

# MORFOLOGÍA DE LAS INFLORESCENCIAS EN *LIPPIA* (VERBENACEAE)

MARÍA E. MÚLGURA DE ROMERO<sup>1,2</sup>, SUSANA MARTÍNEZ<sup>3,4</sup> & ALEJANDRO SUYAMA<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Botánica Darwinion, Casilla de Correo 22, 1642 San Isidro, Buenos Aires, Argentina.

E-mail: mmulgura@darwin.edu.ar

<sup>3</sup> Dpto. de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 1428 Capital Federal, Argentina.

ABSTRACT: Múlgura de Romero, M. E., Martínez, S. & Suyama, A. 1998. Morphology of inflorescences in *Lippia* (Verbenaceae). *Darwiniana* 36: 1-12.

This paper deals with the interpretation, description and typological characterization of inflorescences in the genus *Lippia* L. This genus comprises 160 species, mainly distributed in tropical and temperate America, with only a few species growing in the Old World, of which 60 have been studied. The inflorescences are of compound polytelic type, with bracteate capituliform spikes as florescences. The phyllotaxis, form, size and colour of the bracts have taxonomic value, these characters correspond with the sections of the genus. In section *Dipterocalyx*, the inflorescences are bracteate or frondose-bracteate heterothetic pleiobotrya; in the remaining sections the inflorescences are homothetic pleiobotrya. Series *Corymbosae* and *Paniculatae*, and some species of section *Dioicolippia*, have bracteate or frondose-bracteate inflorescences, while the remaining sections have frondose ones. Section *Goniostachyum* and subsection *Mexicanae* have numerous paraclades per axile, while the other sections have 1-2 paraclades per axile. Section *Pseudoaloyisia* (*Lippia lasiocalycina* Cham.) is characterized by the production of flowers in two stages: first, on bracteate brachyblasts with proliferation and the second on frondose macroblasts, which are originated by the first brachyblasts. The heterothetic pleiobotrya have been mentioned as the primitive form from which other inflorescences were derived. If this hypothesis is correct, the species of section *Dipterocalyx* may possibly be the ancestral group, from which the homothetic pleiobotrya of other sections derived.

Keywords: Inflorescences, Morphology, *Lippia*, Verbenaceae.

Palabras clave: Inflorescencias, Morfología, *Lippia*, Verbenaceae.

## INTRODUCCIÓN

El objetivo de este trabajo es continuar con el estudio de las inflorescencias en Verbenaceae-Verbenoideae, del que ya se han presentado resultados (Martínez et al., 1996; Martínez & Múlgura de Romero, 1997). En él se analizan la morfología y tipología de las mismas, en el género *Lippia* L., tribu Lippieae Caro (Caro, 1982).

De acuerdo con Moldenke (1965) y Troncoso (1974), *Lippia* comprende alrededor de 160 especies leñosas, que crecen principalmente en las regiones tropicales y subtropicales del Nuevo Mundo y unas pocas en el Viejo Mundo. Los géneros más afines son *Phyla* Lour., *Aloysia* Palau, *Stachytarpheta* Vahl y *Bouchea* Cham.

En los distintos sistemas propuestos para el género (Schauer, 1847; Briquet, 1895; Moldenke, 1965; Troncoso, 1974) se utilizaron varios caracteres de la inflorescencia en la definición de los taxones infragenéricos. Principalmente se tuvieron en cuen-

ta aquellos propios de las inflorescencias parciales (cabezuelas en la literatura), tales como la forma, el color y la filotaxis de sus brácteas, como así también otros relacionados con la foliación y ramificación de la inflorescencia compleja. No obstante éstos últimos no siempre fueron correctamente interpretados. Para la delimitación y subdivisión del género se sigue el criterio de Troncoso (1974) y se acepta la subdivisión de la sección *Rhodolippia* en dos subsecciones según Moldenke (1965).

Todas las secciones, subsecciones y series, aceptadas por los autores mencionados, se hallan representadas a través de las 60 especies incluidas en este estudio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Las observaciones se realizaron sobre material herborizado proveniente de los herbarios G, MEXU y SI. En el Apéndice 1 se proporciona la lista de las especies estudiadas, agrupadas en secciones, subsecciones y series, más un ejemplar de referencia.

<sup>2</sup> Miembro de la Carrera del Investigador, CONICET

<sup>4</sup> Cátedra de Morfología Vegetal

Para la interpretación y terminología tipológica y descriptiva de las inflorescencias se ha seguido a Troll (1964-1969), Weberling (1985) y a Weberling et al. (1993).

La yema distal de cada complejo axilar se denominó *yema primaria*; las subsiguientes se llamaron *yemas accesorias*. Se denominó *paracladio accesorio* a aquel desarrollado a partir de una yema axilar accesorio. Se consideran *silépticas* las yemas axilares cuya expansión ocurre simultáneamente con la del eje que las porta, y *prolépticas* las que se desarrollan después de un período de dormición. La justificación de esta terminología, y precisiones sobre otros conceptos relacionados con la morfología y comportamiento de los meristemas axilares múltiples, pueden encontrarse en Martínez & Múlgura de Romero (1997).

Las abreviaturas usadas en las figuras y el texto son las siguientes: es, entrenudo de segregación; FP, florescencia principal; PCc, paracladio corto; PCl, paracladio largo; ZE, zona de enriquecimiento; ZI, zona de inhibición. Dadas las características de este estudio, no se han incluido escalas en las ilustraciones.

## OBSERVACIONES

### *Hábito y ramificación*

Las diferentes especies de *Lippia* son arbustos, subarbustos o sufrútices herbáceos. Las hojas son opuestas o ternadas, generalmente pecioladas y sin estípulas. Los meristemas axilares son múltiples y originan 2 a 6(-10) yemas en una serie de maduración descendente. Estas son de desarrollo siléptico o proléptico; en el primer caso dan origen a paracladios de distinto orden y en el segundo caso, a nuevas ramas.

El sistema de ramas es homomórfico, es decir no se observa especialización en ramas fértiles y vegetativas. En las nuevas ramas, que se originan a partir de las yemas prolépticas, se desarrollan silépticamente las florescencias, que en su conjunto forman la inflorescencia.

### *Inflorescencias*

Las inflorescencias de *Lippia* son complejas, del tipo politélico. Las florescencias son espigas bracteosas, cilíndricas (Fig. 1 A-B) o, en la mayoría de las especies, capituliformes (Fig. 1 C-D); las flores carecen de bractéolas. Las brácteas generalmente son planas y están dispuestas en varias series, pero

en la sección *Goniostachyum* son, característicamente, cóncavas e imbricado-decusadas, a veces soldadas entre sí (Fig. 1 B); en la mayor parte de los casos son verdosas y menores que las flores, aunque en la sección *Rhodolippia* son rosadas y mayores que las flores (Fig. 1 C). Éstos y otros caracteres de las florescencias que son variables a nivel específico, están descritos detalladamente en la literatura taxonómica y florística (Schauer 1847, 1851; Troncoso 1979, 1993).

Las inflorescencias se presentan en pleiobotrios, o más raramente dibotrios, heterotéticos u homotéticos. Las yemas axilares accesorias de la zona de enriquecimiento contribuyen frecuentemente a la floración y originan paracladios accesorios simples o ramificados que acompañan a los paracladios originados por la yema primaria de cada serie axilar.

1. *Pleiobotrios heterotéticos*. El eje principal de la inflorescencia, así como los paracladios de órdenes consecutivos, culminan en una florescencia. Responden a este modelo todas las especies estudiadas de la sección *Dipterocalyx*.

