

¿ES LA DISOLUCIÓN EVOLUTIVA DE LA TRISTILIA UN PROCESO FRECUENTE?

PAULA SOSENSKI, JUAN FORNONI Y CÉSAR A. DOMÍNGUEZ¹

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México,
México, D.F., México

²Autor para la correspondencia: tejada@unam.mx

Resumen: La tristilia es un polimorfismo floral reportado sólo en siete familias de angiospermas que se caracteriza por la presencia de tres morfos que difieren en la posición recíproca de los órganos sexuales. El mantenimiento del equilibrio en las frecuencias de los tres morfos en las poblaciones tristílicas es regulado por la selección dependiente de la frecuencia que opera a través de los flujos legítimos de polen, el sistema de incompatibilidad y la ausencia de diferencias en adecuación entre los morfos. Aunque teóricamente se ha considerado a la tristilia como un polimorfismo evolutivamente estable, en repetidas ocasiones se ha demostrado que su disolución a otros sistemas reproductivos como la distilia y el monomorfismo es muy común. A través de un enfoque indirecto que se basa en el análisis de la variación en las frecuencias de los morfos reportadas en las poblaciones de especies tristílicas, este trabajo evalúa y discute: (1) qué tan inestable es la tristilia, (2) si el patrón de variación en las frecuencias de los morfos concuerda con una hipótesis selectiva o de procesos azarosos y (3) los posibles mecanismos involucrados en la ruptura del equilibrio predicho. Los resultados sugieren que la disolución de la tristilia es un proceso frecuente que podría ser explicado por selección natural y/o procesos azarosos según el patrón de variación en las frecuencias de los morfos detectado entre las poblaciones de una especie. Sin embargo, se requieren un mayor número de estudios experimentales y comparativos para identificar los mecanismos responsables de la disolución del polimorfismo.

Palabras clave: deriva génica, distilia, monomorfismo, selección dependiente de la frecuencia, sistema de incompatibilidad

Abstract: Tristyly is a floral polymorphism only reported in seven angiosperm families. It is characterized by the presence of three floral morphs differing in the height of sexual organs. In general, the equilibrium morph ratios in tristylous populations are regulated by frequency-dependent selection through the legitimate pollen flow, the incompatibility system and the lack of variation in fitness among different morphs. Although tristily has theoretically been considered as an evolutionarily stable polymorphism, it has repeatedly been demonstrated that its evolutionary breakdown is very common. Evidence provided by several studies shows the presence of distylous and monomorphic populations in tristylous species. Through an indirect approach based on the analysis of morph-ratios variation reported in populations of tristylous species, this paper evaluates and discusses: 1) how unstable the tristily is, 2) whether the pattern of variation in morph ratios in populations is consistent with a hypothesis of selection or random processes, and 3) the possible mechanisms involved in the breakdown of the predicted equilibrium. The results suggest that the evolutionary breakdown of tristily is a common process that could be explained by natural selection and/or random processes depending on the pattern of morph-ratios variation detected between populations of a species. However, more experimental and comparative studies are needed to identify the mechanisms responsible for the dissolution of this floral polymorphism.

Key words: distily, frequency-dependent selection, genic drift, incompatibility system, monomorfismo, tristily

La tristilia es un polimorfismo floral muy poco común, reportado sólo en siete familias de angiospermas (Darwin, 1877; Vuilleumier, 1965). La compleja biología floral de las especies tristílicas así como su estrecha interacción con los polinizadores, las han convertido en un modelo ideal para evaluar hipótesis adaptativas sobre la función de los atributos florales. Además, la gran labilidad evolutiva de este polimorfismo ha servido de base para estudiar los mecanismos

y patrones implicados en la transición de un sistema reproductivo a otro(s) (Charlesworth y Charlesworth, 1979; Ganders, 1979; Barrett, 1992, 1993; Leach y Mayo, 2005). Sin embargo, la escasez de casos reportados hasta el momento, así como de estudios experimentales en especies tristílicas no ha permitido una comprensión general de los procesos involucrados en la disolución de la tristilia.

La tristilia se caracteriza por la presencia de tres morfos

que difieren recíprocamente en la altura a la que se encuentran las anteras y el estigma dentro de la flor (*hercogamia recíproca*; Lloyd y Webb, 1992). El morfo corto (*S*) presenta el estilo por debajo de dos niveles de estambres (intermedios (*mS*) y largos (*lS*)). El morfo intermedio (*M*) tiene el estilo entre un nivel de estambres cortos (*sM*) y otros largos (*lM*), mientras que el estilo del morfo largo (*L*) se encuentra por encima de un nivel de estambres cortos (*sL*) y otros intermedios (*mL*) (Figura 1). La mayoría de las especies tristílicas estudiadas cuenta con un sistema de incompatibilidad heteromórfico esporofítico (Glover y Barrett, 1983) que sólo permite la producción de semillas a partir de las cruza que ocurren entre el polen de los estambres y los estilos del mismo nivel, de morfos distintos (*cruzas legítimas* según Darwin, 1877; Figura 1). Este polimorfismo generalmente involucra la expresión de características morfológicas que difieren entre morfos como son el número y el tamaño de los granos de polen, así como el tamaño de las papilas estigmáticas y de las células que las conforman (Dulberger, 1992).

Originalmente se consideró como tristílicas solamente a tres familias de angiospermas, dos dicotiledóneas (Lythraceae: *Decodon*, *Lythrum* y *Nesaea*; y Oxalidaceae: *Averrhoa*, *Biophytum* y *Oxalis*); y una monocotiledónea (Pontederiaceae: *Eichhornia* y *Pontederia*; Ganders, 1979). Esta categorización se basó en la presencia de hercogamia recíproca y un sistema de incompatibilidad heteromórfico. Posteriormente, después de una gran controversia sobre si las especies autocompatibles con un polimorfismo en los estilos y los estambres pero sin reciprocidad perfecta debían ser consideradas como tristílicas, se incluyó en esta categoría a las familias Amaryllidaceae (*Narcissus*) (Lloyd *et al.*, 1990; Barrett *et al.*, 1997; Arroyo, 2002), Connaraceae (*Agelaea*), Linaceae (*Hugonia*) (Lloyd *et al.*, 1990; Thompson *et al.*, 1996) y Thymelaeaceae (Naiki, 2012).

