

MORFOLOGÍA DE LAS INFLORESCENCIAS EN VERBENACEAE-VERBENOIDEAE I: TRIBU VERBENEAE.

SUSANA MARTÍNEZ¹

*Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, Pabellón II 4°
Piso. (1428) -Buenos Aires, Argentina.*

SILVIA BOTTA[†] Y MARIA E. MÚLGURA²

Instituto de Botánica Darwinion, Casilla de Correo 22, (1642) - San Isidro. Argentina.

ABSTRACT: Martínez, S., Botta, S. and Múlgura, M.E. 1996. Morphology of inflorescences in Verbenaceae-Verbenoideae. I: Tribe Verbenae. *Darwiniana* 34: 1-17.

This paper deals with the interpretation, description and typological characterization of the inflorescences of the genera belonging to the tribe *Verbenae*. These genera are: *Glandularia* Gmelin, *Hierobotana* Briquet, *Junellia* Moldenke, *Tamonea* Aublet, *Verbena* Linné and *Urbania* R. A. Philippi, all of them represented in South America.

All the cases belong to the polytelic type of synflorescences. Florescences of almost all genera are dense spikes with decussate bracts. Only *Tamonea* has loose, spiciform racemes with disperse bracts. Floral prophylls are always absent.

The heterothetic pleiobotryum is the most frequent branching form, present in *Verbena*, *Glandularia* and *Hierobotana*. *Urbania* and *Junellia* have monobotrya. Homothetic pleiobotrya characterize all species of *Tamonea*. Heteroblastic development of the branches can be observed in several species of *Junellia*. In these cases flowering can be restricted to the brachyblasts, a frequent specialization in woody plants.

The heterothetic paniculiform pleiobotryum has been mentioned for several families of the Angiospermae as a primitive or central form, from which other forms derived through processes such as condensation, reduction and truncation. In *Verbenae* this non specialized "paniculodium" is present in *Verbena* and *Glandularia*. Condensation of the florescences, to compose more or less functionally discrete subunits, appears in *Verbena* ser. *Pachystachyae* and *Glandularia* subgen. *Paraglandularia*.

Reduction of the enriching zone occurs in *Urbania* and most *Junellia* species. Such reduction and decrease of flower number in the florescences could be related to the xerophyllous nature of these species. Truncation of the main florescence, such as the homogenization and racemization of the distal paracladia, have been produced in *Tamonea* giving rise to an homothetic pleioraceme. *Tamonea* shows few affinities with the remaining genera of *Verbenae*. It differs from them in several inflorescence characters and gynoecial features previously studied by other authors. Because of all these characters, the place of this genus within the *Verbenoideae* should be reconsidered.

INTRODUCCIÓN

La morfología de las inflorescencias provee varios caracteres para la realización de estudios taxonómicos y filogenéticos en Angiospermas. A partir de mediados de siglo los trabajos de Wilhelm Troll (1950, 1957, 1964-1969) y sus seguidores

(Weberling 1961, 1965, 1989 a; Sell, 1964, 1969, 1976.) dieron un notable impulso al estudio morfológico de esta estructura. Los criterios y terminología propuestos constituyen un gran avance respecto de sistemas previos; facilitan y sistematizan el análisis comparado, permitiendo el reconocimiento de homologías aún en casos de inflorescencias complejas o muy modificadas. El valor heurístico del sistema tipológico de Troll se manifiesta también en la polémica generada por

¹ Cátedra de Morfología Vegetal

² Miembro de la Carrera del Investigador Científico y Tecnológico del CONICET.

varios autores (Stauffer, 1963; Carolin, 1967; Briggs & Johnson 1979; Schroeder, 1987; Grimes, 1992) que realizan objeciones conceptuales, o bien encuentran insatisfactoria la aplicación de esta propuesta a determinados casos, particularmente a aquellos de plantas perennes con crecimiento continuo (sin marcada estacionalidad), o de arquitectura simpodial.

En el caso particular de las Verbenáceas, el reconocido valor diagnóstico de los caracteres de la inflorescencia se manifiesta desde el rango de subfamilia hasta categorías menores. Sin embargo el conocimiento morfológico de esta estructura proviene exclusivamente de trabajos sistemáticos parciales en los que los autores utilizan criterios de interpretación y terminología descriptiva diversos.

El objetivo de este trabajo es interpretar y caracterizar tipológicamente las inflorescencias en los géneros de la tribu *Verbeneae*. Esta cuenta con seis géneros, todos representados en Sudamérica. No obstante las objeciones realizadas al sistema de Troll consideramos que, entre los enfoques modernos para el análisis de las inflorescencias, es el más difundido y su aplicación al grupo en estudio no crea confusión ni ambigüedades, por lo que se adopta aquí.

En su tratamiento de las Verbenáceas, Briquet (1897) reconoce dentro de la tribu *Euverbeneae* (= *Verbeneae* sensu Schauer pp.) tres géneros: *Verbena* Linné, *Hierobotana* Briquet y *Tamonea* Aublet.

Verbena sensu lato comprendía aproximadamente 230 especies de Norte y Sudamérica, recientemente muchos autores han aceptado la segregación, dentro de este grupo, de los géneros *Glandularia* Gmelin (ca. 100 sp.) y *Junellia* Moldenke, (ca. 47 sp.), de modo que *Verbena* se ha reducido a unas 80 sp. *Hierobotana* es monotípico, su única especie habita Colombia, Ecuador y Perú. *Tamonea* está integrado por 7 especies que crecen en América tropical y subtropical desde México a Bolivia. Se incluye también en este estudio el género monotípico *Urbania* R. A. Philippi, de la puna argentino-chilena, considerado por Troncoso (1974) dentro de la tribu *Verbeneae*.

Los criterios para la delimitación de estos taxones, así como una amplia bibliografía sobre la forma en que los distintos autores han conceptualizado estos géneros pueden encontrarse en Troncoso (1974) y Botta (1989).

MATERIALES Y MÉTODOS

Las observaciones se realizaron sobre material herborizado proveniente de los siguientes herbarios: SI, K, CONC y AAU.

Los géneros estudiados, la subdivisión genérica considerada, el n° de especies observadas y el n° de especies totales estimadas para cada género se muestran en el Cuadro I.

Género	Taxones infragenéricos	N° de sp. estudiadas	N° total de sp.
Verbena	Ser. <i>Verbena</i> Ser. <i>Pachystachyae</i>	39	ca.80
Glandularia	Subgén. <i>Glandularia</i> Subgén. <i>Paraglandularia</i>	48	ca. 100
Junellia	Subgén. <i>Junellia</i> Subgén. <i>Thryothamnus</i>	41	ca.47
Hierobotana		1	1
Urbania		1	1
Tamonea		7	7

Cuadro 1.

La lista de especies estudiadas y un ejemplar representativo, se dan en el apéndice 1.

Sobre la terminología tipológica y descriptiva utilizada puede consultarse Weberling, 1985 y Weberling et al., 1993.

Las abreviaturas utilizadas en las láminas fueron:

Braq. = Braquiblasto.

EB = Entrenudo basal. (Entrenudo inmediatamente por debajo de la florescencia).

FP = Florescencia principal.

H = Hipotagma. Todos los elementos de la sinflorescencia (o de un paracladio), con excepción de la florescencia principal y el entrenudo basal correspondiente).

Macr. = Macroblasto.

PC = Paracladio; PC' = paracladio de 2° orden.

PCc = Paracladio corto. (Paracladio constituido exclusivamente por la coflorescencia, sin hipotagma).

PCI = Paracladio largo. (Paracladio con hipotagma desarrollado).

SINFL. = Sinflorescencia.

ZE = Zona de enriquecimiento.

ZI = Zona de inhibición.

ZR = Zona de renuevo.

OBSERVACIONES

Características generales de las inflorescencias en la tribu Verbenae

Todas las especies estudiadas poseen inflorescencias del tipo politélico, en forma de mono-

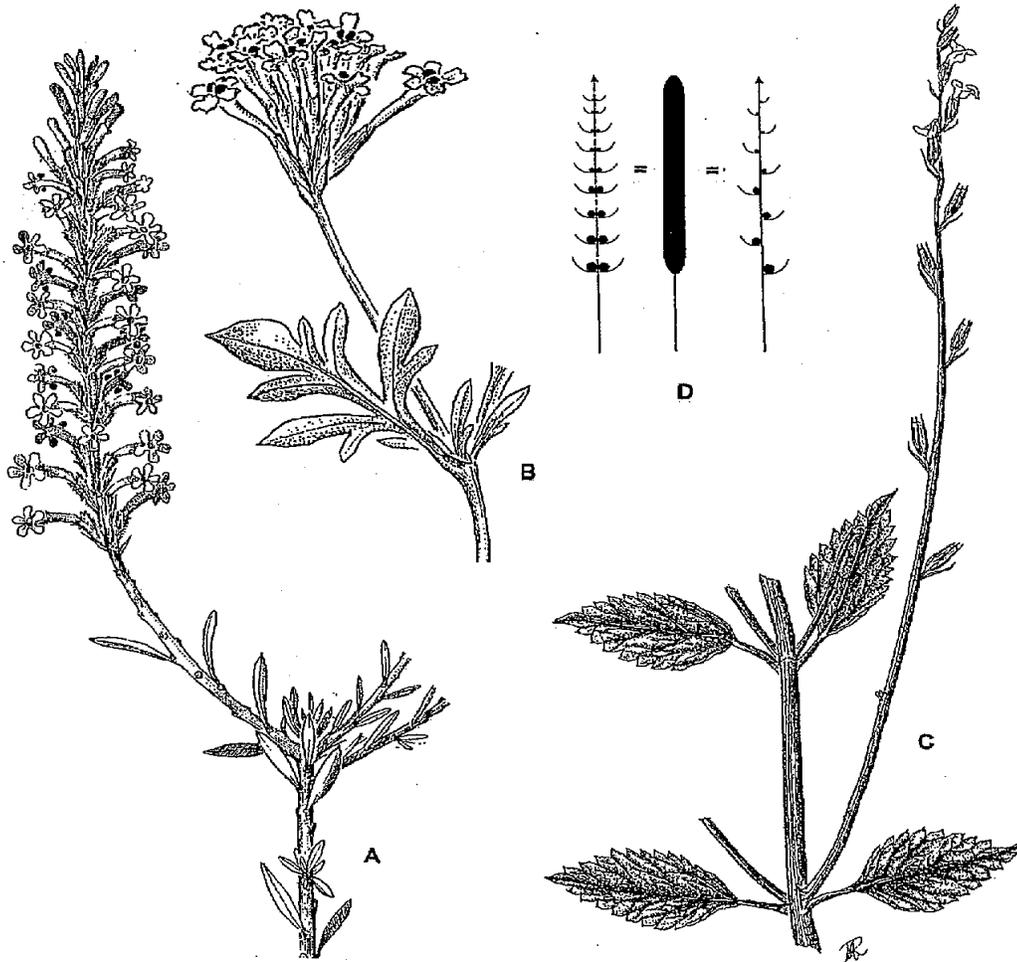


Fig. 1, A-C: florescencias en la tribu Verbenae. A, espiga de *Junellia arequipense* (de Ferreira 14261, SI); B, espiga corimbiforme de *Glandularia araucana* (de Correa et al. 10483); C, racimo espiciforme en *Tamonea curassavica* (de Méndez 7175, SI). D, esquema de las florescencias y su representación simplificada.

