

NECTARIOS EN *MACROPTILIUM ERYTHROLOMA* (FABACEAE)

SUSANA INÉS DREWES*

RESUMEN

Macroptilium erythroloma (Benth.) Urban presenta tres tipos de nectarios: a) un nectario floral ubicado en la base del ovario, b) nectarios extraflorales debido al aborto de primordios florales en el raquis de la inflorescencia y c) tricomas glandulares nectarinos distribuidos en tallos, hojas y pedúnculo de la inflorescencia en forma esparcida, mientras que se presentan agrupados en las estipelas. En este trabajo se describen estos nectarios mediante observaciones exomorfológicas, anatómicas y microscopía electrónica de barrido, según los casos.

Palabras claves: nectarios, *Macroptilium*, Fabaceae.

ABSTRACT

Macroptilium erythroloma (Benth.) Urban has three nectary types: a) a floral nectary at the base of the ovary b) extrafloral nectaries due to abortion of flower buds and development of nectaries in the inflorescence rachis, and c) glandular nectary trichomes spread throughout stems, leaves and inflorescence peduncle, but grouped in the stipels. These nectaries were studied through external morphological observations, anatomical observations, and scanning electron microscopy.

Key words: nectaries, *Macroptilium*, Fabaceae.

* Dpto. Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Pab. II, 4º Piso, C.P. 1428. Buenos Aires, Argentina. e-mail: drewes@biolo.bg.fcen.uba.ar
drewes@macrop.fcen.uba.ar

INTRODUCCIÓN

Macroptilium erythroloma (Benth.) Urban, familia Fabaceae, forma parte de las especies que integran el complejo *Phaseolus-Vigna* (Phaseolinae-Phaseoleae). Es una enredadera con hojas trifolioladas, flores papilionadas rosadas, que se distinguen por presentar las alas de mayor tamaño que el estandarte y legumbres rectas, péndulas, con abundantes semillas. Se encuentra ampliamente distribuida: Centro América, Colombia, Venezuela, Ecuador, Brasil, Perú, Bolivia, Paraguay y Argentina.

La presencia de nectarios o zonas glandulares es de suma importancia tanto en taxonomía como en la relación planta-animal; se hallan ampliamente distribuidos en las angiospermas y se pueden encontrar en cualquier parte vegetativa o reproductiva de la planta (Elias, 1983; Koptur, 1992; Rivera, 1996).

La presencia de nectarios se ha documentado parcialmente en leguminosas: hay trabajos de nectarios florales en varias especies de Mimosoideae y Papilionoideae (Ancibor, 1969; Waddle y Lersten, 1973) y de nectarios extraflorales en Papilionoideae (Ojehomon, 1968; Bhattacharya y Maheshwari, 1971; Maréchal *et al.*, 1978). Autores como Baudet (1973), Baudet y Maréchal (1978) y Lackey (1978) utilizan los caracteres epidérmicos en la taxonomía de la tribu Phaseoleae, mencionando en algunos géneros la presencia de tricomas glandulares, sin especificar que sean secretores de néctar. Aunque son numerosos los trabajos que se encuentran en la literatura sobre el complejo *Phaseolus-Vigna* (Maréchal *et al.*, 1978; Maréchal, 1981; Lackey, 1981, 1983) son escasos los datos sobre los nectarios, por lo que aún falta mucho conocer de su presencia y morfología en la mayoría de los géneros.

Por ejemplo, Drewes (1991, 1995) y Broilo y Vegetti (1992) observaron la presencia de nectarios extraflorales en el raquis de la inflorescencia de *Macroptilium*.

La mayoría de los estudios sobre *Macroptilium erythroloma* son de carácter taxonómico (Bacigalupo, 1987; Barbosa-Fevereiro, 1987) y brindan escasa información sobre los nectarios. El objetivo de este trabajo fue analizar las características morfoanatómicas de los nectarios que posee el género, en la búsqueda de caracteres que permitan el tratamiento filogenético del mismo.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó con material proveniente de herbarios cuyas siglas figuran entre paréntesis en las listas de material examinado, de acuerdo con la denominación de Holmgren *et al.* (1974); se realizaron observaciones adicionales en el campo y en el vivero.

Las inflorescencias y partes vegetativas coleccionadas se preservaron en F.A.A (formol, ácido acético, alcohol); para disecarlas se transfirieron previamente a una solución de alcohol 70% con safranina, luego se lavaron con alcohol 70% para remover el exceso de colorante.

Se realizaron dibujos bajo lupa y/o microscopio óptico con cámara clara.

Para las fotografías con microscopía electrónica de barrido, bajo la lupa, se removieron selectivamente las estructuras que impedían la visualización. El material se deshidrató en series de etanol-acetona, se realizó punto crítico con CO₂ y se metalizó con oro-paladio. Los preparados se examinaron y se fotografiaron con microscopio electrónico de barrido (MEB) JEOL JSM 25 II de la Facultad de Odontología (UBA), Servicio CONICET (Argentina).