1a. En *Lippia trollii* (Fig. 2, A-B) el pleiobotrio es paniculiforme y frondoso-bracteoso. En términos generales y en dirección acrópeta, los paracladios son menores en cuanto al número de nudos y en el grado de ramificación; sin embargo por debajo de la florescencia principal se observa una zona de varios nudos con paracladios homogéneos, cortos. Una zona homogeneizada semejante se repite sobre el eje de los paracladios primarios proximales, por debajo de su coflorescencia.

En todos los ejes, el tamaño de los hipsofilos es también progresivamente menor hacia el ápice. Se encontraron paracladios accesorios generalmente no ramificados, uno por axila, en los nudos distales del eje principal y de los paracladios más vigorosos.

Esta inflorescencia fue descrita como formada por "largos racimos axilares y amplias panojas terminales" (Troncoso, 1993).

1b. En *L. hirta*, *L. hassleriana*, *L. sclerophylla* y *L. ekmanii* el pleiobotrio es más o menos corimbi-forme y bracteoso (Fig. 2 C-E). Si bien el sistema de ramificación es semejante al anterior, en este caso, los paracladios, tienden a alcanzar la misma altura,

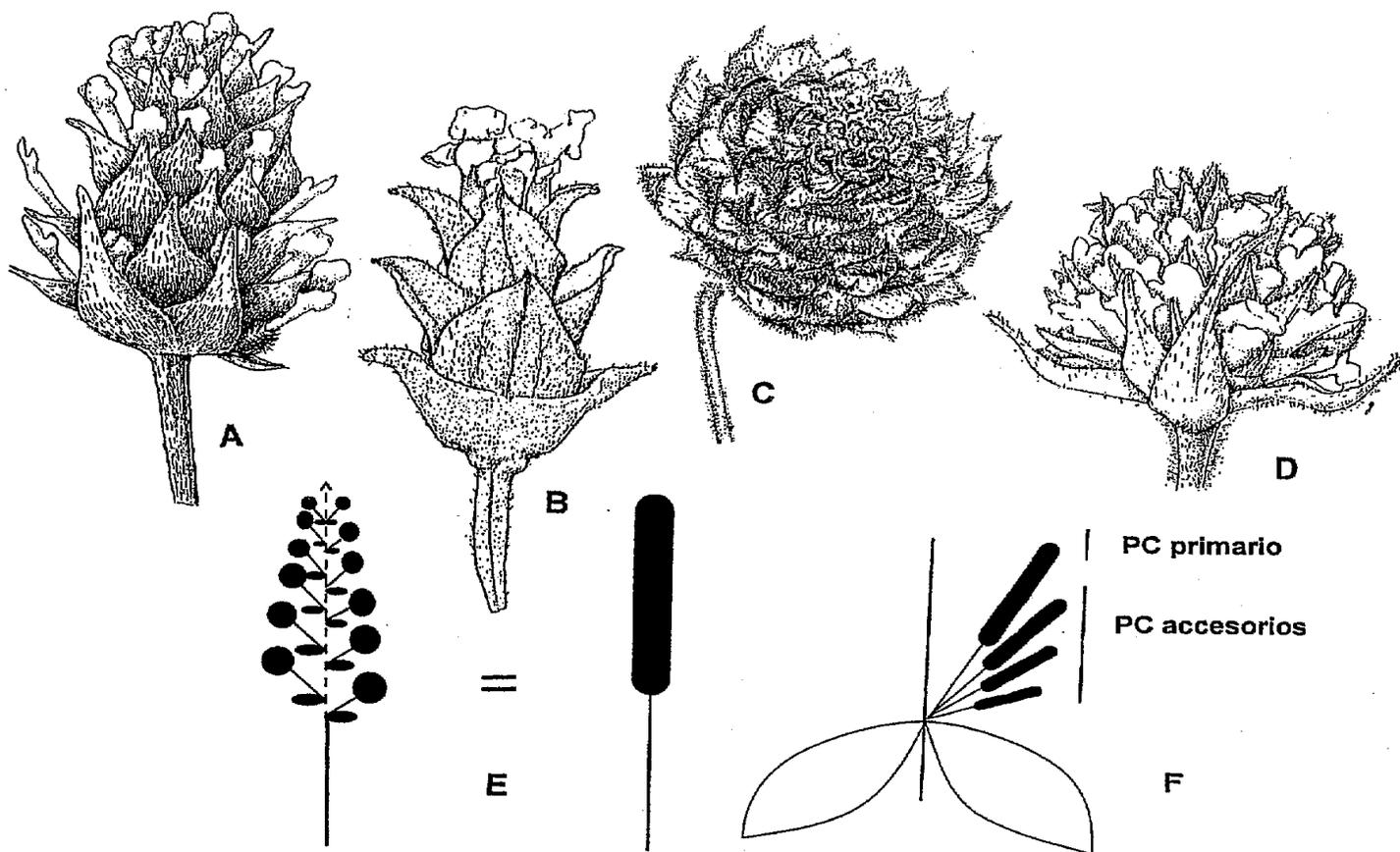


Fig. 1.- Florescencia de *Lippia*. A: espiga cilíndrica de *L. angustifolia* (tomado de Troncoso, 1961: fig. 15). B: espiga cilíndrica de *L. laxibracteata* (tomado de Troncoso 1952, fig. 1 C). C: espiga capituliforme de *L. lupulina* (de Múlgura 1961). D: espiga capituliforme de *L. contermina* (tomado de Troncoso, 1961: fig. 6). E: esquema de la florescencia y su representación simplificada. F: esquema de los paracladios.

por el alargamiento de su hipopodio. En estas especies el carácter bracteoso de los hiposilos y la presencia, en general, de un entrenudo de segregación (Fig. 2 E) entre la ZI y la ZE, enfatiza los límites entre ambas zonas.

En este grupo de especies, como una variación infraespecífica, se observa una tendencia a la condensación de florescencias en el extremo distal del eje principal y de los paracladios proximales. Esta tendencia es marcada en algunos individuos donde paracladios de distinto orden se aglutinan para formar cabezuelas (Fig. 2 D).

En la ZE las yemas accesorias en general no desarrollan o lo hacen esporádicamente formando paracladios no ramificados.

Estas formas fueron descriptas como "densas panojas" o "corimbos terminales extendidos" (Troncoso, 1974).

2. *Pleibotrios homotéticos*. El eje de la inflorescencia es truncado, carece de florescencia principal y, en la mayoría de los casos, el truncamiento se repite en los paracladios proximales.

Este es el caso más frecuente en *Lippia* y se presenta en todas las especies con excepción de las ya nombradas de la sección *Dipterocalyx*.

2a. En las especies de las secciones *Dioicolippia*, *Goniostachyum*, *Lippia*, *Rhodolippia* subsección *Brasilianae* y *Zapania* serie *Axilliflorae* el pleibotrio es frondoso; el eje principal truncado muestra una zona de enriquecimiento diferenciada en una región distal diplobótica, generalmente extensa, con paracladios cortos homogéneos, limitados a la coflorescencia y su hipopodio, y una región proximal breve, o a veces ausente, de paracladios largos, truncados, que repiten el esquema del eje principal (Fig. 3 A-B).