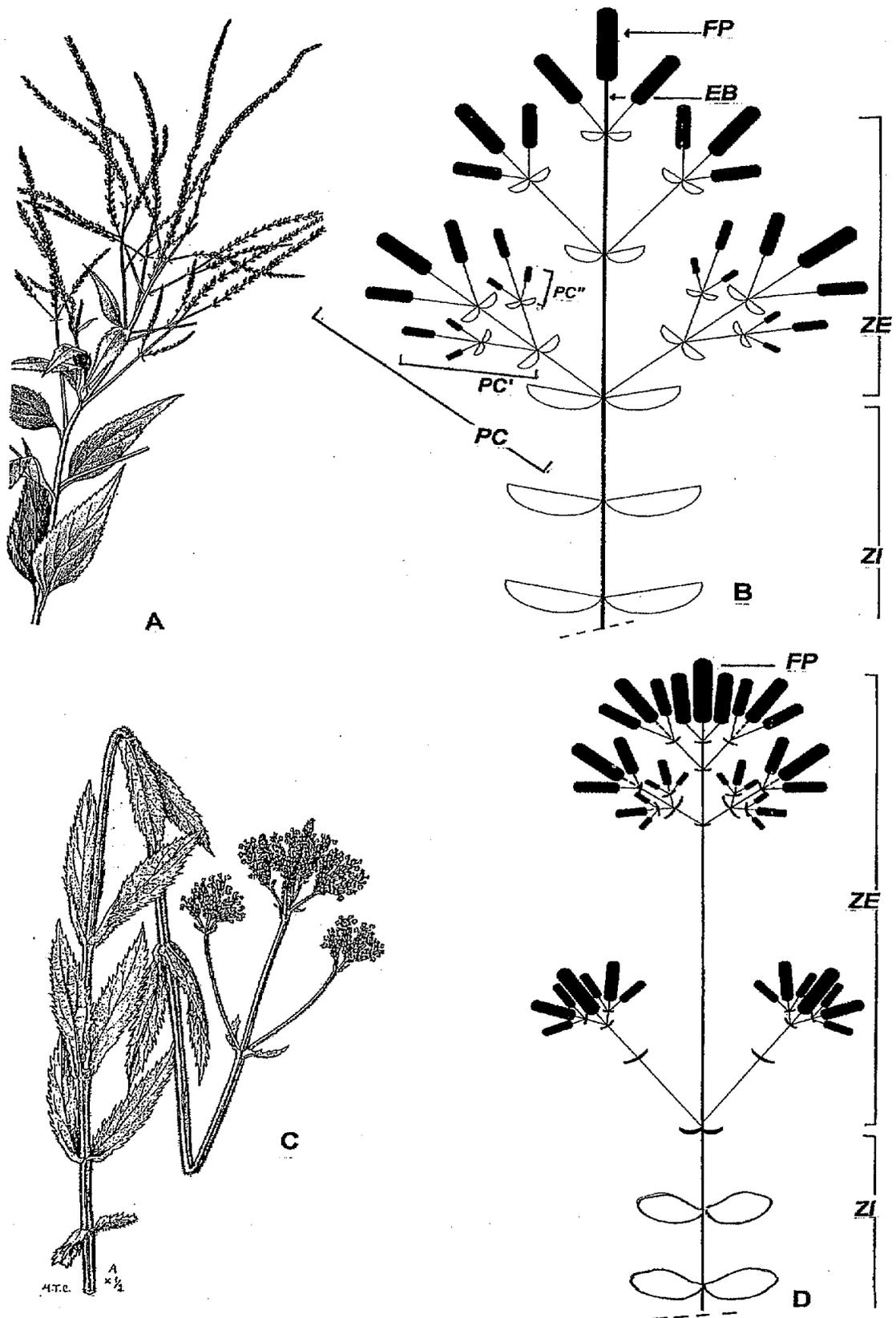


Fig. 2. *Verbena scabra*: A, aspecto general (tomado de Gleason, 1952: 158); B, esquema de la sinflorescencia. *Verbena bonariensis*: C, aspecto general (tomado de Troncoso, 1967: fig. 45, A); D, esquema de la sinflorescencia.

botrios o pleiobotrios heterotéticos u homotéticos con distinto grado de ramificación.

Las florescencias son espigas bracteosas (Fig. 1, A-B) laxas o densas o, menos frecuentemente, racimos espiciformes (Fig. 1, C). La filotaxis de las brácteas es decusada o, raramente, dispersa. No existen bractéolas florales.

La maduración de las florescencias es acrópeta en los pleiobotrios heterotéticos y basípeta en los pleiobotrios homotéticos.

En algunas especies la presencia de yemas múltiples se manifiesta en la zona de enriquecimiento de la sinflorescencia, a través de la formación de ramas filoscópicas floríferas o vegetativas que acompañan a los paracladios.

Características propias de los distintos géneros.

Verbena Linné

Hierbas o sufrútices anuales o perennes, generalmente erectos.

Las florescencias son espigas multifloras. El raquis, contraído en la anthesis, se alarga más o menos en la zona proximal fructificada de la espiga. En las especies de la serie *Verbena* este alargamiento es particularmente marcado y las brácteas, originalmente decusadas, suelen presentarse dispersas en la porción expandida del raquis.

La inflorescencia es un dibotrio o pleiobotrio heterotético, constituido por una florescencia principal, siempre presente, y una zona de enriquecimiento con paracladios simples o ramificados.

La variación en el grado de ramificación y en el desarrollo del hipotagma de los paracladios a lo largo del eje principal, así como las características de las hojas que los sostienen, son la base de la diversidad morfológica de las inflorescencias en este género.

En muchas especies el pleiobotrio se organiza en un "paniculodio" (Weberling et al. 1993): los paracladios se simplifican gradualmente hacia el ápice de la sinflorescencia por reducción de su hipotagma. Esta simplificación acrópeta de los paracladios suele estar acompañada por la reducción de las hojas del eje principal, en el mismo sentido; pero también la zona de enriquecimiento puede ser enteramente hojosa o enteramente bracteosa. Esta forma fue descrita por los autores (Perry, 1933) como "espigas paniculadas" y se presenta en la mayoría de las especies de la serie *Verbena* (Ej. *Verbena scabra*, fig. 2, A-B).

La serie *Pachystachyae* fue caracterizada por Perry (1933: 252) por poseer "espigas en cimas complejas" ("espigas en cimas", Troncoso, 1967: 127). En las especies así descritas las florescencias terminales, en el eje principal y en los paracladios más vigorosos, poseen un entrenudo basal corto a brevísimo y son superadas por las florescencias de los ejes laterales, pedunculadas; esta característica, asociada a veces a cierta acrotonía en el desarrollo de los paracladios, da al conjunto un aspecto "cimoso", aunque de hecho el plan de ramificación no difiere básicamente del de las formas "paniculadas". Esto es claro en *V. litoralis* donde ambos modelos y sus transiciones se presentan³.

En *V. bonariensis* y especies afines de la Ser. *Pachystachyae* existe cierta especialización de los paracladios a lo largo del eje principal de la sinflorescencia: uno o, generalmente, varios pares de paracladios distales, simples o dicásialmente ramificados a partir de sus perfiles, se aglomeran alrededor de la florescencia principal, formando una unidad más o menos segregada de los paracladios basales, que poseen un hipotagma más desarrollado y que presentan en su ápice un sistema semejante de florescencias (Fig. 2, C-D).

Se observaron ramas filoscópicas en las inflorescencias de *V. bangiana* y *V. montevidensis*; generalmente éstas son floríferas, semejantes al paracladio que acompañan, aunque menores.

Glandularia J.F. Gmelin

Plantas perennes, herbáceas o sufrútices, en muchos casos postradas o postrado ascendentes.

Las florescencias son espigas multifloras, densas, umbeliformes en la anthesis, algo alargadas a la madurez de los frutos (Fig. 1, B).

La inflorescencia es un pleiobotrio heterotético o un monobotrio.

Dentro del subgénero *Glandularia* encontramos pleiobotrios paniculiformes como el descrito para *Verbena*, pero no es el caso más frecuente ya que, en la mayoría de las especies el pleiobotrio se caracteriza por una marcada acrotonía en el desarro-

3. Si seguimos a Troll (1964: 63), los términos "cima" y "cimoso" no pueden ser aplicados a una inflorescencia compleja, sino solo a sus brotes laterales (ya sean florescencias parciales o paracladios) cuando ellos se ramifican, una o más veces, pero exclusivamente a partir de yemas perfilares. El significado y uso de estos términos se discute en Müller Doblies et al. (1992) y Weberling (1988: 232-233 y 1989a).

