placenta; **st**, estigma; **s**, estilo; **tp**, tubos polínicos. Barra de escala= 100 µm

El ovario, para ambos morfos florales, es globoso, bicarpelar, sincárpico y con placentación axilar. El número de óvulos en el morfo masculino es de  $25.28 \pm 8.51$  ( $n=25$ ), esto contrasta con la cantidad de óvulos formados en las flores

hermafroditas, anteriormente reportada por García (2016) con  $193.30 \pm 8.19$  ( $n=30$ ), una prueba de t comprueba que existen grandes diferencias entre estas dos cantidades ( $t=-20.7$ ,  $p<0.05$ ), la gráfica de la figura 17 muestra la diferencia entre el número de óvulos de las flores hermafroditas y masculina.



**Figura 17.** Gráfica que muestra el número de óvulos en los tipos florales presentes en *S. tridynamum*

## DISCUSIÓN

Se confirma que las flores de *S. tridynamum*, una especie andromonoica son del tipo 1: *flores unisexuales por aborto*, donde ocurre la iniciación del androceo y del gineceo, posteriormente se detiene el desarrollo en uno u otro conjunto de órganos (Mitchell y Diggle, 2005); la detención más evidente del gineceo en las flores masculinas, ocurre al no aumentar el tamaño del ovario, estilo y el estigma, ya que los demás componentes de este verticilo floral se desarrollan de igual manera que en las flores hermafroditas, con excepción al número de óvulos que es mucho mayor en estas últimas, lo cual había sido descrito por García (2016).

### ***Desarrollo del androceo***

Los resultados muestran que la formación de los granos de polen ocurre antes que la formación de los óvulos, pero la liberación de los granos de polen a través de los poros es durante la antesis. García (2016) ya había reportado que la receptividad del estigma de *S. tridynamum* ocurre dos días antes de la antesis, por lo cual es una especie protógina.

El androceo presenta dos tipos de anteras, que se diferencian por su tamaño y que en etapa madura presentan poros apicales y laterales, como ocurre en el caso de *S. rostratum* (González, 2011). González (2011), considera que los poros podrían ser relevantes en especies enantioísticas; sin embargo, *S.*

*tridynamum* a pesar de no ser una especie enantiofítica también presenta este tipo de poros.

La dehiscencia poricida apical es lo que se conoce como dehiscencia “tipo *Solanum*” (Endress, 1996), lo cual implica que cada teca se abre apicalmente a través de un poro. Sin embargo, para Solanaceae se han reportado tres tipos de dehiscencia de anteras (Carrizo-García *et al.*, 2008): la primera es aquella cuyo poro apical se presenta en cada teca como en *S. bonariense* L., *S. aethiopicum* L., *S. opacum* A. Braun & Bouché, *S. torvum* Sw. y *S. surattense* L. (Siddiqui y Khan, 1988), incluso en algunas especies el poro apical es tan amplio que se extiende lateralmente (Knapp, 2002; Carrizo *et al.*, 2008), como en *S. pseudocapsicum* L. (Siddiqui y Khan, 1988), sin embargo eso no es la generalidad, algunas especies de *Solanum* tienen dehiscencia longitudinal como en la mayoría de las angiospermas y este es el segundo tipo de dehiscencia (Davis, 1966); el tercer tipo de dehiscencia de anteras en *Solanum* es la combinación de poros apicales y laterales, lo cual ha sido poco estudiado como en *S. citrullifolium* A. Braun (Siddiqui y Khan, 1988) y *S. rostratum* (Siddiqui y Khan, 1988; González, 2011).

La morfología de las anteras de *S. tridynamum* es semejante a las anteras en *S. rostratum* investigada por González (2011), donde también son bilobuladas, tetrasporangiadas, con abundante aerénquima entre los dos lóbulos y cada esporangio tiene forma de herradura.

La epidermis es persistente durante todo el desarrollo de las anteras; el endotecio de *S. tridynamum* no presentó engrosamientos en ninguna etapa del desarrollo, esto se asocia a las especies que presentan dehiscencia poricida

(Davis, 1966), como en *S. rostratum* (González, 2011) y contrasta con lo reportado como generalidad para la familia Solanaceae, donde el endotecio, la capa media exterior y algunas células de tejido conectivo, desarrollan engrosamientos fibrosos (Johri y Ambegaokar, 1992). El desarrollo de la pared de antera encontrado en *S. tridynamum* es de tipo dicotiledóneo, lo cual ha sido mencionado también para *S. citrullifolium* y *S. cornutum* (Siddiqui y Khan, 1988). En general para la familia Solanaceae el desarrollo de la antera puede ser tipo dicotiledóneo o tipo básico (Carrizo-García, 2002; 2003; Carrizo-García y Barbosa, 2006). Además, las capas están diferenciadas antes de que se inicie la meiosis en las células madre de las microsporas, como en la sección *Lycopersicon* (Carrizo-García y Barbosa, 2006).