Genética de la tristilia. Aunque se desconocen los mecanismos moleculares que regulan la expresión de la tristilia, se

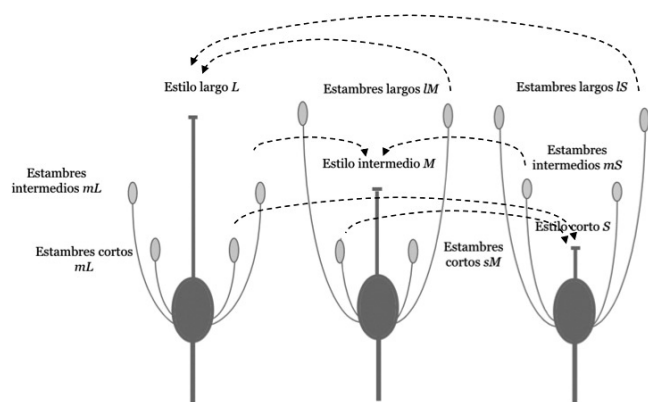


Figura 1. Posición de los órganos sexuales en los morfos largo, intermedio y corto de una especie tristílica. Las líneas punteadas representan las cruza legítimas.

ha especulado que en la mayoría de las especies el patrón de segregación se ajusta a un modelo de dos loci, *S* y *M*, cada uno con dos alelos (*S*, *s* y *M*, *m*) donde *S* es dominante sobre *s* y epistático sobre *M* (Weller, 1976; Morgan y Barrett, 1988; Barrett, 1993). Se ha propuesto que ambos loci se comportan como un supergen (Charlesworth, 1979; Lewis y Jones, 1992; Richards y Barrett, 1992). En algunas especies tristílicas como *Lythrum salicaria*, *Eichhornia crassipes* y *E. paniculata* se ha reportado la presencia de individuos semihomostílicos (con un cambio en la posición de un solo nivel de estambres) que podrían ser el resultado de una mutación en los loci *S* y *M* (Barrett y Shore, 2008) o de la recombinación del supergen. Alternativamente, Charlesworth (1979) propuso un posible efecto pleiotrópico de los loci *S* y *M* sobre la expresión de algunos caracteres involucrados en el polimorfismo.

El modelo del control genético de la tristilia más aceptado fue propuesto inicialmente por von Uebisch (1921, en Lewis y Jones, 1992) y Barlow (1923) y ha sido probado en las siguientes especies: *Decodon verticillatus*, *Eichhornia crassipes*, *E. paniculata*, *Lythrum salicaria*, *Oxalis alpina*, *O. articulata*, *O. bowiei*, *O. compressa*, *O. hirta*, *O. physocalyx*, *O. priceae*, *O. rosea*, *O. tragopoda*, *O. tuberosa*, *O. valdiviensis* y *Pontederia cordata* (Barlow, 1923; von Uebisch, 1926 en Lewis y Jones, 1992; Fisher y Mather, 1943; Fyfe 1950, 1956 en Lewis y Jones, 1992; Mulcahy, 1964; Weller, 1976; Leach, 1983; Bennett *et al.*, 1986; Barrett *et al.*, 1989; Pacheco y Coleman, 1989; Eckert y Barrett, 1993; Trognitz y Hermann, 2001; Ren *et al.*, 2005; Gettys y Wofford, 2008). Esto ha sido posible debido al empleo de cruza controladas que permiten identificar el patrón de segregación en la progenie. En la mayoría de las especies las plantas del morfo corto presentan el alelo dominante *S* y tienen tres genotipos posibles: *SsMM*, *SsMm*, *Ssmm*; las del morfo intermedio son homocigóticas recesivas para el locus *S*, portan el alelo *M* y tienen dos genotipos *ssMM* y *ssMm*. Los individuos del morfo largo, por su parte, expresan un sólo genotipo recesivo para ambos loci: *ssmm* (Lewis y Jones, 1992; Barrett, 1993; Richards, 1997; Leach y Mayo, 2005). En el caso particular de *O. articulata* y *O. rosea* se reportó que el morfo corto era recesivo (Fyfe, 1956 en Lewis y Jones, 1992; von Uebisch, 1926 en Lewis y Jones, 1992). Una modificación en las reacciones de incompatibilidad podría generar la aparición de tres genotipos adicionales (inviables) del morfo corto que son homocigóticos dominantes para el locus *S*, *SSMM*, *SSMm*, *SSmm*. Aunque el modelo de dos loci dialélicos ha permitido explicar la herencia de la tristilia en muchas especies, se han reportado excepciones (Bennett *et al.*, 1986; Barrett, 1993; Leach, 1983; Eckert y Barrett, 1993; Richards, 1997).

Significado adaptativo y funcional de la tristilia. La explicación más común sobre el significado adaptativo y funcional de la tristilia es que promueve el entrecruzamiento entre

individuos de distintos morfos a través de un sistema de incompatibilidad heteromórfico y del flujo legítimo de polen, lo que genera que no haya diferencias en la adecuación entre los morfos y mantiene sus frecuencias en un equilibrio isoplético (Spieth, 1971; Charlesworth y Charlesworth, 1979; Heuch, 1979). En teoría, los flujos legítimos de polen ocurren cuando el polen de un nivel particular de estambres se pega en regiones específicas del cuerpo del polinizador, que posteriormente entran en contacto con los estigmas del mismo nivel en un individuo de distinto morfo (Darwin, 1877). A pesar de la enorme relevancia de esta hipótesis, la diferenciación en el tipo de granos de polen depositado en regiones específicas del cuerpo del polinizador sólo ha sido probada experimentalmente en *P. cordata* (Price y Barrett, 1982; Wolfe y Barrett, 1989) y *E. azurea* (Dos Santos y Whittmann, 2000). Otros estudios que analizaron los patrones de deposición de polen en las superficies estigmáticas apoyan que la ocurrencia de flujos compatibles de polen en poblaciones tristílicas es muy común (Mulcahy y Caporello, 1970; Ornduff, 1975; Barrett, 1977). Sin embargo, también se ha detectado que una parte importante del flujo de polen es ilegítimo (Baena-Díaz *et al.*, 2012). Esto sugiere que aun cuando la transferencia de polen no es tan precisa como se ha planteado teóricamente, el equilibrio en las frecuencias de los morfos se mantiene porque sólo los granos compatibles de polen germinan y fecundan óvulos. En otras palabras, que la barrera más importante en contra de la disolución de la tristilia es el sistema de incompatibilidad (Mulcahy y Caporello, 1970) en aquellas especies con incompatibilidad heteromórfica. Sin embargo, el número de estudios sobre la modificación del sistema de incompatibilidad y de los flujos de polen legítimos aún son escasos.

Origen, mantenimiento y disolución de la tristilia. Aunque la evidencia indica que la tristilia tiene un origen polifilético (Ganders, 1979; Weller, 1992; Barrett, 1993), hasta el momento se desconoce cuál fue la condición ancestral de las especies tristílicas así como la ruta evolutiva que dio origen a la distilia (presencia de dos morfos florales en las poblaciones) y la monostilia (presencia de un morfo floral) en linajes tristílicos. El hallazgo de poblaciones distílicas y monomórficas en varias especies tristílicas de los géneros *Lythrum*, *Narcissus*, *Oxalis* y *Pontederia* sugiere que éstas se originaron de la tristilia por la pérdida de uno o dos morfos florales (Ornduff, 1972; Barrett, 1992, 1993; Weller, 1992). Se han planteado dos explicaciones al respecto. La primera resalta que las flores de las poblaciones tristílicas poseen dos niveles de estambres, por lo que la presencia del mismo carácter (p.ej. dos verticilos de estambres) en las poblaciones distílicas haría suponer que éstas provienen de un ancestro tristílico (Yeo, 1975). Por otro lado, al analizar el número cromosómico en 18 especies de *Oxalis*, se encontró que la mayoría de las especies tristílicas eran diploides y las distílicas, poliploides (Weller y Denton, 1976), lo cual sugiere, que en este género,

la distilia evolucionó a partir de la tristilia (Stebbins, 1980). Aunque ambos argumentos sostienen que las poblaciones distílicas y monomórficas se originaron a partir de ancestros tristílicos, todavía no se cuenta con suficiente evidencia empírica comparativa que permita determinar con precisión la ruta evolutiva de este polimorfismo.

