

ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *TROPAEOLUM PENTAPHYLLUM* (TROPAEOLACEAE)

LILIANA T. FABBRI & JUAN J. VALLA

Cátedra de Botánica, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Avda. San Martín 4453, 1417 Buenos Aires, Argentina. E-mail: lfabbri@criba.edu.ar

ABSTRACT: Fabbri, L. T. & Valla, J. J. 1998. Some aspects of the reproductive biology of *Tropaeolum pentaphyllum* (Tropaeolaceae). *Darwiniana* 36: 51-58.

The spur anatomy and some aspects of the floral biology of the perennial herb *Tropaeolum pentaphyllum* Lam. were studied. The hermaphrodite protandrous flowers are typically ornitophilous. They have a red spur which produces abundant nectar secreted through modified stomata. Nectar concentration is variable (27-63% sugars), and its production is greater in the staminate phase than in the pistillate one. *Tropaeolum pentaphyllum* seems to be a principally xenogamous species. Main pollinators are hummingbirds, but bee pollination cannot be discarded. The low rate of fruit production in isolated branches might have arisen through autogamy, but small arthropods carrying pollen grains on their bodies were occasionally observed on those branches, which may indicate that some cross-pollination is also present. The lack of fruit production in isolated and emasculated flowers indicates that there is no apomixis.

Keywords: Ornithophily, Tropaeolaceae, Nectary anatomy, Nectar, Reproductive biology, Pollination.

Palabras clave: Ornitofilia, Tropaeolaceae, Anatomía del nectario, Néctar, Biología reproductiva, Polinización.

INTRODUCCIÓN

La mayor parte de las especies de la familia Tropaeolaceae son sudamericanas (sólo algunas especies llegan a Centroamérica) y muchas pertenecientes al género *Tropaeolum* L. viven en la cordillera de los Andes.

Tropaeolum pentaphyllum Lam. subsp. *pentaphyllum*, en cambio, crece en las selvas en galería desde el Estado de Santa Catarina, al sur de Brasil, y se extiende a lo largo del Río Paraná hasta la ribera del Río de la Plata (Sparre, 1972). Al igual que sus parientes andinos, es una especie herbácea, trepadora y perenne, provista de tubérculos. Sus hojas y tallos eran consumidos como hortalizas en Brasil y Paraguay (Paillieux & Bois, 1892; Hedrick, 1919).

No se hallaron datos sobre el comportamiento reproductivo en esta especie, pero sí algunas descripciones referentes a la morfología floral y a la anatomía del espolón (Buchenau, 1876, 1902; Freyhold, 1876; Porsch, 1924; Fahrenholtz, 1931; Weberling & Müller, 1980). Este trabajo contribuye al conocimiento de la anatomía del nectario, la fenología floral y aporta, además, datos sobre el néctar, los visitantes florales y el éxito reproductivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las observaciones se realizaron sobre plantas cultivadas en el Jardín Botánico "Lucien Hauman" de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (58° 30' W, 34° 40' S) y en el jardín de uno de los autores a 1 km al SO del anterior. El origen de los ejemplares cultivados no pudo precisarse, así como el número de plantas, por la dificultad para individualizar y contar las ramas y los tubérculos de los cuales provienen. Los ejemplares de herbario están depositados en el Herbario Gaspar Xuárez con el número 23941 (BAA).

Estudios anatómicos con microscopía óptica

Se fijaron en FAA flores abiertas y botones florales 2-3 días previos a su apertura. Se realizaron cortes seriados de 10-15 µm de espesor de espolones incluidos en parafina según las técnicas habituales (Johansen, 1940), con un micrótopo tipo Minot y también cortes a mano alzada del material fresco. Los cortes fueron coloreados con safranina -"fast-green" y, para la observación de floema, se tiñó con azul de resorcina-ácido tánico (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). También se diafanizaron espolones manteniéndolos durante varios días en una solución acuosa de NaOH al 10% a

temperatura ambiente hasta que quedaron totalmente transparentes. Luego fueron conservados en hidrato de cloral y coloreados con safranina alcohólica. Para confirmar la existencia de antocianos, los espolones fueron expuestos a vapores de NH₃ (Steele, 1949). Las microfotografías se realizaron con un microscopio Zeiss Axioplan.

Estudios anatómicos con microscopía electrónica de barrido

El material fijado se deshidrató con acetona y se secó por el método de punto crítico. Para ello, se empleó acetona como fluido intermediario, CO₂ como fluido de transición, y se metalizó con oro-paladio (Cohen, 1974). Las microfotografías se obtuvieron con un equipo Leitz AMR 1200.

