

Evaluación morfoanatómica de los géneros cubanos de *Lantaneae* (*Verbenaceae*) en Cuba.

Isidro E. Méndez Santos

Dept. Biología, ISP "José Martí". Camagüey

RESUMEN

Con el objetivo fundamental de encontrar caracteres diagnósticos que permitan establecer límites más precisos entre los géneros, secciones y series de *Lantaneae* (*Verbenaceae*) en Cuba y contribuir así a la conformación de un sistema taxonómico más natural, se estudió comparativamente la anatomía y arquitectura foliar, así como la anatomía floral, carpológica y seminal, en 751 ejemplares de herbario y 30 muestras anatómicas, pertenecientes a 19 especies y 7 géneros. La integración de los resultados no justifica la segregación de la tribu, pero sugiere una nueva agrupación de los géneros en subtribus y respalda un tratamiento de *Aloysia* y *Phyla* como géneros independiente de *Lippia*.

Palabras claves: *Lantaneae*, *Verbenaceae*, *Asteridae*, Flora de Cuba, Taxonomía, *Aloysia*, *Lippia*, *Phyla*

ABSTRACT

The foliar anatomy and architecture as well as the flower, fruit and seed anatomy, was studied in 751 herbarium specimens and 30 anatomical samples of 19 species and 7 genera of *Lantaneae* (*Verbenaceae*) that grow in Cuba, with the objective of finding diagnostic characters that permit us to establish precise limits among the genera, sections and series of the tribe. The integration of the results does not justify the segregation of the tribe, but suggests a new grouping of the genera in subtribes and confirms the consideration of *Aloysia* and *Phyla* as independent genera of *Lippia*.

Key Words: *Lantaneae*, *Verbenaceae*, *Asteridae*, Flora of Cuba, Taxonomy, *Aloysia*, *Lippia*, *Phyla*

INTRODUCCION

La historia taxonómica de la tribu *Lantaneae* (*Verbenaceae*) ha sido reseñada en un trabajo anterior (Méndez, 1993), en el que se precisó también las contribuciones que realizaron Schauer (1847), Bentham y Hooker (1876) y Briquet (1895).

El sistema taxonómico establecido por este último autor, aunque se ha utilizado universalmente durante todo el siglo XX, ha sido muy cuestionado. Todavía no se han precisado totalmente los límites entre algunos géneros, como es el caso de *Aloysia* y *Phyla*, que muchos autores consideran incluidos en *Lippia* y otros los dan como géneros independientes. Tampoco existe uniformidad de criterios en cuanto a los límites de la Tribu, pues Caro (1982) la segregó en dos, obedeciendo a criterios carpológicos.

La taxonomía del grupo se basa tradicionalmente en criterios morfológicos. Aunque los trabajos realizados por Sabins (1921), Parrot y Huber (1922), Junell (1932), Pant y Kidway (1964), Inamdar (1969), Metcalfe y Chalk (1979), Gill y Nyawanee (1990) y Cantino (1990), incluyen evaluaciones anatómicas en algunos de sus representantes, nunca se han valorado las implicaciones taxonómicas de las mismas, en el estrecho marco de la Tribu.

Por tal motivo, con el objetivo de encontrar caracteres diagnósticos que permitan establecer límites más precisos entre los géneros, secciones y series y contribuir así a la conformación de un sistema taxonómico más

natural, se estudió comparativamente la anatomía y arquitectura foliar, así como la anatomía floral, carpológica y seminal, de los representantes cubanos.

MATERIALES Y METODOS

Para los estudios de morfología general y la toma de muestras anatómicas, se trabajó con materiales de los herbarios HAC, HAJB, y HIPC, así como con plantas vivas de todo el archipiélago cubano.

El material revisado se ordenó sobre la base de un sistema de clasificación provisional que considera a *Lantaneae* en el sentido amplio que le dio Briquet (1895) y a *Phyla* y *Aloysia* como entidades independientes de *Lippia*. Cada género representado en Cuba y, en el caso de *Lantana*, sus secciones y series por separado, fueron consideradas como unidades taxonómicas operativas: UTO 1 Gén. *Lantana* sect. *Lantana*. UTO 2 Gén. *Lantana* sect. *Callioreas* ser. *Callioreas*. UTO 3 Gén. *Lantana* sect. *Callioreas* ser. *Involucratae*. UTO 4 Gén. *Nashia*. UTO 5 Gén. *Lippia*. UTO 6 Gén. *Phyla*. UTO 7 Gén. *Aloysia*. UTO 8 Gén. *Bouchea*. UTO 9 Gén. *Stachytarpheta*.