Teóricamente se ha propuesto a la tristilia como un estado evolutivamente estable mantenido por selección dependiente de la frecuencia (Heuch, 1980), sin embargo, varios estudios han reportado que las frecuencias de los morfos en las poblaciones de varias especies tristílicas se desvían significativamente de la isopletería (p.ej. cuando las frecuencias de los morfos en una población son iguales; Morgan y Barrett, 1988; Eckert y Barrett, 1992, 1995; Ågren, 1996; Eckert *et al.*, 1996). Esto puede significar una representación desigual de los morfos en las poblaciones (i.e. poblaciones anisopléticas) o en muchos casos, la pérdida de uno o dos morfos como ocurre en las poblaciones distílicas y monomórficas (Ornduff, 1972; Weller, 1992).

Algunos estudios sugieren que los procesos estocásticos como cuellos de botella y deriva génica, así como eventos históricos asociados a grandes oscilaciones climáticas han moldeado la estructura genética de las poblaciones de especies tristílicas. Estos procesos podrían explicar la pérdida y/o fijación de los alelos en las poblaciones, y en consecuencia, la variación azarosa en las frecuencias de los morfos florales (Morgan y Barrett, 1988; Eckert y Barrett, 1992; Husband y Barrett, 1992; Eckert y Barrett, 1995; Eckert *et al.*, 1996; Hodgins y Barrett, 2008; Pérez-Alquicira *et al.*, 2010).

Otras líneas de investigación sugieren que la selección natural podría tener un efecto muy importante en la disolución de la tristilia (Eckert y Barrett, 1995). Por ejemplo, si los polinizadores discriminan entre morfos, la selección debería favorecer a las plantas del morfo más visitado. Una alteración en los patrones de flujo de polen podría generar diferencias en adecuación entre morfos, y en consecuencia, un cambio en sus frecuencias en el equilibrio (Eckert y Barrett, 1995). Por otro lado, si las plantas de un morfo produjeran semillas a partir de la autopolinización parcial o total como consecuencia de modificaciones en la morfología floral y el sistema de incompatibilidad, se rompería el equilibrio isoplético si hubiera una reducción o un incremento (en un escenario de escasez de polinizadores) en la frecuencia del morfo que se autopoliniza más (Mulcahy y Caporello, 1970; Weller, 1981; Price y Barrett, 1982; Morgan y Barrett, 1988; Anderson, 1994; Weller *et al.*, 2007). En este contexto, la modificación del sistema de incompatibilidad asociada a flujos de polen asimétricos afectaría la segregación de los alelos que determinan la expresión de un morfo, lo cual ayudaría a explicar su eventual desaparición (Weller *et al.*, 2007). Una tercera posibilidad es que la variación en las frecuencias de los morfos, en las especies sin incompatibilidad heteromórfica, sea el resultado del efecto combinado de la

reciprocidad y del papel de los polinizadores en la transferencia legítima de polen entre morfos.

A través del análisis de la variación en las frecuencias de los morfos reportadas en las poblaciones de varias especies tristílicas, este trabajo busca evaluar la frecuencia en que se cumple la predicción de Heuch (1980) de que la tristilia es un estado evolutivamente estable. Asimismo, analizaremos si los patrones observados se ajustan a una explicación de un escenario selectivo, de deriva génica o a su efecto conjunto.

Materiales y métodos

Recopilación de la información. Se realizó una revisión bibliográfica en internet a través de las bases de datos Google Scholar, ISI Web of Science, EBSCO, Scopus y ProQuest. Se incluyó las palabras clave anisoplethy, distyly, evolutionary breakdown, isoplethy, morph frequencies, morph ratios, tristily para obtener todos aquellos trabajos publicados que reportaran las frecuencias de los morfos florales en las poblaciones de especies tristílicas. A partir de la información recopilada se elaboró una base de datos que incluye las frecuencias de los morfos en diez especies: *Decodon verticillatus*, *Eichhornia azurea*, *E. paniculata*, *Lythrum salicaria*, *Narcissus triandrus*, *Oxalis alpina*, *O. suksdorfii*, *Pontederia cordata*, *P. rotundifolia*, *P. sagittata* (Ornduff, 1964; Barrett, 1977; Barrett, 1978; Glover y Barrett, 1983; Glover y Barrett, 1986b; Morgan y Barrett, 1988; Eckert y Barrett, 1992, 1995; Ågren y Ericson, 1996; Barrett et al., 2004; Weller et al., 2007). Sin embargo, dado el escaso número de poblaciones reportadas en cinco de las especies mencionadas (*E. azurea*, *E. paniculata*, *O. suksdorfii*, *P. rotundifolia* y *P. sagittata*), éstas no fueron incluidas en los análisis, por lo cual finalmente se trabajó con un total de 541 poblaciones (391 tristílicas, 93 distílicas y 42 monomórficas) distribuidas en cinco especies. Cabe mencionar que aunque diversos estudios han publicado el número de poblaciones en especies tristílicas, algunos no presentan los datos relativos a la frecuencia de cada morfo o al número total de individuos en las poblaciones, lo cual impidió su incorporación a la base de datos. Es importante destacar que este trabajo consideró el monomorfismo como la presencia de un sólo morfo floral en poblaciones de linajes tristílicos, pero no se analizó la frecuencia de individuos homostílicos (que no presentan hercogamia porque son producto de la recombinación del supergen) en ninguna de las poblaciones.

Análisis estadísticos. Para determinar si las frecuencias de los morfos florales observadas en las poblaciones tristílicas y distílicas difieren de lo esperado según la hipótesis de isoplethía (las proporciones de los morfos en una población deben ser iguales entre sí, 1:1:1 en tristílicas; 1:1 en distílicas), se calculó una prueba de χ^2 por población. Este análisis permitió determinar el número de poblaciones isopléticas

y anisopléticas en cada especie. A partir de esta categorización se determinó por medio de pruebas de χ^2 la proporción de poblaciones tristílicas y distílicas anisopléticas por especie sesgadas hacia cada uno de los tres morfos ($gl = 2$), así como la proporción de poblaciones que presentan uno de los morfos en menor frecuencia ($gl = 2$). Además, para determinar cuál es el morfo que se pierde más comúnmente en las poblaciones distílicas, se caracterizó la frecuencia de poblaciones que carecen de cada uno de los tres morfos. Por último, se registró la proporción de poblaciones monomórficas en cada especie. Todos los análisis se realizaron en el programa estadístico JMP versión 5 (SAS Institute, 2005).