Estudios morfológicos

Entre los años 1989 a 1997 se registraron las fechas de la apertura de flores e iniciación de frutos, la forma de presentación del polen y los cambios morfológicos de la flor. Los colores mencionados y sus códigos, indicados entre paréntesis, corresponden a comparaciones con la tabla de Methuen (Kornerup & Wanscher, 1984). Para verificar la receptividad estigmática se utilizó H₂O₂ (Kearns & Inouye, 1993) en diferentes estados florales (n = 13) y, para el recuento de los granos de polen, se empleó un hematocitómetro (Kearns & Inouye, 1993). Los artrópodos que visitaban las flores fueron capturados e identificados. Para verificar la posibilidad de autogamia se aislaron ramas floríferas en bolsas de tul (127 flores). Para determinar la posibilidad de apomixis autónoma se embolsaron 137 botones florales de distintas ramas, los que fueron emasculados a medida que se producía la antesis. En todos los casos, las flores permanecieron aisladas hasta la formación de los frutos. Para establecer la tasa de iniciación de frutos en flores con polinización libre se marcaron ramas que se dejaron al descubierto.

Estudios sobre el néctar

Se llevaron a cabo durante los años 1996 y 1997. La concentración de azúcar del néctar (expresada como % de sacarosa) se determinó con un refractómetro de mano. Las extracciones de néctar se realizaron con una microjeringa Hamilton. Para ello, se trabajó con precaución a fin de evitar dañar al espolón con la aguja. Las muestras fueron tomadas diariamente en horas cercanas al mediodía durante todo el período de floración, en flores aisladas con

bolsas de papel antes de producirse la apertura y en otras que se dejaron sin aislar.

OBSERVACIONES

Fenología general

En la latitud de Buenos Aires los tubérculos comienzan a brotar en febrero y, a fines de noviembre, después de la fructificación, todos los órganos aéreos mueren.

La iniciación de la floración puede anticiparse si las temperaturas se mantienen relativamente altas al llegar el invierno, como sucedió en 1997, donde las primeras flores aparecieron hacia fines de mayo y en 1998, a fines de abril.

Morfología de la flor

Tropaeolum pentaphyllum presenta flores zigomorfas, perfectas, ca. de 3 cm long. (Fig. 1), constituidas por un espolón de 20 mm long., rojo (10B8) por fuera y amarillo pálido (4A4) por dentro; 5 sépalos verdes de 6-8 mm long. surcados por pequeñas líneas rojas (Fig. 1 B) y dos pétalos rojo oscuro (10C8) de 3,5 mm long. El androceo presenta 8 estambres con los filamentos rojizos y las anteras verdes. El ovario es súpero, tricarpelar, trilobular, triovulado, con el estilo terminado en tres ramas estigmáticas. El eje de las flores abiertas, cuyas fauces se orientan hacia abajo, forma un ángulo de 60-70° con respecto a la horizontal. El fruto es un esquizocarpo compuesto por 1 a 3 mericarpos monospermos, con pericarpo blando, azul negruzco (19F6)

Fenología reproductiva: duración de las fases florales y posflorales

La floración comienza en la primera quincena de julio y se extiende hasta fines de noviembre, con un máximo de apertura de flores en setiembre y octubre. En 1997 las primeras flores comenzaron a abrir a fines de mayo, coincidiendo con temperaturas medias cercanas a los 20°C. La madurez de los frutos se produjo desde fines de setiembre hasta principios de diciembre.

Después de iniciada la antesis se reconocen 3 fases :

Fase estaminada. La producción de néctar comienza en esta fase y finaliza aproximadamente 12 ó 13 días después de la apertura de la flor. El estilo es muy corto. Los estambres polinan escalonadamente