Los estudios de la venación foliar se hicieron por el método de diafanización de Dizeo de Strittmatter (1973) en hojas de 13 especies. La descripción se basó en la metodología propuesta por Dilcher (1974) y Metcalfe y Chalk (1979).

El estudio epidérmico foliar se realizó en 13 especies. Se tomaron entre tres y cinco muestras de hojas maduras de ejemplares secos conservados en herbarios, las cuales se procesaron para analizarlas mediante microscopía óptica y electrónica.

Para el análisis al microscopio óptico se obtuvo la epidermis calentando fragmentos de hojas en una solución de ácido nítrico y agua destilada (1:4) durante tres minutos. La tinción se realizó con verde brillante y el montaje en gelatina glicerizada. Se tomaron microfotografías y la descripción se hizo con la ayuda de un microscopio OLYMPUS. Se utilizó la terminología de Dilcher (1974) y Metcalfe y Chalk (1979).

Para el análisis de la ultraestructura, se obtuvieron microfotografías con un microscopio electrónico JEM 100 TX II con aditamento para barrido ASID 4D. Para la descripción se siguió la metodología de Barthlott (1990).

Se hicieron cortes anatómicos en hojas y flores de nueve especies, a partir de ejemplares vivos o herborizados. En el primer caso, se fijaron en AFA, en el segundo fue necesario rehidratarlas primero, para finalmente deshidratar ambas e incluirlas en parafina y hacer los cortes con un micrómetro de deslizamiento. Los cortes seriados fueron teñidos con hematoxilina de Harris y montados en bálsamo de Canadá. Para las descripciones se empleó la terminología de Metcalfe y Chalk (1979)

Los frutos fueron obtenidos de materiales vivos y seccionados a mano, con una cuchilla de afeitar y montados en gelatina glicerizada para su observación.

Para el análisis de las relaciones fenéticas entre las UTO se seleccionaron 155 caracteres (ver Tabla I), que incluyeron además datos de palinología (Tabla I y II, caracteres 150-154) y fitogeografía (Tabla I y II, carácter 155) tomados respectivamente de Raj (1983) y de Méndez y Ramos (1993), con todos sus posibles estados (doble y multiestado) (ver Tabla II) y se procesaron los datos mediante un análisis de agrupamiento o fenograma (técnicas Q y R), por ligamiento promedio no ponderado (UPGMA), utilizando el paquete de programas NTSYS.

RESULTADOS Y DISCUSION

Hábito de crecimiento

Las especies de *Lantanae s. lat.* representadas en Cuba son, en su mayoría, fanerófitos perennes de 0,5 a 3m de altura, pero *Phyla*, *Bouchea* y algunas *Stachytarpheta*, a pesar de su lignificación, pueden considerarse como hierbas vivaces (*S. angustifolia*), anuales (*S. cayenensis*, *B. prismatica* y, en ocasiones, *S. jamaicensis*), bianuales (*S. jamaicensis*, a veces) o perennes (*Phyla*), (Tablas I y II, carácter 1).

Por lo general, las formas con inflorescencias terminales agotan la potencialidad de sus meristemas en la emisión de la rama florífera y, por tanto, su ciclo de vida es anual, bianual o, aunque perenne, de menor duración que aquellas cuya inflorescencia es de crecimiento axilar. Estas últimas, por el contrario, emplean una parte de su potencialidad meristemática en la reproducción y la restante en el crecimiento vegetativo del próximo ciclo, por lo que son, en su mayoría, hierbas o arbustos perennes.

La hoja

Los representantes cubanos de *Lantanae s. lat.*, como la mayoría de las verbenáceas, poseen hojas simples, pecioladas, de lámina simétrica, aovadas o con menor frecuencia lanceoladas o lineales, agudas a decurrentes en la base, ápice agudo, obtuso o excepcionalmente redondeado o emarginado y margen crenado o serrado (Tablas I y II, caracteres 2-6).

En la disposición en el tallo además del modelo opuesto, característico de la familia, aparece el verticilado (*Aloysia* y *Lantana* sect. *Calliorea* ser. *Calliorea*) y ocasionalmente, el alterno. El paso de hojas alternas a hojas, primero verticiladas y posteriormente opuestas, ha sido la tendencia seguida por la evolución en este grupo.