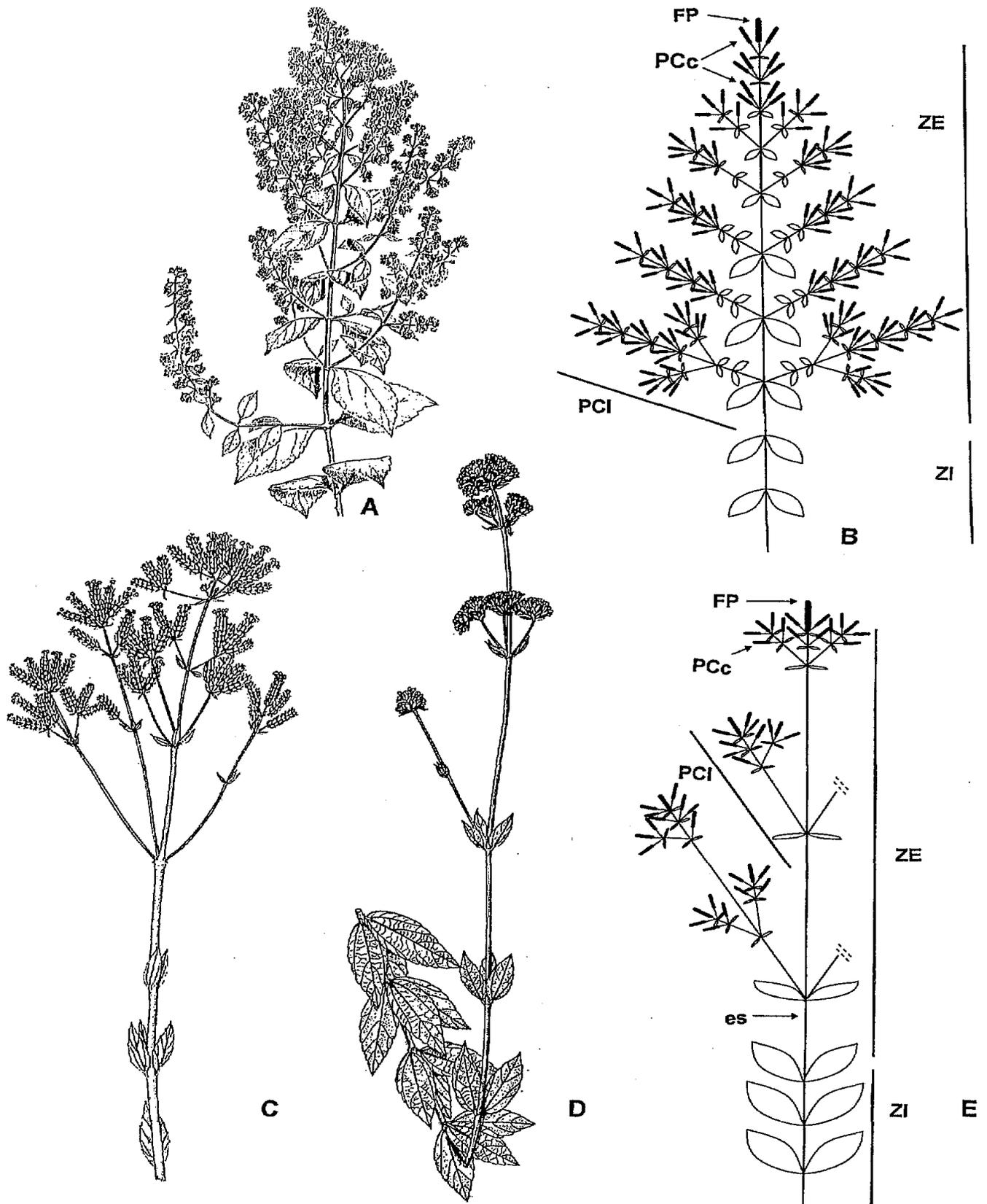


Fig. 2.- A-B: *Lippia trollii*. A: inflorescencia (tomado de Troncoso, 1993: fig. 23 A). B: esquema de A. C-E: *L. hirta*. C-D: inflorescencias en diferentes individuos (C de Smith et Klein 10672; D de Hatschbach 23246). E: esquema de la inflorescencia.

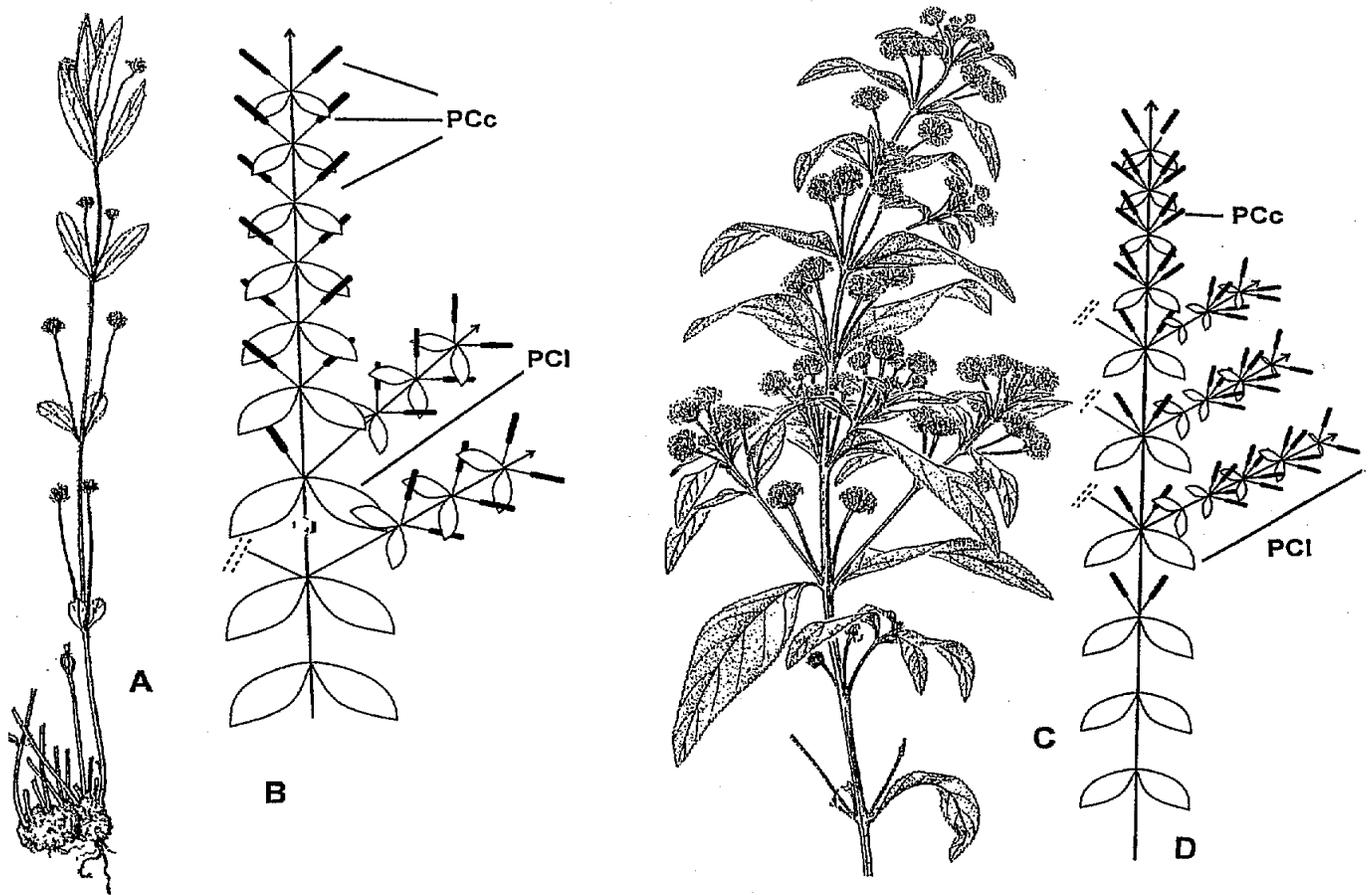


Fig. 3.- A-B: *Lippia tristis*. A: hábito (de Hassler 5461a). B: esquema de la inflorescencia. C-D: *L. grisebachiana*. C: inflorescencia (tomada de Troncoso, 1993, fig. 26). D: esquema de C.

