



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Morfometría floral de *Bouvardia ternifolia*
(Cav.) Schtdl, una especie distílica**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

MONTERRAT HERNÁNDEZ GODÍNEZ



DIRECTORA DE TESIS: DRA. KARINA JIMÉNEZ DURÁN

MÉXICO. D.F.

2014



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

Apellido paterno

Apellido materno

Nombre(s)

Teléfono

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Carrera

Número de cuenta

2. Datos del tutor

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

7. Datos del trabajo escrito

Título

Número de páginas

Año

1. Datos del alumno

Hernández

Godínez

Montserrat

63 64 97 55

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

307217604

2. Datos del tutor

Dra.

Karina

Jiménez

Durán

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Judith Guadalupe

Márquez

Guzmán

4. Datos del sinodal 2

Dr.

César Antonio

Abarca

García

5. Datos del sinodal 3

Dra.

Martha Juana

Martínez

Gordillo

6. Datos del sinodal 4

M en C.

Mónica Karina

Pérez

Pacheco

7. Datos del trabajo escrito

Morfometría floral de *Bouvardia ternifolia* (Cav.) Schltd, una especie distílica

2014

Dedicatoria

A mi heroína, mi ejemplo a seguir, mi fuerza interna, la luz de mi camino, a la mujer que admiro, mi madre María del Carmen Godínez González. Por brindarme tu cariño, por educarme y por permitirme estudiar algo que siempre me apasiono desde pequeña. La biología.

A mi abuelita Carmen Herrera González por ser mi segunda madre. y a mi tío José Antonio González porque a tu lado tuve un padre de verdad. Aunque ya no están a mi lado físicamente, los llevo en mis pensamientos, porque en vida me dejaron grandes enseñanzas.

A mi hermana Carmen Stephanie, por hacerme reír con tus invenciones e incoherencias, por ser mi opuesto y complemento, mi enantiómera... por ser como eres un baby mono.

A mi novio Iván Flores, porque sin tu apoyo jamás lo hubiera logrado, porque sin tu sostén me hubiera caído, por interesarte en todo lo que te contaba, por hacer locuras juntos....Y porque te amo. Gracias por todo.

A mi segunda familia los Flores- Villa: a Mario, Mireya y Fernanda. A mis abuelitas adoptivas: Silvia, Cristina y Tere. Por incluirme en sus vidas, y hacerme la mía mucho más amena y divertida. En verdad los quiero mucho.

A mi prima Erika González por estar ahí, por ser la hermana mayor que nunca tuve. Y por darme a mi Erick y mi Regina mis gorditos, porque con ellos vuelvo a sentirme una niña, por todas esas sonrisas que me han regalado.

A mi amiga Fátima por estar en los momentos más difíciles, y en los buenos (que son más), porque contigo no soy la única demente, por hacerme la carrera más divertida, por que sigamos siendo tan unidas.

A mis locos compañeros de carrera: Porque sin ustedes nada es lo mismo, por las risas, las desveladas, las metidas de pata, los chismes y las inolvidables fiestas y frases célebres: A Aljafandrita, Sandra, Phanie, Ana Carla, Antonio, Sebastián, Vicente, Ana Karen, Gabi, José, Bere, Marco, Pepe Lalo y Leticia.

A mis compañeros de equipo: Meli, Ana, Mich, Jetsi, Alfonso, Ximena, Brianda, Dianita, Joao, Karen, Beto. Por todos esos pequeños pero valiosos logros académicos. Porque sé que serán muy buenos investigadores.

A mi Chavelita, a Daniela, a Alejandra, a Raúl, a Irene a Marlene y a Pepe Potter. Porque los conozco de hace mucho, por desvelarse y ayudarme, por ser mi almohada y escucharme siempre. Porque con ustedes la magia existe.

A Luna mi fiel amiga de 4 patas, porque con una sola mirada dice mil palabras, por saberlo todo de mi (que bueno que no hablas y solo ladras). Por desvelarte acompañarme noche tras noche. Por moverme la colita siempre que llego a casa.

A las ales (Alejandra Hdz. y Alejandra Zavala) y a mi kari. Por siempre echarme porras, por reírse de mis tonterías, gracias por ser tan lindas conmigo.

Agradecimientos

A la Dra. Karina Jiménez Durán por dirigirme, enseñarme y explicarme, por no perder la paciencia y por todo su apoyo académico en el taller, en las presentaciones y el congreso. Por nunca dejarme sola durante el trabajo y mostrar siempre un interés real y por tu amistad. Gracias por todo.

A la Dra. Judith Márquez Guzmán, la Dra. Margarita Collazo Ortega, la Dra. Sonia Vásquez Santana, la Dra. Ana Laura López Escamilla y a la Dra. Patricia Olguín Santos. Porque a lo largo del taller realizaron, observaciones, correcciones y críticas para mejorar este trabajo. Y por toda la formación académica.

A los sinodales de este trabajo, por sus valiosos comentarios y sugerencias para mejorar el escrito. A la Dra. Judith Márquez Guzmán, al Dr. César Antonio Abarca García, a la Dra. Martha Juana Martínez Gordillo, y a la M. en C. Mónica Karina Pérez Pacheco.

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

A la Dra. Alejandra Hernández Barrera. Por enseñarme el programa de Prisma y realizar valiosas sugerencias a la parte estadística del trabajo.

A la Biol. Fátima Abigail García Ibarra. Por auxiliarme en la elaboración de las tablas de las pruebas Pos-hoc.

Al Sr. Antonio Torres. Por cuidar y estar al pendiente de mis plantitas, y por indicarme los sitios para muestrear, por su plática y sus conocimientos sobre las plantas del pedregal.

A las biólogas: Nallely Suárez, y Paula Romero. Por estar en los seminarios y por prestarme atención y ayudarme para mejorar en las presentaciones orales. Por hacerme compañía.

ÍNDICE

I. Resumen.....	1
II. Introducción.....	3
III. Antecedentes.....	5
3.1. Cosexualidad floral y el papel de la hercogamia como estrategia adaptativa.....	5
3.2. Heterostilia.....	6
3.2.1. Presencia de la heterostilia en las familias de angiospermas.....	8
3.3. Distilia.....	10
3.4. Homostilia.....	13
3.5. Teorías evolutivas sobre la distilia.....	13
3.5.1. Teoría evolutiva de Darwin (1877).....	14
3.5.2. Teoría evolutiva de Charlesworth y Charlesworth (1979).....	14
3.5.3. Teoría evolutiva de Lloyd y Webb (1992).....	15
3.6. Morfometría floral.....	17
IV. Objetivos.....	23
4.1. Objetivo general.....	23
4.2. Objetivos particulares.....	23
V. Materiales y métodos.....	24
5.1. Sistema de estudio: <i>Bouvardia ternifolia</i>	24
5.2. Asignación de etapas por cada morfo floral.....	25
5.3. Macrofotografías.....	26
5.4. Evaluación estadística.....	28
5.5. Variación entre los morfos.....	29
5.6. Índice de reciprocidad (R).....	29
VI. Resultados.....	30
6.1. Caracteres florales femeninos.....	32
6.1.1. Longitud del pistilo.....	32
6.1.2. Longitud del ovario.....	33
6.1.3. Longitud del estilo.....	33
6.1.4. Longitud del estigma.....	34
6.2. Caracteres florales masculinos.....	36
6.2.1. Longitud del estambre.....	36
6.2.2. Longitud del filamento.....	37
6.2.3. Longitud de la antera.....	37
6.3. Caracteres florales asociados al perianto.....	39
6.3.1. Longitud de la corola.....	39
6.3.2. Ancho de la corola.....	39
6.3.3. Parte baja de la corola.....	40
6.3.4. Parte alta de la corola.....	40
6.4. Correlaciones.....	43
6.4.1. Etapas-pistilo.....	43
6.4.2. Etapas-filamento.....	44
6.4.3. Filamento-pistilo.....	45
6.4.4. Etapas-longitud de la corola.....	46
6.4.5. Longitud de la corola-filamento.....	47

6.4.6. Parte baja de la corola-filamento.....	48
6.5. Índice de reciprocidad (R).....	49
VII. Discusión.....	52
7.1. Medición de los caracteres asociados a la funcionalidad femenina a lo largo del desarrollo floral.....	52
7.2. Medición de los caracteres asociados a la funcionalidad masculina a lo largo del desarrollo floral.....	58
7.3. Caracteres asociados al perianto.....	60
7.4. Presencia de homostilia en especies heterostílicas y sus implicaciones....	64
VII. Conclusiones.....	66
IX. Perspectivas.....	67
X. Bibliografía.....	69
Apéndice.....	80
Tabla1. Caracteres florales femeninos.....	80
Tabla 2. Caracteres florales masculinos.....	82
Tabla 3. Caracteres florales asociados al perianto.....	84
Pruebas post-hoc de Bonferroni para los caracteres florales femeninos.....	86
Tablas de la longitud del pistilo.....	86
Tablas de longitud del ovario.....	87
Tablas de longitud del estilo.....	88
Tablas de la longitud del estigma.....	89
Pruebas post-hoc de Bonferroni para los caracteres florales masculinos.....	90
Tablas de la longitud del estambre.....	90
Tablas de la longitud del filamento.....	91
Tablas de la longitud de la antera.....	92
Pruebas post-hoc de Bonferroni para los caracteres florales asociados al perianto.....	93
Tablas de la longitud de la corola.....	93
Tablas del ancho de la corola.....	94
Tablas de la longitud de la parte baja de la corola.....	95
Tablas de la longitud de la parte alta de la corola.....	96

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.Polimorfismos florales de la heterostilia y sus genotipos.....	7
Figura 2.Interacciones de incompatibilidad esperadas entre plantas <i>Pin</i> , <i>Thrum</i> y homostílicas.....	12
Figura 3. Los dos principales modelos de la evolución de la distilia.....	16
Figura 4.Vista lateral de los botones de <i>B. ternifolia</i>	28
Figura 5. Etapas florales de los morfos <i>Pin</i> , <i>Thrum</i> y flores homostílicas.....	31
Figura 6. Gráficas de los promedios por etapas de los caracteres sexuales asociados a la función femenina para cada morfo.....	35
Figura 7.Gráficas de los promedios por etapas de los caracteres sexuales asociados a la función masculina para cada morfo.....	38
Figura 8.Gráficas de los promedios por etapas de los caracteres sexuales asociados al perianto para cada morfo.....	42
Figura 9.Regresión lineal etapas-pistilo.....	43
Figura 10.Regresión lineal etapas-filamento.....	44

Figura 11. Regresión lineal filamento-pistilo.....	45
Figura 12. Regresión lineal etapas- longitud de la corola.....	46
Figura 13. Regresión lineal longitud de la corola-filamento.....	47
Figura 14. Regresión lineal parte baja de la corola-filamento.....	48

I. Resumen

Algunos polimorfismos sexuales presentes en varios grupos de angiospermas sugieren la existencia de una polinización cruzada. Un ejemplo es la heterostilia, la cual ha evolucionado en distintos taxa.

En la familia Rubiaceae la heterostilia es dimórfica (distilia), con un sistema de incompatibilidad heteromórfico. Este polimorfismo puede romperse, en ciertas poblaciones ocasionando que las plantas tengan una reversión a la homostilia y la pérdida de incompatibilidad en ciertas poblaciones.

Bouvardia ternifolia (Rubiaceae) es una especie que dentro de la REPSA (Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel) tiene poblaciones distílicas y algunos individuos homostílicos. Describir el crecimiento floral, especialmente de estructuras reproductoras en flores distílicas y homostílicas, ayudaría a comprender como es que se establece la hercogamia. Sin embargo, no hay estudios que lo caractericen. En este trabajo se hizo un seguimiento morfométrico de los órganos sexuales para identificar el momento en el que surge la hercogamia en los morfos distílicos, y se describió el patrón de crecimiento de las flores homostílicas. Se determinó el índice de reciprocidad por etapa para *Pin* y *Thrum*. En cuanto a las homostílicas se compararon las longitudes del estambre y pistilo por etapa, para conocer si tenían diferencias que indicasen algún grado de hercogamia.

Durante las etapas tempranas del desarrollo floral los morfos *Pin*, *Thrum* y las flores homostílicas tienen un crecimiento homomórfico para todos los caracteres.

Para los morfos *Pin* y *Thrum* la hercogamia surge primero en los caracteres femeninos (longitud del pistilo y estilo) y posteriormente en los caracteres masculinos (longitud del estambre y filamento) manteniéndose hasta la antesis. Parte de esta diferencia, se debe a la correlación positiva entre la parte baja de la corola y la longitud final del filamento. Esto ocasiona una posición desigual entre el estigma y la antera dentro de la flor. El índice de reciprocidad muestra que la hercogamia entre *Pin* y *Thrum* no es perfecta.

En cuanto a las homostílicas, se concluyó que es una homostílica larga y al comparar las trayectorias de crecimiento de los órganos sexuales (pistilos y estambres) se demostró que no hay variación entre ellos, y no existe una hercogamia, y por tanto el posicionamiento es similar dentro de la flor.

Se ha propuesto que la hercogamia de aproximación, es potencialmente el precursor evolutivo de las plantas heterostílicas. Los resultados de este trabajo apoyan esa teoría. Pues al seguir el avance ontogenético de las estructuras sexuales, en *B. ternifolia* la hercogamia se establece primero en caracteres femeninos y posteriormente en los masculinos.

II. Introducción

La flor es la innovación que le confiere ventajas evolutivas a las angiospermas como la protección del embrión, (Taylor y Hickey, 1996). Y allí es donde se lleva a cabo la polinización y la fecundación (Batygina, 2002).

Representa la fase reproductiva, la oportunidad de mover los genes entre poblaciones conspecíficas a través del polen y la dispersión de semillas (Barrett, 2003).

Como la mayoría de las angiospermas posee ambos órganos sexuales (femenino: gineceo y masculino: androceo), la dualidad y la cercanía de estos en las flores hermafroditas puede causar conflictos, como la probabilidad de la autofecundación, favoreciendo un aumento en la tasa de endogamia. Comprometiendo así los papeles parentales de las plantas durante la polinización y en el sistema de cruce (Valois-Cuesta *et al.*, 2011).

Existen estrategias que promueven la polinización cruzada, como la dicogamia, donde las estructuras sexuales masculinas y femeninas son funcionales a diferentes tiempos, o la hercogamia en la que hay una separación espacial de las estructuras sexuales dentro de la flor reduciendo la autofecundación (Barrett, 2002).

La hercogamia ocurre en gran parte de las especies (Webb y Lloyd, 1986; Herlihy y Eckert, 2007). Al menos unas 40 familias con polinización biótica, poseen alguna forma de hercogamia (Barrett, 2003).

La heterostilia es un polimorfismo floral, caracterizado por la hercogamia recíproca entre los estambres y estilos de sus morfos florales (Webb y Lloyd, 1986). En las poblaciones tristílicas hay tres morfos y en las distílicas dos morfos florales, siendo esta la más común (Ganders, 1979; Ferrero *et al.*, 2011).

Estudios en la familia Rubiaceae han mostrado diferentes variaciones en los rasgos distílicos, como la ausencia de la hercogamia recíproca, autoincompatibilidad, anisoplentía (cuando las proporciones de los morfos no son 1:1 dentro de una población), y en ocasiones hay poblaciones monomórficas (un único morfo; solo *Pin* o *Thrum*) y homostílicas en donde las anteras están el mismo nivel que los estigmas (Consolaro *et al.*, 2011).

En este estudio se hizo un seguimiento de la variación en la morfometría floral de *B. ternifolia*, desde botones hasta flores en anthesis para ambos morfos (*Pin* y *Thrum*) y en flores homostílicas, con la finalidad de determinar cuándo se establece la hercogamia recíproca de los órganos sexuales.

III. Antecedentes

3.1. Cosexualidad floral y el papel de la hercogamia como estrategia adaptativa

La estructura floral básica que exhiben la mayoría de las angiospermas es la presencia de ambos órganos sexuales en una flor (López, 2007). El hermafroditismo está considerado como la condición ancestral a partir del cual evolucionaron un repertorio de sistemas reproductivos; y está presente en un 75%- 90% del total de las especies (Cuevas y Abarca, 2006; Barrett, 2010).

Un costo potencial del hermafroditismo es la interferencia sexual entre las funciones maternas y paternas resultando en un gasto de gametos y reduciendo la adecuación biológica (Barrett, 2003).

Sin embargo, dentro de la flor las estructuras sexuales pueden estar separadas espacialmente, siendo hercógamas (Webb y Lloyd, 1986). Este mecanismo resuelve parte de los problemas que trae el hermafroditismo, al limitar la interferencia sexual, reduce la autopolinización, el gasto gamético y promueve una polinización cruzada mediada por polinizadores (Barrett, 2002).

Aunque varios tipos de hercogamia están presentes en las angiospermas (Ver Webb y Lloyd, 1986; Tabla 2. Tipos de hercogamia), las especies pueden tener únicamente un tipo de ella. Los cambios en el tipo o el grado de hercogamia pueden afectar el sistema de compatibilidad y la biología de la polinización (Cohen *et al.*, 2012).

3.2. Heterostilia

Un tipo de hercogamia es la recíproca (heterostilia), donde las poblaciones tienen dos o más morfos florales, que difieren equitativamente entre ellos en la posición masculina (anteras) y la femenina (estigma; Webb y Lloyd, 1986; Barrett, 2002). Por convención, los morfos son referidos como estilo largo y estilo corto (*Pin* y *Thrum*) en poblaciones distílicas (Figura 1a), y como estilo largo, mediano y corto (longistila, mediotilia y brevistilia) en poblaciones tristílicas (Figura 1b; Darwin, 1877; Greyson, 1994; Barrett y shore, 2008).

El arreglo recíproco en la longitud de los órganos sexuales de cada morfo floral, da como resultado un lugar diferencial para el polen en su polinizador, sugiriendo que este mecanismo resulta en un flujo legítimo de polen (Jong y Klinkhamer, 2005).

Este polimorfismo sexual está caracterizado por: poblaciones con isoplentía (proporción equitativa de los morfos en una población). En la distília la proporción es 1:1 y en la tristilia 1:1:1, rasgos florales ancilares o auxiliares y un sistema de incompatibilidad heteromórfico (Webb y Lloyd, 1986; Barrett, 1990, 2002; Faria *et al.*, 2012).

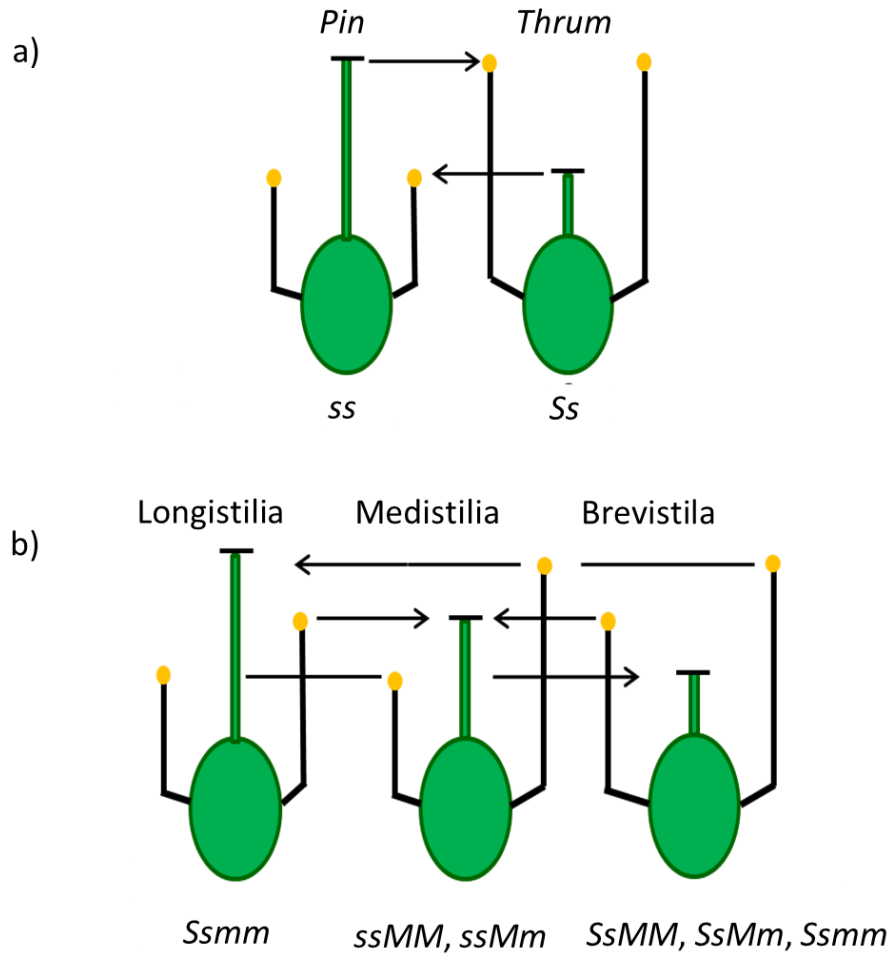


Figura 1. Polimorfismos florales de la heterostilia y sus genotipos. (a) Distilia. Controlada por un locus con dos alelos. *Pin* es el morfo con estilo largo, y filamento corto, *Thrum* es el morfo con estilo corto, y filamento largo. (b) Tristilia. La herencia implica dos loci dialélicos (*S* y *M*), con *S* epistático sobre *M*. La flor longistila tiene el estilo largo, y tiene unos filamentos cortos y otros medianos. Medistila tiene estilo mediano, con filamentos cortos y largos. La flor brevistila, tiene estilo corto y filamentos mediano y largo. Las flechas indican las cruces permitidas entre el nivel de las anteras y los estigmas de alturas equivalentes. Se indican los genotipos para los morfos florales con los patrones más comunes de herencia. Figura modificada de Barrett y Shore, 2008.

3.2.1. Presencia de la heterostilia en las familias de angiospermas

Este sistema sexual se presenta en 28 familias de angiospermas (Tabla 1). Se ha originado en numerosas ocasiones, su distribución taxonómica no es aleatoria. La información filogenética indica que ha evolucionado independientemente (origen polifilético) en al menos 23 de éstas Lloyd y Webb, (1992; en Faivre y McDade, 2001).

Entre éstas encontramos a la familia Rubiaceae (Tabla 1), la cual contiene un gran número de géneros heterostílicos donde (Consolaro *et al.*, 2011) domina la heterostilia dimórfica (Darwin, 1877; Anderson, 1973; Richards y Koptur, 1993; Castro y Oliveira, 2002; Condit *et al.*, 2011).

Las familias heterostílicas, comparten rasgos florales seleccionados por la importancia en la interacción estructural entre el polinizador y la flor, y generalmente estos muestran una predominancia sobre ciertos estados de carácter (Ver Tabla 1. de Lloyd y Webb, 1992) entre los que podemos mencionar: polinización biótica, corola actinomorfa, simpétala y formando un tubo, anteras y/o estigmas exsertos, entre otros. De hecho el significado evolutivo de estos caracteres, su orden de aparición y su ligamiento ha sido extensamente debatido, y aún no es del todo claro (Darwin, 1877; Vuilleumier, 1967; Charlesworth y Charlesworth, 1979; Ganders, 1979; Lloyd y Webb, 1986 y 1992, Barrett, 1992).