Para el estudio de la estructura interna de los nectarios extraflorales, se seccionaron pequeñas porciones del paracladio largo de la inflorescencia en diversos estadios de desarrollo, se deshidrataron mediante una serie de alcoholes, se incluyeron en parafina y se realizaron cortes seriados longitudinales y transversales a 10-15 µ de grosor con micrótopo. Con dichos cortes se realizaron preparados permanentes previamente coloreados con safranina-verde permanente (fast-green) (D'Ambrogio de Argueso, 1976).

Las observaciones de los tricomas glandulares se realizaron directamente en tallos, hojas e inflorescencias, por medio de preparados microscópicos, sin realizar tinciones. También se realizaron preparados permanentes siguiendo la misma técnica que para los nectarios exaflorales.

La tipología de las sinflorescencias se describió según la terminología de Troll (1964-69) y Weberling (1965, 1983, 1985, 1989).

Las estructuras secretoras especializadas se denominaron según la nomenclatura de Fahn (1979): nectario floral (NF) ubicado en el interior de la flor, funcional y asociado a la polinización; nectario exafloral (NEF), ubicado en partes florales externas o estructuras vegetativas, sin relación con la polinización.

Material examinado. BRASIL: Rio Grande do Sul: 26/I/1964, *Pereira* 8620 (LP). PERÚ: Ferreñafe, Lambayeque: Oxapampa, Moyán, 16/III/1916, *Llatas Quiroz* 1801 (SI). ARGENTINA: Prov. Misiones. Dpto. San Ignacio: San Ignacio, 27/III/1980, *Palacios y Bravo* 862, 865, 867, 868 (BAFC); 25/III/1982, *Hoc et al.* 40 y 42 (BAFC); 24/II/1984, *Palacios y Bravo* 1283 (BAFC). Dpto. San Javier: Itacaruaré, 25/II/1984, *Palacios y Bravo* 1290 (BAFC). Prov. Tucumán. Dpto. Trancas: Tapia, 12/III/1922, *Venturi* 1765 (LIL).

RESULTADOS

A. Tricomas glandulares. Se encontraron tricomas glandulares formados por un pie y una cabezuela glandular (Fig. 1, a y b). La cabezuela secretora es globosa a claviforme formada por 5-6 células intensamente coloreadas castaño oscuro y un pie corto constituido por 1-2 células por 1-2 células rectangulares.

Los tricomas glandulares se desarrollan a partir de una única célula epidérmica, la división en la célula inicial es transversal, dando una célula basal rectangular y una apical globosa con denso contenido citoplasmático que luego presenta una o dos divisiones también transversales; una o dos de estas últimas células formadas, por divisiones longitudinales dan lugar a la cabezuela (Fig. 2, d). Debido a que estas