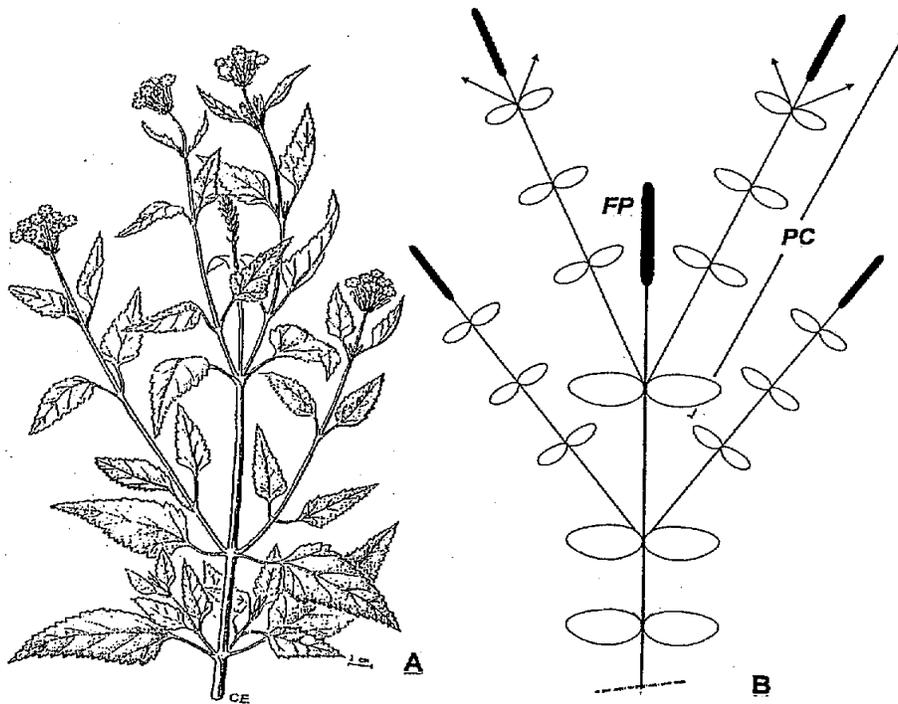


Fig. 3. *Glandularia scrobiculata*: A, aspecto general (tomado de Botta y Troncoso, 1993: fig. 46, A); B, esquema de la sinflorescencia.

llo de los paracladios. Por debajo de la florescencia principal encontramos 1 ó 2 pares de paracladios que, provistos de un hipotagma hojoso muy desarrollado, la superan notablemente (Ej. *G. scrobiculata*, fig. 3); los paracladios de orden mayor poseen las mismas características. De esta manera se establece un sistema dicasial de ramificación en el que las florescencias quedan más o menos distanciadas entre sí y podrían ser consideradas, desde ciertos aspectos funcionales, como unidades aisladas⁴. En otros casos a veces como variante dentro de la misma especie- el primer par, distal, de paracladios esta compuesto exclusivamente por la coflorescencia y su entrenudo basal, (paracladio corto) mientras que el segundo par presenta las características descritas arriba. En estos casos las florescencias se presentan en tríades funcionales separadas entre sí, y se han mencionado en la literatura como “espigas ternadas”.

En algunas especies rastreras (Ej. *G. tenera*, fig. 4, A-B). la zona de enriquecimiento está completamente suprimida o solo representada por un par de

paracladios cortos por debajo de la florescencia principal. La innovación o continuación del crecimiento vegetativo se produce por el desarrollo de yemas axilares por debajo de la inflorescencia. La iniciación de estos brotes de renuevo es siléptico (Weberling, 1989 a: 254) ya que ocurre antes de que la inflorescencia terminal haya concluido su floración.

En el subgénero *Paraglandularia* la zona de enriquecimiento consta de varios pares de paracladios entre los que se observa una diferenciación en paracladios cortos distales, dos o más pares, y paracladios largos basales, con hipotagma bien desarrollado (*G. crithmifolia* y *G. hookeriana*). En *G. origenes* (Fig. 4, C) y *G. balsii* los paracladios cortos distales se aglutinan junto con la florescencia principal formando una única cabezuela aparente. Estas mismas cabezuelas complejas se presentan en los extremos de los paracladios largos que se desarrollan por debajo (Fig. 4, D).

Se observaron ramas filoscópicas en la zona de enriquecimiento, en *G. guaranitica* y *G. megapotamica*. La yema superior desarrolla un paracladio florífero, la yema accesoria una rama que permanece en general vegetativa.

4. Estas formas, en *Glandularia*, han sido descritas frecuentemente como “espigas solitarias” (Troncoso, 1974: 315; Umber, 1979: 73) cuando éstas en realidad constituyen las florescencias de un sistema complejo.

Hierobotana Briquet

Hierba perenne, postrado-ascendente.

Las florescencias son espigas cilíndricas densas. La inflorescencia es un pleiobotrio heterotético.

En la única especie de este género, *H. inflata* (Fig. 5, A-B), el desarrollo de los paracladios de diverso orden es acrotónico. Estos poseen un hipotagma frondoso de varios nudos estériles y las coflorescencias superan el nivel de la florescencia principal.

Junellia Moldenke

Plantas leñosas, perennes, xerófilas. Las especies del Subg. *Thryothamnus* son arbustos altos, junciformes, o espinosos; las del Subg. *Junellia* son arbustos bajos, cojines hemisféricos o placas. En ambos subgéneros hay especies en las que se observa una diferenciación de las ramas en macroblastos y braquiblastos persistentes, ramificados o no.

Las florescencias son espigas contraídas, cilín-

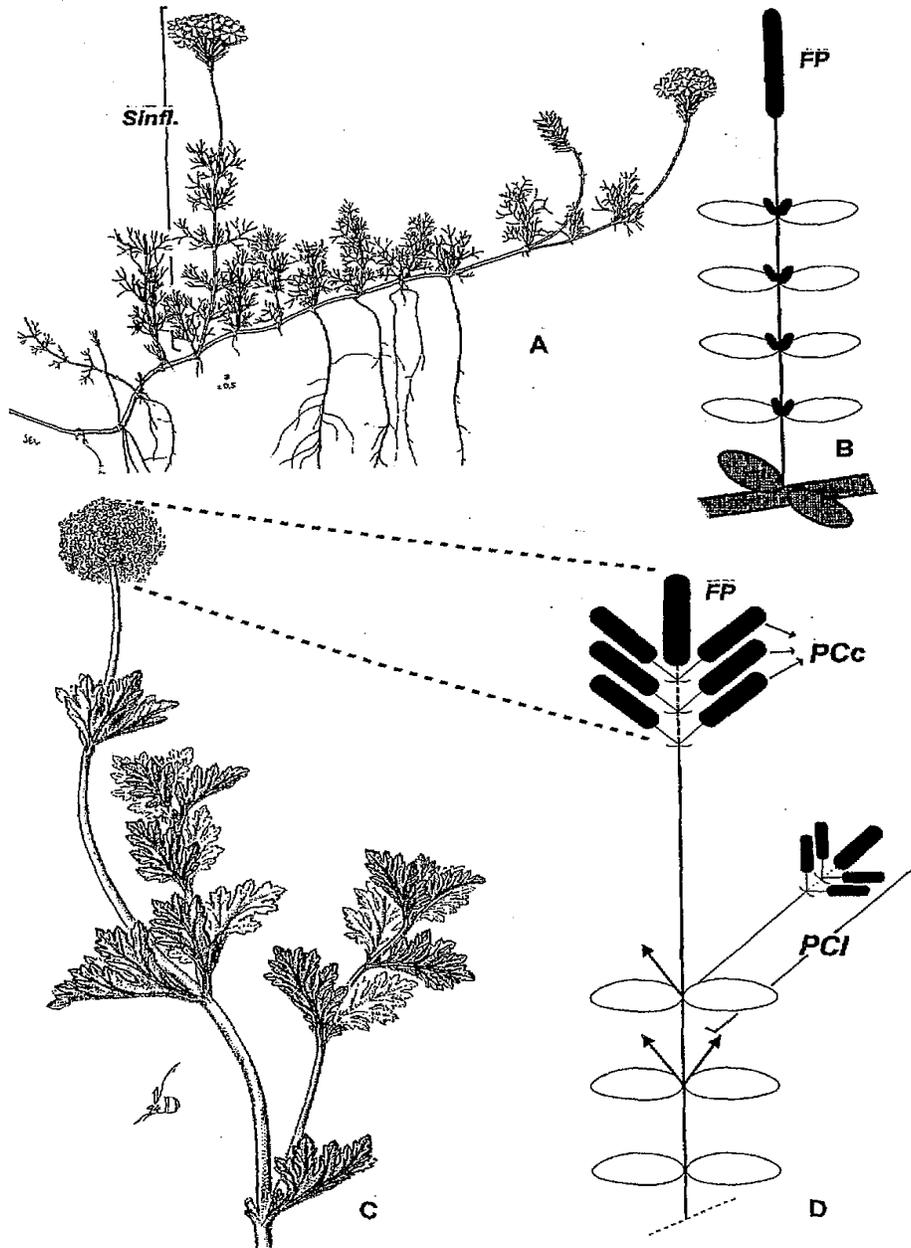


Fig. 4. *Glandularia tenera*: A, aspecto general (tomado de Troncoso, 1979: fig. 120, a); B, esquema de la sinflorescencia. *Glandularia origenes*: C, aspecto general (de Luti 5739, SI); D, esquema de la sinflorescencia.