Tabla 1. Presencia de la heterostilia

Clase: Magnoliopsida (Eudicotiledóneas)	Familias (Número de géneros con heterostilia)	Distilia/Tristilia
	Acanthaceae (1)	D
	Boraginaceae (9)	D
	Connaraceae (7)	DT
	Ericaceae (1)	D
	Erythroxylaceae (1)	D
	Gelsemiaceae (2)***	D
	Gentianaceae (1)	D
	Hypericaceae (2)	D
	Lamiaceae (1)*	D
	Leguminosae (1)	D
	Linaceae (1)	DT
	Loganiaceae (2)	D
	Lythraceae (5)	DT
	Menyanthaceae (1)	D
	Oleaceae (3)	D
	Olacaceae (1)	D
	Oxalidaceae (5)	DT
	Plumbaginaceae (7)	D
	Polemoniaceae (2)	D
	Polygonaceae (1)	D
	Primulaceae (4)	D
	Rubiaceae (76)	D
	Santalaceae (1)	D
	Saxifragaceae (1)	D
	Passifloraceae(3)**	D
Clase: Liliopsida (Monocotiledóneas)	Amaryllidaceae (1)	DT•
	Iridaceae (1)	D
	Pontenderiaceae (2)	T

Las familias que aparecen, al igual que el número de géneros se tomaron de listas preexistentes (Vuilleumier

, 1967; Ganders, 1979; Dahlgren, 1980). *No está en las listas anteriores (Barrett *et al.*, 2000). ** Anteriormente estaba enlistada la familia Turneraceae, pero parte de los géneros heterostílicos pasaron a la familia Passifloraceae (Thulin *et al.*, 2012). •De acuerdo a Barrett *et al.* (1997) existen ambas condiciones en el mismo género.

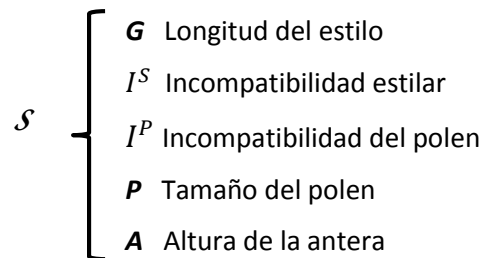
***Antiguamente estaba la familia Loganiaceae. Sin embargo los géneros heterostílicos se cambiaron a la familia Gelsemiaceae (Backlund *et al.*, 2000).

Cada grupo taxonómico fue revisado en la base de datos del enlistado más actual (Página en red: The plant list, 2013). D (Distilia), T (Tristilia) DT (ambos).

3.3. Distilia

Las diferencias en la arquitectura floral de *Pin* y *Thrum*, están determinadas por un complejo genético (super gen *S*), con un alelo dominante (*S*) y un alelo recesivo (*s*), el homócigo dominante es letal, el estado heterócigo está presente en plantas *Thrum* y el estado homocigoto en plantas *Pin* (Figura 1a y 2). El super gen *S* segrega como un factor mendeliano simple, y se ha postulado tiene cinco genes.

Componentes del super gen *S* y su función



En flores homostílicas (Figura 2) el alelo que controla las flores homomórficas fue designado como S^h , y la relación de dominancia de S^h es: $S > S^h > s$ sugiriendo que la autocompatibilidad, morfología floral y la relación de dominancia se deben al genotipo causado por la recombinación en el super gen *S* (Matsui *et al.*, 2004).

Por otra parte la incompatibilidad heteromórfica, es característico de las especies heterostílicas, sean tristílicas o distílicas. Este sistema limita o previene las auto cruza y las cruza intramorfo. Haciendo que las cruza intermorfo (*Pin* X *Thrum* y *Thrum* X *Pin*) más exitosas que las intramorfo (*Pin* X *Pin* y *Thrum* X *Thrum*; Barrett, 1990; Mast y Conti, 2006). Es decir en polinizaciones de polen de una misma flor o planta, hay un rechazo del polen, el cual se puede dar a distintos

niveles en la interacción polen- pistilo, desde el estigma, hasta el ovario (Dulberger, 1992; en Romero, 2013).

Diversos estudios en familias heterostílicas han reportado que el sistema puede tener cambios en rasgos típicamente asociados a la distílica, contando en ocasiones con poblaciones homostílicas, en donde las flores han perdido la diferencia estilar y el nivel del estigma y las anteras es el mismo (Richard y Koptur, 1993; Paillet y Thompson, 1997; Contreras y Ornelas, 1999; Faivre 2000; Faivre y McDade, 2001; Li y Johnston, 2001; Castro *et al.*, 2004; Barrett y Shore, 2008; Vallejo-Marin y Barrett, 2009; Consolaro *et al.*, 2011).

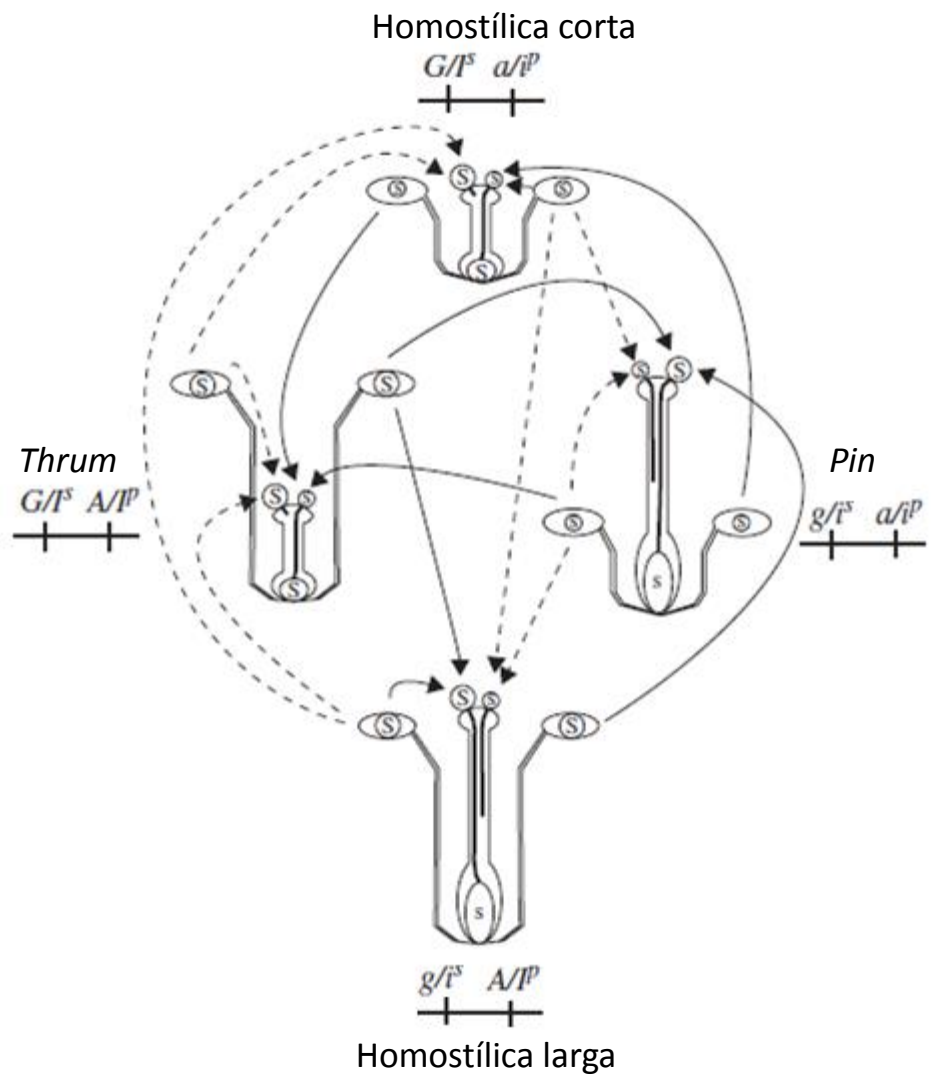


Figura 2. Interacciones de incompatibilidad esperadas entre plantas *Pin*, *Thrum*, y homostilicas. Las cruizas se muestran por flechas, las cruizas compatibles en flechas negras y las incompatibles con flechas punteadas. Modificada de Matsui *et al.*, (2004).

3.4. Homostilia

Existen dos tipos de flores homostílicas (Figura 2): flores con estilo corto y estambres cortos (homostílica corta), y flores con estilo largo y estambres largos (homostílica larga). En ambos casos el nivel estigmático y de las anteras están a la misma altura (Yeo, 1975).

La homostilia puede ser consecuencia de la habilidad y conducta del polinizador, de mutaciones genéticas, recombinaciones y disturbios ambientales (Santos-Gally *et al.*, 2013).

La transición de heterostilia a homostilia es el cambio evolutivo más frecuente en la biología floral y en los sistemas de apareamiento, que ha ocurrido en los grupos heterostílicos (Barrett y Shore, 2008; Vallejo- Marin y Barrett, 2009). De hecho una de las teorías sobre el surgimiento de la heterostilia, es que ésta evolucionó de un ancestro homostílico autocompatible, esta teoría fue propuesta por Charlesworth y Charlesworth (1979).

3.5. Teorías evolutivas sobre la distilia

El origen y el significado adaptativo de la heterostilia ha fascinado desde que el término se usó por primera Hildebrand, para describir un mecanismo de cruza en plantas de la misma especie, quienes tenían dos o tres morfos florales (1867; en Vuilleumier, 1965). Entender el desarrollo evolutivo continua siendo uno de los problemas más difíciles en cuanto a los sistemas reproductivos en plantas. Autores como: Anderson, 1973; Yeo, 1975; Charlesworth y Charlesworth, 1979; Ganders, 1979; defienden la teoría de que la incompatibilidad dialélica surge antes

que la hercogamia. Mientras que otros autores: Darwin, 1877; Lloyd y Webb, 1992, Richard y Koptur, 1993; Faivre, 2000; favorecen la idea de que la hercogamia recíproca se originó antes que el sistema de incompatibilidad.

3.5.1. Teoría evolutiva de Darwin (1877)

Una de las primeras consideraciones evolutivas fue la de Darwin (1877), Interpretando a la heterostilia como un mecanismo que promueve la polinización cruzada y teniendo una adaptación del transporte del polen por diversos polinizadores. Mencionando que para que la evolución de la heterostilia era necesario que la hercogamia recíproca haya evolucionado primero y posteriormente los caracteres auxiliares y la incompatibilidad heteromórfica.

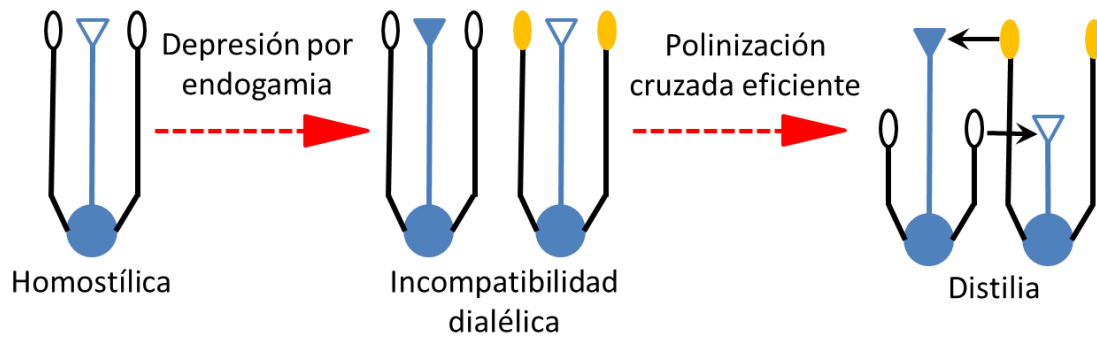
3.5.2. Teoría evolutiva de Charlesworth y Charlesworth (1979)

Asumen que las diferencias entre la longitud del estambre y el pistilo evolucionan después del establecimiento del sistema de incompatibilidad (Figura 3a). Parten de un ancestro homostílico (probablemente largo), el cual después de haber sufrido una fuerte depresión por endogamia, ocurre una mutación recesiva en el tipo de polen, que es incapaz de autofecundarse. Luego la población es invadida por una mutación dominante, en el tipo de estilo. Subsecuentemente la hercogamia recíproca (distilia) surgió de forma secundaria, al promover una transferencia eficiente entre los morfos, reduciendo el gasto polínico.

3.5.3. Teoría evolutiva de Lloyd y Webb (1992)

Este modelo es una idea extendida sobre la hipótesis original de Darwin (1877). Basándose en datos de historia natural y morfometría floral de numerosas especies (Lloyd *et al.*, 1990; en Arroyo, 2002). Tienen como ancestro una población con hercogamia de aproximación (una flor en donde el estigma sobresale a las anteras), autocompatible (Figura 3b). En donde hubo una invasión de una mutante con hercogamia reversa (flor en la cual las anteras sobresalen al estigma), esta mutante además era dominante, estableciendo un polimorfismo estilar. Aumentando la transferencia intermorfo más que las intramorfo, promoviendo la fecundación cruzada, esto se vio acompañado de características auxiliares (rasgos florales como: tamaño y producción del polen, dimensiones de la corola, producción de néctar entre otros, que pueden funcionar en parte para reducir la autofecundación o la interferencia sexual). Por último apareció la incompatibilidad heteromórfica, en donde la interacción polen pistilo evita la autofecundación y potencia el efecto de la hercogamia recíproca.

a) Modelo de prevención de la autofecundación



b) Modelo de la transferencia de polen

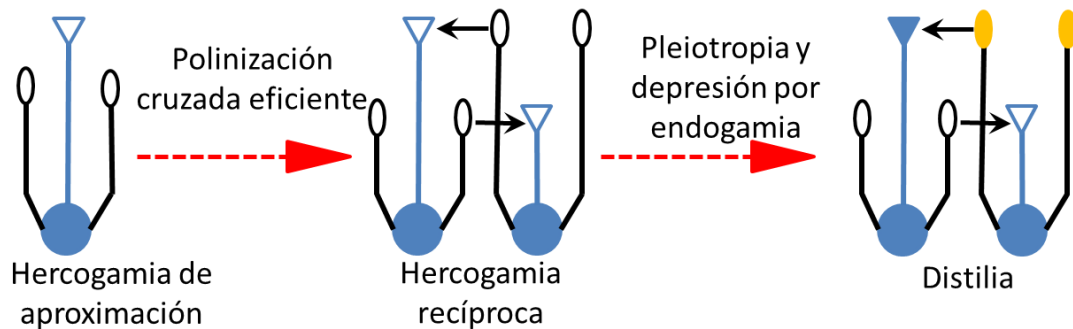


Figura 3. Los dos principales modelos de la evolución de la distilia. a) Modelo de prevención de la autofecundación (Charlesworth y Charlesworth, 1979). b) Modelo de la transferencia de polen (Lloyd y Webb, 1992). Los modelos difieren en el fenotipo ancestral, la secuencia de establecimiento de la hercogamia recíproca, la incompatibilidad dialéctica, y el énfasis que toman las diferentes fuerzas selectivas. Los fenotipos sin color en el polen y estigma son autocompatibles, aquellos que tienen polen y estigma con color son autoincompatibles. Figura modificada de Barrett, 1992.

3.6. Morfometría floral

La morfometría floral se define como la medición y comparación de cualquier característica o rasgo en la flor, por ejemplo la altura y ancho de la flor, número de pétalos y órganos sexuales, etc. Así como diferencias secundarias como el tamaño de la corola, producción del polen, tamaño del grano de polen, ornamentación de la exina, tamaño y morfología del estigma y papilas (Ming, 2012).

Estas estimaciones son importantes pues establecen correlaciones entre la distribución sexual, mecanismos de polinización y complejos procesos evolutivos de la arquitectura floral (Meeuse, 1972; Willmer, 2011).

Además los estudios morfométricos pueden realizarse a lo largo del desarrollo floral, determinando así patrones o trayectorias de desarrollo. Cuando esto se investiga a múltiples escalas espaciales, que van desde lo celular a lo macroscópico, es posible adquirir un gran entendimiento de los patrones evolutivos de ciertos rasgos (Cohen *et al.*, 2012).

En las especies heterostílicas la morfometría se centra en comparar las longitudes de los órganos sexuales, así como características auxiliares asociadas a este polimorfismo floral. Ayudando a establecer comparaciones entre los morfos, las cuales permiten valorar en parte como se encuentra el sistema reproductivo. En la Tabla 2. se muestran investigaciones que abordan la morfometría y el desarrollo floral en familias heterostílicas.

Tabla 2. Estudios morfométricos y de desarrollo floral en algunas familias heterostílicas.

Familia	Género/ y o especie	Rasgos evaluados	Conclusiones	Autor
Amaryllidaceae	<i>Narcissus triandrus</i> ^	*Estambres *Estilo *Reciprocidad de órganos sexuales	Especie es tristílica, con reciprocidad variable. El morfo predominante es L, en poblaciones dimórficas M no se encuentra. La expresión del polimorfismo es única entre las familias tristílicas.	Barrett <i>et al.</i> , 1997
	<i>Narcissus</i> del género) ^	*Estambres *Estilo *Reciprocidad de órganos sexuales *Tubo floral	El tamaño del tubo floral interviene en la reciprocidad de los órganos sexuales.	Arroyo, 2002
	<i>N. rupícola</i> , <i>N. scaberulus</i> , <i>N. calcicola</i> , <i>N. cuatrecasasii</i> , <i>N. marvieri</i> y <i>N. watieri</i> . ^	*Ancho y largo de la flor *Largo del tépalo *Ancho y largo de la corona *Estilo *Estambres *Ángulo floral	Existen relaciones significativas entre la morfología del perianto y el posicionamiento de los órganos sexuales. La forma que tenga la flor interfiere en la reciprocidad.	Pérez <i>et al.</i> , 2004

Es posible que en los estudios citados se haya analizado más rasgos florales, que los presentes en la tabla. Sin embargo, sólo se consideraron aquellos relacionados con la morfometría floral. ^evaluación de flores en anthesis. En familias tristílicas las letras L, M y S, hacen referencia a las flores Longistilas (L), Medistilas (M) y Brevistilas (S).

Tabla 2. Estudios morfométricos y de desarrollo floral en algunas familias heterostílicas (Continuación).

Familia	Género/ y o especie	Rasgos evaluados	Conclusiones	Autor
Boraginaceae	<i>Amsinckia</i> +	*Miden las trayectorias de crecimiento de estambres y pistilos en linajes distílicos y homostílicos	Las diferencias tanto en los órganos sexuales como en las características auxiliares asociadas a la heterostilia, surgen tempranamente en la meiosis y continúan hasta la antesis. En homostílicas ambos rasgos (pistilo y estambre) tienen valores intermedios a <i>Pin</i> y a <i>Thrum</i> .	Li y Johnston, 2001
	<i>Lithodora</i> <i>Gandora</i> ^	y *Estambres *Estilo *Corola *Reciprocidad	La hercogamia puede variar entre las especies como en las poblaciones.	Ferrero <i>et al.</i> , 2011
	<i>Lithospermum</i> +	*Patrones de desarrollo macro y microscópico del estilo y de la corola en especies homostílicas y heterostílicas	El desarrollo floral muestran que hay múltiples tipos de hercogamia en <i>Lithospermum</i> . Las homostílicas pueden tener valores intermedios a <i>Pin</i> y a <i>Thrum</i> , o inclinarse más hacia algún morfo	Cohen <i>et al.</i> , 2012

Es posible que en los estudios citados se haya analizado más rasgos florales, que los presentes en la tabla. Sin embargo, sólo se consideraron aquellos relacionados con la morfometría floral. ^evaluación de flores en antesis. + evaluación floral desde botones hasta su antesis.

Tabla 2. Estudios morfométricos y de desarrollo floral en algunas familias heterostílicas (Continuación).

Familia	Género/ y o especie	Rasgos evaluados	Conclusiones	Autor
Potenderiaceae	<i>Echhirnia paniculata</i> +	*Filamento *Parte baja de la corola *Gineceo *Perianto	Las diferencias florales no surgen en etapas tempranas. Las diferencias morfológicas se dan en los estambres, poco antes de la meiosis.	Richards y Barrett, 1984
	<i>E. paniculata</i> +	*Separación antera-estigma *Perianto	La separación es mayor en L que en B y M, en poblaciones trimórficas. Poblaciones monomórficas (Sólo M) la hercogamia es reducida.	Vallejo-Marin y Barrett, 2009
Primulaceae	<i>Primula sieboldii</i> ^	*Pistilo *Estambre *Corola	Relación positiva entre la longitud de los estambres y el tamaño de la corola.	Nishihiro <i>et al.</i> , 2000
	<i>P. vulgaris</i> +	*Pistilo *Estambre *Parte alta y baja del estambre	Diferencias en la morfología celular, en la epidermis de la parte baja y alta del estambre. Elongación diferencial en los órganos sexuales.	Webster y Gilmartin, 2006

Es posible que en los estudios citados se haya analizado más rasgos florales, que los presentes en la tabla. Sin embargo, sólo se consideraron aquellos relacionados con la morfometría floral. ^evaluación de flores en antesis. ^evaluación de flores en antesis. + evaluación floral desde botones hasta su antesis. En familias tristílicas las letras L, M y S, hacen referencia a las flores Longistilas (L), Medistilas (M) y Brevistilas (S).

Tabla 2. Estudios morfométricos y de desarrollo floral en algunas familias heterostílicas (Continuación).

Familia	Género/ y o especie	Rasgos evaluados	Conclusiones	Autor
Rubiaceae	<i>Guettarda scabra</i> +	*Pistilo *Estambre *Hercogamia	Crecimiento del pistilo similar en ambos morfos en etapas tempranas. El crecimiento del estambre difiere entre morfos a lo largo del desarrollo.	Richards y Koptur, 1993
	<i>Psychotria chiapensis</i> , <i>P. poeppigiana</i> , y <i>Bouvardia ternifolia</i> +	*Pistilo *Estambre *Hercogamia	Las tasas de crecimiento tienen modificaciones de acuerdo al morfo, lo cual se relaciona con el crecimiento de la corola.	Faivre, 2000
	<i>P. chiapensis</i> , <i>P. poeppigiana</i> , y <i>B. ternifolia</i> ^	*Pistilo *Estambre *Hercogamia	Variación intraespecífica en la morfología floral origina una variación en la expresión de la hercogamia	Faivre y McDade, 2001
	<i>Palicourea padifolia</i> +	*Pistilo *Estambre *Tamaño de la corola	La hercogamia observada es producto de las diferencias en la expresión sexual durante el desarrollo floral.	Hernández y Ornelas, 2007

Es posible que en los estudios citados se haya analizado más rasgos florales, que los presentes en la tabla. Sin embargo, sólo se consideraron aquellos relacionados con la morfometría floral. ^evaluación de flores en antesis. + evaluación floral desde botones hasta su antesis.

Si bien existen numerosos estudios que abarquen relaciones morfométricas en las especies heterostílicas, son pocos los que usan ejemplares homostílicos (Li y Johnston, 2001; Cohen *et al.*, 2012). El emplearlos, provee evidencia sobre la modificación de rasgos específicos como patrones estilares de crecimiento que pueden conducir a la evolución de la heterostilia (Cohen *et al.*, 2012).