Resultados

El conteo del número de morfos en las poblaciones reportadas por especie reveló que en todos los casos predominan las poblaciones tristílicas, en menor proporción las distílicas, y solamente tres de las cinco especies analizadas presentan poblaciones monomórficas (Figura 2). Al evaluar la hipótesis de isoplethía se encontró que el porcentaje de poblaciones tristílicas isopléticas es menor al de anisopléticas en todas las especies (Figura 3A Cuadro 1). Al analizar la isoplethía en las poblaciones distílicas se detectó que *Decodon verticillatus* y *Lythrum salicaria* presentan más poblaciones anisopléticas que isopléticas, mientras que en *Narcissus triandrus* y *Pontederia cordata* todas las poblaciones son anisopléticas. En contraste, *O. alpina* presenta más poblaciones distílicas isopléticas que anisopléticas (Figura 3B, Cuadro 1). Estos resultados demuestran que la desviación de la isoplethía es una condición común en las poblaciones tristílicas y distílicas de las especies analizadas.

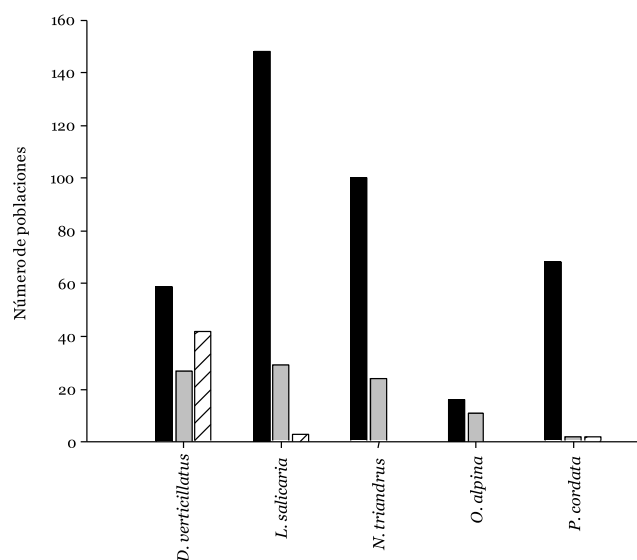


Figura 2. Número de poblaciones tristílicas (barras negras), distílicas (barras grises) y monomórficas (barras rayadas) en cinco especies tristílicas.

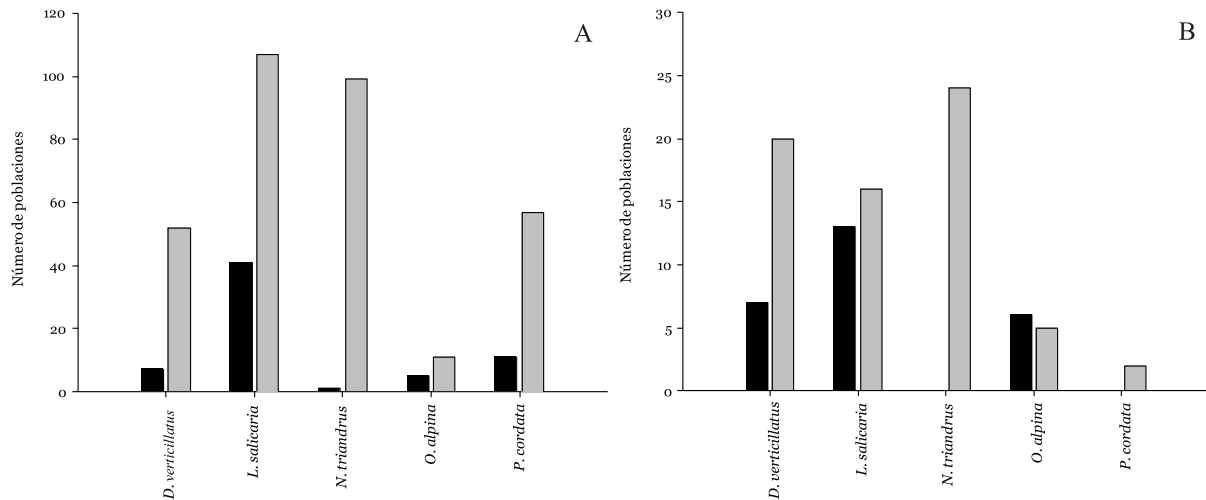


Figura 3. Número de poblaciones tristílicas (A) y distílicas (B) isopléticas (barras negras) y anisopléticas (barras grises).

Las pruebas de χ^2 mostraron que en la mayoría de las poblaciones tristílicas anisopléticas de *Lythrum salicaria*, *Narcissus triandrus* y *Oxalis alpina*, el morfo largo es el más frecuente (en 68.4, 98.8 y 100 % de las poblaciones, respectivamente: $\chi^2 = 22.60$; $P < 0.0001$; $\chi^2 = 178.06$; $P < 0.0001$; $\chi^2 = 15.38$; $P = 0.0005$). En contraste, no se detectaron diferencias significativas en la proporción de poblaciones sesgadas hacia un morfo en *D. verticillatus* ($\chi^2 = 0.29$; $P = 0.86$), mientras que el morfo más común en 63 % de las poblaciones de *P. cordata* es el corto ($\chi^2 = 11.51$; $P = 0.0032$). Además, se encontró que el morfo menos frecuente en las poblaciones tristílicas de *D. verticillatus*, *O. alpina*, *L. salicaria* y *N. triandrus* es el intermedio, sin embargo, esta tendencia sólo fue significativa en las dos últimas ($\chi^2 = 23.72$; $P < 0.0001$; $\chi^2 = 48.92$; $P < 0.0001$; Figura 4B). Las poblaciones de *P. cordata*, por su parte, se caracterizan por presentar una baja frecuencia del morfo largo ($\chi^2 = 27.08$; $P < 0.0001$).

Los resultados revelaron que todas las poblaciones distílicas anisopléticas de *Narcissus triandrus* y el 80 % de las poblaciones en *Oxalis alpina* tienen un sesgo significativo hacia el morfo largo ($\chi^2 = 52.73$; $P < 0.0001$; $\chi^2 = 5.98$;

$P = 0.05$; Figura 4C). En contraste, las poblaciones distílicas de *Decodon verticillatus* y *Lythrum salicaria* no presentan sesgo hacia ningún morfo ($\chi^2 = 0.72$; $P = 0.69$; $\chi^2 = 0.86$; $P = 0.65$). Por otro lado, el morfo que se pierde con mayor frecuencia en las poblaciones distílicas de *Narcissus triandrus* y *Oxalis alpina* es el intermedio ($\chi^2 = 44.41$; $P < 0.0001$; $\chi^2 = 24.16$; $P < 0.0001$; Figura 4D). Aunque esta tendencia es similar en *D. verticillatus*, no fue estadísticamente significativa ($\chi^2 = 2.03$; $P = 0.36$). En *L. salicaria*, en cambio, la pérdida del morfo corto es la más común ($\chi^2 = 16.77$; $P = 0.0002$), mientras que una de las dos poblaciones distílicas de *P. cordata* carece del morfo intermedio y la otra, del morfo corto.

Sólo se detectaron poblaciones monomórficas en *Decodon verticillatus*, *Lythrum salicaria* y *Pontederia cordata*. De las 42 poblaciones reportadas en la primera, 18 presentan plantas del morfo largo, 17 del corto y 7 del intermedio. Las únicas 3 poblaciones monomórficas reportadas en *L. salicaria* presentan plantas del morfo largo, mientras que en una de las dos poblaciones monomórficas de *P. cordata* se fijó el morfo largo y en la otra, el corto.