En muchas especies las yemas accesorias se manifiestan en la zona de enriquecimiento formando paracladios accesorios (Fig. 3 C-D). Cuando esto ocurre, la misma discontinuidad que muestra el eje principal en dos zonas respecto de los paracladios producidos por la primera yema de cada serie axilar, se observa respecto de los paracladios accesorios, pero generalmente la zona de paracladios cortos es más breve y la de paracladios largos es más extensa (siempre refiriéndonos a los productos axilares sobre el mismo eje) (Fig. 3 C-D). Por esta razón, en las axilas de nudos intermedios del eje principal pueden coexistir paracladios cortos y largos y producidos por la yema primaria y la(s) accesoria(s), respectivamente.

El desarrollo de paracladios accesorios es raro en las secciones *Dioicolippia* y *Rhodolippia* subsección *Brasilianae*. En la sección *Zapania*, en general, se encuentran 2 paracladios por axila, mientras que en la sección *Goniostachyum* es caracterís-

tica la presencia de 4 a 6 paracladios por axila (Fig. 4 A-B). En la sección *Lippia*, éste es un carácter que varía entre las especies: no se observaron paracladios accesorios en *L. hemisphaerica* mientras que en *L. americana* se encontraron 2-3 paracladios por axila.

Un carácter variable entre las especies de este grupo es el largo relativo entre los pedúnculos de los capítulos (hipopodio de los paracladios cortos) y el hipsofilo correspondiente. Este carácter ha sido usado por los autores por su valor diagnóstico a nivel específico (Troncoso, 1975, 1979).

En *L. tegulifera* (sección *Dioicolippia*) se ha observado proliferación. Ésta se produce regularmente, por lo que en cada eje alternan zonas de inhibición y zonas de enriquecimiento (Fig. 4 C-D).

Las inflorescencias de este grupo se describieron como "cabezuelas axilares solitarias", "cabezuelas geminadas" o bien "fascículos", alu-

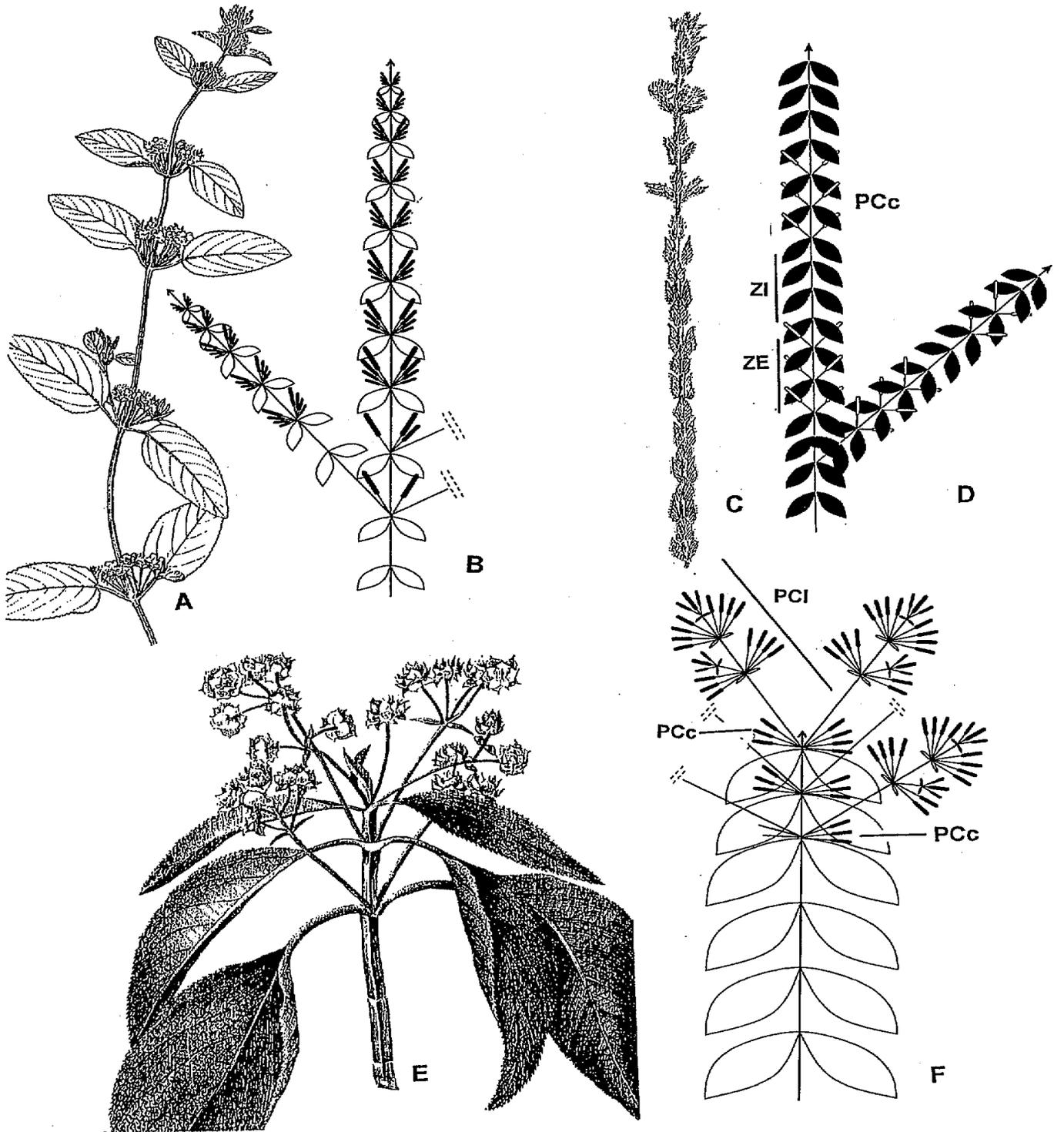


Fig. 4.- A-B: *Lippia obscura*. A: inflorescencia (tomado de Troncoso, 1961: fig. 1). B: esquema de A. C-D: *L. tegulifera*. C: rama florífera, que muestra la proliferación (de Krapovickas 29699) D: esquema de C. E-F: *Lippia umbellata*. E: inflorescencia (tomado de Cavanilles, 1793: tab. 194). F: esquema de E.

diendo al conjunto de paracladios de una axila: principal y accesorios (Moldenke, 1965; Troncoso, 1952, 1974).

2b. *L. angustifolia* y *L. hieracifolia* (ambas de la sección *Dioicolippia*) así como las especies de la sección *Zapania*, series *Paniculatae* y *Corymbosae*, presentan pleiobotrios homotéticos bracteosos,

paniculiformes o corimbiformes, que son básicamente semejantes a los descritos en 2a, aunque difieren en el carácter bracteoide de los hipsofilos y en la extensión de la zona de enriquecimiento, que generalmente es menor.