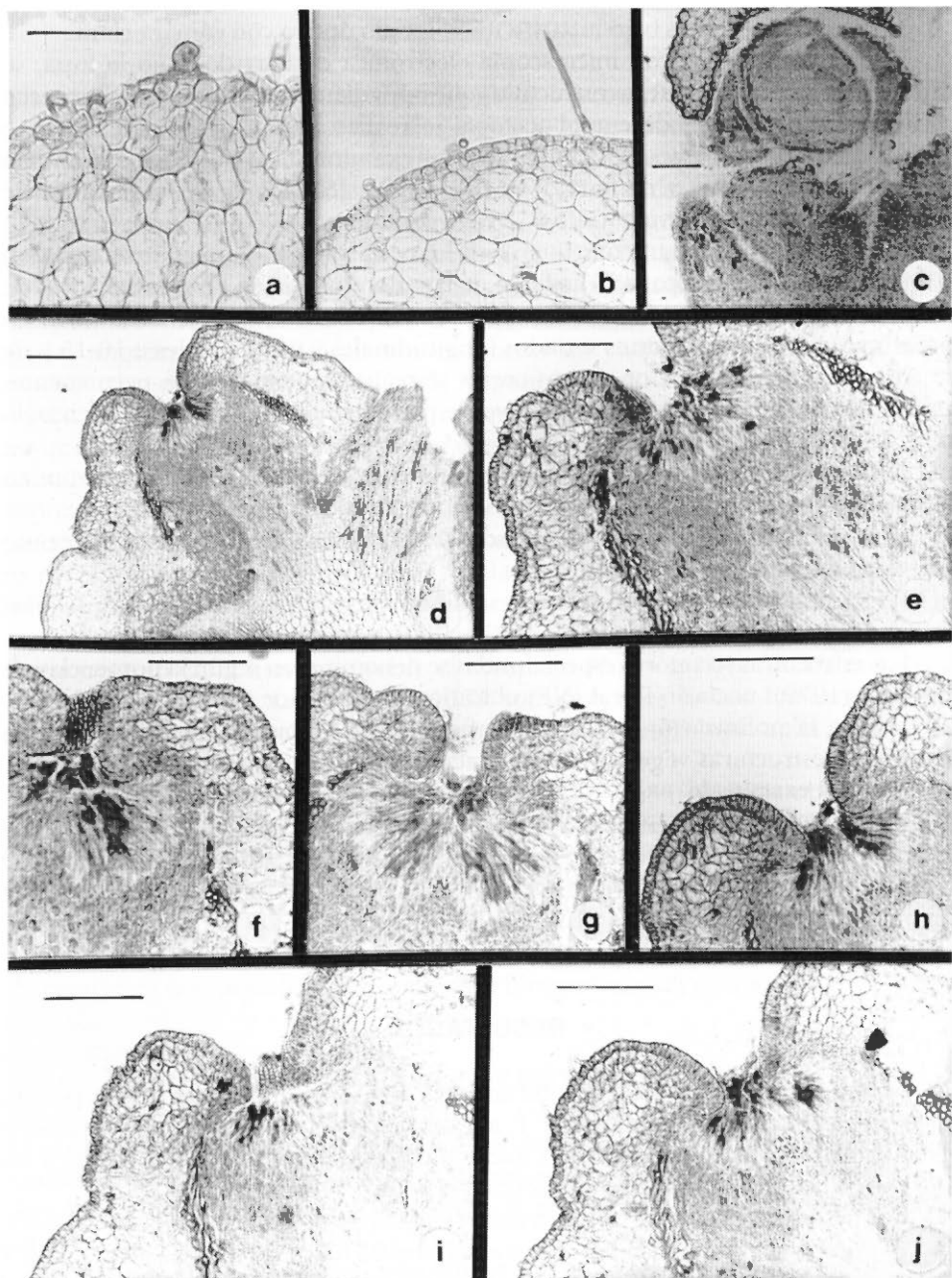


Fig. 1. Fotomicrografías de cortes histológicos: a y b, tricomas en corte transversal de pedúnculo; c, primordio floral en corte transversal de spcg; d, e, f, g, y h, glándulas nectaríferas en cortes logitudinales. Escala= 10 μ m.

últimas divisiones no son sincrónicas y no siempre se producen, se encontraron cabezuelas formadas por distinto número de células.

En *M. erythroloma* los tricomas glandulares son escasos; se encuentran distribuidos al azar entre los tricomas simples (que brindan la pubescencia de la planta), en ambas caras de los folíolos, el pedúnculo y el raquis de la inflorescencia, no se registraron en corola, ovario y androceo. En cambio, en las estipelas son muy abundantes, ubicándose en la mitad apical de las mismas y predominando en la cara adaxial (Fig. 2, c). En esta zona los tricomas simples quedan restringidos a los bordes y la base de las estipelas, sin mezclarlos con los tricomas glandulares; por lo tanto, las células epidérmicas que se diferencian lo hacen desarrollando sólo tricomas glandulares, por lo que se pueden considerar agrupados, se encuentran en una alta densidad ($214/\text{mm}^2$).

En las estipelas los tricomas glandulares tienen forma de clava y están formados por una base bicelular y una cabezuela de seis células; estas últimas poseen un intenso color castaño dado por su denso contenido, que se comprobó está compuesto de azúcares.

En algunos casos se ha observado la presencia de un hongo (Deuteromycete) cuyas hifas envolvían la cabezuela del tricoma; el hongo no se propaga al resto de la superficie epidérmica, sino que queda restringido sólo a las cabezuelas de los tricomas.

B. Nectario floral. *Macroptilium erythroloma* posee un nectario ubicado entre la base de los filamentos estaminales y la base del ovario. Es un disco anular de 0.7-0.9 mm de longitud que rodea completamente la base del ovario, posee el margen sinuado, siendo algo menor en su cara ventral, donde se ubica el estambre vexilar (Fig. 2, b).

El disco nectarífero está formado por células isodiamétricas con grandes espacios intercelulares, la epidermis que recubre el nectario presenta células prismáticas y posee escasos estomas grandes. En los cortes se observa que al nectario lo recorren diez haces vasculares consistentes en xilema y floema. Dichos haces vasculares son ramas de los que penetran a la vaina estaminal que se bifurcan para inducirse en el nectario floral (Fig. 2, a).

En las observaciones con MEB se puede distinguir la presencia de estomas abiertos, predominando en la cara interior y en el borde. No se observaron estomas del lado externo del nectario (Fig. 3 a y b).

C. Nectario extrafloral. En *M. erythroloma* los nectarios extraflorales se encuentran ubicados en los nudos del raquis de la inflorescencia, sobre ejes modificados.

En *Macroptilium erythroloma*, encontramos una sinflorescencia politélica truncada, por carecer de florescencia principal terminal; lleva lateralmente paracladios denominados paracladios largos (lpc) (Troll, 1964-69) en las axilas de brácteas frondosas, en la porción distal del eje principal (Fig. 4, c). Cada lpc es un racimo doble homotético (Fig. 4, b), formado por paracladios cortos (spc) (Troll, 1964-69) que son racimos extremadamente reducidos, llevados en las axilas de brácteas arregladas helicoidalmente en $2/5$ de filotaxis sobre el eje del lpc; el eje del