Discusión

Los resultados de esta revisión apuntan a que la pérdida de la isopletería en *Narcissus triandrus* y *Oxalis alpina* se caracteriza, en términos generales, por un sesgo hacia el morfo largo y la baja frecuencia o la pérdida del morfo intermedio en las poblaciones. Aunque las poblaciones tristílicas de *Lythrum salicaria* también presentan un exceso de plantas del morfo largo, el morfo que se pierde comúnmente es el corto (Barrett, 1993). El patrón es completamente distinto en *Pontederia cordata*, cuyas poblaciones tristílicas presentan un sesgo hacia los individuos del morfo corto y un déficit de plantas del morfo largo. El sesgo hacia un mismo morfo, o la pérdida recurrente de un morfo entre las pobla-

Cuadro 1. Número de poblaciones tristílicas (I= isopléticas y A= anisopléticas), distílicas (isopléticas y anisopléticas) y monomórficas en las cinco especies analizadas.

Especie	Poblaciones tristílicas		Poblaciones distílicas		Poblaciones monomórficas
	I	A	I	A	
<i>Decodon verticillatus</i>	7	52	7	20	42
<i>Lythrum salicaria</i>	41	107	13	16	3
<i>Narcissus triandrus</i>	1	99	0	24	0
<i>Oxalis alpina</i>	5	11	6	5	0
<i>Pontederia cordata</i>	11	57	0	2	2

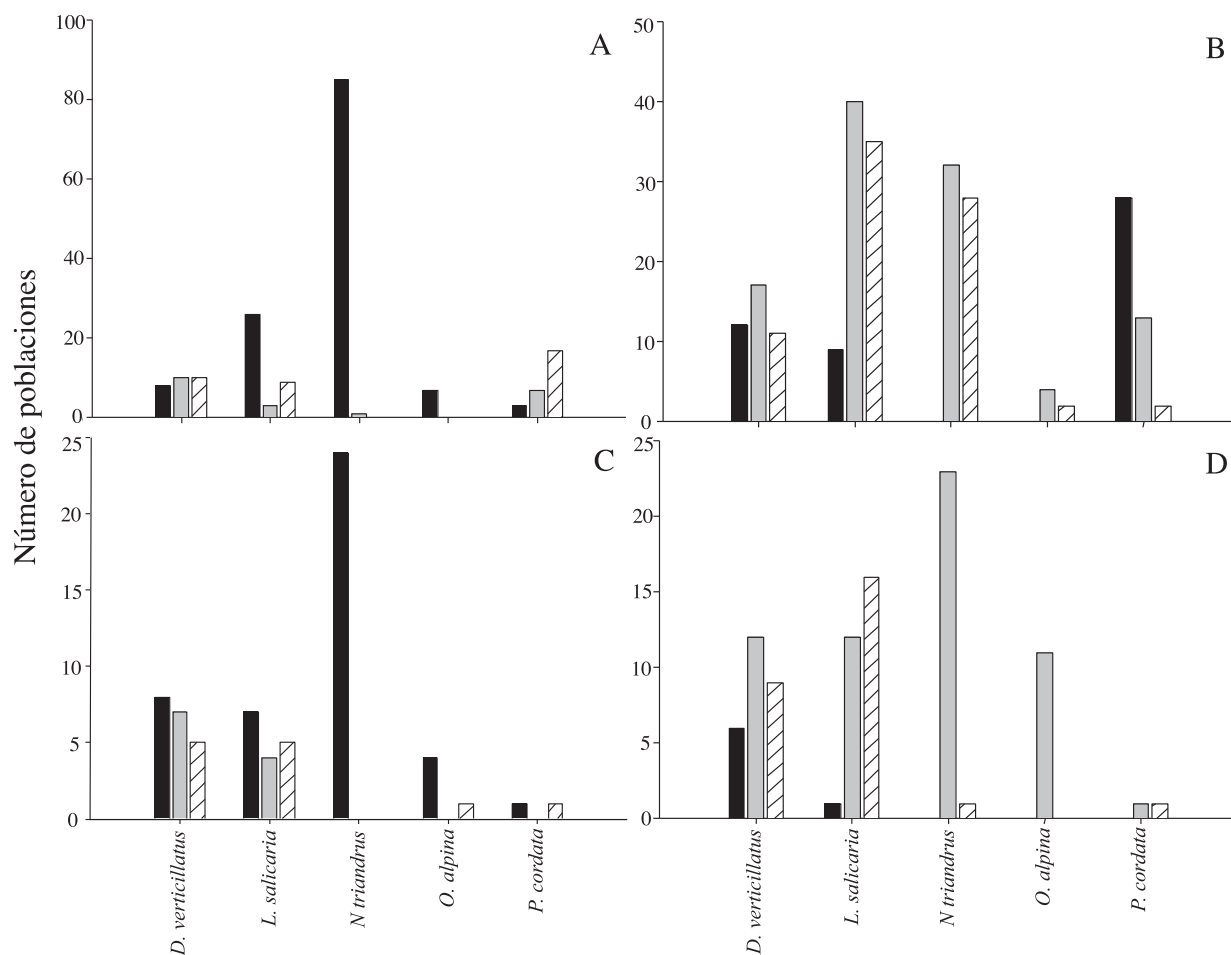


Figura 4. Número de poblaciones (A) tristílicas anisopléticas sesgadas hacia el morfo largo, intermedio y corto; (B) tristílicas con déficit del morfo largo, intermedio y corto; (C) distílicas anisopléticas sesgadas hacia el morfo largo, intermedio y corto; (D) distílicas anisopléticas que han perdido el morfo largo, intermedio y corto. Las barras negras, grises y rayadas en cada panel representan al morfo largo, intermedio y corto, respectivamente.

ciones de estas especies, sugiere que la selección natural ha jugado un papel importante en la disolución evolutiva de la tristilia. No obstante, la variación en las frecuencias de los morfos entre las poblaciones de *D. verticillatus* no parece seguir un patrón, lo cual sugiere que podría ser el resultado de procesos estocásticos. Por otro lado, la evolución de la monostilia a partir de la tristilia parece ser una condición poco frecuente.

La pérdida de la tristilia está asociada con factores genéticos y/o ecológicos que determinan los patrones de variación en las frecuencias de los morfos. El sesgo hacia el morfo largo encontrado en la mayoría de las poblaciones tristílicas de *Lythrum salicaria*, *Narcissus triandrus* y *Oxalis alpina*, y en poblaciones distílicas de las dos últimas especies coincide con lo que planteó Heuch (1980) en relación a que éste es el morfo más común en la naturaleza. Estos resultados son consistentes con una explicación basada en la determinación genética de la tristilia. En la mayoría de las especies el morfo

largo es recesivo para los dos loci (*ssmm*), lo cual representa una ventaja sobre los otros dos morfos. Así, los tres morfos producen gametos *sm* que se requieren para la expresión de un genotipo recesivo. En contraste, sólo el morfo corto y el intermedio pueden segregar los gametos *sM* que forman el genotipo del morfo intermedio. Finalmente, el morfo corto es el único que expresa el alelo *S* dominante en sus tres genotipos, lo cual incrementa su probabilidad de desaparecer (Heuch, 1980; Barrett, 1993). Esto explicaría la pérdida de plantas del morfo corto en las poblaciones analizadas de *L. salicaria* (Barrett *et al.*, 1989).