Bouvardia ternifolia (Rubiaceae), es una especie que se ha reportado como distílica y en la cual se han caracterizado tanto polimorfismos florales como el sistema de incompatibilidad (Faivre, 1997; Romero, 2013), No obstante López (2007), reporta que dentro de la REPSA existen ejemplares homostílicos. Por otra parte en cuanto a estudios que aborden la morfometría floral en el desarrollo hay dos trabajos (Faivre, 2000; Faivre y McDade, 2001), pero solo cuentan con valoraciones tempranas y en anthesis. Es decir no se sabe cómo varía la morfometría floral durante todo el desarrollo tomando en cuenta no solo los morfos distílicos (*Pin* y *Thrum*), sino también a las flores homostílicas.

IV. Objetivos

4.1. Objetivo general

- Evaluar el crecimiento de los órganos sexuales en flores heterostílicas y homostílicas en *Bouvardia ternifolia*.

4.2. Objetivos particulares

- Cuantificar el crecimiento de las estructuras femeninas en cada tipo floral *Pin*, *Thrum* y homostílicas.
- Cuantificar el crecimiento de las estructuras masculinas de los morfos *Pin*, *Thrum* y flores homostílicas.
- Determinar la etapa en el que se origina la hercogamia.

V. Materiales y métodos

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

La especie estudiada es *Bouvardia ternifolia* perteneciente a la familia Rubiaceae, esta familia es la cuarta más grande del mundo, con 13, 548 especies (Página en red: The plant list, 2013). Dentro de las angiospermas es el grupo con mayor número de especies con heterostilia dimórfica (distilia; Darwin, 1877; Anderson, 1973; Castro y Oliveira, 2002; Condit *et al.*, 2011), y es una de las estrategias reproductivas más importantes para la familia (Cardoso y Cardoso, 2004). Su distribución es cosmopolita, centrándose en regiones tropicales y subtropicales. En México ocupa el séptimo lugar en biodiversidad de angiospermas, con una alta proporción de endemismos a nivel de especie (Rincón-Gutiérrez, 2005). Cuenta con plantas de importancia económica, ornamentales y medicinales (Domínguez, 2005).

B. ternifolia es un arbusto, o planta herbácea perenne, de 0.3 a 1.5 (3) m de altura; hojas comúnmente verticiladas, (2) 3 a 4 por nodo, láminas variables, frecuentemente elíptico-lanceolada. Inflorescencia generalmente en forma de cima terminal de 3 a 40 flores, lóbulos del cáliz lanceolados a lineares de 2 a 10 mm; corola tubular de color salmón rojo o naranja (Calderón y Rzedowski, 2005).

Presenta distilia. Sus flores son predominantemente visitadas por colibríes, mariposas y pequeñas abejas (Morales *et al.*, 2012). Las flores abren promedio cinco días, con un rango de 3-8 días. Después del primer día de la antesis, los lóbulos de la corola cambian de un rojo brillante a un rojo más apagado o marrón.

El cambio de color facilita la distinción entre las flores abiertas recientemente y aquellas que abrieron con anterioridad (Faivre y McDade, 2001). Conocida como trompetilla por la forma de la corola, se encuentra desde los 2250 msnm hasta los 3000 msnm en bosques de pino-encino, matorrales xerófilos y pastizales (Hernández, 2006 y página en red: Conabio, 2013).

Se emplearon plantas de *B. ternifolia* provenientes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Se colectaron botones florales en distintas etapas de desarrollo y flores en anthesis de plantas heterostílicas (*Pin* y *Thrum*) y de plantas homostílicas. La recolección y medición de las flores inició a finales del mes de agosto del 2012 y terminó a inicios de agosto del 2013.

5.2. Asignación de etapas para cada morfo floral

Para cada morfo floral se midió el tamaño del botón o la flor con un vernier digital (Truper, resolución 0.01 mm). Para elaborar una lista con los tamaños de cada morfo y construir una tabla que delimite cada etapa, conforme a su tamaño (Tabla 3).

Tabla 3. División de etapas del desarrollo de acuerdo al tamaño, desde botón floral hasta la antesis, para los tres morfos

Morfo	<i>Pin, Thrum</i> y 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	12.91--15.06
7	15.07--17.21
8	17.22--19.36
9*	19.37--21.51
10	21.52--23.66
11	23.67--25.81
12	25.82--27.96
13	27.97--30.11
14	30.12--32.27
15	32.28--34.43

N= 450 flores. Para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y para las homostílicas 150. En cada etapa el número de flores medidas es n=10. * A partir de la etapa nueve todas las flores están en antesis. El tamaño por etapa, está conformado por dos valores. El primero corresponde al valor inicial y el segundo al valor final.

5.3. Macrofotografías

Se fotografiaron las 15 etapas para los tres morfos, midiendo 10 flores por etapa con el microscopio estereoscópico Olympus SZX7. Los botones y las flores se disectaron longitudinalmente para obtener las mediciones de las estructuras internas (Figura 4). Con el programa ImagePro Plus-7, donde se usó la unidad milimétrica para su comparación, se midió un total de 450 flores de las cuales; 270 corresponden a botones florales, 90 para *Pin*, 90 para *Thrum* y 90 para las

homostílicas. 180 corresponden a flores en anthesis, de las cuales; 60 son para *Pin*, 60 para *Thrum* y 60 para las homostílicas.

Los parámetros medidos fueron tomados de la siguiente manera: longitud de la corola (de la base al ápice), ancho de la corola (por arriba de las anteras, de un extremo de la corola hacia el otro), longitud del pistilo (de la base del ovario al ápice del estigma), longitud del ovario (de la base del ovario hasta el ápice del ovario), longitud del estilo (desde ápice del ovario hasta la base del estigma), longitud del estigma (desde el ápice del estilo hasta el ápice de los lóbulos estigmáticos), parte baja de la corola (del punto de fusión del filamento hasta la base de la corola), parte alta de la corola (del punto de fusión de la antera hacia la parte apical de la corola), longitud de la antera (de la base de la antera hasta su ápice), longitud del filamento (del punto de fusión del filamento con la corola hasta la base de la misma) y la longitud del estambre (del ápice de la antera hasta la base de la corola).

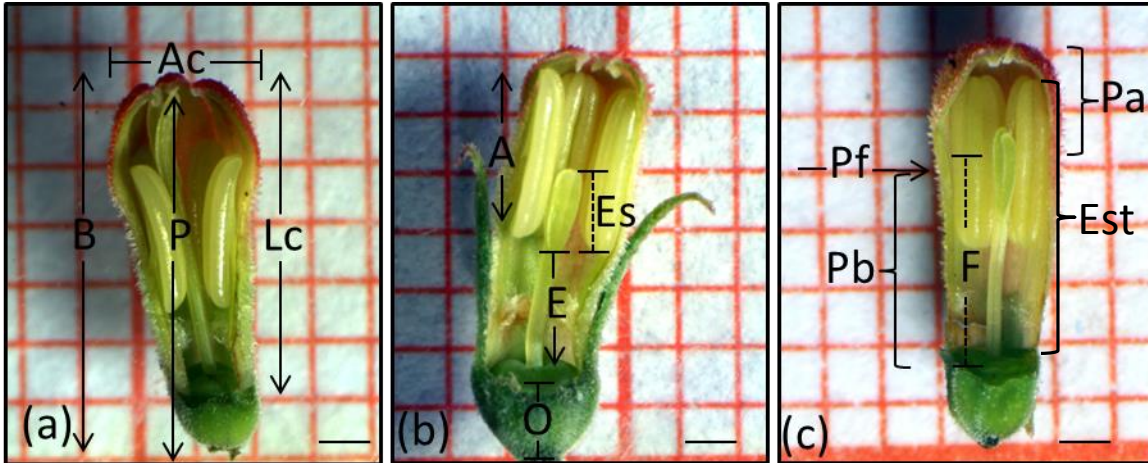


Figura 4. Vista lateral de los botones de *B. ternifolia*. (a) morfo *Pin*, (b) morfo *Thrum* y (c) morfo homostílico. A cada morfo se le midió: longitud del botón (B), longitud de la corola (Lc), ancho de la corola (Ac), longitud del pistilo (P), longitud del ovario (O), longitud del estilo (E), longitud del estigma (Es), y a partir del punto de fusión de la antera con la corola (Pf), se midió la longitud de la parte alta de la corola (Pa), longitud de la parte baja (Pb), longitud de la antera (A), longitud del filamento (F) y longitud del estambre (Est). Barra = 1mm.

5.4. Evaluación estadística

Los datos obtenidos de cada estructura medida, se procesaron con el programa Microsoft Excel 2010, obteniendo el promedio y la desviación estándar de cada uno de ellos. A partir de ello se elaboraron tablas que se encuentran en el apéndice (Tabla 1. Caracteres florales femeninos, que incluyen: Longitud del pistilo, ovario, estilo y estigma. Tabla 2. Caracteres florales masculinos: Longitud del estambre, filamento y antera. Tabla 3. Caracteres florales asociados al perianto: Longitud de la corola, ancho, parte alta y baja de la corola).

5.5. Variación entre los morfos

Para estimar la variación floral de cada rasgo medido, se analizaron los tres morfos (*Pin*, *Thrum* y homostílicas) usando la prueba de ANOVA de una vía. Con el programa Prisma 5, aplicando pruebas pos-hoc de Bonferroni. Y con el programa Microsoft Excel 2010 se hicieron correlaciones por separado entre las etapas y los siguientes caracteres: longitud de la corola, del pistilo y del filamento. Para ello a cada carácter se obtuvo su logaritmo natural.

También se realizaron correlaciones entre el filamento y pistilo, entre la corola y el filamento. Y por último la parte baja de la corola con el filamento. Todos estos caracteres se graficaron utilizando los valores del su logaritmo natural.

5.6. Índice de reciprocidad (R)

Con la finalidad de evaluar la posición sexual (pistilos y estambres), se calculó el índice de reciprocidad de Richards y Koptur (1993) para los morfos *Pin* y *Thrum*, de la primera hasta la novena etapa.

$R = (EL) - (PL) / (EL) + (PL)$ para caracteres largos, y $R = (EC) - (PC) / (EC) + (PC)$ para caracteres cortos, donde E corresponde a la longitud de estambres, P a la longitud de pistilos, L largos y C cortos.

En el caso de las homostílicas se esperaba que no hubiese diferencias entre la longitud del pistilo y estambre. Así que se compararon ambas longitudes por etapa, para saber si había algún grado de hercogamia mediante una *t-student* usando el programa Prisma.

VI. Resultados

Con base en las medidas registradas para los morfos *Pin* y *Thrum* y las flores homostílicas se asignaron 15 etapas de desarrollo (Figura 5).

Solamente la longitud del estigma no tiene diferencias estadísticamente significativas ($P=0.3151$). Los demás rasgos florales femeninos (longitud del pistilo, del ovario y del estilo), masculinos (longitud del estambre, del filamento y de la antera) y asociados al perianto (longitud de la corola, ancho de la corola, longitud de la parte baja y parte alta de la corola) poseen diferencias estadísticamente significativas.

El desarrollo de las estructuras florales en los morfos *Pin* y *Thrum*, y en las flores homostílicas, muestran un crecimiento continuo desde las primeras etapas hasta la antesis, con excepción de la longitud del ovario, de la antera y el ancho de la corola (Figuras 6b, 7c y 8b).

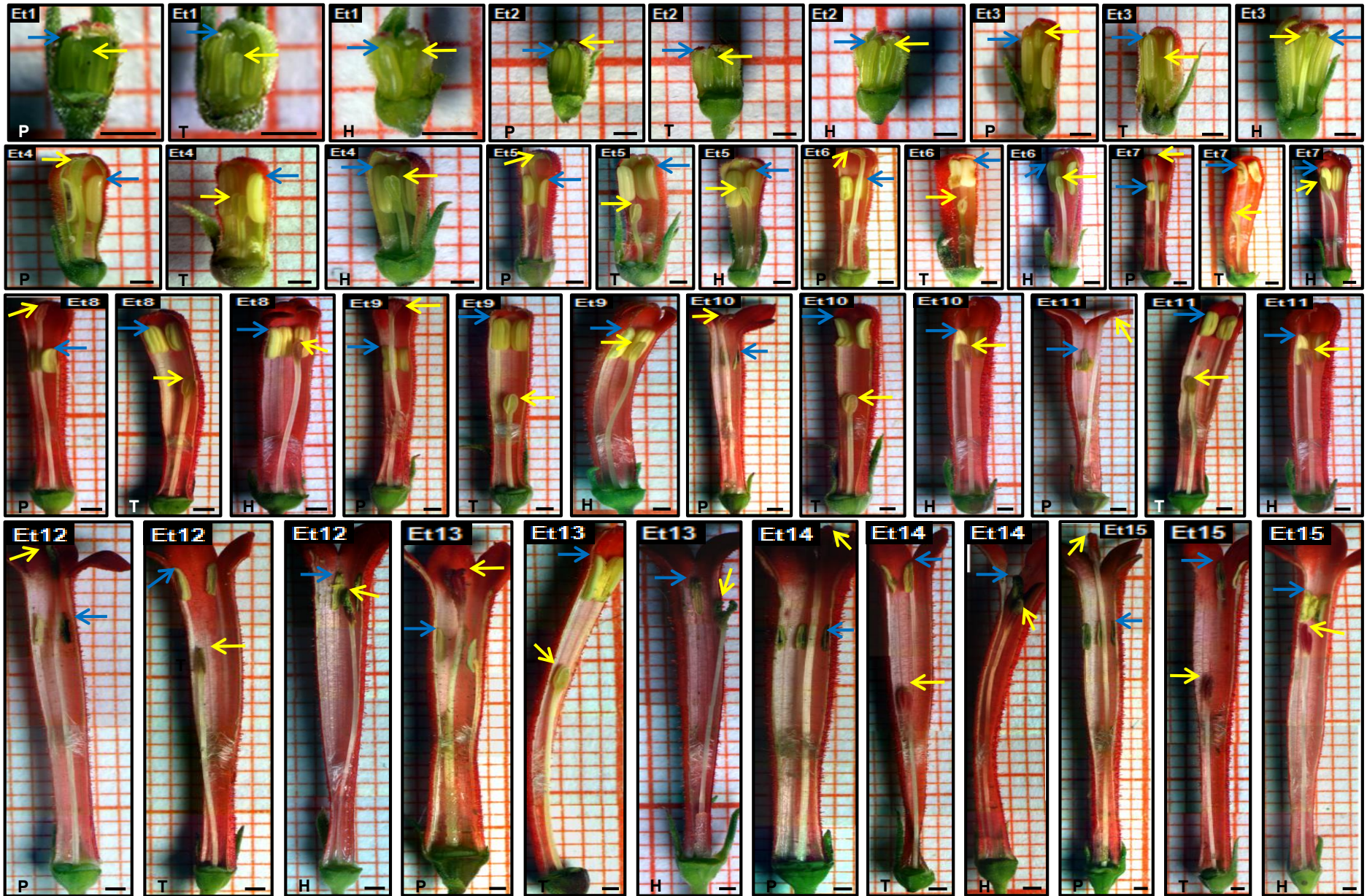


Figura 5. Etapas florales de los morfos *Pin* y *Thrum*, y flores homostilicas.

La primera fotografía corresponde al morfo *Pin* (P) la segunda al morfo *Thrum* (T) y la tercera a las flores homostilicas (H). En la parte superior derecha o izquierda se encuentra señalizada la etapa, las flechas de color azul indican el nivel de la antera y las flechas amarillas el nivel del estigma en cada flor. Barra= 1 mm.

6.1. Caracteres florales femeninos

6.1.1. Longitud del pistilo

De la primera a la tercera etapa las diferencias en el crecimiento del pistilo no son significativas para los tres tipos florales ($P > 0.05$), es decir en etapas tempranas el desarrollo es homomórfico (Tablas a1, b1 y c1 del Apéndice).

A partir de la etapa cuatro (6.47-8.61 mm) surgen las diferencias para el crecimiento del pistilo ($P < 0.05$). El morfo *Pin* por ejemplo tiene un crecimiento de 7.00 ± 0.57 mm mientras que *Thrum* es de 3.92 ± 0.52 mm (Ver Figura 6a, flecha roja). Sin embargo para las flores homostílicas con respecto a los otros morfos la diferencia surge después en la quinta etapa (8.62- 12.91 mm).

Si bien el crecimiento del pistilo es continuo en los tres morfos, una vez que las diferencias surgen se mantienen a lo largo de las respectivas trayectorias de crecimiento. En *Pin* el pistilo crece más que *Thrum*. Al igual que en las homostílicas pero, su pistilo nunca rebasa a el de *Pin*. Por lo que sus valores son intermedios a los morfos distílicos (Figura 6a). Conforme avanza el desarrollo de la flor el crecimiento disminuye y con ello también se ralentiza el crecimiento del pistilo. Lo que es evidente en las últimas etapas de cada morfo (Figura 5. Tablas a1, b1y c1 del Apéndice).

6.1.2. Longitud del ovario

Los valores de la longitud del ovario muestran fluctuaciones entre los morfos a lo largo de las etapas. Las variaciones no muestran diferencias significativas entre los morfos por lo que no hay una tendencia que permita distinguir el tipo floral (Figura 6b; Tablas a2, b2 y c2 del Apéndice). A excepción de la etapa 13 al comparar *Pin* y *Thrum*. Sin embargo, la diferencia no se mantiene en las subsecuentes etapas.

6.1.3. Longitud del estilo

El crecimiento estilar se comporta de igual manera que el pistilo, en los tres morfos es similar en las primeras tres etapas, no hay diferencias por lo que es homomórfico (Tablas a3, b3 y c3 del Apéndice). Estas surgen en la cuarta etapa (6.47-8.61 mm; $P < 0.01$). En esta etapa el morfo *Pin* tiene un crecimiento de 4.12 ± 0.58 mm, mientras que *Thrum* es de 2.08 ± 0.14 mm. Sin embargo en las flores homostílicas la diferencia surge después en la quinta etapa (8.62- 12.91 mm), con un crecimiento de 3.41 ± 0.49 mm.

Luego de que las diferencias surgen se mantienen a lo largo de las etapas, formando trayectorias morfoespecíficas. El estilo en *Pin* crece más en comparación con los otros morfos. Mientras que el estilo de las homostílicas crece, más que *Thrum* pero, sin sobrepasar a *Pin* (Figura 6c). El pistilo de *Thrum* en etapas de anthesis de la novena a la quinceava parece disminuir el crecimiento (Figura 6 y Tabla 1 del Apéndice).

6.1.4. Longitud del estigma

El crecimiento de esta estructura no tiene diferencias significativas ($P= 0.3155$) para ninguno de los tres tipos florales (Apéndice, Tablas a4, b4 y c4). El crecimiento es similar entre los morfos, ya que en la mayoría de las etapas los valores se sobreenlapan (Figura 6d y Tabla 1 del Apéndice).

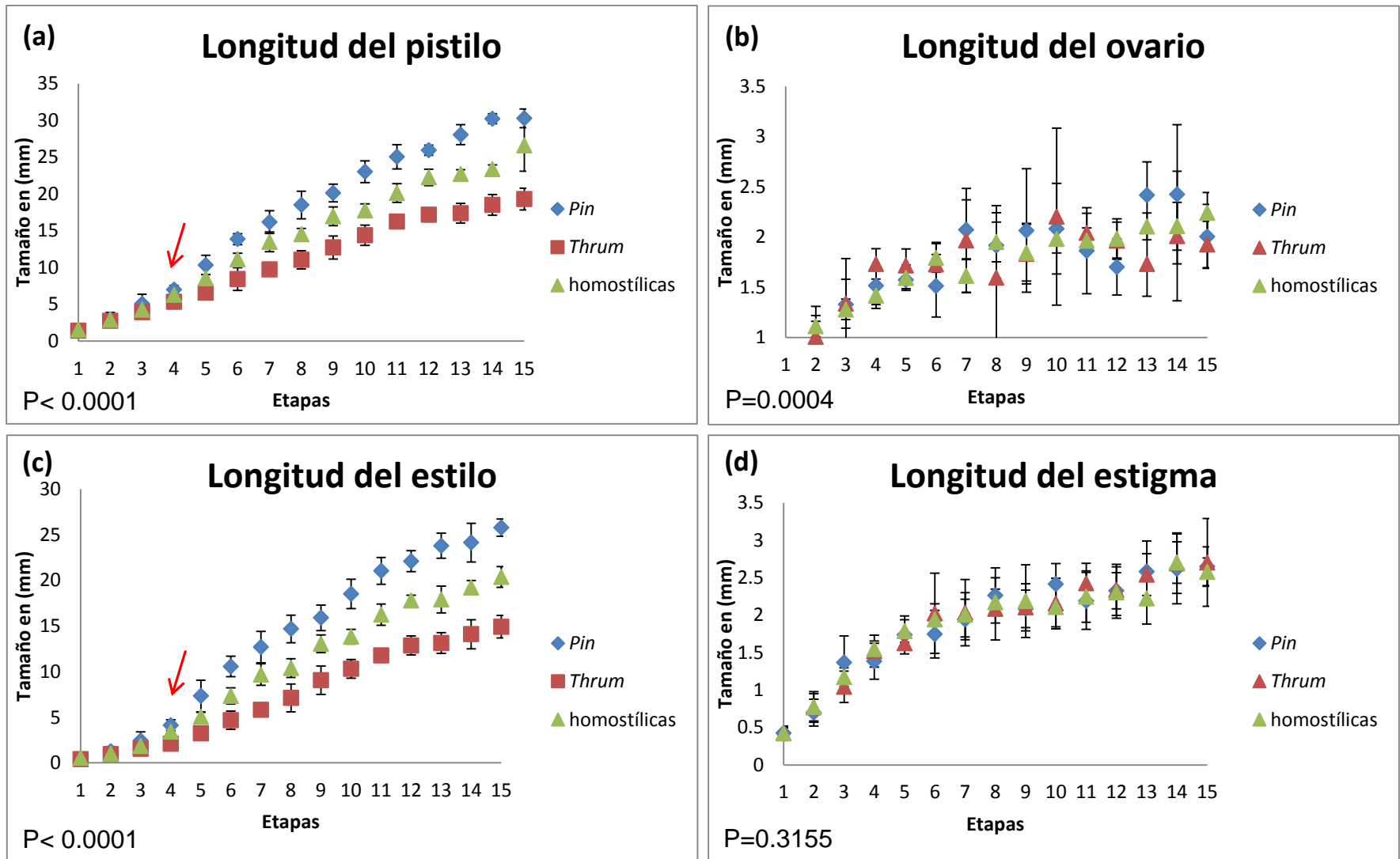


Figura 6. Gráficas de los promedios por etapas de los caracteres sexuales asociados a la función femenina para cada morfo.

a) Longitud del pistilo, **b)** Longitud del ovario, **c)** Longitud del estilo y **d)** Longitud del estigma.

N= 450 Flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y 150 para la homostilica. Gráficas de promedio por etapas para ambos morfos. Barras verticales indican \pm una desviación estándar. En flechas rojas se indica la divergencia en el crecimiento, y donde es posible diferenciar el morfo que presenta el botón floral. En la parte inferior izquierda se indica el valor de P.