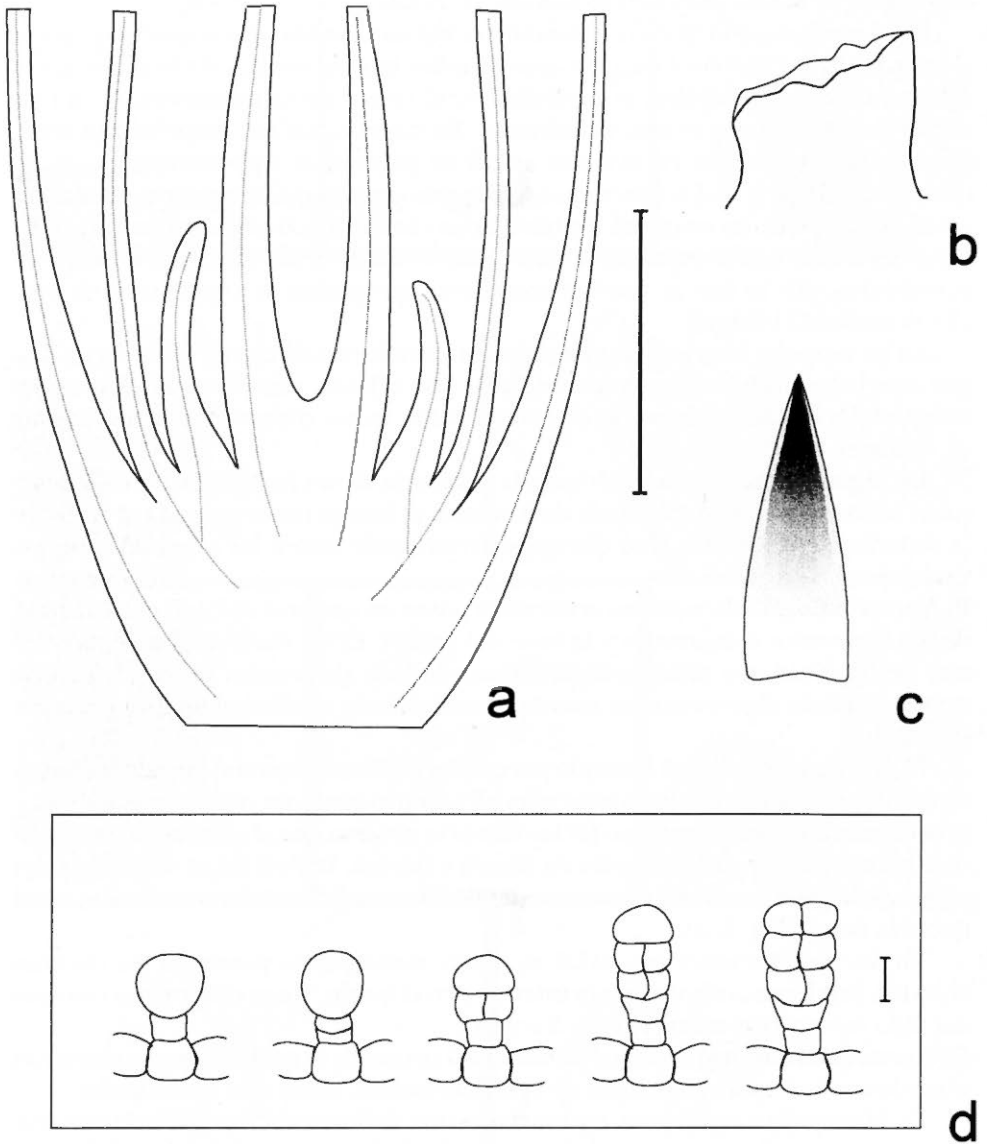


Fig. 2. a, corte longitudinal de una flor; b, disco nectarífero; c, estipela (esquema, el sombreado indica la ubicación y densidad de los tricomas glandulares); d, desarrollo de los tricomas glandulares. Escalas: a y b= 1mm, d=10 μ m