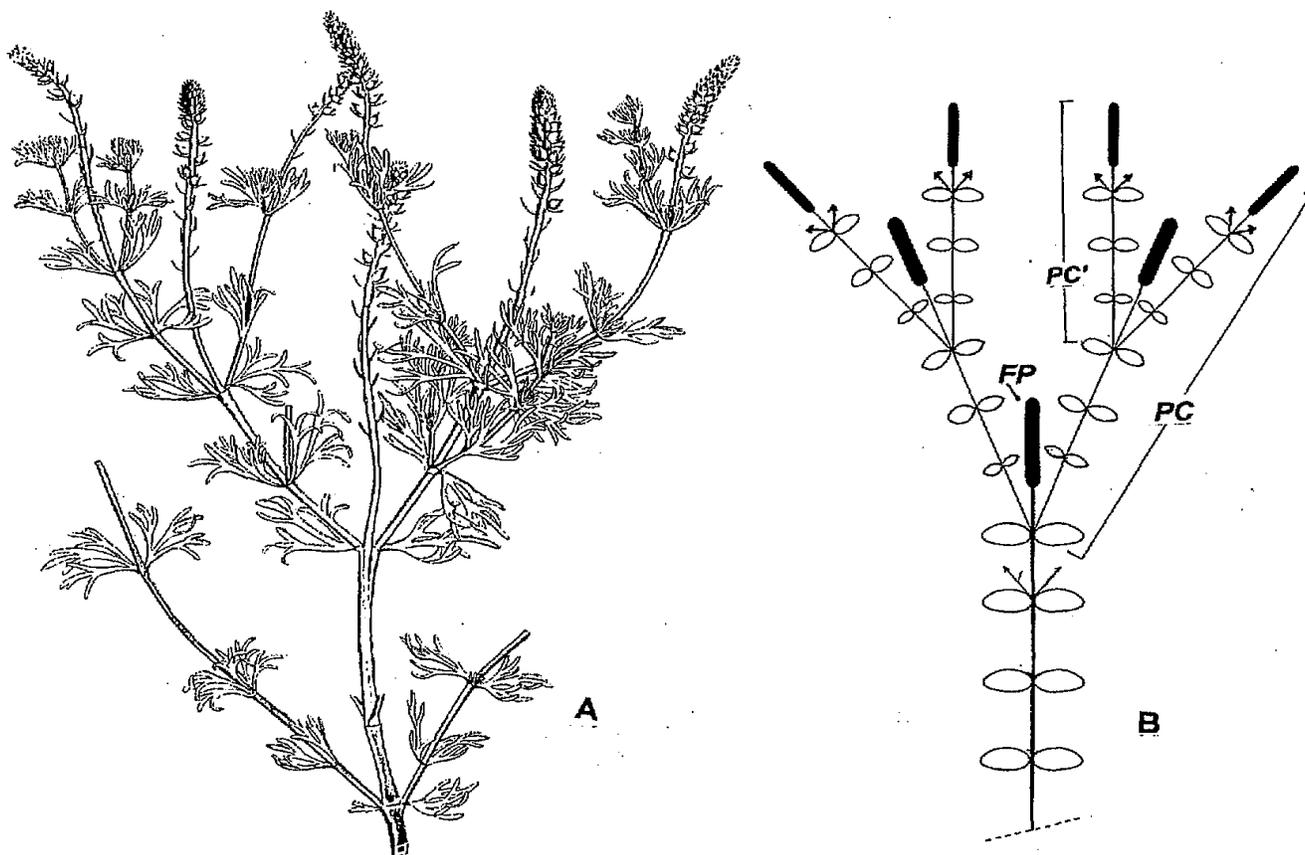


Fig. 5. *Hierobotana inflata*: A, aspecto general (tomado de Humboldt et al., 1817, tab. 135); B, esquema de la sinflorescencia.

dricas (Fig. 1, A) o corimbiformes; multifloras o paucifloras, y en varias especies están restringidas a 2(3) flores (Ej. *J. seriphioides*, fig. 6, F).

Las inflorescencias son dibotrios heterotéticos o, generalmente, monobotrios.

En la mayor parte de los casos la sinflorescencia está representada por la florescencia principal y una zona de renuevo. Sólo en unas pocas especies se ha observado el desarrollo de una zona de enriquecimiento formada por 1-2, raramente hasta 5, pares de paracladios no ramificados y con hipotagma reducido; éstas son *J. illapellina*, *J. selaginoides* y *J. pseudo-junceae* (Fig. 6, A-B) del Subg. *Thryothamnus*, y *J. connatibracteata*, *J. minima* y *J. serpyllifolia* del Subg. *Junellia*.

En la mayoría de las especies con dimorfismo de las ramas, las sinflorescencias se desarrollan en los macroblastos mientras que los braquiblastos permanecen vegetativos y pueden dar lugar a nuevos

macroblastos en los siguientes períodos de crecimiento, como ocurre en *J. thymifolia* (Fig. 6, C-D). En otros casos, tal como fue observado en *J. seriphioides* (Fig. 6, E-G), y especies afines de la Ser. *Seriphiodeae*, los braquiblastos, inicialmente vegetativos, se ramifican año a año y cada uno de estos nuevos brotes constituidos por una breve zona de renuevo y una espiga pauciflora terminal, constituye una sinflorescencia.

Urbania R.A.Philippi.

Cojines chatos, leñosos, de pocos centímetros de altura.

La inflorescencia en *U. pappigera*, la única especie del género, es un monobotrio.

En cada período de crecimiento se desarrollan las ramas con un número limitado de pares de hojas, densamente imbricadas. En cada rama, en posición terminal, se origina una espiga 2-4 flora que representa la florescencia principal. No se desarrolla una zona de enriquecimiento (Fig. 7, A-C).

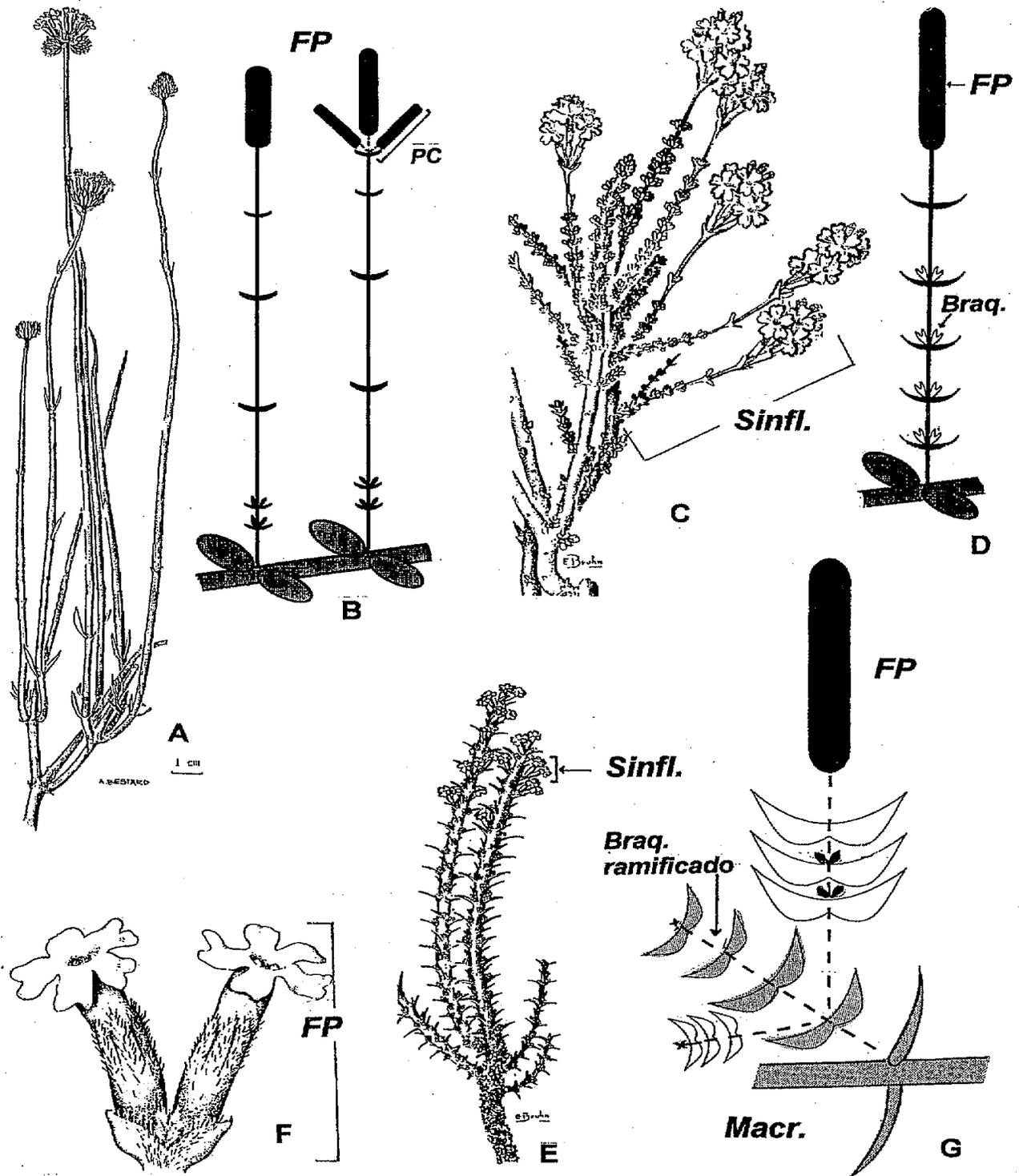


Fig. 6. *Junellia pseudo-junceae*: A, aspecto general (tomado de Botta, 1989: fig. 6, A); B, esquema de la sinflorescencia. *Junellia thymifolia*: C, aspecto general (de Correa 2573, BAB); D, esquema de la sinflorescencia. *Junellia seriphioides*: E, aspecto general (de Fabris 817, BAB); F, aspecto de la florescencia principal; G, esquema de la sinflorescencia.

Tamonea Aublet

Hierbas perennes o arbustos bajos de ramas delgadas.

Las florescencias, generalmente paucifloras, son racimos espiciformes bracteosos, con las flores dispuestas alternadamente y espaciadas sobre el raquis (Fig. 1, C). La inflorescencia en todas las especies es un racimo doble, a veces múltiple, homotético (Fig. 7, D-E).

La sinflorescencia es en este caso truncada. La florescencia principal está ausente y se observa una diferenciación de los paracladios: los distales son paracladios cortos, constituídos por la coflorescencia y el entrenudo basal, los basales son paracladios largos, que como el eje principal no presentan florescencia terminal, producen lateralmente paracladios cortos y, eventualmente paracladios largos de segundo orden (cfr. Weberling et al., 1993). El desarrollo de los paracladios cortos, tanto sobre el eje principal como sobre los paracladios largos, progresa acrópeta⁵.

Los paracladios pueden presentarse, en cada nudo, de a pares (Ej.: *T. curassavica*, *T. subbiflora*) o solitarios (frecuentemente en *T. euphrasiifolia* y *T. juncea*). En *T. juncea* y *T. boxiana* se ha observado con frecuencia que en la porción distal de la zona de enriquecimiento alternan regularmente nudos con un paracladio corto y nudos "estériles" en los que las yemas axilares no se desarrollan.

DISCUSIÓN

El tipo politélico de sinflorescencias caracteriza a todas las especies de la tribu *Verbeneae*.