6.2. Caracteres florales masculinos

6.2.1. Longitud del estambre

Existen diferencias significativas ($P < 0.0001$) en los tres tipos florales; de la primera etapa a la quinta, no hay diferencias en el crecimiento del estambre ($P > 0.05$), es decir es homomórfico en flores heterostílicas y homostílicas (Tablas a5, b5 y c5 del Apéndice).

En la sexta etapa (12.91-15.06 mm) surgen diferencias en el crecimiento ($P < 0.05$): El morfo *Pin* tiene un crecimiento de 9.75 ± 0.65 mm mientras que *Thrum* es de 11.83 ± 0.87 mm. Es aquí donde se establece el nivel de la posición masculina dentro de las flores distílicas (Ver Figura 7a, flecha roja). En esta misma etapa también hay una diferencia entre *Pin* y la homostílica.

A partir de la sexta etapa es notorio que el crecimiento del estambre es mayor en *Thrum* con respecto a los otros morfos, y esto se mantiene hasta la antesis. Si bien, se observa que para *Pin* y las homostílicas el estambre tiene un crecimiento continuo aunque más lento (Figura 7a).

Por otra parte el crecimiento del estambre al comparar los morfos *Thrum* y las flores homostílicas es similar hasta la etapa ocho, donde existen diferencias significativas (Figura 7a; Tablas a5, b5 y c5 del Apéndice).

6.2.2. Longitud del filamento

Hay diferencias significativas para el crecimiento de este carácter ($P < 0.0001$). En las primeras cinco etapas los tres morfos florales tienen un crecimiento muy similar (Figura 7b). El morfo *Pin* tiene un crecimiento de 6.48 ± 1.12 mm, *Thrum* de 6.57 ± 0.66 mm y homostílica 6.58 ± 1.01 mm (Apéndice Tabla 2).

Es en la etapa seis donde existe una diferencia en el crecimiento (*Pin* 8.41 ± 0.57 mm, *Thrum* 10.16 ± 0.84 y homostílica 9.34 ± 0.39 mm), y es en esta misma etapa donde *Thrum* comienza a tener los valores más altos, en comparación con los otros morfos (Figura 7b, flecha roja). La diferencia entre *Pin* y las flores homostílicas surge en la etapa siete, y al comparar el morfo *Thrum* y las flores homostílicas no hay diferencias significativas hasta la etapa ocho (Tablas a6, b6 y c6 del Apéndice).

6.2.3. Longitud de la antera

En este rasgo floral existen diferencias significativas ($P < 0.001$) para los tres tipos florales; sin embargo, de la primera a la tercera etapa no hay diferencias significativas ($P > 0.05$). El crecimiento en la etapa tres para *Pin* es de 2.70 ± 0.43 mm, para *Thrum* es de 2.57 ± 0.16 mm y para la homostílica es de 2.59 ± 0.21 mm (Figura 7c; Apéndice Tabla 2).

En las siguientes etapas el crecimiento de la antera muestra fluctuaciones entre los morfos, es decir no hay una tendencia clara en la trayectoria de crecimiento para la entera, que permita establecer una diferencia entre los morfos (Figura 6c), ya que hay valores semejantes entre si (Apéndice Tabla 2 y Tablas a7, b7 y c7).

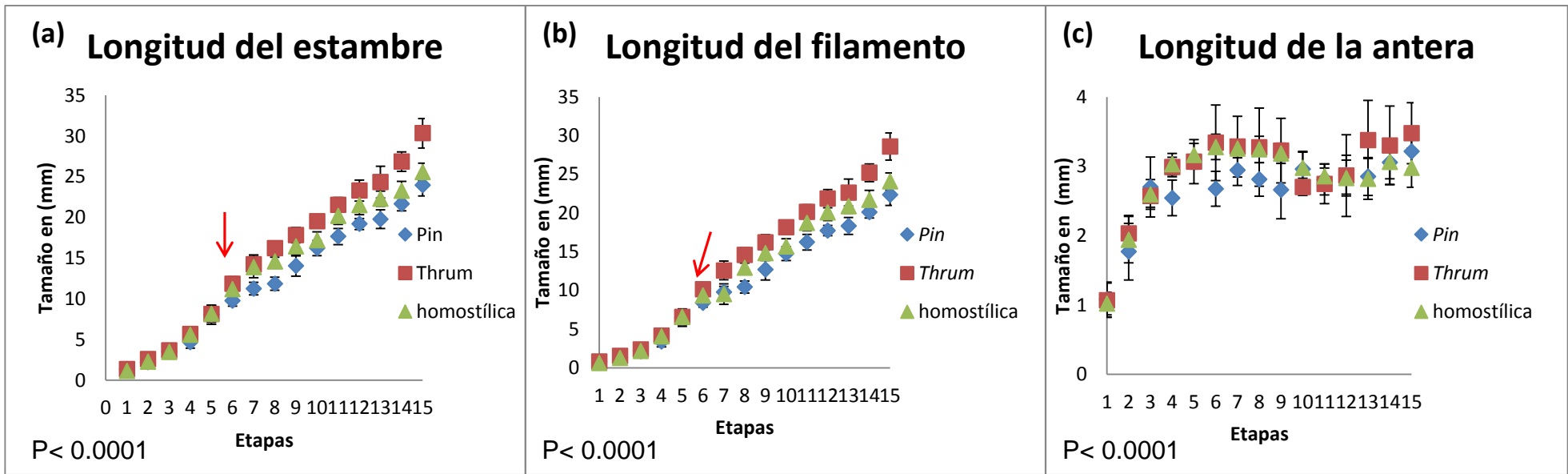


Figura 7. Gráficas de los promedios por etapas de los caracteres sexuales asociados a la función masculina para cada morfo.

a) Longitud del estambre, **b)** Longitud del filamento y **c)** Longitud de la antera.

N= 450 Flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y 150 para la homostilica. Gráficas de promedio por etapas para ambos morfos. Barras verticales indican \pm una desviación estándar. En flechas rojas se indica la divergencia en el crecimiento, y donde es posible diferenciar el morfo que presenta el botón floral. En la parte inferior izquierda se indica el valor de P.

6.3. Caracteres florales asociados al perianto

6.3.1. Longitud de la corola

El crecimiento es similar y continuo durante el desarrollo (Figura 8a). Desde la primera etapa (*Pin* 1.59 ± 0.29 mm, *Thrum* 1.46 ± 0.20 mm y homostílica 1.39 ± 0.27 mm), y hasta la última etapa (*Pin* 30.62 ± 1.13 mm, *Thrum* 32.75 ± 1.05 mm y homostílica 31.47 ± 1.29 mm), los valores se traslapan (Apéndice Tabla 3).

Aunque este carácter tiene diferencias, son puntuales y no marcan una divergencia clara entre los morfos (Tablas a8, b8 y c8 del Apéndice). Las diferencias se presentan en las flores distílicas, en las etapas 11 y 15 ($P < 0.01$ y $P < 0.001$ respectivamente). Y en la etapa 14 ($P < 0.05$) al comparar *Thrum* y las homostílicas.

6.3.2. Ancho de la corola

El crecimiento para los tres morfos durante las primeras cuatro etapas es homomórfico (Figura 7b). El crecimiento en el morfo *Pin* es de 1.91 ± 0.35 mm, en *Thrum* es de 1.95 ± 0.21 mm y en las flores homostílicas es de 2.02 ± 0.29 mm. Sin embargo, en las siguientes etapas los valores varían (Figura 7b). Al comparar las variaciones entre los morfos distílicos, y las flores *Thrum* y las homostílicas, no son significativas (Tablas a9 y c9 del Apéndice). Pero al contrastar el crecimiento de *Pin* y homostílica (Tabla b9 del Apéndice) si hay diferencias significativas, en las etapas cinco, seis, nueve y diez ($P < 0.05$, $P < 0.05$, $P < 0.001$ y $P < 0.05$ respectivamente).

6.3.3. Parte baja de la corola

En las primeras seis etapas la trayectoria del crecimiento es similar ($P > 0.05$), los valores se sobrelapan en los tres tipos florales (Figura 8c y Tabla 3 del Apéndice). Pero a partir de la etapa siete hay una diferencia en el crecimiento (*Pin* 8.99 ± 0.68 mm, *Thrum* 11.86 ± 1.03 mm y homostílica 8.95 ± 1.33 mm), en las subsecuentes etapas *Thrum* posee los valores más altos, seguido de las flores homostílicas y el morfo *Pin* que tiene los valores más bajos para este carácter (Figura 8c).

En la séptima etapa los valores de las flores distílicas divergen (Ver flecha roja de la Figura 8; $P < 0.001$), al igual que los valores entre los morfos *Pin* y las homostílicas (Tablas a10, b10 del Apéndice), estas diferencias se mantienen durante la antesis. Sin embargo, la divergencia entre *Thrum* y las homostílicas se da después, en la décima etapa y se sostiene hasta la última a excepción de la 11 (Tabla c10 del Apéndice).

6.3.4. Parta alta de la corola

Las patrones de crecimiento en la parte alta son semejantes entre los morfos ($P > 0.05$), hasta la etapa cinco (Ver flecha roja de la Figura 8d) donde el crecimiento difiere. El morfo *Pin*, tiene un crecimiento de 3.35 ± 0.38 mm, mientras que *Thrum* crece un 2.22 ± 0.28 mm y la homostílica 2.35 ± 0.20 mm. De esta etapa en adelante *Pin* tiene los valores más altos con respecto a los otros morfos (Tabla 3 del Apéndice y Figura 8d).

Y es en la quinta etapa donde el crecimiento entre las flores distílicas difiere, al igual que entre el morfo *Pin* y las homostílicas (Tablas a11 y b11 de Apéndice). Al comparar *Thrum* y la homostílica, la diferencia surge después, en la etapa nueve (Tabla c11 del Apéndice). Una vez que las diferencias en el crecimiento se inician se mantiene hasta la antesis (Figura 8d).

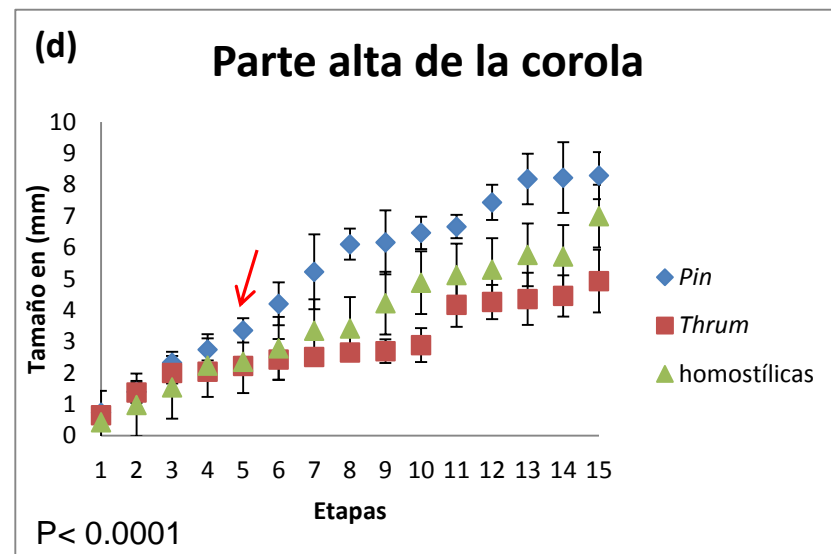
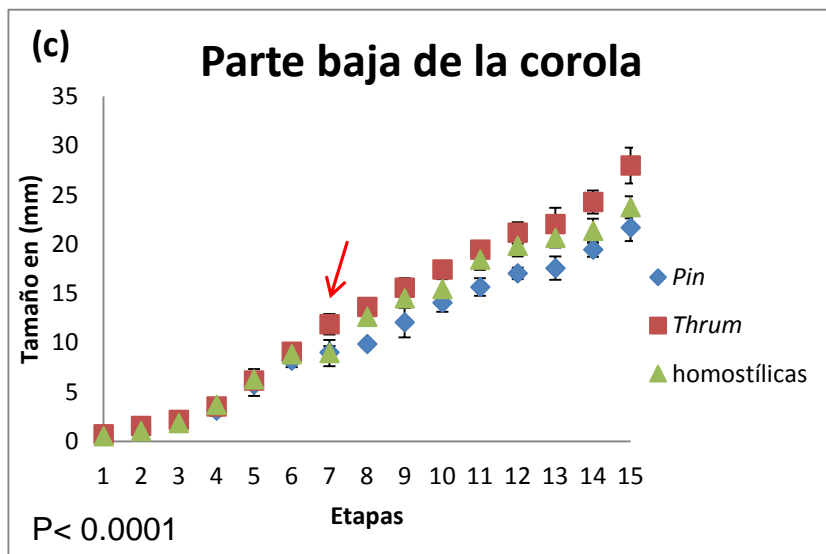
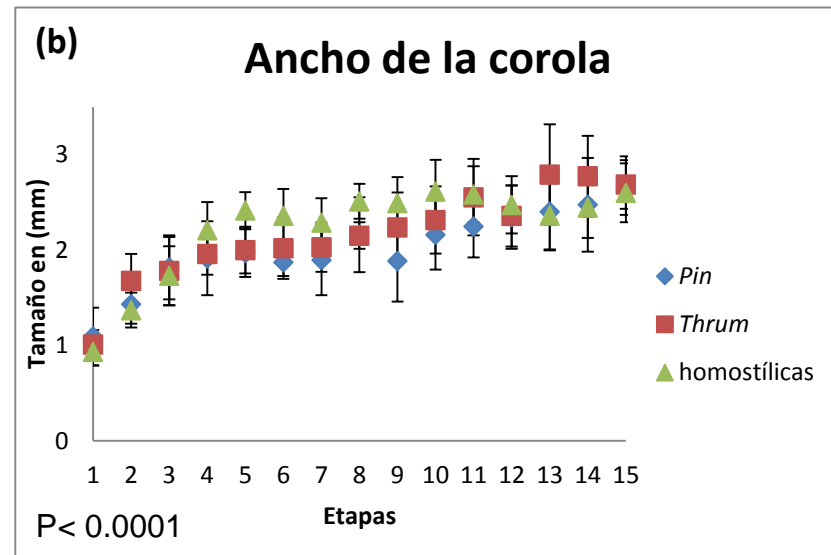
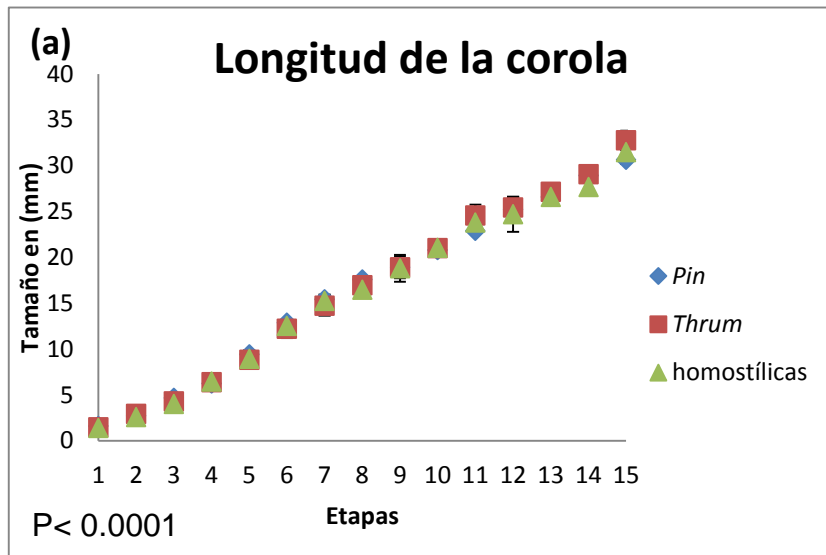


Figura 8. Gráficas de los promedios por etapas de los caracteres sexuales asociados al perianto para cada morfo.

a) Longitud de la corola, b) Ancho de la corola, c) Parte baja de la corola y d) Parte alta de la corola.

N= 450 flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 flores y 150 para la homostílica. Las barras verticales, indican \pm una desviación estándar, en flecha roja se señala el surgimiento de las diferencias en el crecimiento. En la parte inferior izquierda se indica el valor de P.

6.4. Correlaciones

6.4.1. Etapas-pistilo

Existe una relación positiva entre la longitud del pistilo y las etapas para los tres tipos florales. *Pin* $R^2 = 0.9166$, *Thrum* $R^2 = 0.9367$ y homostílica $R^2 = 0.9295$, para las primeras dos etapas existe un traslape de valores, es decir un crecimiento homomórfico, en la etapa tres el ritmo de crecimiento diverge un poco (Figura 9). Se puede apreciar también que la línea de tendencia de los valores de las flores homostílicas queda por en medio de las tendencias de los morfos *Pin* y *Thrum*.

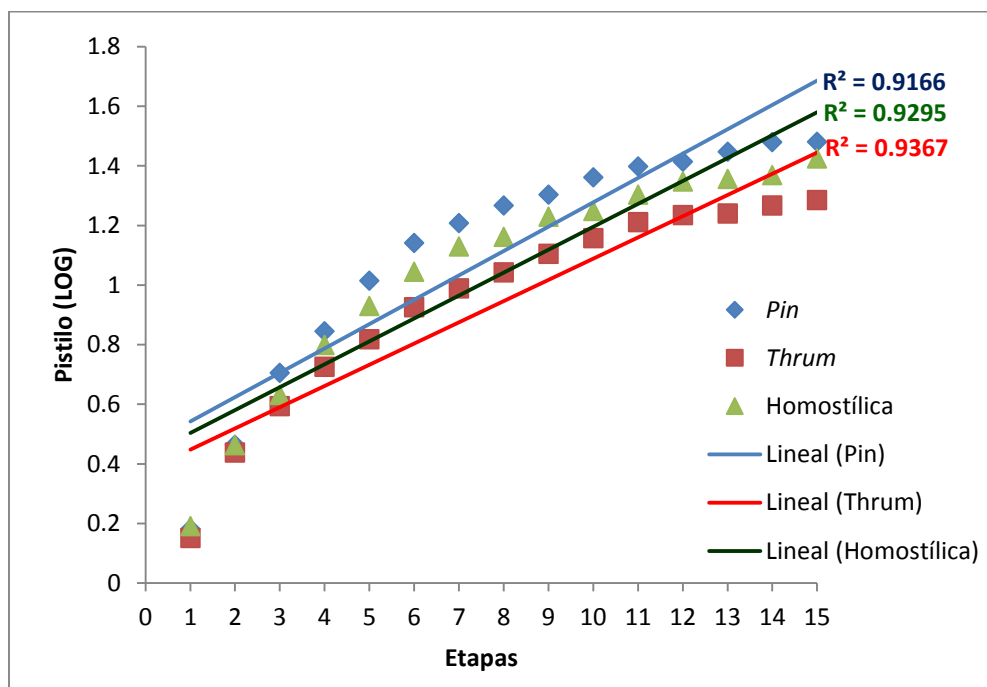


Figura 9. Regresión lineal etapas-pistilo.

N=450 flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y para la homostílica 150.

6.4.2. Etapas-filamento

Hay una correlación positiva entre el crecimiento del filamento y las etapas para los tres morfos. El valor de R^2 para *Pin* es de 0.9289, en *Thrum* de 0.9267 y para homostílica de 0.9166. La divergencia en la longitud del filamento de los morfos distílicos surge en la etapa seis y se mantiene hasta la antesis. Las flores homostílicas tienen valores intermedios a *Pin* y a *Thrum*. Sin embargo, la línea de tendencia de las homostílicas se acerca más al morfo *Pin* (Figura 10).

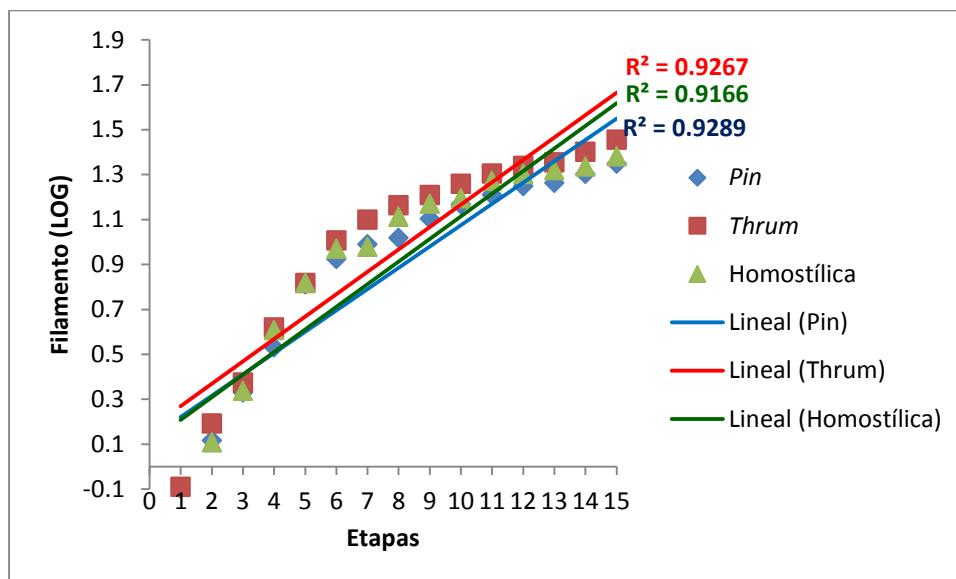


Figura 10. Regresión lineal etapas-filamento.

N=450 flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y para la homostílica 150.

6.4.3. Filamento-pistilo

Se tiene correlaciones altas, con un valor de R^2 para la longitud del pistilo de *Pin* de 0.9970, *Thrum* de 0.9943 y homostílica de 0.9981, existe una relación fuerte entre estos caracteres florales. La separación temprana en el patrón de crecimiento filamento-pistilo, surge entre los morfos *Pin* y *Thrum*, donde existe una posición diferencial entre el pistilo y el filamento. Hay hercogamia a lo largo del desarrollo floral, la cual surge en la etapa cuatro. Las flores homostílicas tienen valores intermedios entre las tendencias de *Pin* y de *Thrum*, Sin embargo, los valores del crecimiento del pistilo se acercan más al morfo *Pin* (Figura 11).

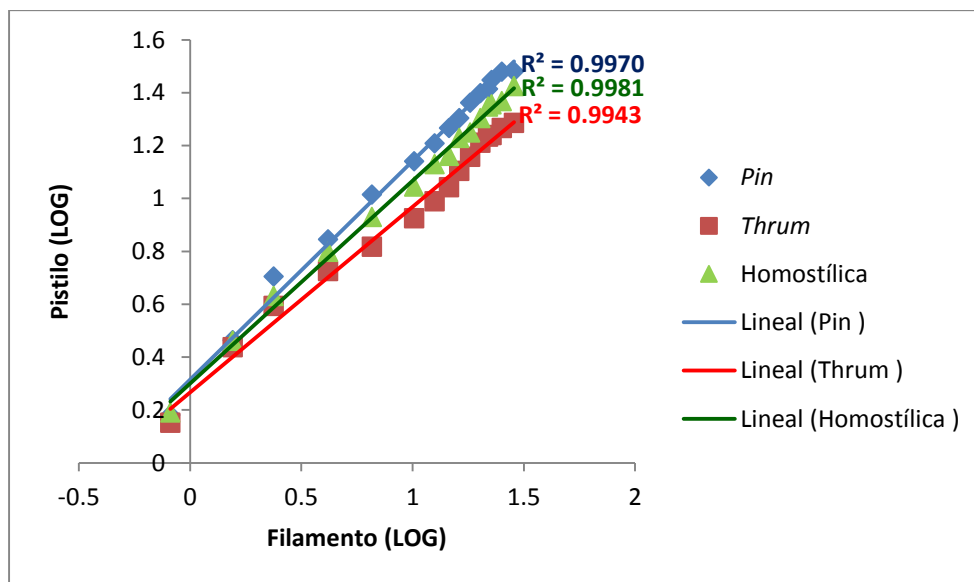


Figura 11. Regresión lineal filamento-pistilo.