Arquitectura foliar

Las hojas son simples y la venación pinnada, en correspondencia con lo señalado por Hickey y Wolfe (1975) para las *Verbenáceas* y *Lamiales* en general.

El patrón puede ser semicraspedódromo, eucantódromo o broquidódromo (Fig.1); el ángulo de divergencia secundario agudo, a veces variable de la base al ápice o en ambos lados del nervio medio, el de origen terciario recto, agudo u obtuso, tanto por el lado admedial como por el exmedial; las venas terciarias de patrón ramificado o reticulado; la resolución de la venación inferior va del quinto al séptimo orden; la venación marginal es incompleta o forma arcos que rodean los nervios de orden inferior; la areolación imperfecta o bien desarrollada, con areolas orientadas al azar o siguiendo un orden estable, a veces con venillas interiores simples o ramificadas. En las Tablas I y II se ofrece una evaluación comparativa de este carácter en los distintos taxa estudiados (ver caracteres 82 al 102).

La llegada o no de las venas secundarias hasta el margen de la hoja permite agrupar los taxones de la siguiente forma:

1-Tipo *Stachytarpheta*. Con patrón craspedódromo semicraspedódromo. Integrado además, por *Bouchea*, *Phyla* y *Lantana* sect. *Lantana* y *Calliorea* ser. *Calliorea*.

2-Tipo *Lippia*. Con patrón camptódromo. A su vez, puede dividirse en dos subgrupos de acuerdo con la forma de unión de las venas secundarias suprayacentes:

A-Subtipo *Lippia*. Con patrón camptódromo eucantódromo. Integrado, además por *Lantana* sect. *Callioreas* ser. *Involucratae*.

B-Subtipo *Aloysia*. Con patrón pinnado camptódromo broquidódromo. Integrado, además, por *Nashia*.

El patrón camptódromo fue señalado por Hickey y Wolfe (1975) como el más primitivo de las angiospermas y se presenta, dentro de la Tribu, en aquellos taxa con hojas de borde entero o eroso. Para que, en los taxa estudiados, el modelo craspedódromo pudiera haberse derivado del camptódromo (presente en los taxa con mayor plasticidad ecológica y mejor adaptados a los diferentes hábitats) debió producirse como resultado de una ten-

dencia de las venas secundarias a alcanzar el margen, lo cual, al parecer, condicionó, además, la aparición de los dientes en el borde, muchos de los cuales aparecen irrigados directamente por una vena de segundo orden. De acuerdo con ello debe considerarse como el más arcaico de todos al camptódromo braquidódromo pues, mientras en él las venas secundarias se unen formando arcos, en el eucantódromo ya aparecen libres y atenuadas progresivamente hacia el ápice.

Anatomía foliar

Las células epidérmicas intercostales son siempre isodiamétricas las paredes anticlinales rectas u onduladas, en ocasiones con ornamentación punteada más o menos conspicua, sólo visible en sección óptica y generalmente más perceptible en la haz. Las paredes periclinales pueden ser lo mismo irregulares que regulares, de tetragonales a poligonales y, en ocasiones, con ornamentación estriada, más o menos conspicua (Fig. 2).