Por otra parte, se ha propuesto que el morfo largo funciona mejor como receptor de polen al tener el estigma más expuesto a los polinizadores que los otros dos morfos (Dulberger, 1992; Eckert y Barrett, 1995). En cambio, se considera al morfo corto como el peor receptor debido a las barreras físicas que enfrentan los polinizadores hasta llegar a los estigmas cortos (O'Neil, 1992; Harder y Barrett, 1993;

Eckert y Barrett, 1995). En *Pontederia cordata* y *P. sagittata*, por ejemplo, se reportó que el morfo largo recibe más polen que el morfo corto, aunque ambos reciben menor cantidad de polen que el morfo intermedio (Glover y Barrett, 1983; 1986a; Wolfe y Barrett, 1989). Sin embargo, en la mayoría de las especies tristílicas, el morfo corto funciona mejor como donador por presentar las anteras más expuestas (O'Neil, 1992), lo cual podría explicar su alta frecuencia en las poblaciones revisadas de *P. cordata*. En *Lythrum salicaria* también se encontró que las plantas del morfo corto son mejores como donadoras y los individuos del morfo largo e intermedio, como receptores (O'Neil, 1992). En este sentido, las diferencias funcionales entre morfos sugieren que la variación en las frecuencias de los morfos también podría ser el resultado de la limitación por polen. En las especies tristílicas *Hugonia serrata* y *L. salicaria*, por ejemplo, las plantas del morfo corto presentan mayor limitación por polen (O'Neil, 1992; Meeus *et al.*, 2011).

La baja frecuencia del morfo intermedio que resulta común en las poblaciones tristílicas anisopléticas de *Lythrum salicaria* y *Narcissus triandrus*, así como su desaparición en las poblaciones distílicas de *N. triandrus* y *Oxalis alpina* sugieren un patrón selectivo. Aunque se desconocen las causas, se han planteado diversas explicaciones al respecto. Charlesworth (1979) propuso que el morfo intermedio tiene una mayor probabilidad de autofecundarse debido a que la suma total de la distancia que separa al estilo intermedio de los estambres cortos y largos es menor comparada con la distancia entre los órganos sexuales en los otros dos morfos. Esto implica que el morfo intermedio debería presentar el nivel más alto de endogamia y de depresión endogámica, si se pierde la incompatibilidad heteromórfica. Weber *et al.* (2013) probaron esta hipótesis al demostrar un incremento en la autocompatibilidad del morfo intermedio asociado a una mayor probabilidad de autofecundación durante la transición tristilia-distilia en *O. alpina*. Sin embargo, la depresión endogámica fue muy baja, probablemente como consecuencia de la purga génica o de que esta especie es tetraploide (Weber, 2012). En el caso de *N. triandrus*, los estilos del morfo intermedio son más cortos que los estambres del mismo nivel en el morfo largo, lo cual podría haber generado desventajas sobre el morfo intermedio que recibe menos polen (Barrett *et al.*, 1997, 2004; Barrett y Hodgins, 2006). Otra explicación de la pérdida o baja frecuencia del morfo intermedio podría estar asociada con la expresión diferencial de la incompatibilidad entre morfos. En *O. alpina*, por ejemplo, la frecuencia del morfo intermedio está negativamente asociada con la modificación en la incompatibilidad de dos cruza que involucran a los estambres intermedios del morfo largo y corto (Weller, 1976, 1980). En el caso de *Eichhornia azurea*, *P. cordata*, *Pontederia rotundifolia* y *P. sagittata*, el nivel de incompatibilidad del morfo intermedio es menor que el de los otros dos morfos (Barrett, 1977; Glover y Barrett, 1983; Barrett y Anderson, 1985; Glover y

Barrett, 1986b; Bianchi *et al.*, 2000). En *O. suksdorfii*, por ejemplo, la baja frecuencia del morfo intermedio se asocia con que presenta una reducida producción de polen y alta esterilidad (Ornduff, 1964).

Aunque los argumentos de la sección anterior sugieren un efecto de la selección en contra del morfo intermedio, los estudios que han evaluado las diferencias en adecuación entre morfos han encontrado resultados contrastantes, pues mientras que en *Eichhornia paniculata*, *Lythrum salicaria*, *Oxalis alpina*, *Pontederia cordata* y *P. rotundifolia* no se ha detectado variación en la producción de semillas entre morfos (Barrett, 1977; Weller, 1981, 1986; Price y Barrett, 1982; Barrett *et al.*, 1989), las diferencias son significativas en *Decodon verticillatus* (Eckert y Barrett, 1995), *L. salicaria* (Ågren, 1996; Ågren y Ericson, 1996) y *Narcissus triandrus* (Hodgins y Barrett, 2006). Sin embargo, estos trabajos han caracterizado la adecuación únicamente a través de la vía femenina, por lo que resultará de suma importancia conocer el componente masculino de adecuación, principalmente en aquellos casos en que la incompatibilidad heteromórfica se ha modificado. Tampoco se han detectado diferencias en la tasa de visita ni el tipo de polinizadores que visitan a los morfos en las poblaciones de *O. alpina* (Baena-Díaz *et al.*, 2012). Por lo tanto, si los morfos no difieren en su adecuación y los polinizadores los visitan por igual, la pérdida de uno de los morfos podría ser el resultado del nivel al que opera la selección (alelos o morfos) o de eventos azarosos. En *O. alpina*, por ejemplo, se propuso que la modificación en la incompatibilidad de dos cruza que involucran los estambres intermedios ha generado presiones de selección en contra del alelo *M*, pero no del morfo intermedio. Esto explicaría por qué la pérdida de un alelo afecta la frecuencia del morfo intermedio, pero no su adecuación (Weller, 1976). La evidencia también sugiere que la variación en la frecuencia del morfo intermedio podría ser explicada por eventos históricos. Barrett *et al.* (2004) y Pérez-Alquicira *et al.* (2010) encontraron que la frecuencia del morfo intermedio en las poblaciones de *N. triandrus* en la Península Ibérica y de *O. alpina* en la región de las Sky Islands del Noroeste de México y Suroeste de Estados Unidos, se reduce hacia el norte de la distribución. Dicho patrón, al menos en *O. alpina*, apoya la hipótesis de que el cambio en la distribución geográfica de las poblaciones es el resultado de las migraciones ocurridas durante el Pleistoceno. Sin embargo, los múltiples orígenes de la distilia y la desaparición del morfo intermedio en ambas especies, como consecuencia de las modificaciones en la morfología floral o en la incompatibilidad también sugieren un efecto de la selección natural en esta transición (Pérez-Alquicira, 2010).

Los resultados de esta revisión apuntan a que la disolución de la tristilia es un proceso frecuente. Del total de poblaciones tristílicas analizadas ($N = 391$), 17 % son isopléticas y 83 % anisopléticas. En el caso de las poblaciones distílicas ($N = 93$), 28 % son isopléticas y 72 % anisopléticas.