2c. En *Lippia umbellata*, *L. callicarpaefolia* y *L. torresii* (sección *Rhodolippia*, subsección *Mexicanae*) el eje principal del pleiobotrio es truncado y frondoso. En los nudos distales del mismo, las yemas primarias forman paracladios bracteosos y ramificados integrados por una florescencia principal y un hipotagma de 2 a 4 nudos con paracladios de segundo orden, generalmente sin hipotagma. En cada axila desarrollan varios paracladios accesorios (hasta 8), con hipotagma reducido o sin él, que acompañan a estos paracladios primarios. (Fig. 4 E-F).

En los nudos proximales del eje principal pueden encontrarse paracladios truncados que repiten el esquema descrito.

Esta forma del pleiobotrio fue descrita entre otras maneras como "inflorescencias umbeladas" (Moldenke, 1966) o "panículas terminales con capítulos subverticilados" (Walpers, 1845) o bien "dicasio con apariencia umbelada" (Nash & Nee, 1984).

2d. *Lippia lasiocalycina* (sección *Pseudoaloyisia*) (Fig. 5) presenta pleiobotrios homotéticos de la forma 2a, con características particulares. La floración se inicia sobre macroblastos preexistentes (Fig. 5 A-B), generalmente ya defoliados (Fig. 5 C-D), con la formación de braquiblastos floríferos, a partir de yemas prolépticas, en prácticamente todos los nudos del macroblasto. Cada braquiblasto constituye una inflorescencia bracteosas, truncada, de estructura diplo o triplobótrica. Durante la antesis de esta primera etapa de la floración, el ápice de los braquiblastos permanece en dormición pero posteriormente muere o, en muchos casos, prolifera en un macroblasto con una breve zona proximal de inhibición y una zona florífera distal en forma de diplobotrio homotético, frondoso (Fig. 5 E). En estos macroblastos, la primera yema de cada serie axilar, de desarrollo siléptico, se agota en la formación de un paracladio, mientras que las yemas accesorias (1 ó 2) son prolépticas y originarán más tarde los braquiblastos, repitiendo el ciclo descrito.

## DISCUSIÓN

Las inflorescencias en *Lippia* son complejas, de tipo politético, condición que hasta el momento se presenta como general para la subfamilia Verbenoideae (Briquet, 1895; Martínez et al., 1996; Martínez & Múlgura de Romero (1997). Las florescencias son espigas bracteosas, densas, generalmente capituliformes (Fig. 1).

Las inflorescencias son pleiobotrios heterotéticos (formas 1a y 1b; Fig. 2) u homotéticos (formas 2a - 2d; Fig. 3-5). Los primeros se han observado exclusivamente en las especies de la sección *Dipterocalyx*, mientras que los segundos caracterizan a las restantes secciones del género. La distinción entre formas truncadas y completas de la inflorescencia dentro de *Lippia* no fue previamente reconocida por los autores. Este es un carácter coherente con el sistema del género en el concepto de Troncoso (1974). La autora restringe la sección *Dipterocalyx*, transfiriendo las especies *L. americana* y *L. hemisphaerica* a la sección *Lippia*; su decisión está basada en caracteres florales pero, coincidentemente, estas especies poseen pleiobotrios homotéticos. Las ilustraciones de *L. hirsuta* y *L. schlimii* (López Palacios, 1977, Figs. 100 y 104), especies de la sección *Dipterocalyx* no incluidas en este estudio, confirman la presencia de pleiobotrios heterotéticos en la misma.

La mayor parte de las especies con pleiobotrios homotéticos, muestra, sobre el eje principal y los paracladios largos truncados, una zona con paracladios homogéneos conformados por la coflorescencia y el hipopodio (formas 2a, 2b y 2d; Fig. 3 B y 4 B). Tal homogeneización no se observó en las tres especies estudiadas de la sección *Rhodolippia*, subsección *Mexicanae*. En ellas los paracladios distales (al menos los originados por la yema primaria de cada serie axilar) son ramificados (forma 2c, Fig. 4 E-F). Probablemente este carácter no es común a todas las especies dentro de la subsección. De este grupo, Nesom (1994) menciona por lo menos dos especies que él caracteriza por la presencia de cabezuelas "estrictamente axilares"; si bien no hay ilustraciones, de lo descrito se entiende que esas especies poseen pleiobotrios homotéticos de la forma 2a, con numerosos paracladios cortos por axila (Fig. 4 B).

Los pleiobotrios son bracteosos o frondoso-bracteosos en la sección *Dipterocalyx*, en las series *Corymbosae* y *Paniculatae* de Zapania, y en algunas