N=450 flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y para la homostílica 150.

6.4.4. Etapas-longitud de la corola

Existe una relación para estos parámetros comparados, el valor de R^2 para *Pin* es de 0.9287, *Thrum* 0.9365 y homostílica 0.9271, donde se aprecia un traslape de valores. Lo cual implica que la longitud de la corola crece de manera similar, sin tomar en cuenta el morfo floral (Figura 12).

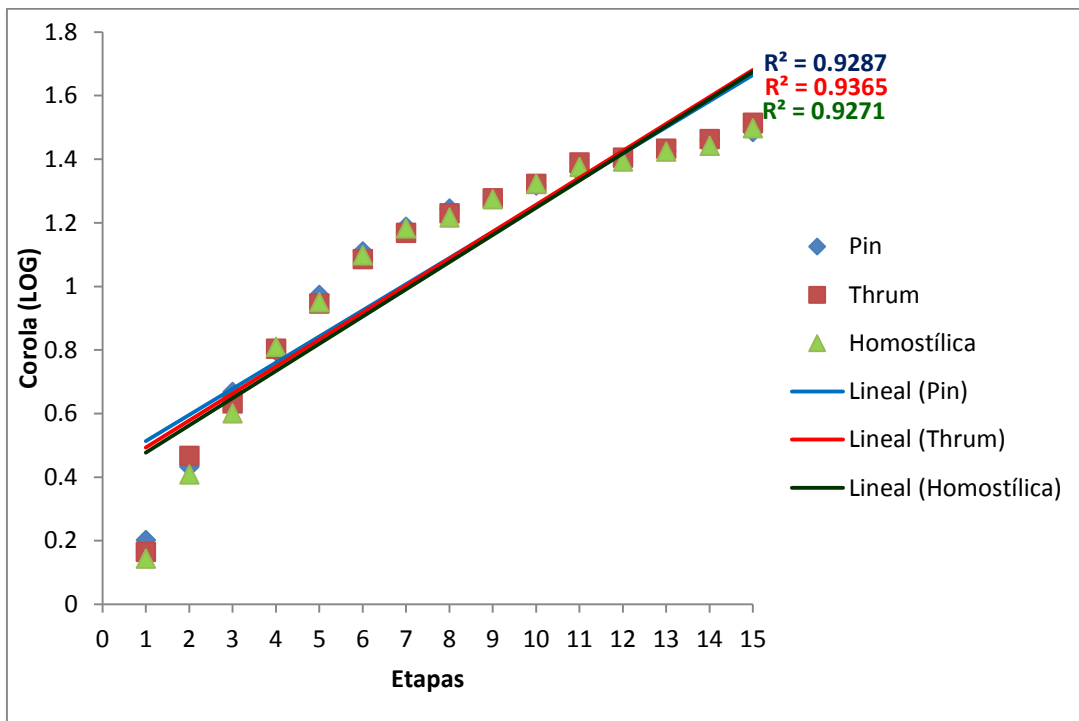


Figura 12. Regresión lineal etapas- longitud de la corola.

N=450 flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y para la homostílica 150.

6.4.5. Longitud de la corola- filamento

Ambos caracteres florales están fuertemente asociados, debido a la adnación del filamento a la corola. Los valores de las R^2 son elevados para *Pin* (0.9962), *Thrum* (0.9981) y homostílica (0.9969). El patrón de crecimiento es similar para los tres tipos florales, hasta la etapa cuatro ya que en la etapa cinco divergen, a partir del cual *Thrum* adquiere los valores más altos. La tendencia lineal diverge desde el inicio entre los morfos *Pin* y *Thrum*. Sin embargo, los valores de las flores homostílicas no divergen de la tendencia del morfo *Pin*, y de hecho los valores se traslapan. (Figura 13).

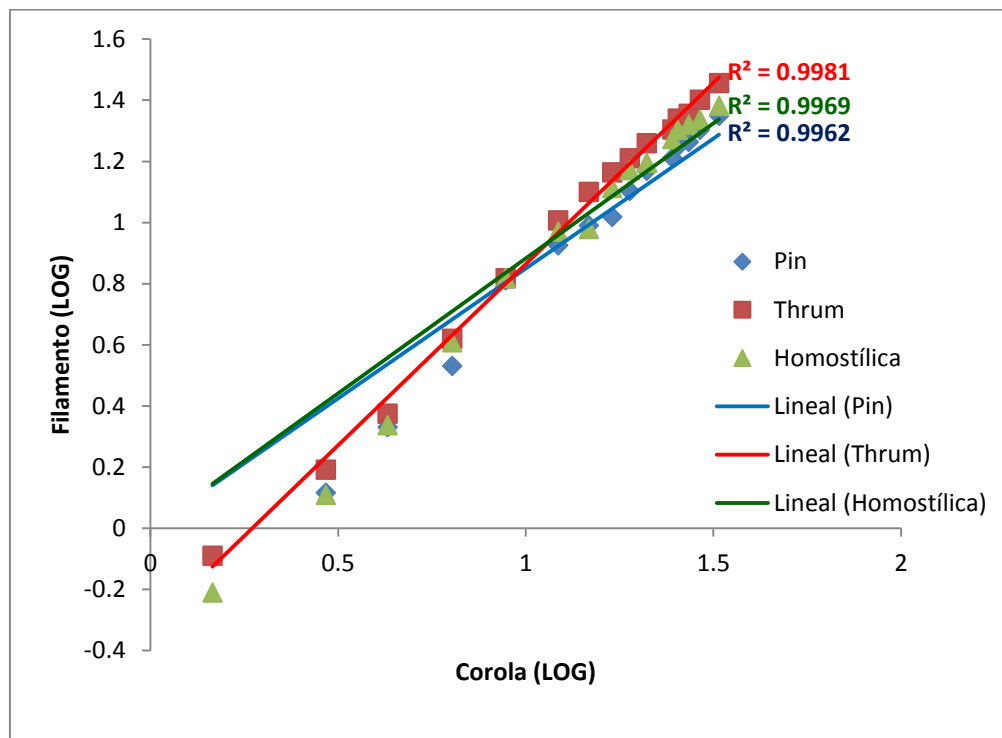


Figura 13. Regresión lineal longitud de la corola-filamento.

N=450 flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y para la homostílica 150.

6.4.6. Parte baja de la corola- filamento

Existe una correlación alta en los tres tipo florales, ($R^2= 0.9974$ para *Pin*, *Thrum* 0.9993 y homostílica 0.9964). El crecimiento es muy parecido entre morfos; sin embargo, se puede ver que *Thrum*, tiene los valores más altos. La línea de tendencia de las flores homostílicas se acerca a la del morfo *Pin* (Figura 14).

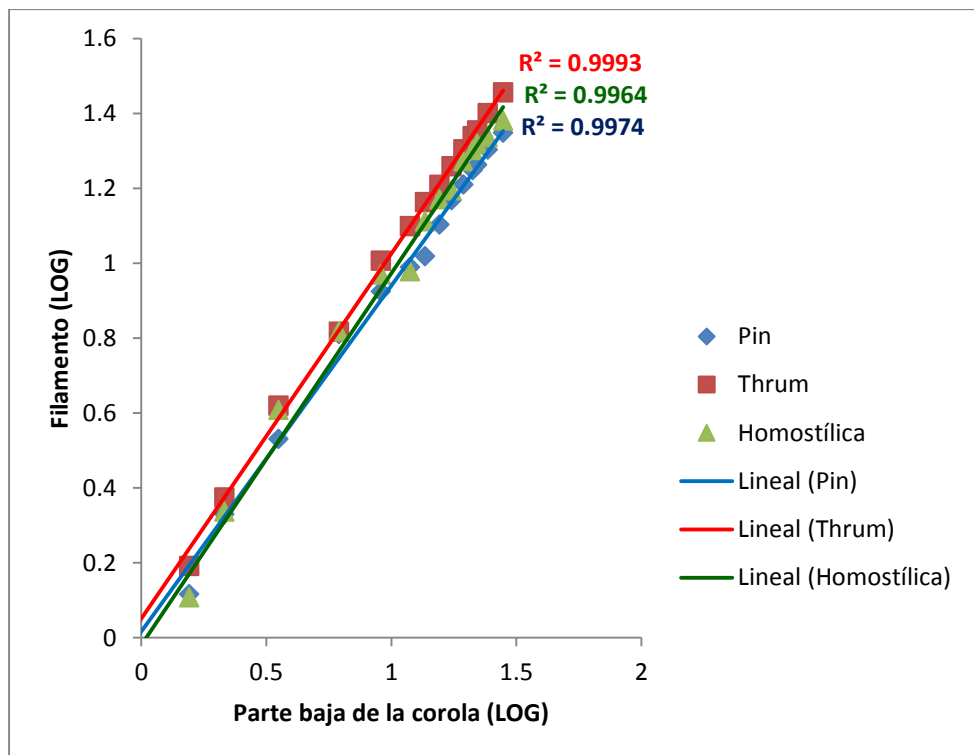


Figura 14. Regresión lineal parte baja- filamento.

N=450 flores, para *Pin* 150, para *Thrum* 150 y para la homostílica 150.

6.5. Índice de reciprocidad (R)

Con base en el promedio de la longitud del pistilo y los estambres de los morfos *Pin* y *Thrum* para cada etapa, se obtuvo el índice de reciprocidad para los caracteres largos y los caracteres cortos (Tabla 4).

Tabla 4. Índice de reciprocidad de los morfos *Pin* y *Thrum* en cada etapa

	Índice de reciprocidad para estambres y pistilos largos	Índice de reciprocidad para estambres y pistilos cortos
Etapa	(EL)-(PL)/(EL)+(PL)	(EC)-(PC)/(EC)+(PC)
1	R=(1.348)-(1.518)/(1.348)+(1.518)=- 0.059	R=(1.340)-(1.418)/(1.340)+(1.418)=- 0.028
2	R=(2.571)-(2.910)/(2.571)+(2.910)=- 0.061	R=(2.192)-(2.743)/(2.192)+(2.743)=- 0.116
3	R=(3.659)-(5.075)/(3.659)+(5.075)=- 0.162	R=(3.490)-(3.926)/(3.490)+(3.926)=- 0.058
4	R=(5.663)-(7.002)/(5.663)+(7.002)=- 0.105	R=(4.668)-(5.321)/(4.668)+(5.321)=- 0.065
5	R=(8.108)-(10.339)/(8.108)+(10.339)=- 0.120	R=(8.015)-(6.576)/(8.015)+(6.576)= 0.098
6	R=(11.839)-(13.850)/(11.839)+(13.850)=- 0.078	R=(9.752)-(8.423)/(9.752)+(8.423)= 0.073
7	R=(14.222)-(16.163)/(14.222)+(16.163)=- 0.063	R=(11.249)-(9.754)/(11.249)+(9.754)= 0.071
8	R=(16.220)-(18.495)/(16.220)+(18.495)=- 0.065	R=(11.849)-(11.042)/(11.849)+(11.042)= 0.035
9	R=(17.827)-(20.132)/(17.827)+(20.132)=- 0.060	R=(14.026)-(12.727)/(14.026)+(12.727)= 0.048
10	R=(19.508)-(23.032)/(19.508)+(23.032)=- 0.082	R=(16.227)-(14.379)/(16.227)+(14.379)= 0.060
11	R=(21.536)-(25.031)/(21.536)+(25.031)=- 0.075	R=(17.646)-(16.255)/(17.646)+(16.255)= 0.041
12	R=(23.297)-(25.951)/(23.297)+(25.951)=- 0.053	R=(19.188)-(17.162)/(19.188)+(17.162)= 0.055
13	R=(24.334)-(28.049)/(24.334)+(28.049)=- 0.070	R=(19.771)-(17.375)/(19.771)+(17.375)= 0.064
14	R=(26.862)-(30.220)/(26.862)+(30.220)=- 0.058	R=(21.647)-(18.504)/(21.647)+(18.504)= 0.078
15	R=(30.343)-(30.279)/(30.343)+(30.279)= 0.001	R=(23.965)-(19.300)/(23.965)+(19.300)= 0.107

N= 300 flores. Para *Pin* 150 y para *Thrum* 150. En cada etapa el número de flores medidas es n=10.* A partir de la etapa nueve todas las flores están en antesis. Índice de reciprocidad de Richards y Koptur (1993), donde E es la longitud de los estambres, P la longitud de los pistilos, C es corto y L de largo. La hercogamia recíproca perfecta corresponde a un valor de R= 0 y, no perfecta diferente de este valor. En negritas está indicado el valor de R.

En el caso de las flores homostílicas no se puede sacar el índice de reciprocidad de Richard y Koptur (1993), ya que es solo para flores distílicas. Por ello se optó por comparar las longitudes de los pistilos y los estambres por etapa, mediante una *t-student* (Tabla 5).

Tabla 5. Prueba de *t-student* para los promedios del estambre y el pistilo en las flores homostílicas por etapa.

Etapa	Pistilo	Estambre	t	P	Sumario
1	1.553	1.126	7.367	<0.0001	***
2	2.900	2.255	9.847	<0.0001	***
3	4.280	3.471	11.30	<0.0001	***
4	6.294	5.577	3.645	0.0054	ns
5	8.522	8.165	1.391	0.1977	ns
6	11.10	11.17	0.231	0.8221	ns
7	13.48	13.90	0.616	0.5532	ns
8	14.52	14.57	0.288	0.779	ns
9	16.97	16.42	2.805	0.020	*
10	17.76	17.17	1.071	0.312	ns
11	20.13	20.17	0.116	0.909	ns
12	22.25	21.50	2.976	0.0155	*
13	22.71	22.30	1.643	0.1348	ns
14	23.38	23.25	0.305	0.7671	ns
15	26.60	25.57	1.092	0.3031	ns

N=150 flores homostílicas, 10 por cada etapa. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), y *** (P<0.001).

Existen diferencias estadísticamente significativas en las flores homostílicas de la primera etapa y hasta la cuarta, en las siguientes etapas no existen diferencias significativas a excepción de las etapas nueve y doce, lo que sugiere que en etapas de anthesis generalmente no existe una diferencia en la longitud de los estambres y los pistilos que indique hercogamia.

VII. Discusión

En este trabajo se determinó que *B. ternifolia*, es una planta distíllica que presenta hercogamia recíproca y tiene diversos polimorfismos florales como: longitud del pistilo, estilo, estambre, filamento, parte alta y baja de la corola los cuales se establecen en diferentes etapas del desarrollo floral. El papel de estos polimorfismos por una parte, es determinar la hercogamia, y por otra es reforzar el sistema reproducción cruzada entre los morfos. La hercogamia surge inicialmente en los rasgos florales femeninos (pistilo) y posteriormente en los masculinos.

7.1. Rasgos florales asociados a la funcionalidad femenina a lo largo del desarrollo floral

Los rasgos florales femeninos que difieren entre los morfos en *B. ternifolia* son la longitud del pistilo y del filamento. El estilo es el único tejido que contribuye a la diferencia en el tamaño del pistilo ya que el estigma y el ovario no presentan diferencias ente los morfos.

Para otras especies se ha reportado al estigma como polimorfismo floral al igual que el ovario (Richards y Koptur, 1993; Hernández y Ornelas, 2003; Suárez, 2013), pero en *B. ternifolia* no se presentaron cambios.

Longitud del pistilo. Trabajos morfométricos durante el desarrollo floral reportan que comúnmente el pistilo en *Pin* y *Thrum* crece de manera similar cuando los botones están en etapas tempranas, por ejemplo en *Guettarda scabra* (Richards y Koptur, 1993), *Palicourea padifolia* (Hernández y Ornelas, 2007), *Lithospermum*

multiflorum y *L. cobrense* (Cohen *et al.*, 2012), y en *Primula vulgaris* (Webster y Gilmartin, 2006). En poblaciones trimórficas (con plantas *Pin*, *Thrum* y homostílicas) sucede lo mismo, sin importar el morfo el pistilo crece a la misma tasa (Li y Johnston, 2001 y 2010). Al igual que en este trabajo (Figura 6a).

En un trabajo anterior Faivre, (2000) reportó que los morfos distílicos de *B. ternifolia* tienen un patrón de crecimiento similar durante el desarrollo temprano del botón floral. Una vez alcanzando los 10 mm de longitud en el botón floral, el crecimiento del pistilo difiere, siendo mayor en *Pin* que en *Thrum*. En este estudio el crecimiento en los tres morfos es homomórfico en etapas tempranas. La diferencia en las flores distílicas surge cuando el botón alcanza un tamaño de 6.47-8.61 mm. Esto probablemente se deba a que, las tasas de elongación y división celular difieran no solo entre la especie sino entre poblaciones (Richards y Barrett, 1984; Li y Johnston, 2010).

La divergencia temprana en las trayectorias ontogenéticas en el pistilo de *B. ternifolia* explican en parte la variación morfo específica en la antesis (Figura 6a). En diversas especies heterostílicas sucede lo mismo (Richards y Koptur, 1993; Barrett *et al.*, 2000b; Li y Johnston, 2001; Hernández y Ornelas, 2007). Otro factor a considerar en la variación en el tamaño del pistilo es la plasticidad fenotípica en la expresión de la hercogamia (Ver Fig. 2. de Barrett y Richards, 1990; Herlihy y Eckert, 2005; Wolff y Lied-Shumann, 2007; Vallejo-Marín y Barrett, 2009), que pueden ser el resultado de la presión y el papel de los polinizadores al interactuar con los órganos sexuales (Webb y Lloyd, 1986; Barrett *et al.*, 1997; Faivre y McDade, 2001; Barrett, 2002; Hernández, 2006; Wolff y Lied-Shumann, 2007;

Valois-Cuesta *et al.*, 2009; Morales *et al.*, 2012). Hernández, (2006) reporta que el gremio de los colibríes que usualmente visita a *B. ternifolia* difiere en la talla de sus picos (largos o cortos). Observa que si el número de polinizadores incrementa, también lo hace el tamaño de la corola y la longitud de los órganos sexuales (pistilos y estambres). De tal forma que la hercogamia disminuye, pues las plantas ofrecerán varios tipos de morfología que satisfaga a los polinizadores. Es posible también que las diferencias en el pistilo se deban a factores genéticos como la presencia de genes modificadores del tamaño del estilo (López, 2007). Ganders (1975) en *Mitchella repens* (Rubiaceae) reporta que además de los morfos *Pin* y *Thrum* existe una homostílica, siendo que los morfos distílicos son autocompatibles y compatibles con el morfo opuesto, mientras que la homostílica no es autocompatible, sólo forma semillas al cruzarla con *Pin*. Por lo que se considera que las homostílicas representan flores *Thrum* con un pistilo largo, al no haber evidencia de que la homostílica haya surgido por recombinación se atribuye que su anormal longitud pistilar es causado por genes modificadores del estilo.

Dentro de la REPSA López, (2007) establece que para *B. ternifolia* existen cuatro morfos florales *Pin*, *Thrum*, homostílicas largas y cortas. Atribuye que la variedad en el tamaño del pistilo se debe a genes modificadores del estilo, debido a que la homostílica larga presenta una ornamentación en el grano del polen semejante a la de *Pin*, y la corta semejante a *Thrum*. No obstante, para asegurar que se tratan de genes modificadores del estilo, es necesario realizar estudios en el sistema de compatibilidad de las homostílicas, lo cual hasta el momento no se ha realizado.

Factores epigenéticos pueden causar variaciones en este rasgo. En *Lythrum salicaria* (Lytheraceae), Mal y Lovett-Doust (2005), determinan que la humedad del suelo altera la longitud de la inflorescencia, rasgos vegetativos y reproductivos también son modificados, en suelos con poca humedad se reduce la separación estigma-antera, lo cual está directamente relacionado con la longitud del pistilo. Puede ser ésta una de las razones por las que en temporada de lluvia, dentro de la REPSA se encontraron flores con un mayor tamaño.

Además de este factor, otros pueden influir en la longitud del estilo. Como el daño por herbivoría, que altera el fenotipo floral, y puede reducir el tamaño de la flor (Elle y Hare, 2002). Si el daño es severo, hay menos recursos (fotosintatos) que se destinen a la reproducción. Por lo que se puede reducir tanto el despliegue floral como la talla en la flor, y al ocasionar ésto, las longitudes de los órganos sexuales también pueden ser afectados. En *B. ternifolia* Torres, (2007) estudiando el efecto de la herbivoría determinó que tiene un efecto negativo en el forrajeo de los colibríes, en la cantidad de néctar y en la producción de semillas. Sin embargo, aún se desconoce si altera la hercogamia.

La longitud del pistilo de *B. ternifolia* en antesis es variable, no solo en flores distílicas (Faivre, 2000; Faivre y McDade, 2001; Hernández 2006; López, 2007; Guzmán *et al.*, 2012; Romero, 2013) sino también en las flores homostílicas. Debido en gran medida, a la amplitud en el tamaño floral durante las etapas de antesis (con flores de 19.37 a 34.43 mm de longitud Ver Tabla 3). Dicho lo anterior, es evidente la relación positiva entre las etapas-pistilo (Figura 9). Un

incremento en la talla floral (etapas) conlleva un aumento pistilar (Faivre y McDade, 2001; Hernández y Ornelas, 2003 y 2007).

Por otro lado López, (2007), reporta que la correlación filamento-pistilo en *B. ternifolia* es positiva en ambos morfos, siendo más alta en *Thrum*. En este trabajo, los resultados muestran que las homostílicas tienen el valor más alto en comparación con *Pin* y *Thrum* (Figura 11). Quizás se deba a que las flores homostílicas el crecimiento del pistilo y filamento, es a la par. La falta de hercogamia puede conllevar a incrementar la autopolinización. No se efectuaron cruces en ningún morfo; sin embargo, por lo general las homostílicas suelen ser autocompatibles e inclusive pueden formar frutos con los morfos distílicos (Barrett y Richards, 1990; Sakai y Wright, 2008; Consolaro *et al.*, 2011).