La forma más frecuente de las florescencias dentro de las *Verbeneae* - presente en *Verbena*, *Glandularia*, *Hierobotana* y parte de *Junellia* - es una espiga multiflora, densa, con filotaxis decusada de las brácteas, en la que el raquis, contraído en la porción distal, se alarga más o menos en la zona fructificada. Este alargamiento es característicamente muy marcado en *Verbena* Ser. *Verbena*. En los casos descritos como espigas umbeliformes (Fig. 1,B), frecuentes en *Glandularia* y *Junellia*,

⁵ Si bien en la literatura se hace referencia a la presencia de racimos terminales en este género (Troncoso, 1974: 323), aquellos están siempre en posición lateral, pero en algunos casos, y como fue descrito por Sell (1964: 83-85) para *Veronica latifolia*, el paracladio corto distal puede adoptar una posición pseudoterminal.

las flores en antesis se exponen hacia arriba y ésta es su diferencia con las denominadas espigas cilíndricas, en las que las flores se orientan hacia los lados del raquis (Fig. 1, A). Por otra parte *Urbania* y muchas especies de *Junellia* poseen espigas muy reducidas, hasta bifloras (Fig. 6, F). En *Tamonea* las florescencias, visiblemente diferentes de las de los otros géneros, son espigas o racimos laxos con brácteas de filotaxis dispersa (Fig. 1, C). La ausencia de perfiles florales es común a todas las especies estudiadas.

Tres formas diferentes de inflorescencias, respecto de su ramificación, pueden reconocerse en *Verbeneae*:

a) El pleiobotrio heterotético que se presenta en *Verbena*, *Glandularia*, *Hierobotana* y algunas especies de *Junellia*. En este caso la florescencia principal, acompañada por una zona de enriquecimiento, está siempre presente.

b) El pleiobotrio homotético que caracteriza a las especies de *Tamonea* y no se ha encontrado en los restantes géneros. Aquí la florescencia principal falta. Se trata entonces de una sinflorescencia politélica truncada (Weberling, 1989a: 266), y en todos los casos el truncamiento es de primer orden (Weberling, 1989b: 49-50).

c) Monobotrios, que se observan en la mayoría de las especies de *Junellia* y en la única especie de *Urbania*. En estos casos, la zona de enriquecimiento no se desarrolla y sólo la florescencia principal está presente.

En *Junellia* muchas de las especies presentan un sistema de ramificación heteroblástico. Si bien en la mayoría de estas especies la inflorescencia se desarrolla apicalmente en los macroblastos (Fig. 6,C-D), en otras la producción de flores se localiza en los braquiblastos, que son inicialmente estériles pero se ramifican y florecen en posteriores períodos de crecimiento (Fig. 6,E-G). El dimorfismo de las ramas, así como la restricción de la floración a los braquiblastos, es una especialización frecuente en plantas leñosas ya citada para Leguminosas y otras familias de Angiospermas (Weberling, 1989b: 47-48).

Algunos autores reconocen dentro de las inflorescencias complejas, una secuencia evolutiva que se reitera paralelamente en numerosos grupos de Angiospermas (Maresquelle, 1970; Sell, 1976 y 1980). Esta secuencia indicaría que, para grupos con inflorescencias politélicas (ej. *Acanthaceae*,

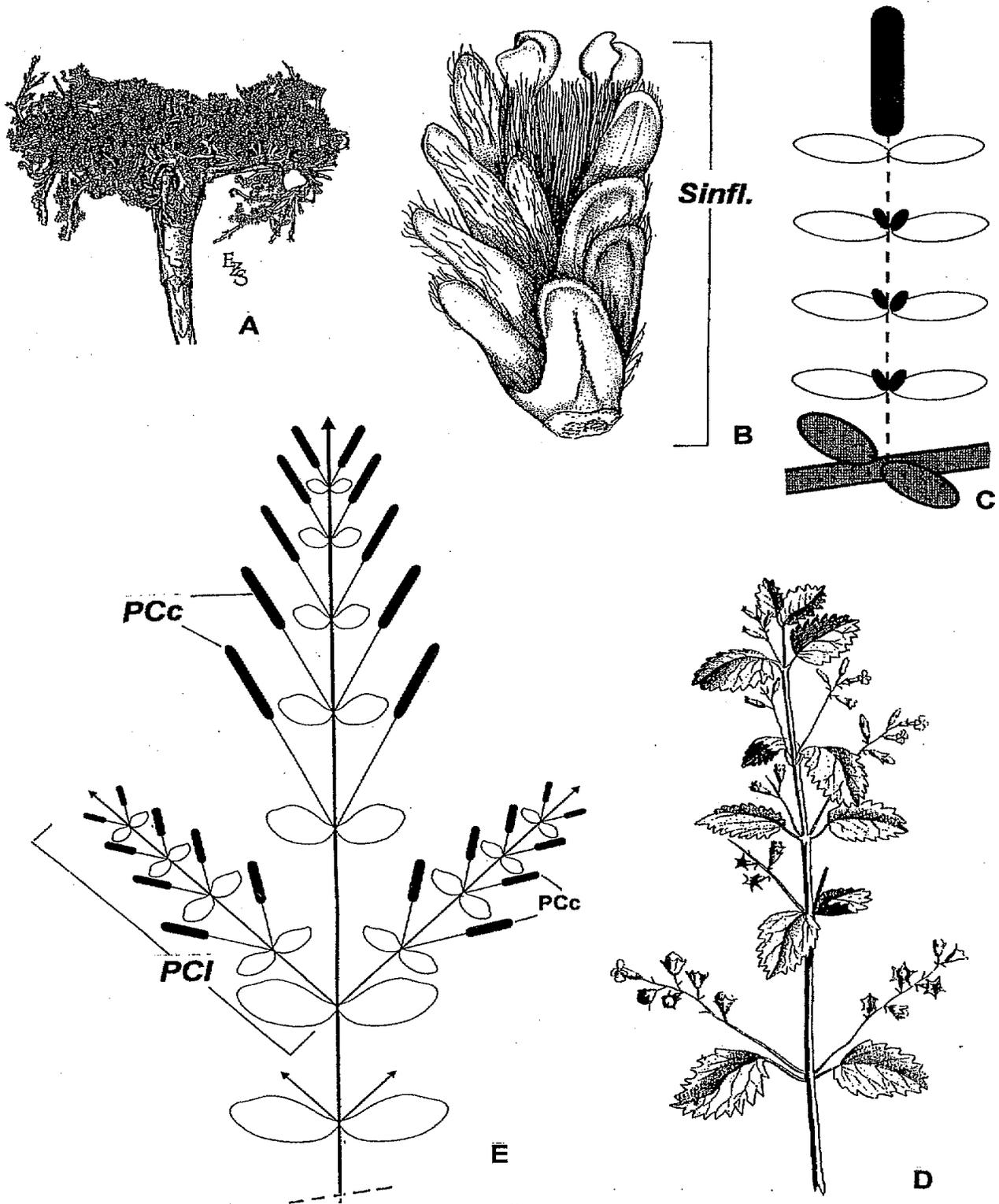


Fig. 7. *Urbania pappigera*: A, aspecto del cojín; B, aspecto de la sinflorescencia (ambos tomados de Botta, 1993: fig. 4, A, C); C, esquema de la sinflorescencia. *Tamonea spicata*: D, aspecto general (tomado de Aublet, 1775, tab. 268); E, esquema de la sinflorescencia.

Scrophulariaceae, Labiatae), el pleiobotrio heterotético paniculiforme o paniculodio es una forma central a partir de la cual otras, más especializadas, pueden derivar. En las *Verbeneae* el paniculodio no especializado es muy frecuente en *Verbena* y se presenta en algunas especies de *Glandularia*.

Algunos de los procesos más frecuentes involucrados en la especialización de las inflorescencias son la condensación, la reducción y el truncamiento.

La condensación de las ramas floríferas para formar subunidades funcionales mas o menos discretas, constituye una tendencia evolutiva frecuente en distintas familias de Angiospermas (Sell, 1980). En *Verbena* la condensación de la floración se presenta en especies de la Ser. *Pachystachyae* (Fig. 2, C-D). Estas formas pueden considerarse derivadas respecto del paniculodio presente dentro de la misma serie y que es característico de la Ser. *Verbena*.

Formas condensadas también aparecen en *Glandularia* Subg. *Paraglandularia*, pero en estos casos se ha producido, además, una homogeinización de aquellos paracladios que contribuyen a la formación de los glomérulos (Fig. 4, C-D).

En muchas de las especies del Subg. *Glandularia* el desarrollo acrotónico de los paracladios provoca, en contraste con el caso anterior, la dispersión de las florescencias (Fig. 3, A-B). La acrotonía en el desarrollo de los paracladios es también característica del género monotípico *Hierobotana* (Fig. 5, A-B).

La reducción de la zona de enriquecimiento, hasta su supresión, ocurre en *Urbania* y *Junellia* (Fig. 6 y 7, B-C) Las especies de estos géneros son propias de la región andino patagónica, y característicamente xerófilas. Troll (1964: 166), refiriéndose a las modificaciones que se presentan en la inflorescencia cuando el crecimiento se produce en condiciones de estrés hídrico y carencias en la nutrición mineral, dice: "La nanificación se manifiesta en primer término por una supresión de los paracladios y a esto se agrega la reducción de la florescencia principal". Este fenómeno es el que observamos en *Urbania* y *Junellia*, pero en estos géneros la pauperización de la inflorescencia sería constitutiva y puede interpretarse como una respuesta adaptativa al medio xérico en que se han originado sus especies. En *Junellia* podemos considerar las formas pauperizadas de la inflorescencia

como derivadas de los dibotrios con florescencias plurifloras presentes en este mismo género.

En *Tamonea* se ha producido el truncamiento de la florescencia principal, así como la homogeinización y racemización (Maresquelle, 1970; Sell, 1980) de los paracladios distales, para dar lugar al pleiorracimo homotético que caracteriza a sus especies. En varias familias de plantas con sinflorescencias politélicas, tales como *Acanthaceae, Scrophulariaceae, Leguminosae* y otras, las formas truncadas del pleiobotrio se han considerado como derivadas de formas completas presentes en taxones filogenéticamente afines. (Sell, 1976, y 1980: 289; Weberling, 1989b). En el caso de *Tamonea* es difícil reconocer taxones que le sean afines dentro de la tribu *Verbeneae*, entre los cuales debería buscarse la forma ancestral. Este género difiere de los restantes de la tribu no sólo en el truncamiento de la sinflorescencias sino, como se ha visto, en los caracteres de las florescencias mismas, lo que renueva la discusión sobre su correcta ubicación dentro de la subfamilia *Verbenoideae*.