Los estratos múltiples de la capa media en *S. tridynamum* encontrados van acorde con los reportados para *S. rostratum* (González, 2011) y el desarrollo de la antera, de acuerdo al número de capas de la pared,

Dentro de ambos tipos florales existe polen bien formado y polen vacío, esto puede deberse a factores ambientales, como cambios de temperatura o estrés hídrico; o también, a anomalías en la meiosis como en el caso de *S. muricatum* Aiton (Grigg *et al.*, 1988); en *S. tridynamum* se necesitan más observaciones al respecto para saber si es un fenómeno anormal o no.

### **Desarrollo del gineceo**

Se observó que, a diferencia de lo previamente reportado (Nee, 1993; Vibrans, 2010), el gineceo sí presenta tricomas y éstos son de tipo multicelular, los tricomas se desarrollan desde la parte inferior del ovario hasta la parte inferior del estilo.

El ovario, para ambos morfos florales es globoso, bicarpelar, sincárpico y con placentación axilar, como se ha mencionado para varias especies del género *Cestrum* y para *Solanum palinacanthum* Dunal, esta última pertenece al mismo subgénero que *S. tridynamum* (Ramírez, 2013; Dottori y Cosa, 2007).

El estigma de las flores hermafroditas presenta abundantes papilas estigmáticas, el estilo es sólido y es similar en apariencia a *Cestrum spp.* (Ramírez, 2013).

Con relación al desarrollo del gametofito femenino, la tétrada de megasporas es lineal, como en la familia Solanaceae (Johri y Ambegaokar, 1992). La megaspora funcional es la calazal y el saco embrionario resulta ser tipo *Polygonum*, esto es consistente con lo que se ha encontrado en otras especies, como *Atropa belladonna* L., *Nicotiana spp.*, *Hyoscyamus niger* L. y *Withania somnifera* L. (Dunal) (Ghimire y Heo, 2012).

En etapa madura los óvulos son unitégmicos, tenuinucelados, y campilótrofos y son casi sésiles porque el funículo es muy corto, lo cual corresponde a al tipo de óvulos encontrados en *S. argentinum* Bitter & Lillo y en *S. palinacanthum* (Solis *et al.*, 2011; Dottori y Cosa, 2007) y se asemeja a lo reportado para *S. phureja* (Dnyasangar y Cooper, 1960), donde los óvulos pueden ser de anátropos a campilótrofos. Para la familia Solanaceae el tipo de óvulo puede variar, se han descrito óvulos hemianátropos, anátropos, campilótrofos o anfítropos, pero siempre son unitégmicos y tenuinucelares (Dnyasangar y Cooper, 1960).

El tegumento del óvulo en *S. tridynamum* consta hasta de siete capas celulares de grosor y para la fase madura, la nucela apenas es perceptible,

aunque en algunas especies la nucela es persistente por mucho tiempo como en *S. phureja* (Dnyasangar y Cooper, 1960). En la placenta de *S. tridynamum* se observaron areniscas cristalinas en la placenta, al igual que en *S. argentinum* y *S. palinacanthum* (Dottori y Cosa, 2007; Solís *et al.*, 2011), *S. consimle* C.V. Morton y *S. scuticum* M. Nee (Chiarini *et al.*, 2010), lo cual puede estar relacionada con mecanismos que controlen el exceso de calcio, para reforzar el engrosamiento las células de los haces vasculares o cubierta de las semillas o defensa contra herbívoros como lo mencionan Chiarini *et al.*, (2010).

En el gineceo de la flor masculina se encontraron óvulos con un saco embrionario vacío, pero con tegumento y funículo de apariencia semejante a los de las flores hermafroditas y óvulos completamente bien formados, esto demuestra que, aunque este tipo de flores están catalogadas como masculinas, el gineceo rudimentario presenta, al menos, algunos óvulos que morfológicamente parecen ser funcionales, ya que poseen las mismas células que un óvulo proveniente de una flor hermafrodita; en el caso de otra especie andromonoica, *S. palinacanthum*, las flores catalogadas como masculinas también presentan óvulos y al realizar polinizaciones controladas y naturales, sólo se observa la formación de frutos en menos del 1% de las ocasiones y al realizar cortes de flores polinizadas se observa que pocos tubos polínicos crecen, lo cual podría indicar que existen anomalías en el estigma (Coleman y Coleman, 1982); un caso similar puede ocurrir en *S. tridynamum* aunque se debe considerar que el estigma de las flores masculinas (1) se encuentra en una posición, dentro de la flor, que no permitiría fácilmente el contacto con los polinizadores, que son abejas vibradoras (García, 2016) y (2) el estigma no posee las papilas que el estigma de las flores

hermafroditas, aunque deberían realizarse pruebas de polinización controlada, para comprobar que las flores que aparentemente son masculinas no producen frutos en esas circunstancias; (García) 2016, reporta que no se observan frutos formados naturalmente en las flores que se catalogan como masculinas en el campo.