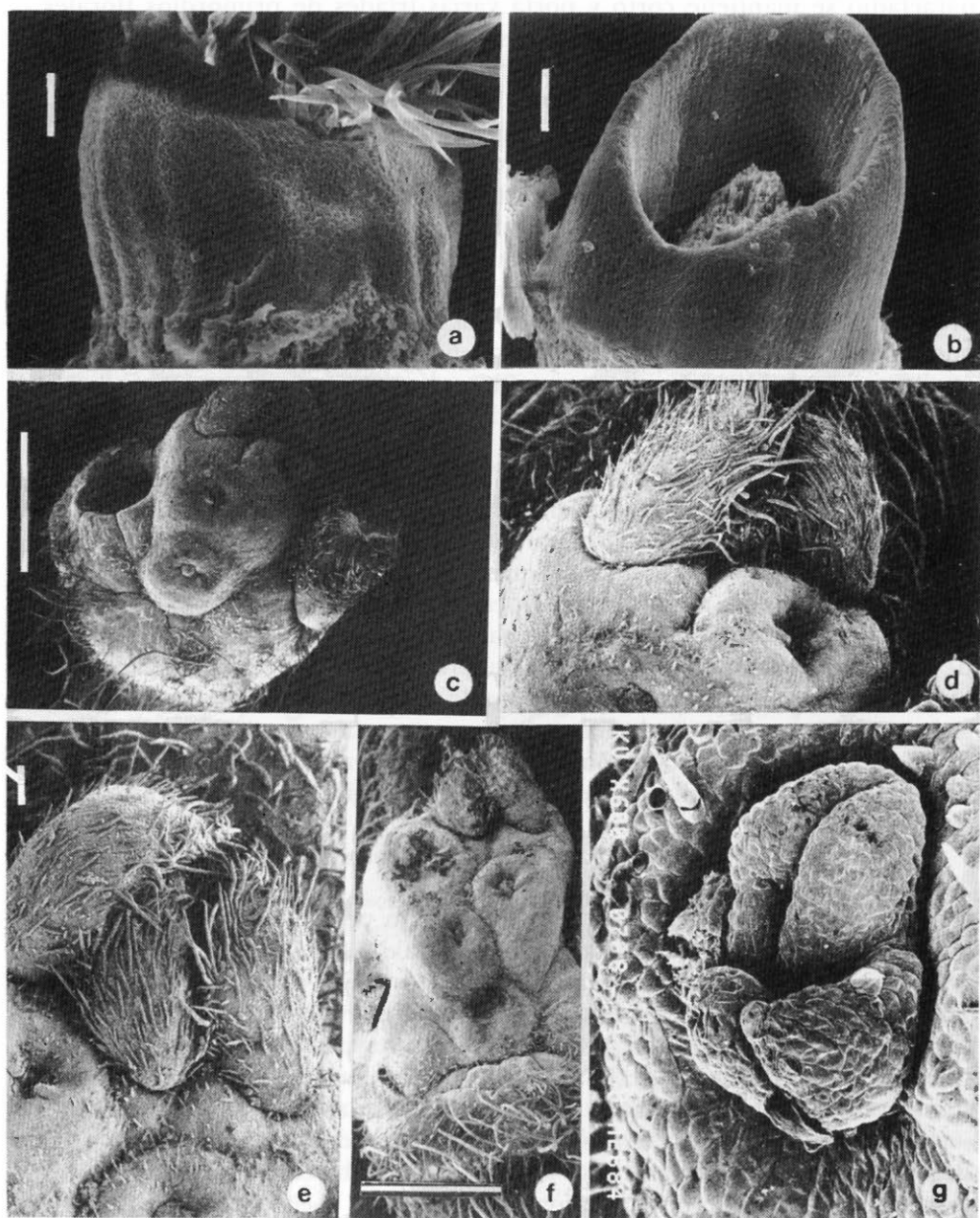


Fig. 3. Fotografías al MEB. a y b, nectario floral (vista lateral y superior); c, d, e y f, nectarios extraflorales en spcg; g, primordio floral previo a la abscisión (brácteas removidas). Escalas: 10 μ m.

paracladio se mantiene corto y porta varias tríades de primordios florales. Únicamente los dos primeros laterales desarrollan antesis, los otros son suprimidos dando nectarios extraflorales. El eje reducido se llama paracladio corto geminifloro (spcg) debido a que sólo dos de las flores llegan a antesis (Drewes, 1991) (Fig. 4, a).

Durante el desarrollo del spcg, el ápice meristemático es indeterminado e inicialmente está formado por una protuberancia redondeada que aumenta rápidamente de tamaño y forma dos brácteas laterales. En cada una de las axilas se forma un primordio floral, del cual se diferencian un par de bractéolas opuestas, en un plano perpendicular a la bráctea que lo sustenta y comienza a diferenciarse el cáliz. Después de la formación de las dos primeras flores laterales, el ápice meristemático produce inmediatamente una bráctea media en posición abaxial, que sustenta un ápice floral (Fig. 1, c). Siguiendo la iniciación del primordio floral medio, se forman las dos bractéolas opuestas en su base, en un plano perpendicular a la bráctea media y se diferencia el cáliz; luego el desarrollo se detiene y el eje del spcg se hincha alrededor de la base de la bráctea media, con lo que el primordio floral aparenta estar en un pozo (Fig. 3, g). El primordio floral cae al desprenderse su pedicelo y produce un hueco en el medio de la glándula nectarífera (Fig. 3, c-f).

La formación del primordio floral medio abaxial desplaza al remanente del ápice del spcg adaxialmente. Es usual que se desarrollen únicamente las dos flores laterales, mientras que el ápice del spcg persiste para producir una próxima bráctea abaxial. Luego el meristema apical se ensancha, redondea y forma un segundo par de brácteas opuestas, cada una encima del primer par de brácteas formado; cada bráctea sustenta un meristema apical capaz de producir primordios florales. Luego se forma la tercera bráctea abaxial media con otro primordio floral.

El patrón de reproducción continúa en el spcg hasta que el ápice meristemático detiene su actividad, usualmente después que ha producido de seis a ocho primordios florales.

Los spcg de la zona basal del paracladio largo tienen mayor número de nectarios exaflorales que los de la zona distal.