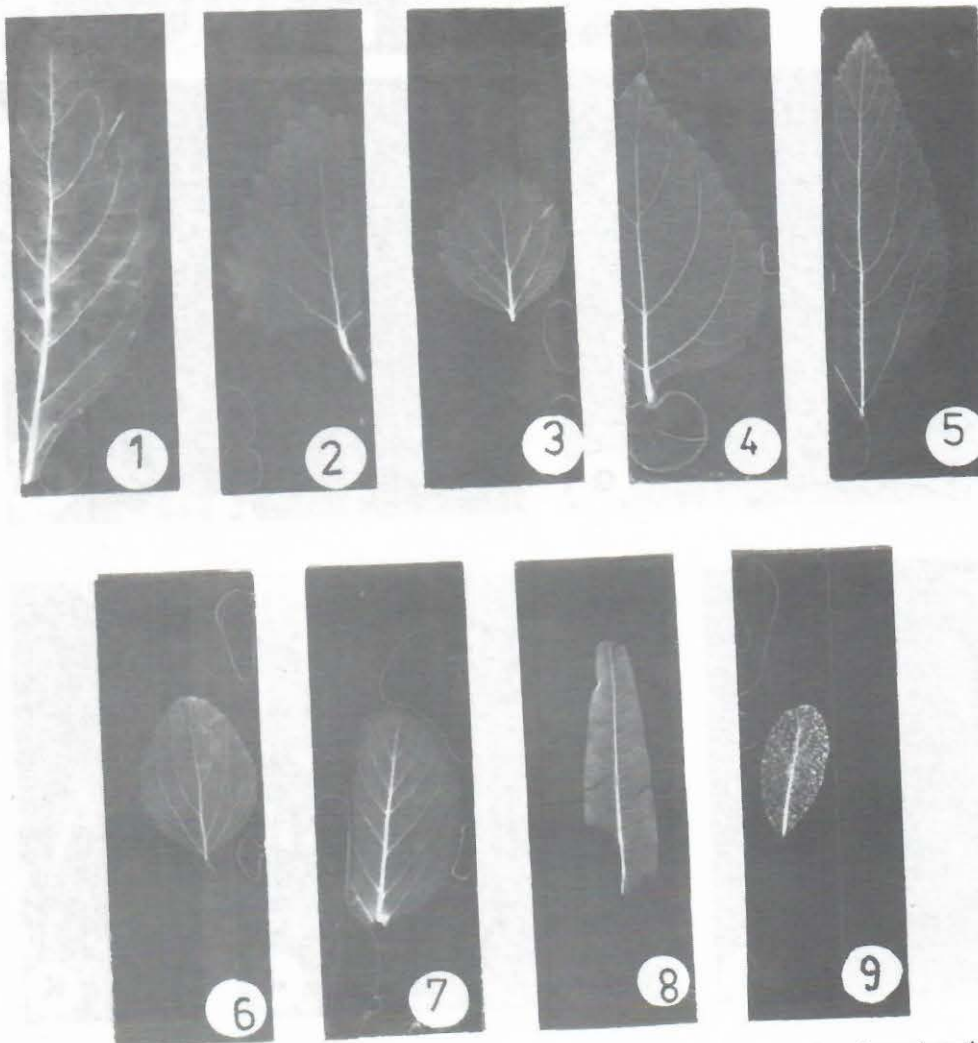


Fig.1. Arquitectura foliar. Patrón craspedódromo semicraspedódromo: 1-*Stachytarpheta jamaicensis*. 2-*Bouchea prismatica*. 3-*Phyla strigosa*. 4-*Lantana camara*. 5-*Lantana trifolia*. Patrón camptódromo eucamptódromo: 6-*Lantana involucrata*. 7-*Lippia alba*. Patrón camptódromo brochidódromo: 8-*Aloysia citrodora*. 9-*Nashia variifolia*.