La esterilidad femenina de las flores masculinas encontrada en *S. tridynamum* se debe a que los estigmas no son accesibles a los granos de polen, lo cual también ocurre en otras especies andromonoicas como *S. gardneri* Sendth., aunque en ese caso los autores dicen que los óvulos formados en las flores masculinas son abortivos (Hokche y Ramírez, 2006).

## CONCLUSIONES

El presente estudio permitió conocer cómo se desarrollan los verticilos reproductivos de *S. tridynamum* en ambos morfos florales, los resultados confirman que las flores masculinas producen pocos óvulos aparentemente funcionales, pero la llegada de polen al estigma es inaccesible porque el estigma queda cubierto entre las anteras, mientras que en el morfo hermafrodita los óvulos son numerosos.

El ovario y de las flores hermafroditas está recubierto de múltiples tipos de tricomas multicelulares, mientras que en el ovario de las flores masculinas son pocos y simples.

Los óvulos son campilótopos y el saco embrionario es tipo *Polygonum* en ambos morfos florales.

En ambos morfos las anteras son de dos tamaños, bilobuladas y tetraesporangiadas, tienen cámaras de aire, poseen poros de dehiscencia en la parte apical y muchos poros laterales; asimismo, existe un desarrollo asincrónico entre los dos tipos de antera en etapas tempranas del desarrollo.

En etapa madura, ambos tipos de anteras producen polen bien formado.

## LITERATURA CONSULTADA

- Ainsworth C. 2000. Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany* 86 (2): 211-221.
- Anderson G. J., y D. E. Symon. 1989. Functional dioecy and andromonoecy in *Solanum*. *Evolution* 43 (1): 204-219.
- Barrett S. C., y J. Hough. 2012. Sexual dimorphism in flowering plants. *Journal of Experimental Botany*: doi:10.1093/jxb/ers308.
- Bohs L., Weese T., Myers, N., Lefgren, V., Thomas, N., Van Wagenen, A., y Stern, S. 2007. Zygomorphy and heteranthy in *Solanum* in a phylogenetic context. *Acta Horticulturae* 745: 201.
- Carrizo-García C. 2002. Anther Wall Formation in *Solanaceae* Species. *Annals of Botany* 90(6): 701–706.
- Carrizo-García C. 2003. Combination of sequences of cell divisions in the anther wall formation in *Solanaceae* species. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(3): 243-246.
- Carrizo-García C. y Barboza G.E. 2006. Anther wall development and structure in wild tomatoes (*Solanum* sect. *Lycopersicon*): functional inferences. *Australian Journal of Botany* 54: 83–89.
- Castro-Laporttea M. y Galatib B. 2012. Desarrollo de la antera y formación del grano de polen en *Cestrum bigibbosum* Francey (*Solanaceae*). *Pittieria* 36: 67-76.

- Chiarini F.E., Moyetta N.R. y Barboza G.E. 2010. Fruit anatomy of species of *Solanum* sect. *torva* (Solanaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 45 (3-4): 235-244.
- Coleman, J. R., y Coleman, M. A. 1982. Reproductive biology of an andromonoecious *Solanum* (*S. palinacanthum* Dunal). *Biotropica* 14(1): 69-75.
- Dnyansagar V. R. y D. C. Cooper. 1960. Development of the seed of *Solanum phureja*. *American Journal of Botany* 47: 176–186.
- Dottori, N. y Cosa, M. T. 2007. Anatomía y desarrollo de fruto y semilla de *Solanum palinacanthum* (Solanaceae). *Revista mexicana de biodiversidad* 78 (2): 359-367.
- Endress P.K. 1996. Diversity and evolutionary trends in angiosperm anthers. In D'Arcy, W.G. y Keating R. C. (eds.). *The anther: form, function and phylogeny*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 92–110 pp.
- Enge K. I. y S. Whiteford. 1989. *The keepers of water and earth: Mexican rural social organization and irrigation*. University of Texas Press, Austin. 222 p.
- Frodin D. G. 2004. History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53: 753–776.