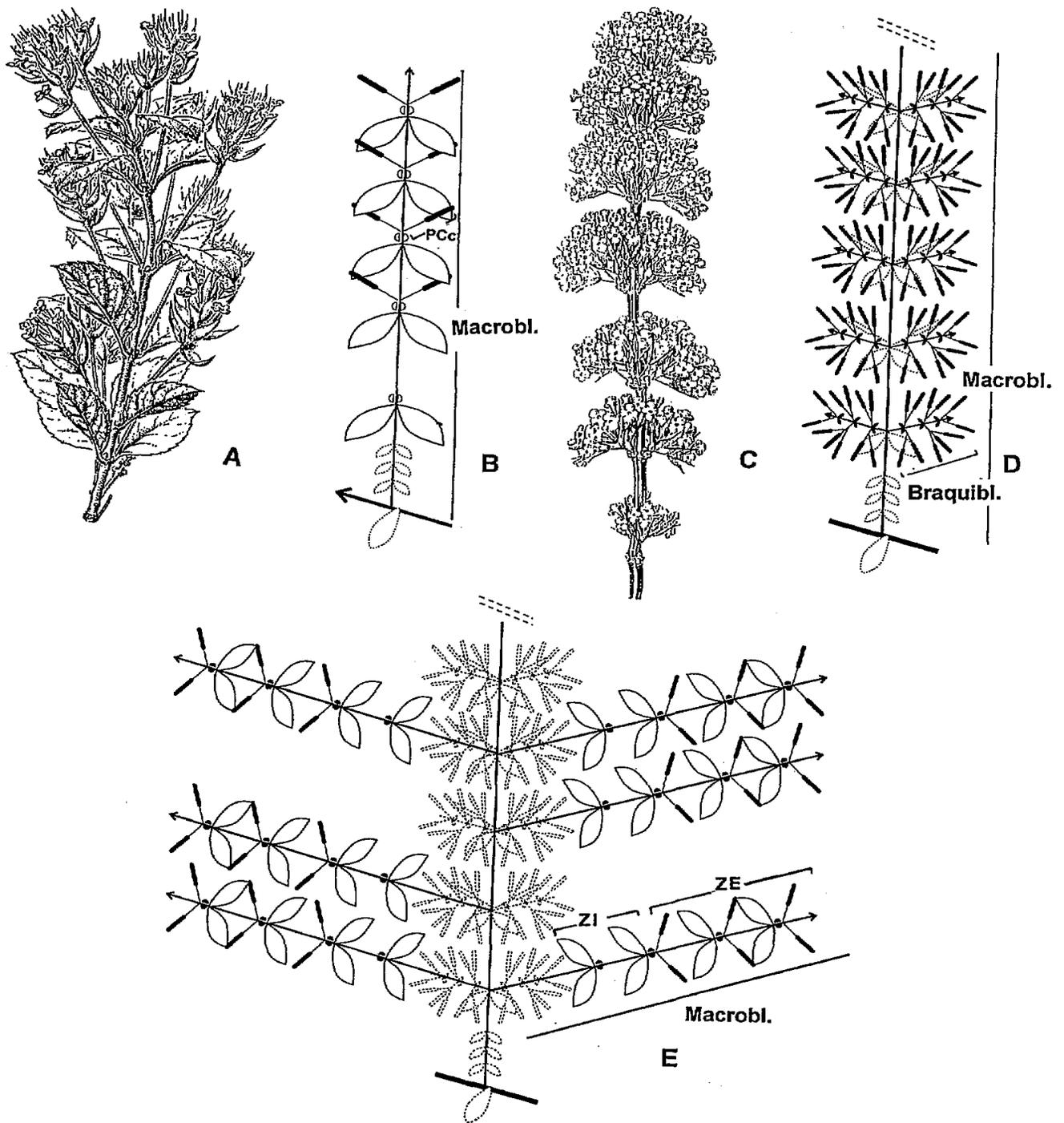


Fig. 5.- *Lippia lasiocalycina*. A: aspecto de un macroblasto, que constituye un diplobotrio homotético (de Duarte 9260 A). B: esquema de A. C: aspecto de un macroblasto ya defoliado, con braquistemos axilares (tomado de Schauer, 1851: tab. 39). D: esquema de C. E: representación de una etapa posterior de D luego de la proliferación de los braquistemos.

especies de la sección *Dioicolippia*. En las restantes secciones los pleiobotrios son frondosos.

La coherencia entre la morfología de los hiposfilos tectrices de los paracladios y el sistema del género no sorprende ya que este carácter fue utiliza-

do por Schauer (1847) para la definición de los taxones infragenéricos, si bien no fue expresado en términos de foliación.

Las formas bracteosas fueron descritas como "panojas", "panículas" o "corimbos" ya que, en

estos casos, los autores reconocen el carácter complejo de la inflorescencia. En las especies con pleiobotrios frondosos, en cambio, se analizan los productos axilares, como inflorescencias unitarias: "cabezuelas solitarias", "cabezuelas geminadas", o en "fascículos". Esta forma de describir responde al criterio por el cual la presencia de nomofilos establece el límite de las inflorescencias. A pesar de ser un criterio discutido y válidamente cuestionado por los morfológicos (Troll, 1950; Schroeder, 1987) sigue siendo utilizado hasta el presente en las descripciones taxonómicas y florísticas.

En todas las especies estudiadas se observaron yemas axilares múltiples seriales. En la zona de enriquecimiento de la inflorescencia la yema primaria de cada serie desarrolla silépticamente originando un paracladio corto; las yemas accesorias pueden ser todas prolépticas o bien, una o varias por axila desarrollar, silépticamente, en paracladios accesorios. Aunque éste es un carácter con gran variación intraespecífica se ha usado en la diagnosis de taxones infragenéricos. Las especies de la sección *Goniostachyum*, y de la subsección *Mexicanae* de *Rhodolippia* se caracterizan por el desarrollo de numerosos paracladios a partir del mismo meristema axilar, mientras que en las especies de las restantes secciones se encuentran uno o dos paracladios por axila. La participación de las yemas accesorias en la floración se conoce en representantes leñosos de diversas familias (Briggs & Johnson, 1979; Weberling, 1989; Douglas, 1996), en Verbenaceae se ha citado para *Duranta*, un género de especies arbustivas (Martínez & Múlgura de Romero, 1997). En especies herbáceas (*Verbena* L. y *Glandularia* J. F. Gmel.) se observaron yemas múltiples, pero sólo excepcionalmente se expresan en la inflorescencia (Martínez et al., 1996).

En *L. lasiocalycina* la floración se inicia en braquiblastos bracteosos, sobre ramas de un período anterior, que pueden posteriormente proliferar originando macroblastos frondosos, también fértiles. Este comportamiento, que le es particular, corrobora la posición aislada de esta especie dentro del género. Es la única representante de la sección *Pseudoalloysia*, que fue fundada sobre *L. phrysocalyx* Briq., ahora considerada sinónimo de *L. lasiocalycina*. (Múlgura de Romero & Salimena Pires, 1997). La sección fue definida, entre otros caracteres, por la "inserción supra-axilar de sus espigas" (Troncoso, 1961: Fig. 18 a, c), que correspon-

den en nuestras observaciones a los paracladios cortos que se desarrollan silépticamente sobre los macroblastos frondosos. La "distancia" entre el pedúnculo de la espiga y la hoja tectriz, corresponde al meristema axilar que se organiza más o menos tardíamente en yemas accesorias prolépticas.

Es prematuro realizar interpretaciones sobre la evolución de la inflorescencia en *Lippia*. La polaridad de los caracteres variantes estudiados es difícil de establecer, ya que no han sido analizados en los géneros vecinos. Por otra parte no se han planteado hasta el momento hipótesis de relaciones filogenéticas dentro del género, a partir de otros caracteres, que puedan ser confrontadas aquí. Sin embargo, por analogía con procesos evolutivos observados en diversos grupos de Angiospermas, podemos hacer algunas consideraciones.

En varias familias de plantas con inflorescencias politélicas, se ha postulado que las formas truncadas del pleiobotrio han derivado de formas completas presentes en grupos filogenéticamente afines, a través de tres pasos evolutivos: homogeneización, racemización y finalmente truncamiento (Maresquellé, 1970; Sell, 1976, 1980; Weberling, 1989). Si aceptamos que esto pudo haber ocurrido convergentemente en *Lippia* podemos suponer que la especie ancestral para el grupo pertenece a la sección *Dipterocalyx*, particularmente entre las formas de paniculodio frondoso-bracteoso y parcialmente homogeneizado como el observado en *L. trollii*.

La diferenciación de los vástagos en braquiblastos y macroblastos es común en plantas leñosas. Frecuentemente la floración está restringida a los primeros, mientras que los segundos, con su crecimiento vegetativo, contribuyen a la construcción del sistema de ramas persistente (Weberling, 1983, 1989). La forma de crecimiento y floración de *L. lasiocalycina* puede interpretarse como un paso hacia esa forma de especialización y es, posiblemente, derivada respecto de la observada en las especies restantes.

#### AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a A. M. Cialdella y A. S. Vega, las valiosas sugerencias brindadas, que nos permitieron mejorar el manuscrito. Este trabajo fue realizado con apoyo de subsidios de la Programación UBACYT, 1994-1997 y de La Agencia de Programación Científica y Tecnológica, PMT-PYCT 212.