La baja frecuencia de poblaciones isopléticas en comparación con las anisopléticas sugiere que la tristilia es un polimorfismo muy lábil. Los procesos selectivos y azarosos podrían explicar la disolución del equilibrio isoplético de manera excluyente, o bien actuar en conjunto en medida variable, a una escala temporal y espacial. Sin embargo, dada la escasez de estudios empíricos y las pocas familias en que se ha reportado la ocurrencia de la tristilia, no hay que descartar un posible efecto filogenético en los patrones de variación detectados. En este sentido, se requieren más estudios comparativos en un contexto filogenético que permitan identificar tanto los mecanismos que rompen el equilibrio dependiente de la frecuencia, como la labilidad real de este polimorfismo floral.

Agradecimientos

PS agradece a CONACYT y a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM por el apoyo económico otorgado durante la realización este trabajo. Los autores agradecen las revisiones y comentarios de Juan Arroyo y un revisor anónimo que ayudaron a mejorar este manuscrito.

Literatura citada

- Ågren J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* **77**:1779-1790.
- Ågren J. y Ericson L. 1996. Population structure and morph-specific fitness differences in tristylous *Lythrum salicaria*. *Evolution* **50**:126-139.
- Anderson S. 1994. Unequal morph frequencies in populations of tristylous *Lythrum salicaria* (Lythraceae) from southern Sweden. *Heredity* **72**:81-85.
- 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.
- Baena-Díaz F., Fornoni J., Sosenski P., Molina-Freaner F.E., Weller S.G., Pérez-Ishiwara R. y Domínguez C.A. 2012. Changes in reciprocal herkogamy during the tristily-distily transition in *Oxalis alpina* increase efficiency in pollen transfer. *Journal of Evolutionary Biology* **25**:574-583.
- Barlow N. 1923. Inheritance of the three forms in trimorphic species. *Journal of Genetics* **13**:133-146.
- Barrett S.C.H. 1977. The breeding system of *Pontederia rotundifolia* L., a tristylous species. *New Phytologist* **78**:209-220.
- Barrett S.C.H. 1978. Floral biology of *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth (Pontederiaceae). *Aquatic Botany* **5**:217-228.
- Barrett S.C.H. 1992. *Evolution and Function of Heterostyly*. Springer-Verlag, Berlín.
- Barrett S.C.H. 1993. The evolutionary biology of tristily. En: Futuyma D. y Antonovics J. Eds. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, vol. 9, pp. 283-326, Oxford University Press, Oxford.
- Barrett S.C.H. y Anderson J.M. 1985. Variation in the expression of trimorphic incompatibility in *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae). *Theoretical and Applied Genetics* **70**:355-362.
- Barrett S.C.H., Morgan M.T. y Husband B.C. 1989. The dissolution of a complex genetic polymorphism: the evolution of self-fertilization in tristylous *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Evolution* **43**:1398-1416.
- Barrett S.C.H., Cole W.W., Arroyo J., Cruzan M.B. y Lloyd D.G. 1997. Sexual polymorphisms in *Narcissus triandrus*: Is this species tristylous? *Heredity* **78**:135-145.
- Barrett S.C.H., Harder L.D. y Cole W.W. 2004. Correlated evolution of floral morphology and mating-type frequencies in a sexually polymorphic plant. *Evolution* **58**:964-975.
- Barrett S.C.H. y Hodgins K.A. 2006. Floral design and the evolution of asymmetrical mating systems. En: Harder L.D. y Barrett S.C.H. Eds. *Ecology and Evolution of Flowers*, pp. 239-255, Oxford University Press, Oxford.
- Barrett S.C.H. y Shore J.S. 2008. New insights on heterostyly: comparative biology, ecology and genetics. En: Franklin-Tong V. Ed. *Self-incompatibility in Flowering Plants-Evolution, Diversity, and Mechanism*, pp. 3-32, Springer-Verlag, Berlín.
- Bennett J.H., Leach C.R. y Goodwins I.R. 1986. The inheritance of style length in *Oxalis rosea*. *Heredity* **56**:393-396.
- Bianchi M., Vesprini J. y Barrett S.C.H. 2000. Trimorphic incompatibility in *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae). *Sexual Plant Reproduction* **12**:203-208.
- Charlesworth D. 1979. The evolution and breakdown of tristily. *Evolution* **33**:486-498.
- Charlesworth B. y Charlesworth D. 1979. The maintenance and breakdown of distily. *American Naturalist* **114**:499-513.
- Darwin C. 1877. *The Different Forms of Flowers on Plants of the same Species*. John Murray, Londres.
- Alves Dos Santos I. y Wittmann D. 2000. Legitimate pollination of the tristylous flowers of *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) by *Ancylloscelis gigas* bees (Anthophoridae, Apoidea). *Plant Systematics and Evolution* **223**:127-137.
- Dulberger R. 1992. Floral polymorphisms and their functional significance in the heterostylous syndrome. En: Barrett S.C.H. Ed. *Evolution and Function of Heterostyly*, pp. 41-84. Springer-Verlag, Berlín.
- Eckert C.E. y Barrett S.C.H. 1992. Stochastic loss of style morphs from populations of tristylous *Lythrum salicaria* and *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution* **46**:1014-1029.
- Eckert C.E. y Barrett S.C.H. 1993. The inheritance of tristily in *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Heredity* **71**:473-480.
- Eckert C.E. y Barrett S.C.H. 1995. Style morph ratios in tristylous *Decodon verticillatus* (Lythraceae): selection versus historical contingency. *Ecology* **76**:1051-1066.
- Eckert C.E., Manicacci D. y Barrett S.C.H. 1996. Genetic drift and founder effect in native versus introduced populations of an invading plant, *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *Evolution* **50**:1512-1519.
- Fisher R.A. y Mather K. 1943. The inheritance of style length in *Lythrum salicaria*. *Annals of Eugenics* **12**:1-23.
- Ganders F.R. 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* **17**:607-635.
- Gettys L.A. y Wofford D.S. 2008. Genetic control of floral morph in tristylous pickerelweed (*Pontederia cordata* L.). *Journal of Heredity* **99**:558-563.
- Glover D.E. y Barrett S.C.H. 1983. Trimorphic incompatibility in Mexican populations of *Pontederia sagittata* Presl. (Pontederiaceae). *New Phytologist* **95**:439-455.
- Glover D.E. y Barrett S.C.H. 1986a. Stigmatic pollen loads in po-