El sistema vascular del 1pc está constituido por varios haces colaterales arreglados en el cilindro alrededor de una médula. Las células de la médula y el parénquima cortical contienen gran cantidad de cristales. Cada haz consiste en un xilema interno y un floema externo separados por cámbium. El xilema está constituido por vasos espiralados y escalariformes y por parénquima. El floema consiste de tubos cribosos, células acompañantes y esclerénquima. En sección transversal, las fibras forman una vaina alrededor de la estela.

En el cilindro vascular se observa la disposición de las trazas vasculares que llegan a los pedicelos florales (Fig. 1, d). La primera traza vascular parte del haz vascular a un pequeño nivel inferior al de las trazas que llegan a las dos flores laterales que se desarrollan. Cada traza consiste de xilema, cámbium, floema, fibras y esclereidas alrededor de la extensión central de la médula. Las fibras y esclereidas no llegan al pedicelo floral. En un corte transversal del pedicelo floral se pueden observar diez haces colaterales dispuestos alrededor de una médula.

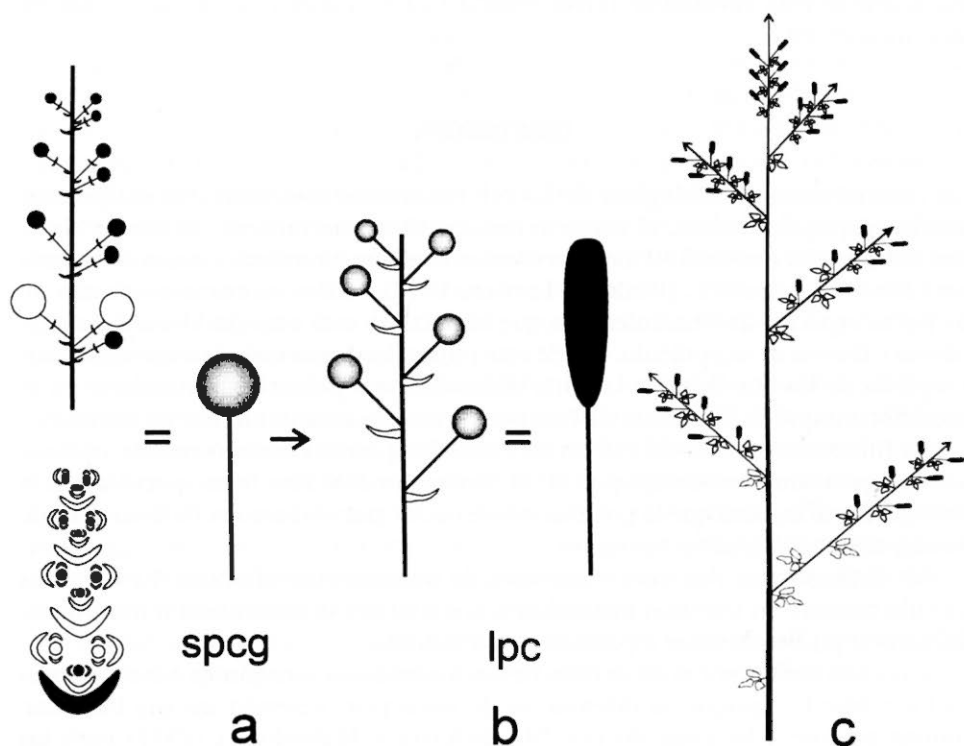


Fig. 4. Esquema de las sinflorescencias. a, disposición de flores en el spcg; b, disposición de los spcg sobre el lpc; c, sinflorescencia politélica truncada. (○=flor en antesis, ●=primordio floral abortado)

Previamente a la abscisión del primordio floral, la epidermis del futuro nectario se separa de la del pedicelo floral, y aparece un canal bordeando al pedicelo. Las células epidérmicas del exterior del nectario y las del canal interno desarrollan paredes muy gruesas, salvo la pared tangencial que permanece delgada; estas células del borde del nectario forman una vaina completa; las paredes engrosadas se tiñen con safranina mientras el lumen celular se colorea con verde permanente (fast-green) (Fig. 1, f-i).

Al realizarse la abscisión del primordio floral, se cae el perianto quedando la base del pedicelo en el canal que continúa unida a los tejidos debajo del nectario.

En la base de cada pedicelo en el nectario, antes de llegar al canal, el floema aumenta su volumen y forma una masa semejante a una cúpula (Fig. 1, d-j).

Después de la caída del primordio floral, se desintegra la base del pedicelo y las células del floema situadas debajo, dejando una cavidad; las células del floema que bordean esta cavidad se dirigen hacia ella y aparentemente descargan su contenido en ella.

DISCUSIÓN

Las características morfológicas de los NF estudiados coinciden con el tipo más común en papilionoideas, el nectario circular (disco nectarífero) alrededor de la base del carpelo, siendo el NF de *M. erythroloma* del tipo intermedio, como el descrito para *Phaseolus vulgaris* L. (Waddle y Lersten, 1973) y como en este caso, es una de las pocas especies de Phaseoleae en que el nectario está conectado por haces de xilema y floema al receptáculo. Desde este punto, los haces vasculares se ramifican y separan de los que llegan a la vaina estaminal para penetrar y extenderse en el nectario; aunque se diferencia de éste por poseer un escaso número de estomas.