## BIBLIOGRAFÍA

- Briggs, B. G. & Johnson, L. A. 1979. Evolution in the Myrtaceae - evidence from inflorescence structure. *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 102: 157-256.
- Briquet, J. 1895. Verbenaceae, en A. Engler & K. Prantl, (eds.), *Nat. Pflanzenfam.* 4 (3a): 132-182.
- Caro, J. A. 1982. Sistematización del género *Acantholippia* Grisebach (Verbenaceae) y las especies de la flora argentina. *Dominguezia* 3: 1-31.
- Cavanilles, A. J. 1793. *Icon.* 2: 75, tab. 194.
- Douglas, A. W. 1996. Inflorescence and floral development of *Carnavonia* (Proteaceae). *Telopea* 6: 749-774.
- López Palacios, S. 1977. Verbenáceas, en Univ. de los Andes (ed.), *Flora de Venezuela*: 9-654.
- Maresquellé, H. J. 1970. Le theme évolutif des complexes d'inflorescences. Son aptitude a susciter des problemes nouveaux. *Bull. Soc. Bot. France* 117: 1-4.
- Martínez, S., Botta, S. & Múlgura, M. E. 1996. Morfología de las inflorescencias en Verbenaceae, Verbenoideae I: Tribu Verbenaeae. *Darwiniana* 34: 1-17.
- & Múlgura de Romero, M. E. 1997. Yemas axilares múltiples, morfología y tipología de la inflorescencia en *Duranta* (Verbenaceae-Citharexyleae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 33: 113-122.
- Moldenke, H. N. 1965. Materials toward a monograph of the genus *Lippia*, I. *Phytologia* 12: 6-39.
- 1966. Materials toward a monograph of the genus *Lippia*, IX. *Phytologia* 13: 32-35.
- Múlgura de Romero, M. E. & Salimena - Pires, F. R. 1997. Nuevos sinónimos de *Lippia lasiocalycina* (Verbenaceae). *Hickenia* 2: 249-250.
- Nash, D. L. & Nee, M. 1984. Verbenaceae, en A. Gómez Pompa (ed.), *Flora de Veracruz* 41: 1-154.
- Nesom, G. L. 1994. A new species of *Lippia* (Verbenaceae) from South-Central Mexico, with comments on related and pripheral species. *Phytologia* 77: 309-317.
- Schauer, J. C. 1847. Verbenaceae, en A. L. De Candolle (ed.), *Prodr.* 11: 522-700.
- 1851. Verbenaceae, en C. F. P. Martius (ed.), *Fl. bras.* 9: 170-322.
- Schroeder, F. G. 1987. Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Moduln. Ein terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie. *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 449-471.
- Sell, Y. 1976. Tendances evolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83: 247-267.
- 1980. Physiological and phylogenetic significances complexes. *Flora* 169: 295-298.
- Troll, W. 1950. Über den Infloreszenzbegriff und seine Anwendung auf die krautige Region blühender Pflanzen. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-nat. Kl. N° 15*
- 1964-69. *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des vegetationskörpers.* G. Fisher Verlag. Stuttgart.
- Troncoso, N. S. 1952. Descripción de algunas especies nuevas o críticas de "*Lippia*" de la flora argentina. *Darwiniana* 10: 69-89.
- 1961. Las "*Lippia*" (Verbenáceas) descritas del Paraguay por Robert Chodat y John Briquet. *Darwiniana* 12: 256-292.
- 1974. Los géneros de Verbenáceas de Sudamérica extratropical. *Darwiniana* 18: 295-412.
- 1975. Nuevas entidades de Verbenáceas argentino-uruguayas. *Darwiniana* 19: 490-499.
- 1979. Verbenaceae, en A. Burkart (ed.), *Flora Ilustrada Entre Ríos. Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu.* 6(5): 229-293.
- 1993. *Lippia*, en A. L. Cabrera (ed.), *Flora Provincia Jujuy. Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu.* 13(9): 47-65.
- Walpers, G. G. 1845. Verbenaceae. *Rep. Bot. Syst.* 4: 5-134.
- Weberling, F. 1983. Fundamental features of modern inflorescence morphology. *Bothalia* 14: 917-922.
- 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24: 1-28.
- 1989. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae, en C. H. Striton & J. Zarucchi (eds.), *Advances in Legumes Biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 35-58.
- , Müller-Doblies, U. & Müller-Doblies, D. 1993. Zur deskriptiven und vergleichend-morphologischen Terminologie komplexer Infloreszenzen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 67: 453-473.

Original recibido el 11 de mayo de 1998; aceptado el 26 de septiembre de 1998.

Apéndice 1.- Lista de ejemplares de *Lippia* L. examinados:

Sección *Lippia*

*L. americana* L. PERÚ. **Cajamarca**: sin loc., 21-V-1965, *López y Sagastegui* 5225 (SI).

*L. hemisphaerica* L. VENEZUELA. **Lara**: Duaca, año 1893-1894, *Mocquerys s.n.* (SI).

Sección *Dipterocalyx* (Cham.) Schauer

*L. ekmannii* Moldenke. ARGENTINA. **Corrientes**. Dpto. **Santo Tomé**: Estancia Garruchos, 8-II-1972, *Krapovickas* 21341 (SI).

*L. hassleriana* Briq. PARAGUAY. **Caazapá**: San Juan Nepomuceno, IV-1932, *Rojas* 5760 (SI).

*L. hirta* (Cham.) Schauer. BRASIL. **Paraná**: Lapa, Rio Passa, 16-XII-1969, *Haschtbach* 23246 (SI). **Sta. Catarina**: Mafra, 2-4 km S of Mafra, 2-II-1957, *Smith et Klein* 10672 (SI).

*L. sclerophylla* Briq. PARAGUAY. **Amambay**: Sierra de Amambay, XII-1921, *Rojas* 4736 (SI).

*L. trollii* Moldenke. ARGENTINA. **Jujuy**. Dpto. **Santa Bárbara**: El Sauzal, al E de la Sierra del Centinela, 14-II-1964, *Fabris et al.* 5250 (SI).

Sección *Goniostachyum* Schauer

*L. affinis* Schauer. BRASIL. **Minas Gerais**: Jaboticatubas, Sierra de Cipó, 29-IV-1952, *Smith* 7069 (SI).

*L. dumetorum* Herzog. BOLIVIA. **Santa Cruz**. Prov. **Florida**: Mairana, 17-III-1982, *Gerold* 380 (SI).

*L. elegans* Cham. BRASIL. **Minas Gerais**: Ouro Preto, Campo sujo, 15-I-1942, *Mendez Magalhaes* 1360 (SI).

*L. glandulosa* Schauer. BRASIL. **Rio de Janeiro**: Petrópolis, 7-I-1973, *Martinelli* 160 (SI).

*L. graveolens* Kunth. VENEZUELA. **Distrito Federal**: La Guaira, 20-VII-1897, *Debeaux* 87 (SI).

*L. laxibracteata* Herzog. BOLIVIA. **Santa Cruz**. Prov. **Cordillera**: 12 km NW de Boyuibe, 14-IV-1977, *Krapovickas et al.* 31316 (SI).

*L. martiana* Cham. BRASIL. **Minas Gerais**: Sierra Cipó, km 133, 23-III-1966, *Duarte* 9643 (SI).

*L. obscura* Briq. PARAGUAY. **Concepción**: In regione cursus superioris fluminis Apa, XI-1901/1902, *Hassler* 8016 (G).

*L. organoides* Kunth. BRASIL. **Piauí**: Mun. Cocal, 1-VII-1972, *Sucre* 9468 (SI).

*L. pendula* Rusby. BOLIVIA. **Santa Cruz**. Prov. **Velazco**: San Ignacio, 9-V-1977, *Krapovickas* 32425 (SI).

*L. polycephala* Briq. PARAGUAY. **Cordillera**: Caacupé, 8-XII-1882, *Balansa* 4642 (G).

*L. rubiginosa* Schauer. BRASIL. **Espírito Santo**: 1821-1824, *Voyage Saint-Hilaire, Cat. B<sup>2</sup>, N°2675* (SI).

*L. salviaefolia* Cham. PARAGUAY. **Amambay**: zwischen rio Apa und rio Aquidaban, nov. 1908-909, *Fiebrig* 4234 (G).

*L. sericea* Cham. BRASIL. **Minas Gerais**: Serra de Curral, 18-IV-1964, *Duarte* 8080 (SI).