- pulations of *Pontederia cordata* from the southern U.S. *American Journal of Botany* **73**:1607-1612.
- Glover D.E. y Barrett S.C.H. 1986b. Variation in the mating system of *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms. (Pontederiaceae). *Evolution* **40**:1122-1131.
- Harder L.D. y Barrett S.C.H. 1993. Pollen removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization. *Ecology* **74**:1059-1072.
- Heuch I. 1979. The effect of partial self-fertilization on type frequencies in heterostylous plants. *Annals of Botany* **44**:611-616.
- Heuch I. 1980. Loss of incompatibility types in finite populations of the heterostylous plant *Lythrum salicaria*. *Heredity* **92**:53-57.
- Hodgins K.A. y Barrett S.C.H. 2006. Female reproductive success and the evolution of mating-type frequencies in tristylous populations. *New Phytologist* **171**:569-580.
- Hodgins K.A. y Barrett S.C.H. 2008. Geographic variation in floral morphology and style-morph ratios in a sexually polymorphic daffodil. *American Journal of Botany* **95**:185-195.
- Husband B.C. y Barrett S.C.H. 1992. Genetic drift and the maintenance of style length polymorphism in tristylous populations of *Eichhornia paniculata* (Pontederiaceae). *Heredity* **69**:440-449.
- Leach C. 1983. Fluctuations in heteromorphic self-incompatibility systems. *Theoretical and Applied Genetics* **66**:307-312.
- Leach C. y Mayo O. 2005. *Outbreeding Mechanisms in Flowering Plants: An Evolutionary Perspective from Darwin Onwards*. J. Cramer. Berlín.
- Lewis D. y Jones D.A. 1992. The genetics of heterostyly. En: Barrett S.C.H. Ed. *Evolution and Function of Heterostyly*, pp. 129-150, Springer-Verlag, Berlín.
- Lloyd D.G., Webb C.J. y Dulberger R. 1990. Heterostyly in species of *Narcissus* (Amaryllidaceae) and *Hugonia* (Linaceae) and other disputed cases. *Plant Systematics and Evolution* **172**:215-227.
- 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, Berlín.
- Meeus S., Jacquemyn H., Honnay O. y Pailler T. 2011. Self-incompatibility and pollen limitation in the rare tristylous endemic *Hugonia serrata* on La Réunion Island. *Plant Systematics and Evolution* **292**:143-151.
- Morgan M.T. y Barrett S.C.H. 1988. Historical factors and anisoplethic population structure in tristylous *Pontederia cordata*: a reassessment. *Evolution* **42**:496-504.
- Mulcahy D.L. 1964. The reproductive biology of *Oxalis priceae*. *American Journal of Botany* **51**:1045-1050.
- Mulcahy D.L. y Caporello D. 1970. Pollen flow within a tristylous species: *Lythrum salicaria*. *American Journal of Botany* **57**:1027-1030.
- Naiki A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology* **27**:3-29.
- O'Neil P. 1992. Variation in male and female reproductive success among floral morphs in the tristylous plant *Lythrum salicaria* (Lythraceae). *American Journal of Botany* **79**:1024-1030.
- Ornduff R. 1964. The breeding system of *Oxalis suksdorfii*. *American Journal of Botany* **51**:307-314.
- Ornduff R. 1972. The breakdown of trimorphic incompatibility in *Oxalis* section *Corniculatae*. *Evolution* **26**:52-65.
- Ornduff R. 1975. Pollen flow in *Lythrum junceum* a tristylous species. *New Phytologist* **75**:161-166.
- Pacheco R.P.B. y Coleman J.R. 1989. Reproductive morphology, genetic control and incompatibility relations in tristylous *Oxalis physocalyx* (Oxalidaceae). *Brazilian Journal of Genetics* **12**:347-359.
- Pérez-Alquicira J., Molina-Freaner F.E., Piñero D., Weller S.G., Martínez-Meyer E., Rozas J. y Domínguez C.A. 2010. The role of historical factors and natural selection in the evolution of breeding systems of *Oxalis alpina* in the Sonoran desert "Sky Islands". *Journal of Evolutionary Biology* **23**:2163-2175.
- Price S.D. y Barrett S.C.H. 1982. Tristyly in *Pontederia cordata*. *Canadian Journal of Botany* **60**:897-905.
- Ren M-X., Zhang Q-G. y Zhang D-Y. 2005. Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China. *Weed Research* **45**:236-244.
- Richards A.J. 1997. *Plant Breeding Systems*. Chapman & Hall, London.
- Richards A.J. y Barrett S.C.H. 1992. The development of heterostyly. En: Barrett S.C.H. Ed. *Evolution and Function of heterostyly*, pp. 85-127, Springer-Verlag, Berlín.
- SAS Institute Inc. 2005. JMP Version 5. Cary.
- Spieth P.T. 1971. A necessary condition for equilibrium in systems exhibiting self-incompatibility mating. *Theoretical Population Biology* **2**:404-418.
- Stebbins G.L. 1980. Polyploidy in plants: Unsolved problems and prospects. En: Lewis W.H. Ed. *Polyploidy-Biological Relevance*, pp. 495-520, Plenum Press, Nueva York.
- Thompson J.D., Pailler T., Strasberg D. y Manicacci D. 1996. Tristyly in the endangered Mascarene Island endemic *Hugonia serrata* (Linaceae). *American Journal of Botany* **83**:1160-1167.
- Trognitz B.R. y Hermann M. 2001. Inheritance of tristyly in *Oxalis tuberosa* (Oxalidaceae). *Heredity* **86**:564-573.
- Vuilleumier B.S. 1965. The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms. *Evolution* **21**:210-226.
- Weber J.J., Weller S.G., Sakai A.K., Nguyen A., Tai N.D., Domínguez C.A. y Molina-Freaner F.E. 2012. Purging of inbreeding depression within a population of *Oxalis alpina* (Oxalidaceae). *American Journal of Botany* **99**:923-932.
- Weber J.J., Weller S.G., Sakai A.K., Tsyusko O.V., Glenn T.C., Domínguez C.A., Molina-Freaner F.E., Fornoni J., Tran M., Nguyen N., Nguyen K., Tran L-K., Joice G. y Harding E. 2013. The role of inbreeding depression and mating system in the evolution of heterostyly. *Evolution* **67**:2309-2322.
- Weller S.G. 1976. The genetic control of tristyly in *Oxalis* section *Ionoxalis*. *Heredity* **37**:387-393.
- Weller S.G. 1980. The incompatibility relationships of tristylous species of *Oxalis* section *Ionoxalis* of southern Mexico. *Canadian Journal of Botany* **58**:1908-1911.
- Weller S.G. 1981. Pollination biology of heteromorphic populations of *Oxalis alpina* (Rose) Knuth (Oxalidaceae) in southeastern Arizona. *Botanical Journal of the Linnean Society* **83**:189-198.
- Weller S.G. 1986. Factors influencing frequency of the mid-styled morph in tristylous populations of *Oxalis alpina*. *Evolution* **40**:279-289.
- Weller S.G. 1992. Evolutionary modifications of tristylous breeding systems. En: Barrett S.C.H. Ed. *Evolution and Function of Heterostyly*, pp. 247-272. Springer-Verlag, Berlín.
- Weller S.G. y Denton M.F. 1976. Cytogeographic evidence for the evolution of distyly from tristyly in the North American spe-

- cies of *Oxalis* section *Ionoxalis*. *American Journal of Botany* **63**:120-125.
- Weller S.G., Domínguez C.A., Molina-Freaner F.E., Fornoni J. y LeBuhn G. 2007. The evolution of distyly from tristyly in populations of *Oxalis alpina* (Oxalidaceae) in the Sky Islands of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* **94**:972-985.
- Wolfe L.M. y Barrett S.C.H. 1989. Patterns of pollen removal and deposition in tristylous *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* **36**:317-329.
- Yeo P.F. 1975. Some aspects of heterostyly. *New Phytologist* **75**:147-153.

Recibido: 29 de julio de 2014

Aceptado: 14 de octubre de 2014