La hercogamia en *B. ternifolia* surge inicialmente en los caracteres asociados a la funcionalidad femenina (estilo, Figura 6c) y posteriormente lo hace en los caracteres masculinos (filamento, Figura 7a), manteniéndose a lo largo del desarrollo. De acuerdo con ello Lloyd y Webb (1992), asumen que el primer paso en la evolución de la heterostilia es la evolución de un polimorfismo en el estilo más que en el estambre, ya que la evolución de un polimorfismo hercogámico en la longitud del estigma requiere solamente de un paso evolutivo del ancestro (Ver Fig. 1 A-C de Lloyd y Webb, 1992). Una de las razones por las que el polimorfismo inicial se cree, sucede en el estilo y no en los estambres, es por el gran número de polimorfismos en la longitud del estilo como el dimorfismo en la altura del estilo (*Narcissus*, *Linum*, *Cordia*), la enantioestilia (*Solanum*, *Wachendorfia*, *Barbaretta*, *Monochoria*, *Heteranthera*), la flexistilia (*Alpina*,

Amomum, *Etilingera*), la inversostilia (*Hemimeris*), la distilia (*Turnera*, *Primula*, *Psychotria*, *Bouvardia*) y la tristilia (*Oxalis*, *Pontederia*, *Eichhornia*; Beryl, 1967; Ganders, 1979; Lloyd y Webb, 1992; Barrett *et al.*, 2000a; Barrett, 2002; Barrett, 2010; Suárez, 2013).

Además los casos de hercogamia reversa son menores (*Tubahia violacea*, *Narcissus triandrus*; Webb y Lloyd, 1986). Y se ha demostrado que las plantas con hercogamia de aproximación tienen una tasa de fecundación cruzada más alta que las de hercogamia reversa (Barrett, 2003; en López, 2007).

Asimismo, la gran separación de los estilos en la mayoría de las especies sugiere que hay una fuerte selección por segregar las posiciones del estilo independientemente de la posición del estambre (Lloyd y Webb, 1992).

Por otra parte, la divergencia temprana en la tasa de crecimiento (Figura 6c), parece explicar las diferencias observadas para la longitud del estilo en etapas de antesis. Posiblemente por un incremento en la elongación o en la división celular del estilo, o una combinación de ambas (Webster y Gilmartin, 2006). Al respecto Faivre, (2000) reporta que en *B. ternifolia* el crecimiento estilar que caracterizan a los morfos *Pin* y *Thrum* (dependiente de la tasa de elongación de la flor) puede desarrollarse por inhibición o aceleración en la tasa inicial de crecimiento.

7.2. Rasgos florales asociados a la funcionalidad masculina a lo largo del desarrollo floral

Los rasgos florales masculinos que difieren entre los morfos para *B. ternifolia* son la longitud del estambre y el filamento. Este último junto con la parte baja de la corola son los dos caracteres florales que contribuyen a la diferencia en el tamaño del estambre, ya que la antera no presenta diferencias entre los morfos.

Para otras especies se ha reportado que la longitud de la antera es un polimorfismo floral (Contreras y Ornelas, 1999; Valois-Cuesta *et al.*, 2011), pero en *B. ternifolia* no se presentaron cambios.

Longitud del estambre. En este trabajo el establecimiento de la hercogamia, en la posición masculina (Figura 7a) surge luego del establecimiento en la posición femenina (Figura 6a). Sin embargo, las trayectorias ontogenéticas inicialmente son similares en los tres morfos, esto es común en especies distílicas; *Lithospermum* (Cohen *et al.*, 2012), *Palicourea* (Hernández y Ornelas, 2007), *Amsinkia* (Li y Johnston, 2010), *Guettarda* (Richards y Koptur, 1993) *Primula* (Webster y Gilmartin, 2006), *Psychotria* y *Bouvardia* (Faivre, 2000). Las flores homostílicas poseen valores intermedios, al igual que la homostílica del género *Amsinkia* (Li y Johnston, 2010). Posiblemente se deba a que la tasa de crecimiento de este rasgo se mantiene constante, sin una aceleración o inhibición del crecimiento o división celular.

La diferencia en el crecimiento del estambre surge inicialmente en *Pin* y *Thrum*, y posteriormente en las homostílicas (Tabla c5 del Apéndice). Lo anterior nos habla

que en los morfos distílicos (*Pin* y *Thrum*), el establecimiento de la hercogamia, es una característica que surge en etapas tempranas, donde si bien no es exactamente recíproca (Tabla 4), el hecho de mantener un grado variable de separación entre antera-estigma dentro de la flor, limita la interferencia funcional entre los órganos sexuales, ésto reduce los niveles de gasto polínico por autopolinización (Barrett, 2002).

En *Lithospermum* [Boraginaceae; Cohen *et al.*, (2012)] especies heterostílicas y homostílicas muestran tres patrones distintos de desarrollo, un desarrollo que es similar para las especies con hercogamia por aproximación y para el morfo *Pin*, y otro patrón de hercogamia reversa y para el morfo *Thrum*. Los resultados en *B. ternifolia* concuerdan con el patrón de hercogamia por aproximación, donde tanto la longitud del estambre como la longitud del pistilo, aumentan conforme la corola se elonga.

En cuanto a los pasos evolutivos que pueden originar la hercogamia, autores como Charlesworth y Charlesworth, (1979) proponen que la diferencia en la longitud del estambre, asociada con la reacción de incompatibilidad del polen, están presentes antes de que se origine un cambio en la posición del estigma; no obstante, en el presente trabajo, se aprecia que al seguir el desarrollo del botón hasta su antesis, la hercogamia (entendida como la separación espacial de anteras y estigmas), surge inicialmente en los caracteres femeninos, específicamente en la longitud del estilo y con ello la del pistilo, y posteriormente surge en la longitud del filamento (Figura 7b), concordando con el modelo de Lloyd y Webb (1992).

Diversos autores (Faivre, 2000; Faivre y McDade, 2001; López, 2007; Guzmán *et al.*, 2012; y Romero, 2013) reportan que en *B. ternifolia* la longitud del estambre es mayor en *Thrum* que en *Pin*. Las flores homostílicas tienen valores intermedios tanto en el estambre como en el pistilo, para no causar un distanciamiento que genere hercogamia.

Por otra parte Faivre y McDade (2001), establecen que existe un continuo en las longitudes del estambre y el pistilo de flores en antesis, para ambos morfos indicando que no es estrictamente recíproca.

La correlación etapas-filamento (Figura 10) resulta ser positiva sin importar el morfo, debido a la relación dependiente entre la corola y el filamento ya que las anteras se encuentran adnadas, así que es claro que conforme aumente la talla floral (etapas) incrementará la longitud del filamento (Figura 13). Esta relación (longitud de la corola- filamento) puede deberse a la morfología propia de algunos miembros de la familia Rubiaceae, en donde existe fusiones del androceo, “sinandria” (Puff *et al.*, 1995).

7.3. Caracteres asociados al perianto

Los rasgos florales asociados al perianto que difieren entre los morfos en *B. ternifolia* son: la parte baja y alta de la corola. Existen otros como la longitud de la corola y su ancho que han sido reportados como polimorfismos dentro de la familia Rubiaceae (Richards y Koptur, 1993; Castro *et al.*, 2004; Sampson y Krebs, 2012). Pero en este estudio estos caracteres no varían entre los morfos.

Longitud de la corola. En este trabajo, no varía el tamaño de la corola entre *Pin*, *Thrum* y la homostílica (Figura 8a). Sin embargo, existen otros trabajos como Faivre y McDade (2001), que muestran que existen diferencias entre los morfos teniendo *Thrum* corola más grande con respecto a *Pin*. En trabajos realizados en la REPSA por López (2007) y Romero (2013) encuentran que la corola del morfo *Thrum* es mayor con respecto a *Pin*. Este dimorfismo encontrado anteriormente concuerda con lo reportado para la familia (Darwin, 1887; Richards y Koptur, 1993; Pailler y Thompson, 1997; Contreras y Ornelas, 1999; Faivre, 2000; Hernández y Ornelas, 2003; Castro *et al.*, 2004; Valois-Cuesta *et al.*, 2011).

Si bien es más probable en la planta *Thrum* y Homostílica obtener flores de mayor tamaño, que en *Pin*. Existen individuos *Pin* cuyas corolas son igual de grandes como los otros dos morfos. La probabilidad de encontrar en campo flores de corolas largas aumenta con las precipitaciones (Obs. personal).

Rzedowski (1994; en López, 2007) establece que en la REPSA el periodo de lluvias abarca los meses de junio-septiembre y el de sequía a octubre-mayo. Es posible que las diferencias en la corola se deba al tiempo en el que se llevó a cabo cada estudio. Por ejemplo el estudio de López, (2007) abarco de mayo-junio (finales de sequía, e inicios de lluvia) y el de Romero, (2013) en septiembre-junio (finales de lluvia, inicio de sequía). El presente estudio abarco finales de agosto del 2012-a inicios de agosto del 2013.

No obstante, el polimorfismo no debe de ser generalizado para todas las especies de la familia Rubiaceae, ya que se ha encontrado un caso contrario, donde *Pin*

tiene una corola más grande que *Thrum* (Stone, 1995 en Faivre y McDade 2001). Por otra parte existen casos en los que no hay una diferencia entre los morfos para la longitud de la corola (Rossi *et al.*, 2005; Virillo *et al.*, 2007).

En la familia Boraginaceae se han hecho estudios con especies distílicas y homostílicas del genero *Amsinckia*, donde demuestran que el tamaño de la corola (en flores en anthesis), en especies homostílicas, tiene valores intermedios con respecto a las distílicas (Li y Johnston, 2001), también se sabe que la longitud de la corola en las flores homostílicas puede ser menor a las heterostílicas (Cohen *et al.*, 2012). En este trabajo se observa que tienen longitudes similares. Sin embargo, durante el desarrollo tardío, las homostílicas muestran un crecimiento menor y lento con respecto a las distílicas (Li y Johnston, 2010), lo que parcialmente concuerda con este trabajo, pues el traslape de valores no solo se da en etapas tempranas, sino que se mantiene a lo largo del desarrollo para los tres tipos florales (Figura 8a).

Ancho de la corola. Este carácter suele ser muy variado entre las especies heterostílicas. Existen numerosos trabajos donde encuentran una diferencia entre morfos y es catalogado como polimorfismo floral (Castro *et al.*, 2004; Rossi *et al.*, 2005; Wolff y Liede-Schuman, 2005; Chen, 2009; Valois-Cuesta *et al.*, 2011; Sampson y Krebs, 2012). Al respecto, para *B. ternifolia*, Hernández (2006) y Romero (2013), reportan que el ancho de la corola *Thrum* es mayor que en *Pin*. Pero en este trabajo esta diferencia no existe, en ninguno de los tres tipos florales (Figura 8b). Lo anterior concuerda con las diferencias encontradas por la longitud de la corola, en esos trabajos *Thrum* tiene una corola mayor a *Pin*. Los resultados

en este trabajo muestran que si la longitud de la corola no difiere, el ancho tampoco. Lo anterior concuerda con la relación longitud-ancho de la corola de otras especies heterostílicas (Valois-Cuesta *et al.*, 2011).

Parte baja de la corola. El crecimiento diferencial de este rasgo refuerza la hercogamia dentro de cada flor, pues la parte baja de la corola está determinada por el punto de fusión del filamento a la corola (Figura 14), es este punto de unión el principal determinante de la altura en la que se encontrará la antera (Cohen *et al.*, 2012).

Este rasgo floral ya ha sido reportado como importante en especies distílicas, Porque si la planta tiene sinandria, el crecimiento de la parte baja de la corola repercutirá directamente en la reciprocidad entre morfos, al aumentar o disminuir la separación entre las anteras y el estigma (hercogamia).

Webster y Gilmartin, (2006) y Cohen y colaboradores (2012), mencionan que además de las implicaciones macrométricas, existen diferencias micrométricas. Es decir, las diferencias observables a simple vista son en resultado de las diferencias internas del rasgo floral, dadas por el número de células o la elongación. Por ejemplo en *Primula*, en *Thrum* y *Pin* las células no varían en su longitud, sino en el número. Pero *Thrum* tiene más células en la parte baja de la corola que *Pin*.

7.4. Presencia de homostilia en especies heterostílicas y sus implicaciones

Este fenómeno puede presentarse tanto en plantas tristílicas como en distílicas (Darwin, 1877; Bahadur, 1970; Ganders, 1973; Richards y Koptur, 1993; Barrett *et al.*, 1997; Li y Johnston, 2010; Consolaro *et al.*, 2011; Cohen *et al.*, 2012). Concretamente para *B. ternifolia* Faivre y McDade, (2001) y López, (2007); han reportado la presencia de plantas homostílicas, aunque en una baja proporción. En otros trabajos para la misma especie, no se hace mención a esta condición (Faivre, 2000; Hernández, 2006; Torres, 2007; Morales, 2012; Romero, 2013). Lo anterior habla de que la homostilia es una condición derivada. La transición heterostilia-homostilia puede tener más de una ruta. Puede surgir por cambios genéticos en la posición del estambre con modificaciones poligenéticas posteriores reduciendo el tamaño de la flor, como es el caso de *Eichhornia* (Barrett, 2010). O por la recombinación del super gen S (Ver Figura 2) como sucede en *Primula* y *Turnera* (Barrett, 2010). Esta opción es la más probable, ya que no hay una reducción en el tamaño floral (Figura 5, Figura 8a y Figura 12). En *Turnera* las poblaciones homostílicas muestran un grado moderado de hercogamia y sistemas mixtos de cruce (Belaoussoff y Shore, 1995; en Barrett y Shore, 2008). Dentro de *B. ternifolia* hay ligeras diferencias en la hercogamia (Tabla 5, etapas con *), lo cual puede interpretarse como posible resultado de la variación fenotípica (Ganders, 1979).

Por otra parte Tamari *et al.*, (2001; en Barrett y Shore, 2008) menciona que las poblaciones homostílicas mantienen reacciones residuales de incompatibilidad, sugiriendo que éstas fueron originadas como homostílicas largas por

recombinación. Por lo que sería conveniente que en estudios futuros, se analizaran las interacciones polen-pistilo que ayudasen a comprobar esta parte. A su vez sería interesante realizar un estudio sobre los polinizadores y su papel en el flujo de polen en los tres morfos. Con la finalidad de conocer si no fue algún cambio desfavorable en el comportamiento de estos, el causante del morfo homostílico. Pues se sabe que los morfos homostílicos abundan cuando sus polinizadores especializados son pocos o están ausentes (Pauw, 2005).

Por último si se analizara las cruzas entre morfos y su descendencia en *B. ternifolia* conoceríamos si es posible que el morfo homostílico prospere en la REPSA. Pero al no observarse muchos individuos homostílicos al rededor, se esperaría que estas plantas se traten de casos aislados. No obstante, aunque los polinizadores incrementen su visita al morfo homostílico, este al parecer no forma frutos (Obs. personal).

Las diferencias en los polimorfismos auxiliares de *B. ternifolia* son útiles al momento de determinar los morfos dentro de una población. Pero, el significado adaptativo radica en que dichas diferencias favorecen la hercogamia dentro de la flor. Esto disminuye la interferencia sexual, y la tasa de autopolinización, por lo que la transferencia de polen se debe llevar mediante polinizadores. Y al contar con un sistema de incompatibilidad, la polinización cruzada es la única manera de poder generar descendencia.

VIII. Conclusiones

- Los caracteres que presentan diferencias fueron: la longitud del pistilo, estilo, estambre, filamento, parte alta y parte baja de la corola. Éstos a su vez son polimorfismos florales para *B. ternifolia*.
- Los rasgos que mostraron no tener diferencias que permita clasificarlos como polimorfismos florales fueron: la longitud del ovario, del estigma, de la antera, de la corola y el ancho de la corola.
- La hercogamia en *B. ternifolia* se establece primero en los órganos sexuales femeninos. Los patrones diferenciales en el crecimiento del estilo que refuerzan la diferencia total del pistilo surgen antes para *Pin* y *Thrum*, y posteriormente en las homostílicas.
- Las diferencias en la posición sexual masculina es un evento secundario en el establecimiento de la hercogamia, dado por el crecimiento del filamento, que a su vez está determinada por el punto de fusión filamento-corola. Dicha unión establece las longitudes por arriba y por debajo de la corola, que en conjunto confiere una disposición espacial desigual dentro de la flor (hercogamia).
- Las flores homostílicas para todos los caracteres florales medidos tienen valores intermedios; sin embargo, éstas se acercan más hacia el morfo *Pin*. Pues se trata de una homostílica larga.

IX. Perspectivas

- Al establecer que la hercogamia se da inicialmente en caracteres sexuales femeninos, sería interesante realizar más estudios en el género y en otras especies relacionadas, para tratar de comprender mejor que es lo que sucede a lo largo del desarrollo en la familia Rubiaceae. Es decir esclarecer si está o no generalizado que la hercogamia surja primero en la parte femenina o en la masculina. Lo anterior podría ayudar a establecer cuál de las teorías evolutivas sobre la distilia es aplicable para la familia
- Las diferencias macroscópicas que favorecen la hercogamia son el punto de unión filamento-corola, que establecen la variación en la posición masculina, y la longitud del pistilo que establece la diferencia en la posición femenina dentro de la flor. Sería de gran utilidad realizar un análisis morfométrico a nivel celular de estos caracteres a lo largo del crecimiento floral, para conocer si las trayectorias ontogenéticas están sustentadas o no a escala celular. Y conocer si la divergencia en los rasgos florales que determinan la hercogamia, difieren en el número y longitud celular, o si es la división celular la que ocasiona las diferencias.

- La presencia del morfo homostílico dentro de una población con distílica, ofrece una oportunidad valiosa para conocer cómo es que se perdió la hercogamia, para poder esclarecerlo se debería analizar si la conducta de los polinizadores está siendo desfavorable. Por ejemplo, que estos escaseen y al hacerlo la necesidad por dejar descendencia sea una fuerza que modele la arquitectura floral a favor de la reproducción, disminuyendo la hercogamia y aumentando la probabilidad de autopolinización.
- También es necesario realizar un estudio de cruzas entre los tres morfos, para saber si las homostílicas han surgido por recombinación del super gen S.

X. Bibliografía

- Anderson, W. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. *Taxon*. **22**:537-542.
- Arroyo, J. 2002. *Narcissus* (Amaryllidaceae), la evolución de los polimorfismos florales y la conservación más allá de las “listas rojas”. *Revista Chilena de Historia Natural*. **75**:39-55.
- Backlund, M., Oxelman, B., y Bremer, B. 2000. Phylogenetic relationships within the Gentianales bases on *NDHF* y *RBCL* sequences, with particular reference to the Loganiaceae. *American Journal of Botany*. **87**:1029-1043.
- Bahadur, B. 1970. Heterostyly and homostyly in *Pentas lanceolata* (Forsk.) Delf. *Journal of Genetics*. **60**:199-204.
- Barrett, S.C.H. 1990. The evolution and adaptative significance of heterostyly. *Trends in Ecology & Evolution*. **5**:144-148.
- Barrett, S.C.H. 1992. Heterostylous genetic polymorphisms: model systems for evolutionary analysis. En S. C. H. Barrett. Evolution and function of heterostyly. Spriger-Verlag. Nueva York. P: 1-29.
- Barrett, S.C.H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics*. **3**:274-284.
- Barrett, S.C.H. 2003. Mating strategies in flowering plants: the outcrossing-selfing paradigm and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. **358**:991-1004.

- Barrett, S.C.H. 2010. Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Biological Sciences*. **365**:99-109.
- Barrett, S.C.H y Richards, J. H. 1990. Heterostyly in tropical plants. *Memories of the New York botanical garden*. **55**:35-61.
- 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, L. K., y Baker, A. M. 2000a. The evolution and function of stylar polymorphisms in flowering plants. *Annals of Botany*. **85** (Suplemento A):253-265.
- Barrett, S.C.H., Wilken, D. H., y Cole W. W. 2000b. Heterostyly in the Lamiaceae: The case of *Salvia brandegeei*. *Plant Systematics and Evolution*. **223**:211-219.
- Barrett, S.C.H., y J. S. Shore. 2008. New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics. En V. Franklin-Tong, ed, *Self-Incompatibility in flowering plants: evolution, diversity and mechanisms*. Springer-Verlag, Berlin. p: 3-32.
- Batygina, T. B. 2002. Embryology of flowering plants terminology and concepts. Vol. 1. Science publishers, inc. India. p: 3.
- Calderón, G., y Rzedowski, J. 2005. Flora fanerógama del valle de México, 2ª ed. Instituto de Ecología, A. C., Centro Regional del Bajío y Comisión

Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro. Michoacán, México. p 728.

- Cardoso, C. y Cardoso, A. 2004. Distyly and sequential pollinators of *Psychotria nuda* (Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, Brazil. *Plant Systematics and Evolution*. **244**:132-139.
- Castro, C. C. D. y Oliveira, P. E. 2002. Pollination biology of distylous Rubiaceae in the atlantic rain forest, SE Brazil. *Plant Biology*. **4**:640-646.
- Castro, C. C. D., Oliveira, P. E., y Alves M. C. 2004. Breeding system and floral morphometry of distylous *Psychotria* L. species in the Atlantic Rain Forest, SE Brazil. *Plant Biology*. **6**:755-760.
- Charlesworth, D. y Charlesworth, B. 1979. A model for the evolution of heterostyly. *The American Naturalist*. **114**:467-498.
- Chen, M. 2009. Comparative biology of *Primula merrillana* Schltr. And *P. cicutariifolia*. Pax. *Plant Systematic and Evolution*. **278**:23-32.
- Chen, M. L. 2012. Floral morphology and breeding system in *Polygonum hastato-sagittatum* Mak. (Polygonaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. **207**:365-371.
- 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.
- Condit, R., Pérez, R., y Daguerre, N. 2011. Trees of Panamá and Costa Rica. Princeton University Press. Estados Unidos de América. p: 380.

- Consolaro, H., Silva, S. S., y Oliveira, P. E. 2011. Breakdown of distily and pin-monomorphism in *Pschotria cartagenensis* Jacq. (Rubiaceae). *Plants Species Biology*. **26**: 24-32.
- Contreras, P.S. y Ornelas, J.F. 1999. Reproductive conflicts of *Palicourea padifolia* (Rubiaceae) a distylous shrub of a tropical cloud forest in Mexico. *Plant Systematics and Evolution*. **219**:225-241.
- Cuevas, G. E. y Abarca, G. C. A. 2006. Origen, mantenimiento y evolución del ginodiocismo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **78**:33-42.
- Dahlgren, R. M. T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Botanical Journal of the Linnean Society*. **80**:91-124.
- Darwin, C. 1877. Las diferentes formas de las flores en plantas de la misma especie. Biblioteca Darwineana. México, D.F. 283 pp.
- Domínguez, E. 2005. La familia Rubiaceae Juss. en la estación biológica de Chamela (Jalisco) IBUNAM. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática), posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. p: 22.
- 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. 1997. Variation of the plant sexual system heterostyly in differently related species of Rubiaceae and Acanthaceae. En Tropical Diversity Origins, Maintenance, and Conservation. ATB & OTS Symposium and Annual Meeting Abstracts, San José, Costa Rica, 15-20 junio, 1997-06-15.