La función secretora del NF en *M. erythroloma* no se constató en este trabajo, pero observaciones realizadas por M. M. Brizuela y P. S. Hoc (com. pers.) sobre la biología floral indican que la producción de néctar por el disco nectarífero sirve de recompensa a los insectos visitantes.

Se distinguieron dos tipos diferentes de nectarios extraflorales. El tipo más sencillo consiste en tricomas glandulares, que a su vez se presentan en dos formas diferentes, pudiendo estar esparcidos o agrupados.

Las características y el desarrollo de los mismos son semejantes a los descritos en *Vicia faba* L., aunque se diferencian de éstos por presentar un pie bicelular, contrariamente a lo señalado por Bhattacharya y Maheshwari (1971) para las papilionoideas.

Cabe destacar que es la primera mención de la presencia de un hongo (Deuteromycete) en los tricomas glandulares. Ojehomon (1968) observó la presencia de *Cladosporium oxyporum* Berk. et Court en los NEF de las inflorescencias de *Vigna unguiculata* (L.) Walp.; se sugiere que como en este caso, se trata de una relación saprofítica, donde el hongo utiliza de sustrato los azúcares segregados por los tricomas glandulares.

Según Tucker (1987 b), durante el desarrollo de las inflorescencias, es muy común en Papilionoideae la supresión de algunas flores luego de su iniciación; como se cita para *Desmodium lineatum*, *Vigna radiata*, *V. lutea* y *Abrus precatorius*. La presencia de glándulas nectaríferas como resultado del aborto de primordios florales se ha observado en algunas especies de *Dioclea* Kunth, *Canavalia* DC., *Ptyostigma* Balf. y *Vigna* Savi (McKey, 1988; Ojehomon, 1968; Zimmermann, 1932).

Los nectarios extraflorales son similares a los descritos en *Vigna unguiculata* (L.) Walp. (Ojehomon, 1968).

Fahn (1979) menciona que en algunos nectarios extraflorales, también se pierde y desintegra el tejido nectarífero por lisis; cita como ejemplos especies de *Sambucus*,

en cactáceas (Zimmermann, 1932) y en *Ayenia praelara* (Sterculiaceae) (Cristóbal y Arbo, 1971). En el caso particular de *M. erythroloma*, ocurre la lisis del pedicelo de la flor y del tejido que lo rodeaba y parte del haz vascular que lo penetraba, por lo tanto no se trata de un tejido nectarífero propiamente dicho.

La presencia de *Componotus* sp. (Formicidae, Formicinae) recorriendo los nectarios extraflorales del lpc fue observada por P. S. Hoc y M. M. Brizuela (com. pers.) y coincide con las observaciones realizadas en *M. bracteatum* (Nees et Mart.) Maréchal et Baudet (Brizuela *et al.*, 1993), lo que refuerza la presunción del mecanismo mutualista propuesto por Bentley (1977, a y b), de oferta de néctar por parte de la planta a cambio de protección contra fitófagos por parte de las hormigas, ya que en las plantas recorridas por éstas no se encontraban fitófagos ni estaban dañadas.

Barbosa-Fevereiro (1987) verificó la presencia de azúcar en los tricomas glandulares de *M. lathyroides* L. (Urban) y por este motivo explica la presencia de hormigas en toda la planta.

La manera de distribución de los NEF en *M. erythroloma* puede considerarse como una estrategia al hecho de que se presenten zonas glandulares en las estipelas y en las inflorescencias. El agrupamiento de tricomas glandulares ofrece una mayor cantidad de néctar y actuaría como un nectario de mayor tamaño, comparable a los nectarios de *Rhynchosia minima* DC. (Bhattacharya y Maheshwari, 1971); también el estar esparcidos entre los tricomas unicelulares que brindan la pubescencia en los diferentes órganos, garantiza que las hormigas recorran toda la planta, deteniéndose en las zonas más vulnerables, folíolos e inflorescencia.

Se han observado hormigas recorriendo partes vegetativas, pero no se ha comprobado si existe un comportamiento diferente en las estipelas.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a mi director, Ing. Agr. Ramón A. Palacios, por todas sus sugerencias y la lectura crítica del manuscrito; a los Curadores de los Herbarios por el préstamo del material para el presente estudio y su cordial atención. Al CONICET y a la Universidad de Buenos Aires por la financiación parcial de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- ANCIBOR, E. 1969. Los nectarios florales en leguminosas mimosoideas. *Darwiniana* 15: 128-142.
- BHATTACHARYA, B. y J. K. MAHESHWARI. 1971. Studies on extrafloral nectaries of the Leguminales. *Proc. Ind. Nat. Sci. Acad.* 37(1): 11-30.
- BACIGALUPO, N. M. 1987. *Macroptilium* (Benth.) Urban. In: A. Burkart, N. S. Troncoso de Burkart y N.M. Bacigalupo (eds.) *Flora ilustrada de Entre Ríos* 3. Colección Científica del INTA 6, Buenos Aires, pp. 732-738.