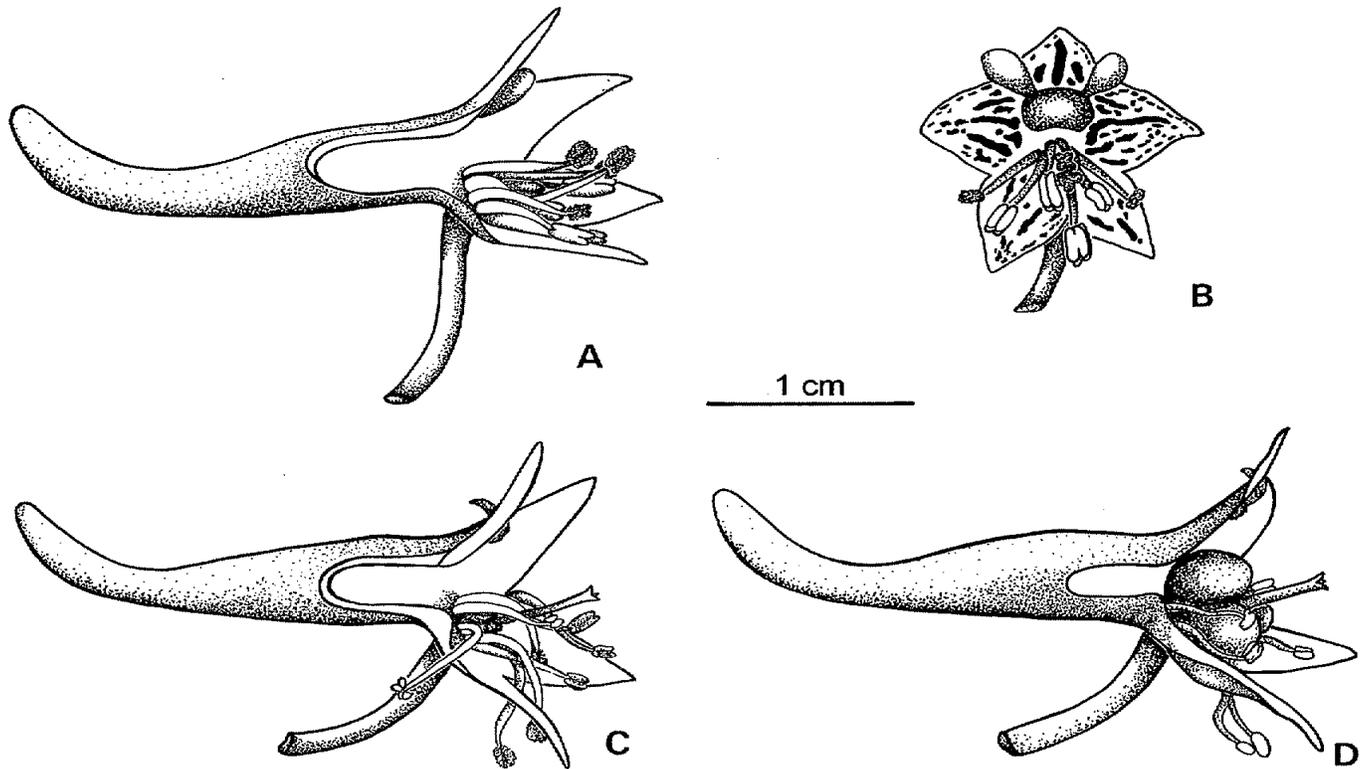


Fig. 1.- *T. pentaphyllum*, etapas de la antesis. A: flor en el tercer día desde el inicio de la antesis, vista lateral. B: id. A, vista frontal. C: flor en el octavo día. D: flor en el décimonoveno día.

y, según su estado de madurez, toman distintas posiciones. Cuando presentan el polen, se ubican próximos a la entrada del espolón (Fig. 1 A). Luego, se curvan hacia abajo (Fig. 1 C). Este proceso dura entre 4 y 5 días y puede extenderse hasta 7. Cada flor produce ca. 550.000 granos de polen.

Fase pistilada. Entre el 7^{mo.} y 8^{vo.} día desde la antesis, el estilo comienza a alargarse e inmediatamente se separan las ramas estigmáticas. Al día siguiente, se vuelven receptivas y permanecen así no más de dos días (Fig. 1 C). En esta etapa aún puede encontrarse polen en algunas anteras. La mayor longitud del estilo con respecto a los filamentos estaminales dificulta el contacto polen-estigma.

En ninguna de estas fases se percibió la emisión de perfume.

Fase de fructificación. Aproximadamente a los 14 días de iniciada la antesis, los pétalos se marchitan, el resto de la flor toma color verdoso y el ovario comienza a crecer. Todos los órganos persisten, incluso los estambres y el estilo (Fig. 1 D). En esta etapa los carpelos miden entre 2,5 y 3 mm de diámetro. Se desarrollan 1-2 ó 3 carpelos por flor (véase producción de frutos). El fruto completa su maduración en 15 ó 16 días más, cuando los sépalos y el espolón tienen color magenta oscuro (13F6), los mericarpos (de 7 a 9 mm de diámetro) divergen y el pericarpo se torna blando y de color azul negruzco.

Anatomía del nectario y características del néctar

Las epidermis externa e interna están constituidas por células prismáticas, recubiertas por una gruesa cutícula que presenta pliegues longitudi-

nales. En la epidermis interna, estos pliegues están a su vez surcados por finísimas estrías longitudinales (Fig. 2 B).