Tamonea fue relacionada, en el siglo pasado, con *Verbena* y géneros afines por Bentham & Hooker (1873) y Briquet (1897), postura que fue adoptada modernamente por varios autores (Troncoso, 1974; Mendez Santos, 1992). No obstante, Schauer en 1845, había postulado la relación entre *Tamonea* y *Casselia* (Tribu *Casseliaceae*), por caracteres del fruto, y su criterio fue sustentado por Junell (1934) a través de estudios detallados del gineceo.

Por un lado los resultados de este trabajo no permiten relacionar a *Tamonea* con ninguno de los restantes géneros de *Verbeneae*, por otro la observación preliminar de las inflorescencias en algunas especies de *Casselia*, indica una mayor afinidad de *Tamonea* con este género. Pensamos, entonces, que el criterio de Schauer debe ser reconsiderado y la formulación de hipótesis sobre la filiación de las inflorescencias en *Tamonea*, postergada hasta que se pueda establecer para este género un lugar adecuado entre las *Verbenoideae*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Focko Weberling y a la Prof. Rosa Guaglianone por la lectura crítica del manuscrito y sus valiosas sugerencias. Este trabajo fue realizado con

el apoyo de un subsidio de la Programación UBACYT, 1994/1997.

BIBLIOGRAFÍA

- Aublet, J. B. 1775. *Histoire des Plantes de Guiana Française* 2: 623-975.
- Botta, S. M. 1989. Estudios en el género sudamericano *Junellia* (Verbenaceae, Verbenoideae) I. Delimitación y tratamiento infragenérico. *Darwiniana* 29 (1-4): 371-396.
- _____. 1993. *Urbania*. En Cabrera, A. L. (Ed.) *Flora Prov. Jujuy. Colecc. Ci. Inst. Tecnol. Agropecu.* 13(9): 11-14.
- Botta, S.M. & Troncoso, N. S. 1993. *Glandularia*. En Cabrera, A. L. (Ed.) *Flora Prov. Jujuy. Colecc. Ci. Inst. Tecnol. Agropecu.* 13(9): 98-115.
- 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. 1897. Verbenaceae. En Engler & Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 4 (3A): 132-182.
- Carolin, R. 1967. The concept of the inflorescence in the Order Campanulales (Presidential Address). *Proc. Linn. Soc. New South Wales* 92: 7-26.
- Gleason, H.A. 1952. *The New Britton and Brown Illustrated Flora of the Northeastern United States and Adjacent Canada* 3: 1-589. Lancaster Press.
- Grimes, J. 1992. Metamerism, heterochrony, and inflorescence morphology of the *Pithecellobium*-complex (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae). *Brittonia* 44(2): 140-159.
- Humboldt, F., Bonpland, A. & Kunth, C. 1817. *Nov. Gen. Sp. Plant.* 2: 1-404.
- Maresquelle, H. J. 1970. Le theme évolutif des complexes d'inflorescences. Son aptitude a susciter des problemes nouveaux. *Bull. Soc. Bot. France* 117: 1-4.
- Méndez Santos, I. 1992. Nueva tribu de Verbenaceae y clasificación de los géneros cubanos. *Fontqueria* 33: 1-6.
- Müller-Doblies, D., Stützel, Th. & Weberling, F. 1992. A drepanium is not a cyme. *Flora* 187: 61-65.
- Perry, L. M. 1933. A revision of the North American species of *Verbena*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 20: 239-262.
- Schroeder, F.-G. 1987. Infloreszenzen, Synfloreszenzen und Moduln. Ein terminologischer Beitrag zur Infloreszenzmorphologie. *Bot. Jahrb. Syst.* 108 (2-3): 449-471.
- Sell, Y. 1964. Grappes terminales et grappes latérales. *Bull. Soc. Bot. France, Mémoires*: 54-92.
- _____. 1969. Les complexes inflorescentiels de quelques Acanthacées. Étude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation d'homogénéisation et de truncature. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 12e Ser. 10: 225-300.
- _____. 1976. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83: 247-267.
- _____. 1980. Physiological and phylogenetic significance of the direction of flowering in inflorescence complexes. *Flora* 169: 295-298.
- Stauffer, H. U. 1963. Gestaltwandel bei Blütenständen von Dicotyledonen. *Bot. Jahrb. Syst.* 82: 216-281.
- 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.
- _____. 1957 *Pflanzenmorphologie II: Die blühende Pflanze*. Jena: Gustav Fischer. 420 pp.
- _____. 1964-1969. *Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. I, 614 pp. & II(1), 630 pp. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag.
- Troncoso, N. S. 1967. Verbenaceae. En Cabrera A.L. (Ed.), *Flora Prov. Buenos Aires. Colecc. Ci. Inst. Tecnol. Agropecu.* 4(5): 121-152.
- _____. 1974. Los géneros de Verbenáceas de Sudamérica extratropical. *Darwiniana* 18 (3-4): 295-412.
- _____. 1979. Verbenaceae. En Burkart, A. (Ed.), *Flora Ilustrada de Entre Ríos. Colecc. Ci. Inst. Tecnol. Agropecu.* 6(5): 229-294.
- Umber, R. E. 1979. The genus *Glandularia* in North America. *Syst. Bot.* 4:72-102.
- Weberling, F. 1961. Die Infloreszenzen der Valerianaceen und ihre systematische Bedeutung. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, math.- nat. Kl.* n° 5.
- _____. 1965. Typology of Inflorescences. *J. Linn. Soc. Bot.* 59: 215-221.
- _____. 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24 (1-2): 1-28.
- _____. 1988. The architecture of inflorescences in the Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 226-310.
- _____. 1989 a. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge. 405 pp.
- _____. 1989 b. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae. In *Advances in Legumes Biology*. (Stirton, C. H. & Zarucchi, J. Eds). *Monog. Syst. Bot. Missouri Bot Gard.* 29: 35-58.
- Weberling, F., Müller-Doblies F. U. & Müller-Doblies D. 1993. Zur deskriptiven und vergleichend-morphologischen Terminologie komplexer Infloreszenzen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 67: 453-473.

Original recibido el 16 de mayo de 1996; aceptado el 6 de agosto de 1996.

APENDICE I

Verbena L.

Serie **Verbena** (= **Leptostachyae** Schauer)

- V. alata** Cham. BRASIL. *Estado de Santa Catarina*: Sombrio, margen del río, 26-X-1944, Reitz C831 (SI).
- V. bracteata** Cav. ex Lag. & Rodr. ESTADOS UNIDOS. *Nevada*: Clark Co, 9-VII-1938, Clokey 8096 (SI).
- V. canescens** H.B.K. COLOMBIA. *San Cristóbal*: Andes près de Bogotá, II-1908, Frère Apollinaire, s/n°, SI 3343 (SI).
- V. carolina** L. MEXICO. *México*: México city, 1-IX-1946, Barkley 16m810 (SI)
- V. cloveri** Moldenke. ESTADOS UNIDOS. *Texas*: 1 mille north of Dilley, of U.s.Highway 81, along railroad, 21-VI-1945, Lundell 13618 (SI).
- V. ehrebergiana** Schauer. GUATEMALA. *Dpto. Alta Verapaz*: Coban, 1350 m, XII-1906, von Turckheim 11651 (SI)
- V. filicaulis** Schauer. ARGENTINA. *Prov. Misiones*: Dpto. Santa Ana, Santa Ana, XI-1912, Rodriguez 570 (SI).
- V. gracilescens** (Cham.) Herter. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Santa Bárbara, El Fuerte, 9-XII-1983, Rotman 831(SI).
- V. gracilis** Desf. MEXICO. *Estado Hidalgo*: near Metepec Station, 22-VI-1904, Pringle 13159 (SI).
- V. hastata** L. ESTADOS UNIDOS. *New Hampshire*: Merrimack, Hillsboro Co., 29-VII-1947, Moldenke 19024 (SI).
- V. hintoni** Moldenke. ESTADOS UNIDOS. *Illinois*: 1 mile east of Wichert, Kankakee Co., 27-VII-1958, Jones 22278 (SI).
- V. menthaefolia** Benth. MEXICO. *Estado de Mexico*: Ixtapaluca, 6-XI-1970, Anduaga 51 (SI).
- V. officinalis** L. CUBA. *Prov. La Habana*: Campo Florido, 13-III-1905, Curtiss 677 (SI).
- V. prostrata** R. Br. ex Aiton. ESTADOS UNIDOS. *California*: Southern slope of Mt. Sanhedrin, 19-VII-1902, Heller 5919 (SI).
- V. scabra** Vahl. ESTADOS UNIDOS. *Florida*: Osceola Co., lowprairie, 4-VIII-1903, Fredhom 5944 (SI).
- V. simplex** Lehm. CANADA. *Quebec*: Ile Ste. Helene, près de Montreal, 25-VI-1935, Roy 3681 (SI).
- V. stricta** Vent. ESTADOS UNIDOS. *Colorado*: Denver, 2-IX-1910, Eastwood 90 (SI).
- V. swiftiana** Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Misiones*: Dpto. Posadas, Posadas, orilla del río, 7-IX-1909, Rodríguez 69 (SI).
- V. urticifolia** L. ESTADOS UNIDOS. *Massachusetts*: Brookline, Lost Pond, VII-1952, Lourteig 1719 (SI).