- BARBOSA-FEVEREIRO, V. P. B. 1987. *Macroptilium* (Benth.) Urban do Brasil. *Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 28: 109-180.
- BAUDET, J.C. 1973. Intérêt taxonomique des caractères épidermiques dans le complexe *Phaseolus-Vigna*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 106(1): 53-59.
- BAUDET, J. C. y R. MARÉCHAL. 1978. Signification taxonomique de la présence de poils uncinulés chez certains genres de Phaseoleae et d'Hedysaracae. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belgique* 46: 419-426.
- BENTLEY, B. L. 1977a. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.* 65: 27-38.
- BENTLEY, B. L. 1977b. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 407-427.
- BRIZUELA, M. M., P. S. HOC, V.S. DI STILIO, M.A. AGULLO y R.A. PALACIOS. 1993. Biología floral de *Macroptilium bracteatum* (Leguminosae, Phaseoleae) *Darwiniana* 32 (1-4): 41-57.
- BROLLO, M. R. y A. C. VEGGETI. 1992. Typological interpretation of the inflorescence in *Macroptilium* (Fabaceae). *Flora* 188: 41-47.
- CRISTÓBAL, C. L. y M. M. ARBO. 1971. Sobre las especies de *Ayenia* (Sterculiaceae) con nectarios foliares. *Darwiniana* 16: 603-612.
- D'AMBROGIO DE ARGUESO, A. 1976. *Manual de técnicas en histología vegetal*. I-III. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires. 83 p.
- DREWES, S. I. 1991. Typology of the synflorescence, development of extra floral nectaries and growth forms in *Macroptilium* (Benth.) Urban (Leguminosae-Phaseoleae). *Beitr. Biol. Pflanzen* 66: 407-420.
- DREWES, S.I. 1995. *Revisión de las especies argentinas del género Macroptilium (Benth.) Urban (Leguminosae)*. Tesis doctorado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- ELIAS, T. S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: B. Bentley y T. S. Elias (eds.) *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York, pp. 174-203.
- FAHIN, A. 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London. 31 p.
- HOLMGREN, P. K., N. H. HOLMGREN y L. C. BARNETT. 1974. *Index Herbarium. Part. I: The Herbaria of the world*, 8th ed. New York Botanical Garden, Bronx. 693 p.
- KOPTUR, S. 1992. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: E. Bernays (ed.) *Insect-plant interactions*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 81-129.
- LACKEY, J. A. 1978. Leaflet anatomy of Phaseolinae (Leguminosae: Papilionoideae) and its relation to taxonomy. *Bot. Gaz.* 139 (4): 436-446.
- LACKEY, J. A., 1981. Tribe 10. Phaseoleae D.C. (1825). In: R. M. Polhill y P.H. Raven (eds.) *Advances in legume systematics, Part I*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp.301-327.
- LACKEY, J. A. 1983. A review of generic concepts in American Phaseolinae (Fabaceae, Faboideae). *Iselya* 2 (2): 21-64.
- MARÉCHAL, R., J. M. MASCHIERPA y F. STAINIER. 1978. Étude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres *Phaseolus* et *Vigna* (Papilionaceae) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera* 28: 1-273.
- MARÉCHAL, R. 1981. Taxonomic study of the *Phaseolus-Vigna* complex and related genera. In: R. M. Polhill y P.H. Raven (eds.) *Advances in legume systematics, Part I*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 329-335.
- MCKEY, D. 1988. Interactions between ants and leguminous plants. In: J. Zarucchi y C. Stirton (eds.) *Advances in biology of the legumes*. Royal Botanic Gardens, Kew.

- OJEJOMON, O. O. 1968. The development of the inflorescences and extrafloral nectaries of *Vigna unguiculata*. *J. West. Afr. Sci. Assoc.* 13: 93-100.
- RIVERA, G. 1996. Nectarios y tricomas florales en cuatro especies de Tecomeae (Bignoniaceae). *Darwiniana* 34(1-4): 19-26.
- TROLL, W. 1964-1969. *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers* 1 (1964): II/I (1969), Jena.
- TUCKER, S. 1987a. Floral initiation and development in legumes. In: C. H. Stirton (ed.) *Advances in legume systematics. Part. 3*. Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 183-239.
- TUCKER, S. 1987b. Pseudoracemes in papilionoid legumes: their nature, development and variation. *J. Linn. Soc., Bot.* 95: 181-206.
- WADDLE, R. M. y N. R. LERSTEN. 1973. Morphology of discoid floral nectaries in Leguminosae, especially tribe Phaseoleae (Papilionideae). *Phytomorphology* 23: 152-161.
- WEBERLING, F. 1965. Typology of inflorescences. *J. Linn. Soc., Bot.* 59: 215-221.
- WEBERLING, F. 1983. Fundamental features of modern inflorescences morphology. *Bothalia* 14: 914-922.
- WEBERLING, F. 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24: 1-28.
- WEBERLING, F. 1989. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae. In: C.H. Stirton y J. L. Zarucchi (eds.) *Advances in legume biology*. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gar. 29.
- ZIMMERMANN, J. G. 1932. Über die extrafloralen Nektarien der Angiosperm. *Beih Bot. Centralbl.* 49: 99-196.