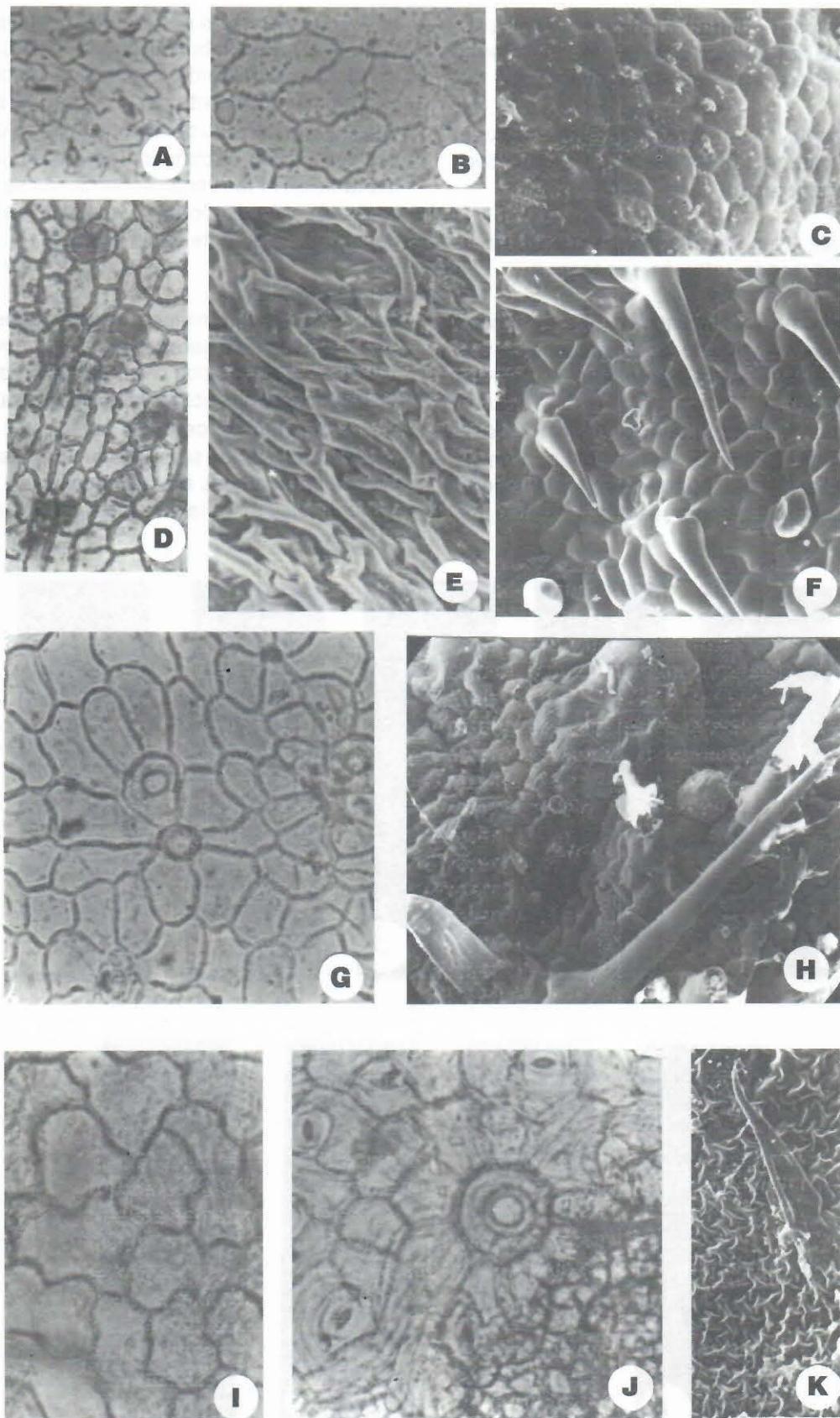


Fig.2. Epidermis foliar. A-*Stachytarpheta jamaicensis*, MO, 15x, envés. B-*Lantana reticulata*, MO, 15x, haz. C-*Lantana strigosa*, MEB, 200x, haz. D-*Aloysia citrodora*, MO, 7,2x, haz. E-*Bouchea prismatica*, MEB, 500x, haz. G-*Nashia variifolia*, MO, 7,2x, haz. H-*Lantana insularis*, MEB, 200x, haz. I-*Lantana reticulata*, MO, 15x, haz. J-*Lippia alba*, MO, 7,2x, haz. K-*Lantana camara*, MEB, 200x, haz.

Las células costales, por lo general, se distinguen de las ordinarias por su forma rectangular o lineal y su agrupación en hileras que siguen el curso de la vena. En la haz la diferencia es menos notable pues, a veces, se presentan sólo un poco más alargadas que las ordinarias.

Las Tablas I y II resumen comparativamente los principales detalles diferenciales entre las UTO (ver caracteres 7-21).

Comparativamente puede observarse una gran diversidad de estados en que se presenta cada estructura, incluso dentro de un mismo individuo y se repiten en individuos distintos. No obstante, es de destacar la afinidad existente entre *Aloysia* y *Bouchea*, los cuales sólo difieren por el grado en que resaltan las ornamentaciones de las paredes periclinales. De igual forma, aunque en menor medida, *Lippia* y *Phyla* coinciden en la mayoría

de los detalles, excepto en la forma de las paredes periclinales. De igual forma, aunque en menor medida, *Lippia* y *Phyla* coinciden en la mayoría de los detalles, excepto en la forma de las paredes anticlinales y la ornamentación de las periclinales.

Tricomas, glándulas y estructuras secretoras

Tanto sobre células costales como sobre las ordinarias existen abundantes glándulas y tricomas. Sólo en *Lippia* se observaron estructuras secretoras de un contenido pardo no identificado (Tablas I y II, carácter 65).

Las glándulas son siempre sésiles, hemisféricas, a veces algo deprimidas, más o menos infladas, de superficie lisa o rugosa y pueden presentarse simultáneamente en la haz y el envés o faltar en alguna de las caras (Tablas I y II, caracteres 63 y 64) (Fig.3).