Serie **Pachystachyae** Schauer

- V. bonariensis** L. ARGENTINA. *Prov. Buenos Aires*: Part. Azul, Azul, 1-II-1908, Puysegur s/n°, SI 3796 (SI).
- V. carollata** Briq. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*: Dpto. Tunuyán, pr. La Pampa, 6-II-1935, Ruiz Leal 2981 (SI).
- V. corymbosa** Ruíz & Pav. CHILE. *Prov. Valdivia*: Feuchte Niederungen in Cutipai, 18-II-1904, Buchtein s/n°, SI 3359 (SI).
- V. ephedroides** Cham. ARGENTINA. *Prov. Corrientes*: Dpto. Itatí, Estancia Tuyutí, 21-IV-1960, Pedersen 5540 (SI).
- V. hirta** Spreng. BRASIL. *Estado de Paraná*: Castro, 9-I-1947, Hatschbach 599 (SI).
- V. hispida** Ruíz & Pav. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*: Dpto. Luján de Cuyo: Potrerillos, 27-I-1947, Dawson & Pujals 1449(SI).
- V. inamoena** Briq. PARAGUAY. *Dpto. San Pedro*: Nueva Germania, XII-1916, Rojas 1880 (SI).
- V. intercedens** Briq. PARAGUAY. *Dpto. Guaira*: Colonia Independencia, región de Villarrica, III-1924, Rojas 4819a (SI).
- V. intermedia** Gillies & Hook. ARGENTINA. *Prov. Corrientes*: Dpto. Santo Tomé, Arroyo Pariopá, 21-I-1983, Guaglianone et al. 815 (SI).
- V. lindmanni** Briq. BRASIL. *Estado de Santa Catarina*: Curalinbos, Araranguá, 7-XII-1944, Reitz C874 (SI).
- V. litoralis** H.B.K. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Gral. José de San Martín, 12-III-1987, Cabrera 34404 (SI).
- V. lobata** Vell. BRASIL. *Estado de Paraná*: San José dos Pinhaes, 1-XII-1952, Hatschbach 2873 (SI).
- V. montevidensis** Spreng. ARGENTINA. *Prov. Buenos Aires*: Part. Cañuelas, Cañuelas, 23-XII-1939, Burkart 10062 (SI).
- V. reitzii** Moldenke. BRASIL. *Estado de Santa Catarina*: Campos dos Padres, 15-XII-1948, Reitz 3726 (SI).
- V. rigida** Spreng. ARGENTINA. *Prov. Misiones*: Dpto. Gral. Belgrano, Bernardo de Irigoyen, 14-XI-1978, J. Hunziker, 9948 (SI).
- V. strigosa** Cham. BRASIL. *Estado de São Paulo*: Guarulhos, 13-IX-1956, Handro 607 (SI).
- Especies de Serie incierta
- V. balansae** Briq. ARGENTINA. *Prov. Corrientes*: Dpto. Santo Tomé, ruta 40, cerca de Garruchos, III-1978, Cabrera et al. 28420 (SI).
- V. bangiana** Moldenke. BOLIVIA. *Dpto. La Paz*: Prov. Murillo, Calacoto, street weeds, 15-XI-1984, Solomon 12759a (SI).

V. thymoides Cham. ARGENTINA. *Prov. Corrientes*: Dpto. Santo Tomé, Arroyo Chirimay, 23-IX-1974, Krapovickas 26144 (SI).

V. weberbaueri Hayek. BOLIVIA. *Dpto. La Paz*: Hills south of Los Pinos suburb La Paz, 10-III-1982, Solomon 7151 (SI).

Glandularia J. F. Gmelin

Subgén. **Glandularia**

G. araucana (Phil.) Botta. ARGENTINA. *Prov. Neuquén*: Dpto. Picunches, 2 km S de Pino Hachado, 5-XII-1990, Correa et al. 10483 (SI).

G. aristigera (S. Moore) Tronc. ARGENTINA. *Prov. Misiones*: Dpto. Santa Ana, Santa Ana, XI-1912, Rodr. 578 (SI).

G. aurantiaca (Speg.) Botta. ARGENTINA. *Prov. Santa Cruz*: Dpto. Deseado, próximo a Estancia Romberg, 27-II-1990, Correa et al. 10291 (SI).

G. bipinnatifida (Nutt.) Nutt. ESTADOS UNIDOS: *Kansas*: Marton, VII-1891, Carleton 177 (SI).

G. cabreræ (Moldenke) Botta. ARGENTINA. *Prov. Salta*: Dpto. Gral. José de San Martín, Sierra del Alto del Río Seco, 12-III-1987, Cabrera et al. 34464 (SI).

G. cheitmaniana (Moldenke) Botta & Poggio. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Capital, Camino a Aguas Calientes, 27-IV-1975, Cabrera 26473 (SI).

G. ciliata (Benth.) Botta. MEXICO. *State of México*: Meadows near Lechería, 12-V-1904, C.G. Pringle 13158 (SI).

G. clavata (Ruíz & Pav.) Botta. PERU. *Dpto. Arequipa*, *Prov. Islay*, 17-XI-1986, Dillon 4826 (SI).

G. dissecta (Willd.) Schnack & Covas. ARGENTINA. *Prov. Buenos Aires*: Part. Campana, Campana, 27-X-1928, Burkart 3028 (SI).

G. elegans (H.B.K.) Unger. MEXICO. *Estado Hidalgo*, *Munic. El Chico*, parque Nac. El Chico, 12-XII-1976, Márquez 379 (SI).

G. flava (Gillies & Hook.) Schnack & Covas. ARGENTINA. *Prov. La Pampa*: Dpto. Puelén, Barda Baja, 5-XII-1976, Cano et al. 800 (SI).

G. glandulifera (Moldenke) Ragonese. ARGENTINA. *Prov. San Luis*: Dpto. Coronel Pringles, ruta 7, entre Liborio Luna y Fraga, 19-XI-1963, Cano 2765 (SI).

G. guaranitica Tronc. ARGENTINA. *Prov. Corrientes*: Dpto. Concepción, Estancia Fortín del Iberá, 29-III-1969, Pedersen 9078 (SI).

G. hasslerana (Briq.) Tronc. ARGENTINA. *Prov. Misiones*: Dpto. Apóstoles, Esc. Agrotécnica, 11-XI-1977, Cabrera et al. 28499 (SI).

G. humifusa (Cham.) Botta. BRASIL. *Estado de Rio Grande do Sul*: Morro da polícia, pr. P. Alegre, 20-IX-1948, Rambo 37698 (SI).

G. incisa (Hook.) Tronc. ARGENTINA. *Prov. Santa Fé*: Dpto. San Cristóbal, San Cristóbal, 2-XI-1974, Burkart 30587 (SI).

G. kuntzeana (Moldenke) Tronc. PARAGUAY. *Dpto. Amambay*: Pedro Juan Caballero, V-1947, Rojas 13981 (SI).

G. laciniata (L.) Schnack & Covas. ARGENTINA. *Prov. Catamarca*: sin Dpto., La Ollada, 30-III-1917, Jørgensen 1731 (SI).

G. lilloana (Moldenke) Botta. ARGENTINA. *Prov. Tucumán*: Dpto. Chicligasta, Estancia las Pavas, 11-XII-1925, Venturi 4063 (SI).

G. lucanensis (Moldenke) Botta. PERU. *Dpto. Cajamarca*: Cumbemayo, VIII-1947, P. Coronado s/nº, herb. Velarde Nuñez 1592 (SI).

G. macrosperma (Speg.) Tronc. ARGENTINA. *Prov. Río Negro*: Dpto. Norquínco, Estancia Fitalanco, 21-XII-1972, Vallerini 6339 (SI).

G. marrubioides (Cham.) Tronc. BRASIL. *Estado de Paraná*: S. Luiz do Paraná, 22-IX-1976, Dombrowski 6413 (SI).

G. megapotamica (Spreng.) Cabrera & Dawson. ARGENTINA. *Capital Federal*: Facultad de Agronomía, 25-I-1936, Troncoso 179 (SI, cultivada).

G. mendocina (Phil.) Covas & Schnack. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*: Dpto. San Rafael, Malvinas, pampa de la Sandía, Huajardo s/nº (SI).

G. microphylla (H.B.K.) Cabrera. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Cochínoca, Cochínoca, 16-XII-1980, Dell'Arciprete s/nº, BACP 2213 (SI).

G. nana (Moldenke) Tronc. ARGENTINA. *Prov. Chaco*: Dpto. 1º de mayo, ruta 11, cerca arroyo Iné, 5-X-1971, BAA 9693 (SI).

G. parodii Covas & Schnack. ARGENTINA. *Prov. Chubut*: Dpto. Biedma, Ea. Los manantiales, 15-XI-1972, Correa et al. 4969 (SI).

G. perakii Covas & Schnack ARGENTINA. *Prov. San Juan*: Dpto. Ullún, Hualilán, 8-XII-1979, Cabrera 31066 (SI).

G. peruviana (L.) Small. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Capital, orilla de camino a S. Salvador de Jujuy, VI-1983, Cabrera et al. 34588 (SI).

G. phlogiflora (Cham.) Schnack & Covas. ARGENTINA. *Prov. Misiones*: Dpto. Apóstoles, Escuela Agrotécnica, X-1977, Cabrera 28737 (SI).

G. platensis (Spreng.) Schnack & Covas. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Santa Bárbara, El Fuerte, 20-II-1985, Kiesling et al. 5357 (SI).

G. pulchella (Sweet.) Tronc. ARGENTINA. *Prov. Buenos Aires*: Part. Chascomús, cerca de la Laguna, 13-I-1979, Ezcurra 6 (SI).

G. pulchra (Moldenke) Botta. ARGENTINA. *Prov. Corrientes*: Dpto. Santo Tomé, Estancia San Francisco, 5-XII-1970, Krapovickas et al. 17226 (SI).

G. radicans (Gillies & Hook.) Schnack & Covas. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*: Dpto. Tunuyán, Pto. de Gendarmería Alférez Portinari, 21-I-1963, Boelcke & al. 10139 (SI).