- García A. 2016. Biología reproductiva de *Solanum tridynamum* Dunal (Solanaceae). Tesis para obtener el grado de Biólogo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 60 pp.
- González A. 2011. Morfología del androceo de *Solanum rostratum* (Solanaceae) y presentación de polen en anteras dimórficas. Tesis para obtener el grado de Biólogo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 66 pp.
- Ghimire, B., y Heo, K. 2012. Embryology of *Withania somnifera* (L.) Dunal (Solanaceae). *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 54(2), 69-78.
- Grigg, F.D.W., Smith, P.R., Stenersen, M.A. and Murray, B.G., 1988. Variable pollen fertility and abnormal chromosome behaviour in the pepino (*Solanum muricatum* Ait., Solanaceae). *Scientia horticultrae*, 35: 254-268
- Hokche D, O., y Ramírez N. 2006. Biología reproductiva y asignación de biomasa floral en *Solanum gardneri* Sendth. (Solanaceae): una especie andromonoica. *Acta Botánica Venezuelica* 29 (1): 69-88.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1981. Carta topográfica, escala 1:250,000. Oaxaca, E 14-9. México.
- Johri B. M. y K. B; P. S. Ambegaokar, 1992. Comparative embryology of angiosperms (Vol. 1). Berlin: Springer-Verlag. pp. 712-714.
- Jos J. S., & Singh S. P. 1968. Gametophyte development and embryogeny in the genus *Nicotiana*. *J. Indian Botanical Society* 47: 117-28.

- Knapp, S. 2002. *Solanum* section *Geminata*. Monogr. *Flora Neotropica* 84: 1-595
- Levin R. A., Myers N.R. y Bohs L. 2006. Phylogenetic relationships among the "spiny solanums" (*Solanum* subgenus *Leptostemonum*, Solanaceae). *American Journal of Botany* 93: 157-169.
- López C.L; J. Márquez y G. Munguía. 2005. Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas. Las prensas de ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. 178 pp.
- Miller J. S., y P. K. Diggle, 2003. Diversification of andromonoecy in *Solanum* section *Lasiocarpa* (Solanaceae): the roles of phenotypic plasticity and architecture. *American Journal of Botany* 90(5): 707-715.
- Mitchell C. H., y P. K. Diggle. 2005. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany* 92: 1068–1076.
- Nee M. 1986. Solanaceae. I. En V. Sosa, L. Cabrera R., T. Duncan, M. T. Mejía-Saulés, N. P. Moreno, M. Nee, L. I. Nevling, J. Rzedowski, B. G. Schubert, A. Gómez-Pompa (eds.). *Flora de Veracruz*. Fascículo 49. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México.
- Nee M. 1993. Solanaceae. II. En V. Sosa, L. Cabrera R., T. Duncan, M. T. Mejía-Saulés, N. P. Moreno, M. Nee, L. I. Nevling, J. Rzedowski, B. G. Schubert, A. Gómez-Pompa (eds.). *Flora de Veracruz*. Fascículo 72. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México.

- Ramírez O. Biología reproductiva y síndromes de polinización de tres especies simpátricas de *Cestrum* (Solanaceae). Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias. 2013.
- Rzedowski, J., 2006. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Saxena T., y D. Singh, 1969: Embryology and seed development of tetraploid form of *Solanum nigrum* Linn. J. *Indian Botanical Society* 48: 148-57.
- Siddiqui S. y Khan F.A. 1988. Ontogeny and dehiscence of anther in Solanaceae. *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques* 135: 101-109.
- Solis, V. A., Cabrera, V. A., Dottori, N., y Cosa, M. T. 2011. Desarrollo de fruto y semilla en *Solanum argentinum* (Solanaceae). *Arnaldoa* 18(1): 47 – 55.
- Sharma H. P. 2009. Plant embryology: classical and experimental. *Alpha Science International Limited*. pp.1-6.
- Yamplosky C. y H. Yamplosky. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. *Bibliotheca genetica*. 3: 1-62.

## Referencias digitales

- NCBI. *Solanum tridynamum* voucher Bohs 2977 (UT) ribosomal protein L32 (rpl32) gene, partial cds; and rpl32-trnL intergenic spacer, partial sequence. Página en red: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/HQ457235.1>. Consultada el 20 de marzo del 2015.
- Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. 2015. Página en red: [http://tehuacan-cuicatlán.conanp.gob.mx/flora\\_y\\_fauna.php](http://tehuacan-cuicatlán.conanp.gob.mx/flora_y_fauna.php). Consultada 20 de mayo del 2015.
- Vibrans H. (ed.), 2010. Malezas de México, Página en red: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/solanaceae/solanum-tridynamum/fichas/pagina1.htm>. Consultada el 11 de febrero del 2015.