Se observaron estomas en ambas epidermis: en la externa, distribuidos sin un orden aparente; en la interna, restringidos al extremo basal de la cavidad del espolón por los cuales fluye el néctar. Estos últimos miden 30-33 μm long. y se encuentran 18-20 por espolón (Fig. 2 C-D).

En el tercio distal interno del espolón, en posición subepidérmica, existe un parénquima de 4-5 capas de células de espesor con amplios espacios intercelulares (Fig. 2 A-B). Sus células, que son de menor tamaño que las del resto del parénquima y cuyo citoplasma y núcleo se tiñen intensamente, poseen 1 ó 2 vacúolos.

Por debajo de la epidermis externa, y también dispersos en el parénquima, existen idioblastos prismáticos que toman color anaranjado con los colorantes utilizados (Fig. 2 A).

La irrigación del nectario se lleva a cabo por 5 haces vasculares anficribales compuestos de 5-7 elementos xilemáticos rodeados por numerosos tubos cribosos (Fig. 2 A). Estos haces también presentan los idioblastos mencionados.

El volumen de néctar varió notablemente y en algunos casos superó los 50 μl . Tanto las flores aisladas como las flores testigo produjeron mayores volúmenes durante los últimos días de la fase estaminada (Fig. 3). La concentración de sacarosa varió entre 27 y 63% ($n = 85$).

Visitantes florales

Se observó la visita de dos especies de picaflores (Trochilidae) que acuden a las flores en busca de néctar: *Chlorostilbon aureoventris* (D'Orbigny y Lafresnaye) ("Picaflor bronceado"), a partir del mes de junio (1997) o agosto (años anteriores) e *Hylocharis chrysura* (Shaw) ("Picaflor verde común") desde septiembre en adelante. En 1998, año en que la floración se anticipó, (véase fenología general) el picaflor bronceado fue visto a comienzos de mayo. También se identificaron distintas especies de insectos (Tabla 1) que acuden a las flores ocasionalmente. Algunos, como *Augochlora* sp., se introducen en el espolón adhiriéndoseles el polen. En cambio *Bombus* sp. y *Xylocopa* sp. se comportan como ladrones de néctar pues perforan el espolón con su aparato bucal, mientras sus cuerpos permanecen suspendidos en el aire. Una observación similar ha sido señalada en plantas cultivadas de *T.*

pentaphyllum en un jardín del Partido de Tigre, Prov. de Buenos Aires (Bacigalupo, com. pers.) y también para *T. majus* L. (Knoll, 1956). Ocasionalmente se encontraron en las flores pequeños áfidos que llevaban granos de polen adheridos.

Producción de frutos

El 2,5% de las flores de las tres ramas embolsadas con tul dieron frutos, mientras que éstos no se produjeron en las flores que fueron emasculadas.

El desarrollo de frutos en las ramas sin embolsar fue del 52%. En un recuento del número de mericarpos desarrollados en cada flor, se obtuvieron los siguientes valores sobre 607 frutos formados: el 46% tenían 2, el 33% había desarrollado sólo 1 y el 21% llevaban 3.

Se comprobó frugivoría por parte de zorzales, *Turdus rufiventris* Vieillot, que ingieren los frutos maduros.

DISCUSIÓN

Fenología floral

Las flores zigomorfas de *T. pentaphyllum* son muy profusas y particularmente vistosas debido a la presencia del espolón, donde se acumula néctar. Llama la atención que Dawson (1965) describa los pétalos de color azul, pues no se hallaron otras referencias semejantes al respecto. Buchenau (1902) incluye a esta especie en el grupo "petala rubra vel lateritia" en coincidencia con nuestras observaciones. La reducción en el número de pétalos (2) y de estambres (8) ha sido discutida tempranamente en la literatura (Freyhold, 1876; Buchenau, 1876). Estos autores mencionan también la presencia hasta de 5 pétalos en las flores de esta especie. Posteriormente Porsh (1924) cita el hallazgo ocasional de flores con 3 ó más pétalos.