- Faivre, A. E. 2000. Ontogenic differences in heterostylous plants and implications for development from a herkogamous ancestor. *Evolution*. **54**: 847-858.
- Faivre, A. E. y McDade L. A. 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.
- Faria, R. R., Ferrero, V., Navarro, L. y Araujo, A. C. 2012. Flexible mating system in distylous populations of *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae) in Brazilian Cerrado. *Plant Systematics and Evolution*. **298**:619-627.
- Ferrero, V., Chapela, I., Arroyo J. y Navarro L. 2011. Reciprocal style polymorphisms are not easily categorised: the case of heterostyly in *Lithodora* and *Glandora* (Boraginaceae). *Plant Biology*. **13** (Suplemento 1): 7-18.
- Ganders, F. R. 1975. Fecundity in distylous and self-incompatible homostylous plants of *Mitchaella repens* (Rubiaceae). *Evolution*. **29**:186-188.
- Ganders, F. R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*. **17**:607-35.
- Greyson, R. I. 1994. The development of flowers. Oxford University Press. Estados Unidos de América. p: 167-168.

- Herlihy, C. R. y Eckert C. G. 2007. Evolutionary analysis of a key floral trait in *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae): genetic variation in herkogamy and its effect on the mating system. *Evolution*. **61**:1661-1674.
- Hernández, A. y Ornelas, J. F. 2003. Correlación morfo-específica en flores de *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Boletín de las Sociedad Botánica de México*. **073**:35-41.
- Hernández, A. y Ornelas, J. F. 2007. Development of distylous flowers and investment of biomass in male and female function in *Palicourea padifolia* (Rubiaceae). *Plant Biology*. **9**:607:704.
- Hernández, G. A. 2006. Colibríes y especialización sexual en el arbusto distílico *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae). Tesis de licenciatura (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 45pp.
- Jong, T. J. y Klinkhamer, P. G. L. 2005. Evolutionary Ecology of Plant Reproductive Strategies. Cambridge University Press. Estados Unidos de América. p. 202.
- Li, P. y Johnston, M. O. 2001. Comparative floral morphometric of distily and homostily in three evolutionary lineages of *Amsinckia* (Boraginaceae). *Canadian Journal of Botany*. **79**:1332-1348.
- Li, P. y Johnston, M. O. 2010. Flower development and the evolution of self-fertilization in *Amsinckia*: The role of heterochrony. *Evolutionary Biology*. **37**:143-168

- López, A. V. 2007. Evolución del sistema reproductivo de *Bouvardia ternifolia* (Rubiaceae). Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, posgrado en Ciencias Biológicas (Biología ambiental), Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 87 pp.
- Lloyd, D. G. y Webb, C. J. 1992. The evolution of heterostyly. En: Barrett S.C.H. Ed. *Evolution and Function of heterostyly*, pp.151-178. Springer Verlag, Heidelberg.
- 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.
- Mast, A. R. y Conti, E. 2006. The primrose path to heterostyly. *New Phytologist*. **171**:439-442.
- 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.
- Meeuse, A. D. J. 1972. Angiosperm phylogeny, floral morphology and pollination ecology. *Acta Biotheoretica*. **21**:145-166.
- Morales, G. I., Lara, C., y Castillo-Guevara, C. 2012. Transporte diferencial de polen por colibríes en una planta distíllica: no es lo mismo picos cortos que longitudes. *Huitzil*. **13**:74-82.
- Nishihiro, J., Washitani, I., Thomson, J. D., y Thomson, B. A. 2000. Patterns and consequences of stigma height variation in a natural population of distylous plant, *Primula sieboldii*. *Functional Ecology*. **14**:502-512.

- Pailler, T., y Thompson, J. D. 1997. Distyly and variation in herteromorphic incompatibility in *Gaertnera vaginata* (Rubiaceae) endemic to La Reunion Island. *American Journal of Botany* .**84**:315-327.
- Pauw, A. 2005. Inversostyly: A new styelar polymorphism in an oil-secreting plant, *Hemimeris racemosa* (Scrophulariaceae). *American Journal of Botany*. **92**:1878-1886.
- Pérez, R., Vargas, P., y Arroyo, J. 2004. Convergent evolution of flower polymorphisms in *Narcissus* (Amaryllidaceae). *New Phytologist*. **161**:253-252.
- Puff, C., Igersheim, A., Buchner, R., y Rohrhofer, U.1995. The united stamens of Rubiaceae. Morphology, anatomy; their role in pollination ecology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. **82**:357-382.
- Richards, J. H, y Barrett, S.C.H. 1984. The developmental basis of tristily in *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *American Journal of Botany*. **71**:1347-1363.
- Richards, J. H. y Koptur, S. 1993. Floral variation and distily in *Guettarda scabra* (Rubiaceae). *American Journal of Botany*. **80**:31-40.
- Rincón-Gutiérrez, A. 2005. La familia Rubiaceae en los bosques tropicales húmedos de montañas de La Chinantla. OAXACA: diversidad de especies y distribución. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática), posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. p: 25.

- 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. 89pp.
- Rossi, A. A. B., Oliveira L. O. D., y Vieira M. F. 2005. Distyly and variation in floral traits in natural populations of *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). *Revista: Brazilian Journal of Botany*. **28**:285-294.
- Sakai, S., y Wright, S. J. 2008. Reproductive ecology of 21 coexisting *Psychotria* species (Rubiaceae): When is heterostyly lost?. *Biological Journal of the Linnean Society*. **93**:125-134.
- Sampson, D. A. y Krebs, R. A. 2012. Quantitative evaluation of reciprocal herkogamy in the distylous species, *Hedyotis caerulea* (Rubiaceae). *Plant Systematic Evolution*. **298**:1361-1370.
- Santos-Gally, R., González-Voyer, A., y Arroyo, J. 2013. Deconstructing heterostyly: The evolutionary role of incompatibility system, pollinators, and floral architecture. *Evolution*. **67**:2072-2082.
- Suárez, P.N. 2013. Caracterización de polimorfismos florales de las especie distílica *Turnera diffusa* (Turneraceae). Tesis de licenciatura (Bióloga), Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 73pp.
- Taylor, W. D. y Hickey, L. J. 1996. Introduction: The change of flowering Plant History. En: Taylor W, y Hickey L. (Edit). Flowering Plant Origin,

Evolution & Phylogeny. Chapman & Hall. Estados Unidos de América. p: 1-7.

- Thulin, M., Razafimandimbison S., Chafe P., Heidari N., Kool A., y Shore J. 2012. Phylongeny of the Turneraceae clade (Passifloraceae s.l.): Trans-Atlantic disjunctions and two new genera in Africa. *Taxon*. **61**:308-323.
- Torres, D. I. 2007. Efecto de la herbívoria 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.
- Vallejo-Marín, M., y Barrett, S.C.H. 2009. Modification of flower architecture during early stages in the evolution of self-fertilization. *Annals of Botany*. **103**:951-962.
- Valois-Cuesta, H., López-Perea, D. Y., y Quinto-Valoyes, Z. 2009. Reproductive ecology of the *Psychotria poeppigiana* (Rubiaceae): A comparative analysis between long-styled and short-styled plants. *Ecotrópicos*. **22**:1-12.
- Valois-Cuesta, H., Soriano, P. y Ornelas J. F. 2011. Dimorphisms and self-incompatibility in the distylous species *Palicourea demissa* (Rubiaceae): possible implications for its reproductive output. *Journal of Plant Research*. **124**:137-146.
- Virillo, C. B., Ramos, F. N., Cardoso, C. C. D., y Semir J. 2007. Floral biology and breeding system of *Psychotria tenuinervis* Muell. Arg.

(Rubiaceae) in the Atlantic rain forest, SE Brazil. *Acta Botánica Brasilica*. **21**:849-884.

- Vuilleumier, B. S. 1967. The origin and evolutionary development of heterostyly in the Angiosperms. *Evolution*. **21**:210-226.
- Webb, C. J. y Lloyd, D. G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigma in Angiosperms. II. Hecogamy. *New Zealand Journal of Botany*. **24**:163-178.
- Webster, M. A., y Gilmartin, P. M. 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.
- Willmer, P. 2011. *Polination and floral ecology*. Princeton University Press. Estados Unidos de América. 778pp.
- 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.
- Yeo, P. F. 1975. Some aspects of heterostyly. *New phytologist*. **75**:147-153.

Páginas web

- Conabio. (2013). Página en red: <http://www.conabio.gob.mx> Consultada jun 8 2013
- The plant list. (2013). Página en red: <http://www.theplantlist.org/> Consultada may 6 2013.

Apéndice

Tabla 1. Caracteres florales femeninos.

	Etapa 1			Etapa 2			Etapa 3			Etapa 4			Etapa 5		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica
Longitud del pistilo	1.51±0.35	1.41±0.16	1.55±0.29	2.91±0.96	2.74±0.48	2.89±0.53	5.07±0.27	3.92±0.52	4.27±0.53	7.00±0.57	5.31±0.35	6.29±0.68	10.33±1.31	6.57±0.29	8.52±0.68
Longitud del ovario	0.60±0.16	0.59±0.10	0.59±0.15	1.96±0.34	1.00±0.15	1.11±0.10	1.33±0.45	1.33±0.24	1.28±0.10	1.51±0.19	1.73±0.15	1.41±0.12	1.57±0.08	1.71±0.16	1.59±0.12
Longitud del estilo	0.49±0.14	0.40±0.09	0.52±0.14	1.24±0.55	0.96±0.27	1.01±0.28	2.43±0.95	1.54±0.32	1.83±0.49	4.12±0.58	2.08±0.14	3.41±0.49	7.32±1.73	3.23±0.35	5.02±0.50
Longitud del estigma	0.42±0.09	0.42±0.06	0.41±0.08	0.69±0.17	0.76±0.18	0.77±0.20	1.36±0.35	1.04±0.20	1.17±0.12	1.38±0.23	1.51±0.21	1.54±0.10	1.73±0.25	1.62±0.08	1.78±0.15

	Etapa 6			Etapa 7			Etapa 8			Etapa 9			Etapa 10		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica
Longitud del pistilo	13.85±0.73	8.42±1.55	11.10±0.84	16.16±1.54	9.75±0.87	13.48±1.34	18.49±1.88	11.04±1.23	14.52±0.78	20.13±1.21	12.72±1.56	16.96±1.26	23.02±1.48	14.37±1.37	17.75±0.97
Longitud del ovario	1.51±0.31	1.72±0.21	1.79±0.14	2.04±0.29	1.96±0.51	1.61±0.16	1.91±0.32	1.59±0.71	1.95±0.19	2.06±0.61	1.83±0.30	1.84±0.28	2.08±0.45	2.23±0.87	1.98±0.14
Longitud del estilo	10.56±1.11	4.67±1.00	7.33±0.89	12.69±1.72	5.82±0.54	9.67±1.17	14.67±1.51	7.11±1.52	10.39±1.01	15.89±1.39	9.05±1.55	13.05±0.98	18.51±1.60	10.30±1.02	13.83±0.80
Longitud del estigma	1.74±0.31	2.02±0.53	1.94±0.20	1.94±0.26	2.03±0.44	2.00±0.29	2.26±0.36	2.08±0.41	2.17±0.17	2.08±0.25	2.10±0.31	2.18±0.48	2.41±0.37	2.15±0.33	2.10±0.26

N=450 Flores, cada etapa tiene una muestra de 10 flores. En conjunto para *Pin* son 150 flores, *Thrum* 150 y homostilica 150. El primer valor corresponde al promedio para ese carácter, ± una desviación estándar

Continuación Tabla 1.

	Etapa 11			Etapa 12			Etapa 13			Etapa 14			Etapa 15		
	<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	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Longitud del pistilo	25.03±1.65	16.25±0.81	20.12±1.27	25.95±1.68	17.16±0.81	22.25±1.11	28.04±1.35	17.37±1.33	22.70±0.59	30.22±0.68	18.50±1.40	23.37±0.55	30.27±1.27	19.30±1.47	26.59±3.51
Longitud del ovario	1.86±0.42	2.02±0.19	1.96±0.12	1.70±0.27	1.96±0.18	1.98±0.19	2.41±0.33	1.73±0.32	2.10±0.13	2.41±0.69	2.00±0.64	2.10±0.23	2.00±0.31	1.92±0.23	2.24±0.20
Longitud del estilo	21.03±1.46	11.76±0.72	16.24±1.15	22.10±1.16	12.86±1.03	17.78±0.59	23.80±1.36	13.13±1.12	17.89±1.47	24.13±2.21	14.09±1.58	19.22±0.76	25.79±0.94	14.92±1.23	20.37±1.13
Longitud del estigma	2.18±0.37	2.42±0.26	2.24±0.34	2.32±0.24	2.33±0.34	2.30±0.34	2.58±0.41	2.54±0.27	2.22±0.33	2.61±0.46	2.69±0.40	2.70±0.27	2.64±0.26	2.70±0.58	2.57±0.18

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. El primer valor corresponde al promedio del carácter floral medido, y el segundo valor corresponde a \pm una desviación estándar.

Tabla 2. Caracteres florales masculinos.

	Etapa 1			Etapa 2			Etapa 3			Etapa 4			Etapa 5		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica
Longitud del estambre	1.34±0.31	1.34±0.35	1.12±0.17	2.19±0.53	2.57±0.41	2.25±0.45	3.49±0.62	3.65±0.52	3.47±0.56	4.66±0.73	5.66±0.70	5.57±0.59	8.01±1.15	8.10±0.66	8.16±1.05
Longitud del filamento	0.80±0.20	0.81±0.23	0.61±0.10	1.30±0.34	1.55±0.36	1.28±0.29	2.13±0.59	2.37±0.47	2.17±0.48	3.39±0.67	4.16±0.67	4.06±0.55	6.48±1.12	6.57±0.66	6.58±1.01
Longitud de la antera	1.08±0.25	1.06±0.24	1.02±0.16	1.76±0.40	2.03±0.25	1.94±0.33	2.70±0.43	2.57±0.16	2.59±0.21	2.54±0.25	2.98±0.14	3.03±0.15	3.06±0.31	3.06±0.10	3.16±0.16

	Etapa 6			Etapa 7			Etapa 8			Etapa 9			Etapa 10		
	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostilica
Longitud del estambre	9.75±0.65	11.83±0.87	11.16±0.41	11.24±0.76	14.22±1.16	13.89±1.30	11.84±0.81	16.22±0.77	14.57±0.53	14.02±1.24	17.82±0.95	16.42±0.98	16.22±0.92	19.50±0.78	17.17±1.05
Longitud del filamento	8.41±0.57	10.16±0.84	9.34±0.39	9.77±0.74	12.57±1.21	9.52±1.33	10.44±0.78	14.58±0.94	12.95±0.57	12.69±1.34	16.21±0.97	14.82±0.96	14.74±0.89	18.15±0.78	15.68±1.00
Longitud de la antera	2.67±0.25	3.33±0.54	3.28±0.18	2.94±0.22	3.28±0.43	3.25±0.13	2.81±0.22	2.74±0.28	3.24±0.18	2.65±0.41	3.22±0.46	3.18±0.14	2.96±0.25	2.70±0.12	2.97±0.22

N=450 Flores, cada etapa tiene una muestra de 10 flores. En conjunto para *Pin* son 150 flores, *Thrum* 150 y homostilica 150. El primer valor corresponde al promedio para ese carácter, ± una desviación estándar.

Continuación Tabla 2.

	Etapa 11			Etapa 12			Etapa 13			Etapa 14			Etapa 15		
	<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	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Longitud del estambre	17.64±0.98	21.53±0.89	20.17±1.04	19.18±0.68	23.29±1.29	21.50±1.15	19.77±1.14	24.33±1.94	22.30±0.91	21.64±0.82	26.86±1.19	23.25±1.17	23.96±1.32	30.34±1.81	25.57±1.08
Longitud del filamento	16.24±1.03	20.16±0.90	18.74±1.02	17.74±0.66	21.86±1.18	20.08±1.07	18.34±1.09	22.64±1.14	20.89±0.94	20.11±0.76	25.21±1.14	21.72±1.22	22.35±1.36	28.60±1.74	24.08±1.11
Longitud de la antera	2.81±0.22	2.74±0.28	2.85±0.11	2.87±0.27	2.86±0.58	2.82±0.25	2.85±0.27	3.37±0.57	2.81±0.29	3.05±0.31	3.30±0.56	3.06±0.24	3.21±0.25	3.47±0.43	2.97±0.28

N=450 Flores, cada etapa tiene una muestra de 10 flores. En conjunto para *Pin* son 150 flores, *Thrum* 150 y Homostílica 150. El primer valor corresponde al promedio para ese carácter, ± una desviación estándar.

Tabla 3. Caracteres florales asociados al perianto.

	Etapa 1			Etapa 2			Etapa 3			Etapa 4			Etapa 5		
	<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	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Longitud de la corola	1.59±0.29	1.46±0.20	1.39±0.27	2.70±0.60	2.92±0.45	2.56±0.47	4.66±0.80	4.28±0.48	3.99±0.68	6.25±0.60	6.36±0.54	6.45±0.65	9.41±1.24	8.82±0.64	8.91±0.96
Ancho de la corola	1.09±0.30	1.01±0.15	0.93±0.14	1.43±0.20	1.67±0.28	1.37±0.18	1.82±0.33	1.78±0.35	1.73±0.30	1.91±0.38	1.95±0.21	2.02±0.29	1.96±0.24	2.00±0.24	2.41±0.18
Parte baja	0.75±0.14	0.69±0.20	0.49±0.10	1.27±0.36	1.55±0.47	1.03±0.29	1.98±0.48	2.14±0.41	3.68±0.55	3.09±0.50	3.53±0.53	6.29±1.01	5.73±1.13	6.16±0.80	8.83±0.39
Parte alta	0.73±0.15	0.65±0.10	0.42±0.08	1.39±0.34	1.37±0.32	0.98±0.35	2.32±0.35	1.99±0.33	1.54±0.36	2.74±0.34	2.03±0.19	2.23±0.10	3.35±0.38	2.22±0.28	2.35±0.20

	Etapa 6			Etapa 7			Etapa 8			Etapa 9			Etapa 10		
	<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	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Longitud de la corola	12.87±0.86	12.20±1.00	12.53±0.63	15.40±0.73	14.73±1.08	15.24±0.69	17.57±0.91	16.97±0.71	16.46±0.80	18.89±1.04	18.92±1.20	18.80±1.47	20.78±1.17	21.00±0.58	21.04±0.80
Ancho de la corola	1.87±0.14	2.02±0.32	2.36±0.28	1.89±0.36	2.03±0.25	2.28±0.25	2.16±0.39	2.15±0.13	2.51±0.18	1.88±0.42	2.23±0.36	2.49±0.27	2.16±0.36	2.31±0.35	2.61±0.33
Parte baja	8.17±0.65	9.08±0.88	8.83±0.39	8.99±0.68	11.86±1.03	8.95±1.33	9.86±0.34	15.57±0.96	12.61±0.57	12.05±1.50	15.57±0.96	14.48±0.96	14.04±0.89	17.41±0.62	15.45±1.00
Parte alta	4.02±0.69	2.42±0.65	2.78±0.29	5.22±1.19	2.50±0.28	3.34±0.42	6.10±0.49	2.65±0.21	3.41±0.30	6.16±1.01	2.69±0.37	4.22±0.57	6.46±0.51	2.88±0.53	4.87±0.39

N=450 Flores, cada etapa tiene una muestra de 10 flores. En conjunto para *Pin* son 150 flores, *Thrum* 150 y Homostílica 150. El primer valor corresponde al promedio para ese carácter, ± una desviación estándar.

Continuación Tabla 3.

	Etapa 11			Etapa 12			Etapa 13			Etapa 14			Etapa 15		
	<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	<i>Pin</i>	<i>Thrum</i>	homostílica
Longitud de la corola	22.88±0.90	24.56±1.17	23.78±0.97	25.22±1.00	25.42±1.12	24.70±1.93	26.59±1.35	27.14±0.83	26.57±1.93	28.91±0.74	29.07±0.84	27.57±0.74	30.62±1.13	32.75±1.05	31.47±1.29
Ancho de la corola	2.24±0.32	2.55±0.40	2.58±0.29	2.34±0.33	2.35±0.32	2.47±0.29	2.40±0.39	2.79±0.52	2.36±0.36	2.47±0.49	2.77±0.42	2.44±0.31	2.67±0.30	2.68±0.25	2.60±0.30
Parte baja	15.64±0.89	19.43±0.75	18.41±1.02	17.04±0.59	21.14±1.08	19.82±1.07	17.56±1.19	22.04±1.164	20.61±0.94	19.44±0.73	24.27±1.16	21.36±1.22	21.66±1.35	27.96±1.81	23.73±1.11
Parte alta	6.66±0.37	4.17±0.70	5.11±0.47	7.43±0.56	4.26±0.54	5.29±0.511	8.18±0.80	4.36±0.83	5.76±0.41	8.22±1.12	4.45±0.65	5.70±0.61	8.29±0.74	4.92±1.00	7.00±0.61

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para Homostílica. El primer valor corresponde al promedio del carácter floral medido, y el segundo valor corresponde a \pm una desviación estándar.

Pruebas post-hoc de Bonferroni para los caracteres florales femeninos

Tablas de la longitud del pistilo

Tabla a1. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	-0.099	0.18	P > 0.05	ns
2	-0.17	0.30	P > 0.05	ns
3	-1.1	2.1	P > 0.05	ns
4	-1.7	3.0	P < 0.05	*
5	-3.8	6.8	P < 0.001	***
6	-5.4	9.8	P < 0.001	***
7	-6.4	12	P < 0.001	***
8	-7.5	13	P < 0.001	***
9	-7.4	13	P < 0.001	***
10	-8.6	16	P < 0.001	***
11	-8.8	16	P < 0.001	***
12	-8.8	16	P < 0.001	***
13	-11	19	P < 0.001	***
14	-12	21	P < 0.001	***
15	-11	20	P < 0.001	***

Tabla b1. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	0.034	0.061	P > 0.05	ns
2	-0.011	0.020	P > 0.05	ns
3	-0.80	1.4	P > 0.05	ns
4	-0.71	1.3	P > 0.05	ns
5	-1.8	3.3	P < 0.05	*
6	-2.8	5.0	P < 0.001	***
7	-2.7	4.8	P < 0.001	***
8	-4.0	7.2	P < 0.001	***
9	-3.2	5.7	P < 0.001	***
10	-5.3	9.5	P < 0.001	***
11	-4.9	8.8	P < 0.001	***
12	-3.7	6.7	P < 0.001	***
13	-5.3	9.6	P < 0.001	***
14	-6.8	12	P < 0.001	***
15	-3.7	6.6	P < 0.001	***

Tabla c1. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	0.13	0.24	P > 0.05	ns
2	0.16	0.28	P > 0.05	ns
3	0.35	0.64	P > 0.05	ns
4	0.97	1.8	P > 0.05	ns
5	1.9	3.5	P < 0.01	**
6	2.7	4.8	P < 0.001	***
7	3.7	6.7	P < 0.001	***
8	3.5	6.3	P < 0.001	***
9	4.2	7.7	P < 0.001	***
10	3.4	6.1	P < 0.001	***
11	3.9	7.0	P < 0.001	***
12	5.1	9.2	P < 0.001	***
13	5.3	9.6	P < 0.001	***
14	4.9	8.8	P < 0.001	***
15	7.3	13	P < 0.001	***

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud del ovario

Tabla a2. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.013	0.082	$P > 0.05$	ns
2	0.048	0.30	$P > 0.05$	ns
3	0.0080	0.050	$P > 0.05$	ns
4	0.22	1.3	$P > 0.05$	ns
5	0.14	0.90	$P > 0.05$	ns
6	0.22	1.4	$P > 0.05$	ns
7	-0.11	0.68	$P > 0.05$	ns
8	-0.32	2.0	$P > 0.05$	ns
9	-0.23	1.4	$P > 0.05$	ns
10	0.12	0.75	$P > 0.05$	ns
11	0.18	1.1	$P > 0.05$	ns
12	0.26	1.7	$P > 0.05$	ns
13	-0.68	4.3	$P < 0.001$	***
14	-0.42	2.6	$P > 0.05$	ns
15	-0.079	0.50	$P > 0.05$	ns

Tabla b2. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.010	0.063	$P > 0.05$	ns
2	0.15	0.97	$P > 0.05$	ns
3	-0.050	0.31	$P > 0.05$	ns
4	-0.098	0.61	$P > 0.05$	ns
5	0.022	0.14	$P > 0.05$	ns
6	0.28	1.8	$P > 0.05$	ns
7	-0.46	2.9	$P > 0.05$	ns
8	0.035	0.22	$P > 0.05$	ns
9	-0.22	1.4	$P > 0.05$	ns
10	-0.10	0.63	$P > 0.05$	ns
11	0.10	0.65	$P > 0.05$	ns
12	0.29	1.8	$P > 0.05$	ns
13	-0.31	2.0	$P > 0.05$	ns
14	-0.32	2.0	$P > 0.05$	ns
15	0.24	1.5	$P > 0.05$	ns

Tabla c2. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	0.0030	0.019	$P > 0.05$	ns
2	0.11	0.66	$P > 0.05$	ns
3	-0.058	0.36	$P > 0.05$	ns
4	-0.31	2.0	$P > 0.05$	ns
5	-0.12	0.76	$P > 0.05$	ns
6	0.063	0.40	$P > 0.05$	ns
7	-0.35	2.2	$P > 0.05$	ns
8	0.35	2.2	$P > 0.05$	ns
9	0.0080	0.050	$P > 0.05$	ns
10	-0.22	1.4	$P > 0.05$	ns
11	-0.074	0.46	$P > 0.05$	ns
12	0.021	0.13	$P > 0.05$	ns
13	0.37	2.3	$P > 0.05$	ns
14	0.099	0.62	$P > 0.05$	ns
15	0.32	2.0	$P > 0.05$	ns

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa) y *** ($P < 0.001$).