- G. santiaguensis** Schnack & Covas. ARGENTINA. *Prov. Santiago del Estero*: Santa Rosa, 27-XII-1938, Argañarás 55 (SI).
- G. scrobiculata** (Griseb.) Tronc. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Ledesma, ruta 34, entre Calilegua y Caimancito, 24-XI-1980, Cabrera et al. 32270 (SI).
- G. seloi** (Spreng.) Tronc. URUGUAY. *Malvin?*, V-1915, Felippone 2605 bis (SI).
- G. sessilis** (Cham.) Tronc. ARGENTINA. *Prov. Corrientes*: Dpto. Ituzaingó, Estancia San Pedro, 11-XI-1976, Arbo et al. 1280 (SI).
- G. spectabilis** (Moldenke) Botta. ARGENTINA. *Prov. Misiones*: Dpto. Santa Ana, Loreto, XI-1912, Rodríguez 548 (SI).
- G. subincana** Tronc. ARGENTINA. *Prov. Entre Ríos*: Dpto. Colón, Colón, 13-XI-1979, Troncoso et al. 2651 (SI).
- G. sulphurea** (D. Don ex Sweet) Schnack & Covas. CHILE. *Prov. Coquimbo*: Ovalle, IX-1934, C. & G. Grandjot 338 (SI).
- G. tenera** (Spreng.) Cabrera. ARGENTINA. *Prov. Entre Ríos*: Dpto. Federación, Chajarí, 15-XI-1979, Troncoso et al. 2768 (SI).
- G. tristachya** (Tronc. & Burk.) Schnack & Covas. BRASIL. *Estado de São Paulo*: Moji Guacu, Reserva Forestal, 27-X-1955, Kuhlman 3717 (SI).
- G. venturii** (Moldenke) Botta. ARGENTINA. *Prov. La Rioja*: Dpto. Arauco, Sierra de Ambato, 22-II-1977, Troncoso 1855 (SI).
- Subgén. **Paraglandularia** Schnack & Covas
- G. ballsii** (Moldenke) Botta. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Tumbaya, Estación Volcán, sin fecha, Castillón 7200 (LIL).
- G. crithmifolia** (Gillies & Hook.) Schnack & Covas. ARGENTINA. *Prov. Neuquén*: Dpto. Picún Leufú, Camino al Chocón, 18-II-1985, Villamil et al. 3522 (SI).
- G. hookeriana** Covas & Schnack. ARGENTINA. *Prov. La Pampa*: sin Dpto., La Maruja, 11-XI-1939, Burkart 9977 (SI).
- G. origenes** (Phil.) Covas & Schnack. ARGENTINA. *Prov. San Juan*: sin Dpto., entre Ojo de Agua y El Molle, 2850-3000 m s.n.m., Cát. Geobót. 5739(SI).
- Hierobotana** Briq.
- Hierobotana inflata** (H.B.K.) Briq. ECUADOR. *Prov. Pichincha*: Quito, around Universidad Católica. 2800 m., 14-VII-1979, Løjtnant & Molau 15924 (AAU)
- Junellia** Moldenke
- Subgén. **Junellia**
- J. aretioides** (R.E.Fr.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Tumbaya, Abra de Lipán, 3-III-1988, Botta & Miconi 356 (SI).
- J. azorelloides** (Speg.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Chubut*: Dpto. Ameghino, 21 km al S de Garayalde, 28-XI-1967, Vallerini 2082 (SI).
- J. bisulcata** (Hayek) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Salta*: Dpto. Iruya, camino a Iruya, 20-IV-1989, Kiesling 7034 (SI).
- J. caespitosa** (Gillies & Hook.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*, Dpto. Las Heras, Cruz del paramillo, 24-IV-1980, Rotman et al. 414 (SI).
- J. comberi** (Sandwith) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*, Dpto. Malargüe, Mina Huemul, cerca de Bardas Blancas, 10-I-1973, Cabrera et al. 22808 (SI).
- J. connatibracteata** (Kuntze) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Chubut*: Dpto. Paso de los Indios, Valle de los Altares, 19-XII-1981, Cabrera et al. 33284
- J. digitata** (Speg.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. San Juan*: Dpto. Iglesia, Reserva de San Guillermo, 22-II-1984, Kiesling 4629 (SI).
- J. erinacea** (Gillies & Hook.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*: Dpto. Las Heras, Paramillo de Uspallata, 15-I-1985, J.H. Hunziker et al. 11135 (SI).
- J. hayeckii** Moldenke. PERU. *Arequipa*, Lake of Salinas, III-1943, Sandermans 3855 (K).
- J. juniperina** (Lag.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. La Rioja*: Dpto. Famatina, entre Corrales y Cueva de Pérez, 13-I-1976, Cabrera 27141 (SI)
- J. micrantha** (Phil.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Santa Cruz*: Dpto. Magallanes, 12 km SW of San Julián, 31-XII-1938, Goodspeed 23976 (K).
- J. minima** (Meyen) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Humahuaca, camino a Palca de Aparzo, 26-II-1983, J.H. Hunziker et al. 10247 (SI).
- J. mulinoides** (Speg.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Chubut*: Dpto. Tehuelches, Gobernador Costa, 18-XII-1981, Cabrera et al. 33135 (SI)
- J. o'donelli** Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Santa Cruz*: Dpto. Güer Aike, Güer Aike, 15-XII-1945, O'Donell 4000 (P).
- J. patagonica** (Speg.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Santa Cruz*: Dpto. Deseado, Caleta Olivia, 15-X-1929, Donat 187 (SI).
- J. seriphioides** (Gillies & Hook.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*: Dpto. San Rafael, 31 km al W de 25 de mayo, 3-III-1989, Lewenberger et al. 3961 (B).
- J. silvestri** (Speg.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Santa Cruz*, in campo árido, 12-I-1905, Dusen s/n° (BM).
- J. spissa** (Sandwith) Moldenke. CHILE. *Prov. Neuquén*: Dpto. Zapala, Zapala and Cerro Lotena, 14-X-1925, Comber 78 (K).
- J. succulentifolia** (Kuntze) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Neuquén*: Paso Córdoba, 30-I-1969, Cabrera 19743 (P).
- J. thymifolia** (Lag.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Chubut*: Valle de la Laguna Blanca, 10-III-1901, Koslowsky 191 (K)
- J. trifurcata** (Phil.) Moldenke. CHILE. *Cordillera de Santiago*: II-1857, Ph. Germain s/n° (SGO).

J. ulicina (Phil.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Chubut*: Dpto. Escalante, Estancia los Manantiales, 24-XII-1938, Eyerdan et al. 23804 p.p. (K).

J. uniflora (Phil.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. San Juan*: Dpto. Iglesia, Valle del Cura, 4-I-1930, Perez Moreau s/n°, BA 30/178 (K).

Subgén. **Thryothamnus** (Phil.) Botta

J. arequipense (Botta) Botta. PERU. *Dpto. Arequipa*: Estanquillo Ahogado, Chachani, 31-III-1973, Arenas 84 (SI).

J. asparagoides (Gillies & Hook.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Tilcara, Quebrada de Huichaira, 13-II-1980, Cabrera et al. 31618 (SI)

J. aspera (Gillies & Hook.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*: Dpto. Capital, Cerro de la Gloria, 25-IV-1980, Rotman et al. 436 (SI).

J. bryoides (Phil.) Moldenke. CHILE. *Region II*: Jaiña, III-1895, C.Rahmer s/n°, SGO 42472 (SGO).

J. cedroides (Sandwith) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Neuquén*: Dpto Zapala, Laguna Blanca, ruta NAc. 40, 28-XII-1963, S. Schajovskoy s/n°, SI 25664 (SI).

J. cinerascens (Schauer) Botta. CHILE. *Región de Coquimbo*: Prov. de Linares, Estancia Cabrería, 27-X-1949, C. Jiles 1535 (CONC).

J. echegarayi (Hieron.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Mendoza*: Dpto. Las Heras, Quebrada de Santa Elena, 24-IV-1980, Rotman et al. 428 (SI).

J. hystrix (Phil.) Moldenke. CHILE. *Región de Atacama*: Prov. de Chañaral, Potrerillos a Pedernales, 13-II-1966, Ricardi et al. 1575 (CONC).

J. ligustrina (Lag.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Chubut*: Dpto. Sarmiento, ruta 26, 50 km al E de Sarmiento, 16-XII-1991, Cabrera et al. 33243 (SI).

J. longidentata Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Tilcara, quebrada de Huasamayo, 13-II-1980, Cabrera 31596 (SI).

J. pseudo-junceae (Gay) Moldenke. CHILE. II-1895, Gay s/n° (K).

J. scoparia (Gillies & Hook.) Botta. ARGENTINA. *Prov. Rio Negro*: Dpto. Pilcaniyeu, Ea. Rayhman, 26-I-1951, Boelcke 4474 (BAB).

J. selaginoides (Kunth ex Walp.) Moldenke. CHILE. *Región de Antofagasta*: Prov. Antofagasta, Taltal, X-1925, Werderman 848 (SI).

J. selaginoides (Kunth ex Walp.) Moldenke var. **illapellina** (Phil.) Botta. CHILE. *Región de Coquimbo*: Prov. Linari, Ovalle, 8.X-1950, Jiles 1919 (SI).

J. spatulatha (Gillies & Hook.) Moldenke. CHILE. *Región Curicó*: Cord. Volcán Peteroa, 1-I-1925, Wederman 577 (K).

J. tetragonocalyx (Tronc.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Chubut*: Dpto. Paso de los Indios, 23 km al E de El Sombrero, 6-I-1948, Soriano 2839 (SI).

J. tridens (Lag.) Moldenke. ARGENTINA. *Prov. Santa Cruz*: Dpto. Magallanes, ruta prov. 521, a 39 km WNW San Julián, 17-I-1987, Lewenberg et al. 3720 (B).

Urbania

U. pappigera Philippi. ARGENTINA. *Prov. Jujuy*: Dpto. Rinconada, alrededores de la Laguna Vilama, 4600 m s.m., 5-12-III-1964, Schwabe & al. 1032 (LP).

Tamonea Aublet

T. boxiana (Moldenke) Howard. PUERTO RICO. *Salinas do cabo*, P.Sintenis N° 632 (P)

T. cardenasii (Moldenke) Tronc. BOLIVIA. *Dpto. Chuquisaca*: Prov. L. Calvo, Ipauso, 20°43'S, 63°06'W, 9-IV-1993, Saravia Toledo et al. 11526 (SI).

T. curassavica L. CUBA. *Prov. Camagüey*: alrededores poblado Martí, Méndez 7175 (SI).

T. euphrasiifolia Robinson. MEXICO. *Est. Veracruz*, vicinity of Pueblo Viejo, 2 km S of Tampico. 1/2-VI-1910, Palmer 538 (K).

T. juncea Schauer. BRASIL. *Estado de Bahia*: Serra do Curral Feio, 4-III-1974, Harley 16667 (K)

T. spicata Aublet. BRASIL
. *Estado de Bahia*: Serra do Sincorá, 4-II-1974, Harley 15881 (K).

T. subbiflora Urban & Ekman. HAITÍ. *Hispaniola*: Dpto. Nord-Ouest: plateau of Bombarte moist place on the road near Vallière, 8-