Las flores son protándricas y existe un corto período en el cual la liberación del polen coincide con la exposición de los estigmas, por lo cual la autogamia puede ser factible, aunque poco probable por el recurvamiento de los estambres y su alejamiento de los estigmas. Freyhold (1876) y Buchenau (1876) estudiaron el orden de dehiscencia de los estambres y, tal como en nuestras observaciones, no parece posible hallar una sucesión ordenada. Kugler (1970) mencionó autogamia para *T. majus* por el movimiento de las anteras y Buchenau (1902) también lo hizo para *T. azureum* Miers y *T. lepidium* Phil., especies chilenas de flores azules y

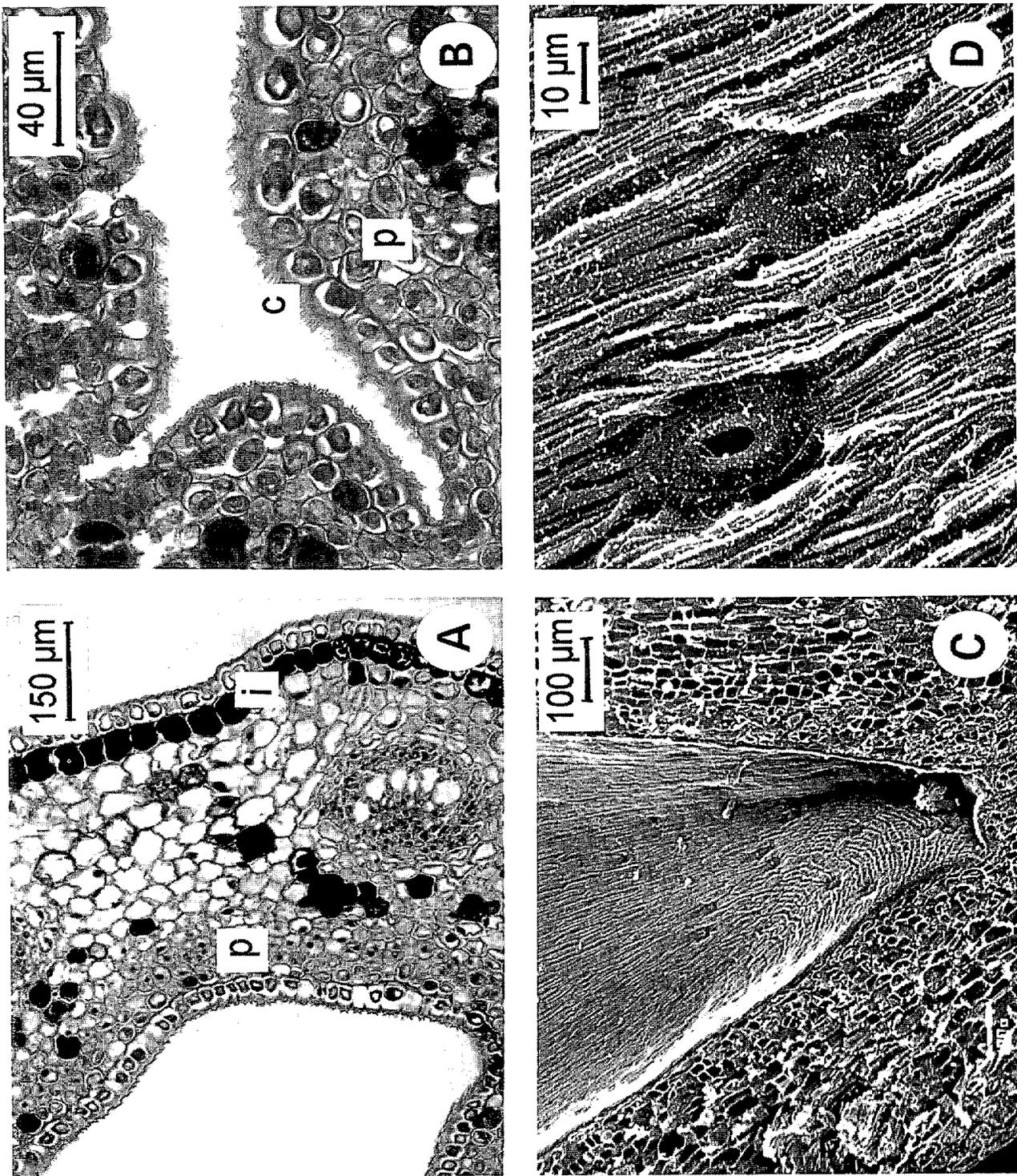


Fig. 2.- *T. pentaphyllum*, anatomía del extremo distal del espólon. A-B: corte longitudinal que muestra la epidermis interna con estomas modificados. D: detalle de los estomas. Abreviaturas: i, idioblastos; p, parénquima secretor; c, estrías cuticulares.