*L. sidoides* Cham. BRASIL. **Minas Gerais**: Engenho Nogueira, 18-XII-1939, *Mello Barreto* 10370 (R).

*L. stachyoides* Cham. BRASIL. **Minas Gerais**: Diamantina, 24-V-1955, *Pereira* 1493 (SI).

Sección *Zapania* (Juss.) Schauer

Serie *Axilliflorae* Schauer

*L. alba* (Mill.) N. E. Br. ARGENTINA. **Jujuy**. Dpto. **Ledesma**: Camino a Aguas Negras, 15-XI-1978, *Cabrera et al.* 29902 (SI).

*L. balansae* Briq. PARAGUAY. **Canindeyú**: rio Corrientes, 31-III-1983, *Hahn* 1377 (SI).

*L. grisebachiana* Moldenke. ARGENTINA. **Salta**. Dpto. **La Viña**: La Hollada, ca. Cnel. Moldes, 24-I-1945, *Krapovickas* 1429 (SI).

*L. integrifolia* (Griseb.) Hieron. ARGENTINA. **Salta**. Dpto. **Rosario de Lerma**: 17-I-1929, *Venturi* 8072 (SI).

*L. junelliana* (Moldenke) Tronc. ARGENTINA. **Córdoba**. Dpto. **Unión**: San Marcos, 16-II-1941, *Nicora s.n.* (SI 17744).

*L. lorentzii* Moldenke. ARGENTINA. **Corrientes**. Dpto. **Capital**: Isla del Medio, frente a Corrientes, 13-XI-1934, *Burkart* 6792 (SI).

*L. salsa* Griseb. ARGENTINA. **Santiago del Estero**. Dpto. **Pellegrini**: Cerro el Remate, 10-XII-1927, *Venturi* 5641 (SI).

*L. suffruticosa* (Griseb.) Kuntze. ARGENTINA. **Jujuy**. Dpto. **Capital**: Camino a Tilquiza, 1430 m s.m., 26-II-1983, *Hunziker et al.* 10346 (SI).

*L. turbinata* Griseb. ARGENTINA. **San Juan**. Dpto. **Sarmiento**: Puesto Bachongo, 25-I-1986, *Guaglianone et al.* 1556 (SI).

Serie *Paniculatae* Schauer

*L. herbacea* Mart. BRASIL. **Mato Grosso do Sul**: Campo Grande, 24-I-1979, *Krapovickas* 34353 (SI).

Serie Corymbosae Schauer

*L. corymbosa* Cham. BRASIL. **Goiás:** Corumbá, Serra dos Pirineus, 18-XII-1951, *Macedo 3492* (SI).

*L. lacunosa* Mart. & Schauer. BRASIL. **Distrito Federal:** Reserva Ecológica do IBGE, 2-VII-1950, *Azevedo et Lopes 739* (SI).

*L. rotundifolia* Cham. BRASIL. **Minas Gerais:** Serra de Cipó, 19-4-1950, *Duarte 2499* (SI).

Sección Pseudoalaysia Tronc.

*L. lasiocalycina* Cham. BRASIL. **Minas Gerais:** de Tres Marías para João Pinheiro, 14-X-1965, *Duarte 9260 A* (SI).

Sección Rhodolippia Schauer

Subsección Mexicanae Moldenke

*L. callicarpaefolia* Kunth, MEXICO. **Temascaltepec:** Vigas, 17-XI-1936, *Hinton 2620* (NY, fotografía SI).

*L. umbellata* Cav. MEXICO. **Sinaloa:** near Potrerillos, 3-XI-1959. *Moran 7613* (NY, fotografía en SI). **Veracruz:** Yecuatla año 1858, *Evendberg 278* (SI).

*L. torresii* Stand. PANAMÁ. **Chiriquí:** Volcán Barú, Finca Méndez, 8-XII-1983, *R. Schmalzel 1919* (MEXU).

Subsección Brasilianae Moldenke

*L. florida* Cham. BRASIL. **Minas Gerais:** Kuhlman s.n., *Herb. R 22536* (SI).

*L. gardneriana* Schauer. BRASIL. **Minas Gerais:** Cons Matta, año 1934, *Brade 13458* (SI).

*L. hederaefolia* Mart. et Schauer. BRASIL. **Minas Gerais:** 1816-1821, *Saint Hilaire, s.n.* (SI).

*L. lupulina* Cham. ARGENTINA. **Misiones. Dpto. San Ignacio:** Teyucuaré, 8-XII-1997, *Múlgura et al. 1616* (SI).

Sección Dioicolippia Tronc.

*L. aberrans* (Briq.) Tronc. PARAGUAY. **Canindeyú:** In campis pr. Igatami, XI-1898/1899, *Hassler 5461* (G).

*L. angustifolia* Cham. PARAGUAY. **Concepción:** In palustre, in regione cursus superioris fluminis Apa, XI-1901/1902, *Hassler 7471* (G).

*L. asperrima* Cham. PARAGUAY. **Cordillera:** In campo, Cordillera de Altos, I-1898/1899, *Hassler 3769* (G).

*L. arechavaletae* Moldenke. ARGENTINA. **Entre Ríos. Dpto. Concordia:** Concordia, Parque Rivadavia, 19-XII-1997, *Múlgura et al. 1982* (SI).

*L. contermina* Briq. PARAGUAY. **Cordillera:** In valle fluminis Y-acá, in campis prope Valenzuela, I-1900, *Hassler 6941* (G).

*L. coriacea* Briq. PARAGUAY. **San Pedro:** In arenosis pr. fl. Capibary, IX-1898/1899, *Hassler 4473* (G).

*L. hieracifolia* Cham. ARGENTINA. **Misiones. Dpto. Apóstoles:** Escuela Agrotécnica, Cerro Ceferino, 13-X-1977, *Cabrera 28699* (SI).- **Dpto. Santa Ana:** campos, 15-II-1913, *Rodríguez 773* (SI).

*L. longepedunculata* Kuntze. PARAGUAY. **Concepción:** Prope Concepción, IX-1901/1902, *Hassler 7347* (G).

*L. morongii* Kuntze. PARAGUAY. **Paraguarí:** Paraguarí, 8-IV-1950, *Burkart 18311* (SI)

*L. phaeocephala* Briq. PARAGUAY. **Concepción:** Prope Concepción, in campo, IX-1901/1902, *Hassler 7456* (G).

*L. polytricha* Briq. PARAGUAY. **San Pedro:** In campis pr. San Estanislao, VIII-1898/1899, *Hassler 4148* (G).

*L. rodriguezii* Moldenke. ARGENTINA. **Misiones. Dpto. San Ignacio:** San Ignacio, X-1914, *Hassler, 613* (G).

*L. tegulifera* Briq. ARGENTINA. **Misiones. Dpto. San Ignacio:** casa de Horacio Quiroga, 13-I-1976, *Krapovickas 29699* (SI).

*L. tristis* Briq. PARAGUAY. **San Pedro:** In campos pr fl. Carimbatay, IX-1898/1899, *Hassler 4554* (G). **Canindeyú:** In campis pr. Igatimi, *Hassler 5461a* (G).

*L. turnerifolia* Cham. ARGENTINA. **Corrientes. Dpto. San Roque:** Estancia Caaguazú, 1-III-1961, *Pedersen 5853* (SI).

*L. villafloridana* Kuntze. ARGENTINA. **Corrientes. Dpto. Monte Caseros:** Est. La Potota, 10-XI-1949, *Nicora 5032* (SI).