Tablas de la longitud del estilo

Tabla a3. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	-0.086	0.17	P > 0.05	ns
2	-0.28	0.56	P > 0.05	ns
3	-0.89	1.7	P > 0.05	ns
4	-2.0	4.0	P<0.01	**
5	-4.1	8.1	P<0.001	***
6	-5.9	12	P<0.001	***
7	-6.9	14	P<0.001	***
8	-7.6	15	P<0.001	***
9	-6.8	13	P<0.001	***
10	-8.2	16	P<0.001	***
11	-9.3	18	P<0.001	***
12	-9.2	18	P<0.001	***
13	-11	21	P<0.001	***
14	-10	20	P<0.001	***
15	-11	21	P<0.001	***

Tabla b3. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	0.036	0.071	P > 0.05	ns
2	-0.23	0.45	P > 0.05	ns
3	-0.60	1.2	P > 0.05	ns
4	-0.71	1.4	P > 0.05	ns
5	-2.3	4.5	P<0.001	***
6	-3.2	6.4	P<0.001	***
7	-3.0	6.0	P<0.001	***
8	-4.3	8.4	P<0.001	***
9	-2.8	5.6	P<0.001	***
10	-4.7	9.2	P<0.001	***
11	-4.8	9.4	P<0.001	***
12	-4.3	8.5	P<0.001	***
13	-5.9	12	P<0.001	***
14	-4.9	9.7	P<0.001	***
15	-5.4	11	P<0.001	***

Tabla c3. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	0.12	0.24	P > 0.05	ns
2	0.054	0.11	P > 0.05	ns
3	0.29	0.57	P > 0.05	ns
4	1.3	2.6	P > 0.05	ns
5	1.8	3.5	P<0.01	**
6	2.7	5.2	P<0.001	***
7	3.8	7.6	P<0.001	***
8	3.3	6.5	P<0.001	***
9	4.0	7.9	P<0.001	***
10	3.5	7.0	P<0.001	***
11	4.5	8.8	P<0.001	***
12	4.9	9.7	P<0.001	***
13	4.8	9.4	P<0.001	***
14	5.1	10	P<0.001	***
15	5.5	11	P<0.001	***

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud del estigma

Tabla a4. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	0.0010	0.0065	$P > 0.05$	ns
2	0.072	0.47	$P > 0.05$	ns
3	-0.33	2.1	$P > 0.05$	ns
4	0.14	0.89	$P > 0.05$	ns
5	-0.11	0.73	$P > 0.05$	ns
6	0.28	1.8	$P > 0.05$	ns
7	0.091	0.59	$P > 0.05$	ns
8	-0.18	1.2	$P > 0.05$	ns
9	0.018	0.12	$P > 0.05$	ns
10	-0.26	1.7	$P > 0.05$	ns
11	0.23	1.5	$P > 0.05$	ns
12	0.011	0.072	$P > 0.05$	ns
13	-0.040	0.26	$P > 0.05$	ns
14	0.078	0.51	$P > 0.05$	ns
15	0.055	0.36	$P > 0.05$	ns

Tabla b4. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.0040	0.028	$P > 0.05$	ns
2	0.076	0.53	$P > 0.05$	ns
3	-0.20	1.4	$P > 0.05$	ns
4	0.16	1.1	$P > 0.05$	ns
5	0.052	0.36	$P > 0.05$	ns
6	0.20	1.4	$P > 0.05$	ns
7	0.060	0.42	$P > 0.05$	ns
8	-0.092	0.64	$P > 0.05$	ns
9	0.10	0.71	$P > 0.05$	ns
10	-0.30	2.1	$P > 0.05$	ns
11	0.058	0.40	$P > 0.05$	ns
12	-0.022	0.15	$P > 0.05$	ns
13	-0.36	2.5	$P > 0.05$	ns
14	0.084	0.58	$P > 0.05$	ns
15	-0.070	0.49	$P > 0.05$	ns

Tabla c4. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.0050	0.035	$P > 0.05$	ns
2	0.0040	0.028	$P > 0.05$	ns
3	0.13	0.88	$P > 0.05$	ns
4	0.027	0.19	$P > 0.05$	ns
5	0.16	1.1	$P > 0.05$	ns
6	-0.079	0.55	$P > 0.05$	ns
7	-0.031	0.22	$P > 0.05$	ns
8	0.087	0.60	$P > 0.05$	ns
9	0.084	0.58	$P > 0.05$	ns
10	-0.044	0.31	$P > 0.05$	ns
11	-0.17	1.2	$P > 0.05$	ns
12	-0.033	0.23	$P > 0.05$	ns
13	-0.32	2.2	$P > 0.05$	ns
14	0.0060	0.042	$P > 0.05$	ns
15	-0.12	0.87	$P > 0.05$	ns

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa).

Pruebas post-hoc de Bonferroni para los caracteres florales masculinos

Tablas de la longitud del estambre

Tabla a5. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	0.004	0.008	P>0.05	ns
2	0.38	0.84	P>0.05	ns
3	0.17	0.37	P>0.05	ns
4	1.0	2.2	P>0.05	ns
5	0.093	0.21	P>0.05	ns
6	2.1	4.6	P<0.001	***
7	3.0	6.6	P<0.001	***
8	4.4	9.7	P<0.001	***
9	3.8	8.5	P<0.001	***
10	3.3	7.3	P<0.001	***
11	3.9	8.7	P<0.001	***
12	4.1	9.1	P<0.001	***
13	4.6	10	P<0.001	***
14	5.2	12	P<0.001	***
15	6.4	14	P<0.001	***

Tabla b5. *Pin* y homostíllica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.22	0.48	P>0.05	ns
2	0.063	0.14	P>0.05	ns
3	-0.020	0.045	P>0.05	ns
4	0.91	2.0	P>0.05	ns
5	0.15	0.33	P>0.05	ns
6	1.4	3.1	P<0.05	*
7	2.6	5.9	P<0.001	***
8	2.7	6.1	P<0.001	***
9	2.4	5.3	P<0.001	***
10	0.94	2.1	P>0.05	ns
11	2.5	5.6	P<0.001	***
12	2.3	5.2	P<0.001	***
13	2.5	5.6	P<0.001	***
14	1.6	3.6	P<0.01	**
15	1.6	3.6	P<0.01	**

Tabla c5. *Thrum* y homostíllica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.22	0.49	P>0.05	ns
2	-0.32	0.70	P>0.05	ns
3	-0.19	0.42	P>0.05	ns
4	-0.088	0.20	P>0.05	ns
5	0.054	0.12	P>0.05	ns
6	-0.67	1.5	P>0.05	ns
7	-0.33	0.73	P>0.05	ns
8	-1.6	3.7	P<0.01	**
9	-1.4	3.1	P<0.05	*
10	-2.3	5.2	P>0.001	***
11	-1.4	3.0	P>0.05	*
12	-1.8	4.0	P<0.01	**
13	-2.0	4.5	P<0.001	***
14	-3.6	8.0	P<0.001	***
15	-4.8	11	P<0.001	***

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostíllica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud del filamento

Tabla a6. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	0.015	0.034	P > 0.05	ns
2	0.25	0.56	P > 0.05	ns
3	0.24	0.54	P > 0.05	ns
4	0.77	1.8	P > 0.05	ns
5	0.092	0.21	P > 0.05	ns
6	1.8	4.0	P<0.01	**
7	2.8	6.4	P<0.001	***
8	4.1	9.5	P<0.001	***
9	3.5	8.0	P<0.001	***
10	3.4	7.8	P<0.001	***
11	3.9	9.0	P<0.001	***
12	4.1	9.4	P<0.001	***
13	4.3	9.8	P<0.001	***
14	5.1	12	P<0.001	***
15	6.2	14	P<0.001	***

Tabla b6. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.18	0.42	P > 0.05	ns
2	-0.025	0.057	P > 0.05	ns
3	0.037	0.085	P > 0.05	ns
4	0.66	1.5	P > 0.05	ns
5	0.10	0.23	P > 0.05	ns
6	1.1	2.5	P > 0.05	ns
7	2.5	5.7	P<0.001	***
8	2.5	5.7	P<0.001	***
9	2.1	4.9	P<0.001	***
10	0.94	2.1	P > 0.05	ns
11	2.5	5.7	P<0.001	***
12	2.3	5.3	P<0.001	***
13	2.6	5.8	P<0.001	***
14	1.6	3.7	P<0.01	**
15	1.7	3.9	P<0.01	**

Tabla c6. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.20	0.45	P > 0.05	ns
2	-0.27	0.62	P > 0.05	ns
3	-0.20	0.45	P > 0.05	ns
4	-0.11	0.25	P > 0.05	ns
5	0.010	0.023	P > 0.05	ns
6	-0.64	1.5	P > 0.05	ns
7	-0.31	0.71	P > 0.05	ns
8	-1.6	3.7	P<0.01	**
9	-1.4	3.2	P < 0.05	*
10	-2.5	5.7	P<0.001	***
11	-1.4	3.2	P < 0.05	*
12	-1.8	4.1	P<0.001	***
13	-1.8	4.0	P<0.01	**
14	-3.5	8.0	P<0.001	***
15	-4.5	10	P<0.001	***

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud la antera

Tabla a7. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.010	0.067	P > 0.05	ns
2	0.26	1.8	P > 0.05	ns
3	-0.13	0.86	P > 0.05	ns
4	0.45	3.0	P < 0.05	*
5	-0.00000024	0.0000016	P > 0.05	ns
6	0.66	4.4	P < 0.001	***
7	0.34	2.3	P > 0.05	ns
8	0.46	3.1	P < 0.05	*
9	0.57	3.8	P < 0.01	**
10	-0.26	1.7	P > 0.05	ns
11	-0.066	0.44	P > 0.05	ns
12	-0.010	0.067	P > 0.05	ns
13	0.52	3.5	P < 0.01	**
14	0.24	1.6	P > 0.05	ns
15	0.27	1.8	P > 0.05	ns

Tabla b7. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.059	0.39	P > 0.05	ns
2	0.17	1.2	P > 0.05	ns
3	-0.11	0.72	P > 0.05	ns
4	0.49	3.2	P < 0.05	*
5	0.094	0.63	P > 0.05	ns
6	0.61	4.0	P < 0.001	***
7	0.31	2.1	P > 0.05	ns
8	0.43	2.9	P > 0.05	ns
9	0.52	3.5	P < 0.01	**
10	0.017	0.11	P > 0.05	ns
11	0.046	0.31	P > 0.05	ns
12	-0.047	0.31	P > 0.05	ns
13	-0.032	0.21	P > 0.05	ns
14	0.0050	0.033	P > 0.05	ns
15	-0.23	1.6	P > 0.05	ns

Tabla c7. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.049	0.33	P > 0.05	ns
2	-0.091	0.61	P > 0.05	ns
3	0.021	0.14	P > 0.05	ns
4	0.041	0.27	P > 0.05	ns
5	0.094	0.63	P > 0.05	ns
6	-0.060	0.40	P > 0.05	ns
7	-0.031	0.21	P > 0.05	ns
8	-0.031	0.21	P > 0.05	ns
9	-0.043	0.29	P > 0.05	ns
10	0.27	1.8	P > 0.05	ns
11	0.11	0.75	P > 0.05	ns
12	-0.037	0.25	P > 0.05	ns
13	-0.56	3.7	P < 0.01	**
14	-0.24	1.6	P > 0.05	ns
15	-0.50	3.3	P < 0.05	*

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Pruebas post-hoc de Bonferroni para los caracteres florales asociados al perianto

Tablas de la longitud de la corola

Tabla a8. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	0.13	0.29	P > 0.05	ns
2	-0.22	0.52	P > 0.05	ns
3	0.38	0.88	P > 0.05	ns
4	-0.11	0.26	P > 0.05	ns
5	0.58	1.3	P > 0.05	ns
6	0.67	1.5	P > 0.05	ns
7	0.68	1.6	P > 0.05	ns
8	0.60	1.4	P > 0.05	ns
9	-0.034	0.078	P > 0.05	ns
10	-0.22	0.51	P > 0.05	ns
11	-1.7	3.9	P<0.01	**
12	-0.20	0.47	P > 0.05	ns
13	-0.55	1.3	P > 0.05	ns
14	-0.17	0.38	P > 0.05	ns
15	-2.1	4.9	P<0.001	***

Tabla b8. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.20	0.46	P > 0.05	ns
2	-0.15	0.33	P > 0.05	ns
3	-0.67	1.5	P > 0.05	ns
4	0.20	0.46	P > 0.05	ns
5	-0.49	1.1	P > 0.05	ns
6	-0.34	0.78	P > 0.05	ns
7	-0.16	0.37	P > 0.05	ns
8	-1.1	2.6	P > 0.05	ns
9	-0.085	0.20	P > 0.05	ns
10	0.27	0.61	P > 0.05	ns
11	0.90	2.1	P > 0.05	ns
12	-0.51	1.2	P > 0.05	ns
13	-0.024	0.055	P > 0.05	ns
14	-1.3	2.9	P > 0.05	ns
15	0.85	2.0	P > 0.05	ns

Tabla c8. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.073	0.17	P > 0.05	ns
2	-0.37	0.85	P > 0.05	ns
3	-0.29	0.66	P > 0.05	ns
4	0.089	0.20	P > 0.05	ns
5	0.090	0.21	P > 0.05	ns
6	0.33	0.76	P > 0.05	ns
7	0.52	1.2	P > 0.05	ns
8	-0.51	1.2	P > 0.05	ns
9	-0.12	0.27	P > 0.05	ns
10	0.045	0.10	P > 0.05	ns
11	-0.79	1.8	P > 0.05	ns
12	-0.71	1.6	P > 0.05	ns
13	-0.57	1.3	P > 0.05	ns
14	-1.4	3.3	P < 0.05	*
15	-1.3	2.9	P > 0.05	ns

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).

Tablas del ancho de la corola

Tabla a9. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	-0.082	0.55	P > 0.05	ns
2	0.25	1.6	P > 0.05	ns
3	-0.039	0.26	P > 0.05	ns
4	0.044	0.29	P > 0.05	ns
5	0.031	0.21	P > 0.05	ns
6	0.15	0.99	P > 0.05	ns
7	0.13	0.88	P > 0.05	ns
8	-0.0065	0.044	P > 0.05	ns
9	0.35	2.4	P > 0.05	ns
10	0.16	1.0	P > 0.05	ns
11	0.31	2.1	P > 0.05	ns
12	0.013	0.090	P > 0.05	ns
13	0.39	2.6	P > 0.05	ns
14	0.30	2.0	P > 0.05	ns
15	0.013	0.084	P > 0.05	ns

Tabla b9. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	-0.16	1.1	P > 0.05	ns
2	-0.060	0.40	P > 0.05	ns
3	-0.091	0.61	P > 0.05	ns
4	0.29	2.0	P > 0.05	ns
5	0.44	3.0	P < 0.05	*
6	0.49	3.2	P < 0.05	*
7	0.39	2.6	P > 0.05	ns
8	0.35	2.4	P > 0.05	ns
9	0.61	4.1	P < 0.001	***
10	0.45	3.0	P < 0.05	*
11	0.34	2.3	P > 0.05	ns
12	0.13	0.87	P > 0.05	ns
13	-0.041	0.27	P > 0.05	ns
14	-0.029	0.19	P > 0.05	ns
15	-0.074	0.50	P > 0.05	ns

Tabla c9. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	t	Valor de P	Sumario
1	-0.079	0.53	P > 0.05	ns
2	-0.31	2.1	P > 0.05	ns
3	-0.052	0.35	P > 0.05	ns
4	0.25	1.7	P > 0.05	ns
5	0.41	2.8	P > 0.05	ns
6	0.34	2.3	P > 0.05	ns
7	0.26	1.7	P > 0.05	ns
8	0.36	2.4	P > 0.05	ns
9	0.26	1.7	P > 0.05	ns
10	0.30	2.0	P > 0.05	ns
11	0.029	0.19	P > 0.05	ns
12	0.12	0.78	P > 0.05	ns
13	-0.43	2.9	P > 0.05	ns
14	-0.33	2.2	P > 0.05	ns
15	-0.086	0.58	P > 0.05	ns

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud de la parte baja de la corola

Tabla a10. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.053	0.12	P > 0.05	ns
2	0.28	0.66	P > 0.05	ns
3	0.17	0.38	P > 0.05	ns
4	0.44	1.0	P > 0.05	ns
5	0.43	1.0	P > 0.05	ns
6	0.91	2.1	P > 0.05	ns
7	2.9	6.7	P<0.001	***
8	3.8	8.7	P<0.001	***
9	3.5	8.2	P<0.001	***
10	3.4	7.8	P<0.001	***
11	3.8	8.8	P<0.001	***
12	4.1	9.6	P<0.001	***
13	4.5	10	P<0.001	***
14	4.8	11	P<0.001	***
15	6.3	15	P<0.001	***

Tabla b10. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.25	0.59	P > 0.05	ns
2	-0.24	0.55	P > 0.05	ns
3	-0.13	0.31	P > 0.05	ns
4	0.59	1.4	P > 0.05	ns
5	0.57	1.3	P > 0.05	ns
6	0.78	1.8	P > 0.05	ns
7	2.8	6.4	P<0.001	***
8	2.8	6.4	P<0.001	***
9	2.4	5.7	P<0.001	***
10	1.4	3.3	P < 0.05	*
11	2.8	6.4	P<0.001	***
12	2.8	6.5	P<0.001	***
13	3.1	7.1	P<0.001	***
14	1.9	4.5	P<0.001	***
15	2.1	4.8	P<0.001	***

Tabla c10. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.20	0.47	P > 0.05	ns
2	-0.52	1.2	P > 0.05	ns
3	-0.30	0.70	P > 0.05	ns
4	0.14	0.33	P > 0.05	ns
5	0.13	0.31	P > 0.05	ns
6	-0.13	0.30	P > 0.05	ns
7	-0.12	0.27	P > 0.05	ns
8	-1.0	2.3	P > 0.05	ns
9	-1.1	2.5	P > 0.05	ns
10	-2.0	4.6	P<0.001	***
11	-1.0	2.4	P > 0.05	ns
12	-1.3	3.1	P < 0.05	*
13	-1.4	3.3	P < 0.05	*
14	-2.9	6.8	P<0.001	***
15	-4.2	9.9	P<0.001	***

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05) y *** (P<0.001).

Tablas de la longitud de la parte alta de la corola

Tabla a11. *Pin* y *Thrum*

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.083	0.32	P > 0.05	ns
2	-0.021	0.081	P > 0.05	ns
3	-0.32	1.2	P > 0.05	ns
4	-0.71	2.7	P > 0.05	ns
5	-1.1	4.3	P<0.001	***
6	-1.8	6.8	P<0.001	***
7	-2.7	10	P<0.001	***
8	-3.4	13	P<0.001	***
9	-3.5	13	P<0.001	***
10	-3.6	14	P<0.001	***
11	-2.5	9.6	P<0.001	***
12	-3.2	12	P<0.001	***
13	-3.8	15	P<0.001	***
14	-3.8	14	P<0.001	***
15	-3.4	13	P<0.001	***

Tabla b11. *Pin* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.31	1.2	P > 0.05	ns
2	-0.41	1.6	P > 0.05	ns
3	-0.78	3.0	P < 0.05	*
4	-0.52	2.0	P > 0.05	ns
5	-1.0	3.8	P<0.01	**
6	-1.4	5.4	P<0.001	***
7	-1.9	7.2	P<0.001	***
8	-2.7	10	P<0.001	***
9	-1.9	7.4	P<0.001	***
10	-1.6	6.1	P<0.001	***
11	-1.5	5.9	P<0.001	***
12	-2.1	8.2	P<0.001	***
13	-2.4	9.3	P<0.001	***
14	-2.5	9.6	P<0.001	***
15	-1.3	4.9	P<0.001	***

Tabla c11. *Thrum* y homostílica

Etapas	Diferencia	<i>t</i>	Valor de <i>P</i>	Sumario
1	-0.23	0.87	P > 0.05	ns
2	-0.39	1.5	P > 0.05	ns
3	-0.46	1.8	P > 0.05	ns
4	0.19	0.75	P > 0.05	ns
5	0.13	0.50	P > 0.05	ns
6	0.36	1.4	P > 0.05	ns
7	0.84	3.2	P < 0.05	*
8	0.76	2.9	P > 0.05	ns
9	1.5	5.9	P<0.001	***
10	2.0	7.6	P<0.001	***
11	0.94	3.6	P<0.01	**
12	1.0	4.0	P<0.01	**
13	1.4	5.4	P<0.001	***
14	1.3	4.8	P<0.001	***
15	2.1	7.9	P<0.001	***

N= 450 flores, para *Pin* 150 flores, para *Thrum* 150 flores y 150 para homostílica. ns (diferencia no significativa), * (P<0.05), ** (P<0.01) y *** (P<0.001).