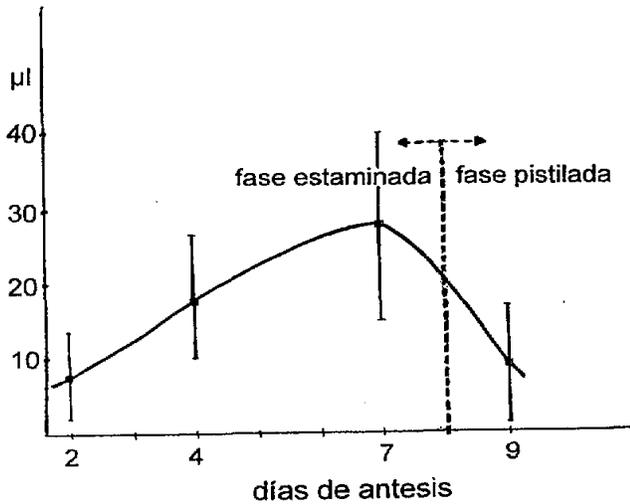


Fig. 3.- *Tropaeolum pentaphyllum*, producción media de néctar durante la antesis (nro. de flores = 65). Los datos provienen de distintos individuos (n desconocido). Las líneas verticales representan la desviación estándar.

protóginas. Según las observaciones de Porsch (1924), en *T. pentaphyllum* hay protandria débil y existe la posibilidad de autopolinización.

Síndrome floral

Tropaeolum pentaphyllum presenta los caracteres típicos del síndrome de la ornitofilia: flores rojas, tubulares, colgantes, de textura firme, ausencia de olor y producción abundante de néctar (Proctor et al., 1996). Las guías de néctar que aparecen sobre los sépalos parecieran apartarse de este síndrome, pero los insectos visitantes que acuden a las flores sólo son polinizadores ocasionales y no parecen influir significativamente en el nivel de fructificación. La frecuente visita de los picaflores en busca de néctar y el alto porcentaje de fructificación de las flores con polinización abierta, sugieren que la producción de frutos depende de dichas visitas. Los picaflores observados en Buenos Aires son considerados auténticos polinizadores, pero no se descarta que otros troquílidos intervengan en el transporte del polen, como *Leucochloris albicollis* (Vieillot) ("Picaflor de garganta blanca") que fue observado en poblaciones naturales costeras (Ribichich et al., 1997).

También puede considerarse a *Augochlora* sp. (Halictidae) como polinizador legítimo, aunque casual; pero no así a *Bombus* sp. (Apidae) y *Xylocopa* sp. (Apidae), cuyos cuerpos no tocan las anteras ni los estigmas cuando consumen el néctar.

Nectario y néctar

Fahn (1974) clasificó el nectario de *Tropaeolum* como "perigonial" por ubicarse en un espolón formado por las piezas periánticas. Smets (1986), que también lo consideró de origen calicino, lo incluyó dentro del tipo "nectaria persistentia" por estar asociado a órganos florales no caducos. Sin embargo, Troll (1957) ya había hecho referencia a su origen caulinar y posteriormente también lo hicieron Weberling & Müller (1980).

La anatomía del espolón coincide con la informada para *T. majus* (Rachmilevitz & Fahn, 1975) en las características celulares del tejido parenquimático del tercio inferior. En *T. pentaphyllum* las microfotografías electrónicas de la epidermis interna del espolón muestran estrías cuticulares y estomas modificados en la base del mismo. Estas observaciones coinciden con las de Porsch (1924), quien considera que los repliegues cuticulares mejoran la retención del néctar dentro del espolón. Este autor también hace mención a la presencia de antocianos en las células del parénquima, cuya existencia pudimos confirmar en los espolones frescos. Sin embargo, consideramos que la coloración que presentan los idioblastos observados en los cortes incluidos en parafina se debe posiblemente a que contienen mirosinasa, enzima típica de las Cruciferae y Tropaeolaceae. Ésta, al actuar sobre glucósidos específicos, produce por hidrólisis el aceite de mostaza, que confiere un característico sabor picante a los órganos que lo contienen (Buchenau, 1902; Steele, 1949) y podría evitar la predación (Fahn, 1979).

Las variaciones de volumen y concentración de néctar se pueden deber a varios factores: reabsorción de sustancias (Fahn, 1979), edad de las flores en la rama florífera, condiciones ambientales, etc. La mayor producción de néctar en la fase estaminada (Fig. 3) en coincidencia con la descarga gradual del polen, favorecería la visita de polinizadores en distintas oportunidades para una misma flor. Estas características, observadas también en otras Angiospermas (Devlin & Stephenson, 1985), son consideradas como indicadores evolutivos de selección intrasexual (Lloyd & Yates, 1982). Según estos autores, dichas plantas habrían evolucionado hacia características que incrementen el número de ocasiones en las cuales los agentes polinizadores lleven el polen.

Tabla 1.- Visitantes florales de *T. pentaphyllum* y sus hábitos alimentarios.

Especie	Familia	Orden	Habito alimentario
<i>Chlorostilbon aureoventris</i>	Trochilidae	Trochiliformes	Consumidor de néctar
<i>Hylocharis chrysur</i>	Trochilidae	Trochiliformes	Consumidor de néctar
<i>Polybia scutellaris</i>	Vespidae	Hymenoptera	Posible consumidor de polen
<i>Polistes</i> sp.	Vespidae	Hymenoptera	Posible consumidor de polen
<i>Augochlorella</i> sp.	Halictidae	Hymenoptera	Posible consumidor de polen
<i>Augochlora</i> sp.	Halictidae	Hymenoptera	Consumidor de néctar
<i>Xylocopa</i> sp.	Apidae	Hymenoptera	Ladrón de néctar
<i>Bombus</i> sp.	Apidae	Hymenoptera	Ladrón de néctar
<i>Melanostoma</i> sp.	Syrphidae	Diptera	Posible consumidor de polen
No identificada	Aphidae	Homoptera	Posible consumidor de néctar

Algunos investigadores se han referido a la correlación entre la composición química del néctar y los visitantes florales, manifestando la preferencia de los picaflores por el néctar rico en sacarosa (Freeman et al., 1984; Proctor et al., 1996). Las flores polinizadas por aves presentan usualmente grandes volúmenes de néctar menos concentrado que el de las flores polinizadas por insectos (Stiles, 1981). Baker (cit. en Proctor et al., 1996) considera que en el néctar de flores ornitófilas la sacarosa no debería superar el 34% para permitir al picaflor una rápida toma con su lengua; una mayor concentración de sacarosa aumentaría la viscosidad, especialmente a bajas temperaturas y, por lo tanto el gasto de energía para la extracción sería mayor (Tamm & Gass, 1986). Percival (1961) encontró predominio de sacarosa en el néctar de algunas Tropaeolaceae. En *T. pentaphyllum* los valores de concentración de azúcares superan ampliamente las cifras dadas como óptimas para los picaflores y, por lo tanto, su néctar puede considerarse como muy concentrado, y el espolón como relativamente corto (ca. 20 mm long.). Si se tiene en cuenta el amplio rango de concentraciones de néctar aceptado por los picaflores, y la variabilidad de las condiciones ambientales en las cuales se realizan las mediciones, consideramos conveniente no restringir la preferencia de estos animales a un rango determinado de concentración.

Sistema reproductivo

En la literatura consultada se han encontrado muy pocas menciones de especies de *Tropa-*

eolaceae visitadas por pájaros (Porsch, 1929; Ribichich, 1997). Los resultados confirman que en *T. pentaphyllum* la transferencia de polen es realizada principalmente por picaflores según lo anticipa Porsch (1924), pero no se descartan otros polinizadores (Tabla 1). Según este autor, el polen es llevado en la frente o garganta del picaflor. No obstante, todo indica que el polen se deposita sobre el pico (véase la Fig. 1) por ser éste de igual longitud que el espolón (Narosky & Yzurieta, 1987). Las características reproductivas descritas y la relación P/O obtenida (ca. 180.000) parecen indicar que se trata de una especie prevalentemente xenógama (Cruden, 1977), que promueve la exportación del polen y el éxito reproductivo paterno. La ausencia de iniciación de frutos en las flores emasculadas indicaría que no se produce apomixis autónoma. El bajo porcentaje de formación de frutos en las ramas que se aislaron pudo haber ocurrido por autogamia, aunque no descartamos la presencia inadvertida de pequeños artrópodos que pudieron transportar polen entre las flores en una misma bolsa.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Diego Medán por las sugerencias brindadas y la lectura del manuscrito, a Germán Roitman por la identificación de los insectos, a Michael Schessl de la Universidad de Ulm (Alemania) por el envío de material bibliográfico y a María E. Gallego por las ilustraciones. Uno de los revisores anónimos tuvo la gentileza de enviarnos la copia de los trabajos originales de Porsch.

BIBLIOGRAFÍA

- Buchenau, F. 1876. Der Blütenbau von *Tropaeolum*. *Abh. Naturwiss. Ver. Bremen* 13: 383-407.
- . 1902. Tropaeolaceae, en A. Engler (ed.), *Das Pflanzenreich* 4: 131 (10): 1-36. Engelmann Verlag, Weinheim.
- Cohen, A. L. 1974. Critical point drying, en M. A. Hayat (ed.), *Principles and Techniques of Scanning Electron Microscopy*, vol.1: 44-112. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Cruden, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding system in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.
- D'Ambrogio de Argüeso, A. 1986. *Manual de técnicas en histología vegetal*. Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- Dawson, G. 1965. Tropaeolaceae, en A. L. Cabrera, Fl. Prov. Buenos Aires. *Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu.* 4 (4): 24-26.
- Devlin, B. & Stephenson, A. 1985. Sex differential floral longevity, nectar secretion, and pollinator foraging in a protandrous species. *Amer. J. Bot.* 72: 303-310.
- Fahn, A. 1974. *Anatomía vegetal*. Ed. Blume, Madrid.
- . 1979. *Secretory tissues in plants*. Academic Press, London.
- Fahrenholtz, H. 1931. Tropaeolaceae, en A. Engler (ed.), *Nat. Pflanzenfamilien* 19 a: 67-82. W. Engelmann, Leipzig.
- Freeman, C. E., Reid, W. H., Becvar, J. E. & Scogin, R. 1984. Similarity and apparent convergence in the nectar-sugar composition of some hummingbird-pollinated flowers. *Bot. Gaz.* 145: 132-135.
- Freyhold, E. von. 1876. Über Blütenbau und Verstäubungsfolge bei *Tropaeolum pentaphyllum*. *Nova Acta Leop.* 39: 1-32.
- Hedrick, H. P. 1919. *Sturtevant's notes on edible plants*. J. B. Lyon Company, State Printers. Albany. Report of the New York Agricultural Experiment Station. Vol. 2: 2.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant Microtechnique*. 1st. edition. Mc GrawHill. Book Company, New York.
- Kearns, C. A. & Inouye, D. W. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Colorado.
- Knoll, F. 1956. *Die Biologie der Blüte*. Springer Verlag, Berlin.
- Kornerup, A. & Wanscher, J. H. 1984. *Methuen handbook of colour*. 3rd edition. Methuen London, London.
- Kugler, H. 1970. *Blütenökologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Lloyd, D. G. & Yates, J. M. 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae). *Evolution* 36: 903-913.
- Narosky, P. & Yzurieta D. 1987. *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Asociación Ornitológica del Plata. Buenos Aires.
- Paillieux, A. & Bois, D. 1892. Le potager d'un curieux. *Histoire, culture and usages de 200 plantes comestibles*. 2 ed. Libr. Agr. de la Maison Rustique. Paris.
- Percival, M. S. 1961. Types of nectars in angiosperms. *New Phytol.* 60: 235-281.
- Porsch, O. 1924. Vogelblumenstudien I. *Jahrb. Wiss. Bot.* 63: 553-706.
- . 1929. Vogelblumenstudien II. *Jahrb. Wiss. Bot.* 70: 181-277.
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. 1996. *The natural History of Pollination*. Timber Press, Oregon.
- Rachmilevitz, T. & Fahn, A. 1975. The floral nectary of *Tropaeolum majus* L. The nature of the secretory cells and the manner of secretion. *Ann. Bot.* 39: 721-728.
- Ribichich, A. M., Torreta J. P., Hoc P. S. & Pelotto J. L., 1997. Fenología, fases florales y visitantes de *Tropaeolum pentaphyllum* (Tropaeolaceae) en la Reserva "El Destino", Argentina. *Resúmenes XVIII Reunión Argentina de Ecología*. Buenos Aires.
- Smets, E. 1986. Localization and systematic importance of the floral nectaries in the Magnoliatae (Dicotyledons). *Bull. Jard. Bot. Belg.* 56: 51-76.
- Sparre, B. 1972. Tropeoláceas, en R. Reitz (ed.), *Fl. Il. Catarinense* 1 (fasc. TROP): 1-26.
- Steele, C. C. 1949. *An introduction to plant biochemistry*. 2nd edition. G. Bell & Sons, London.
- Stiles, F. G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 68: 323-351.
- Tamm, S. & Gass, C. L. 1986. Energy intake rates and nectar concentration preferences by hummingbirds. *Oecologia* 70: 20-23.
- Troll, W. 1957. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*. Zweiter Teil. Veb. Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Weberling, F. & Müller, L. 1980. Persistierende Blütensterne bei *Tropaeolum*. *Flora* 169: 295-298.

Original recibido el 30 de septiembre de 1997; aceptado el 4 de julio de 1998.