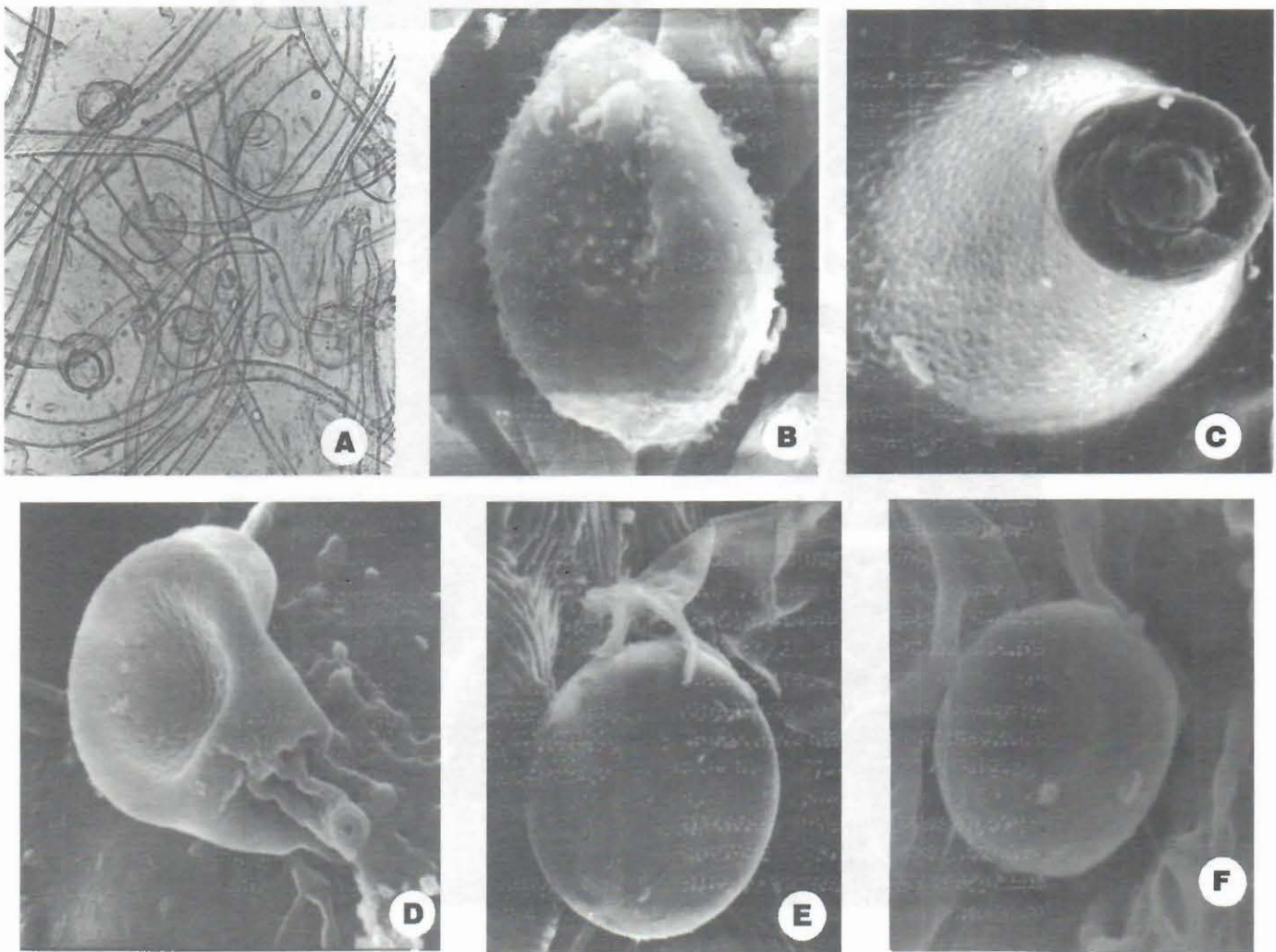


Fig.3. Glándulas de la epidermis foliar. A-*Lantana involucrata*, MO,7,2x, envés. B-*Bouchea prismatica*, MEB, 4000x, envés. C-*Nashia cayensis*, MEB, 1000x, haz. D-*Lantana aculeata*, MEB, 5000x, haz. E-*Nashia cayensis*, MEB, 2000x, envés. F-*Phyla strigulosa*, MEB, 2000x, envés.

El estudio de los tricomas arrojó una diversidad muy superior a la reportada para el grupo por Metcalfe y Chalk (1979).

De ello da muestra la siguiente clasificación general de los tipos observados (Fig.4):

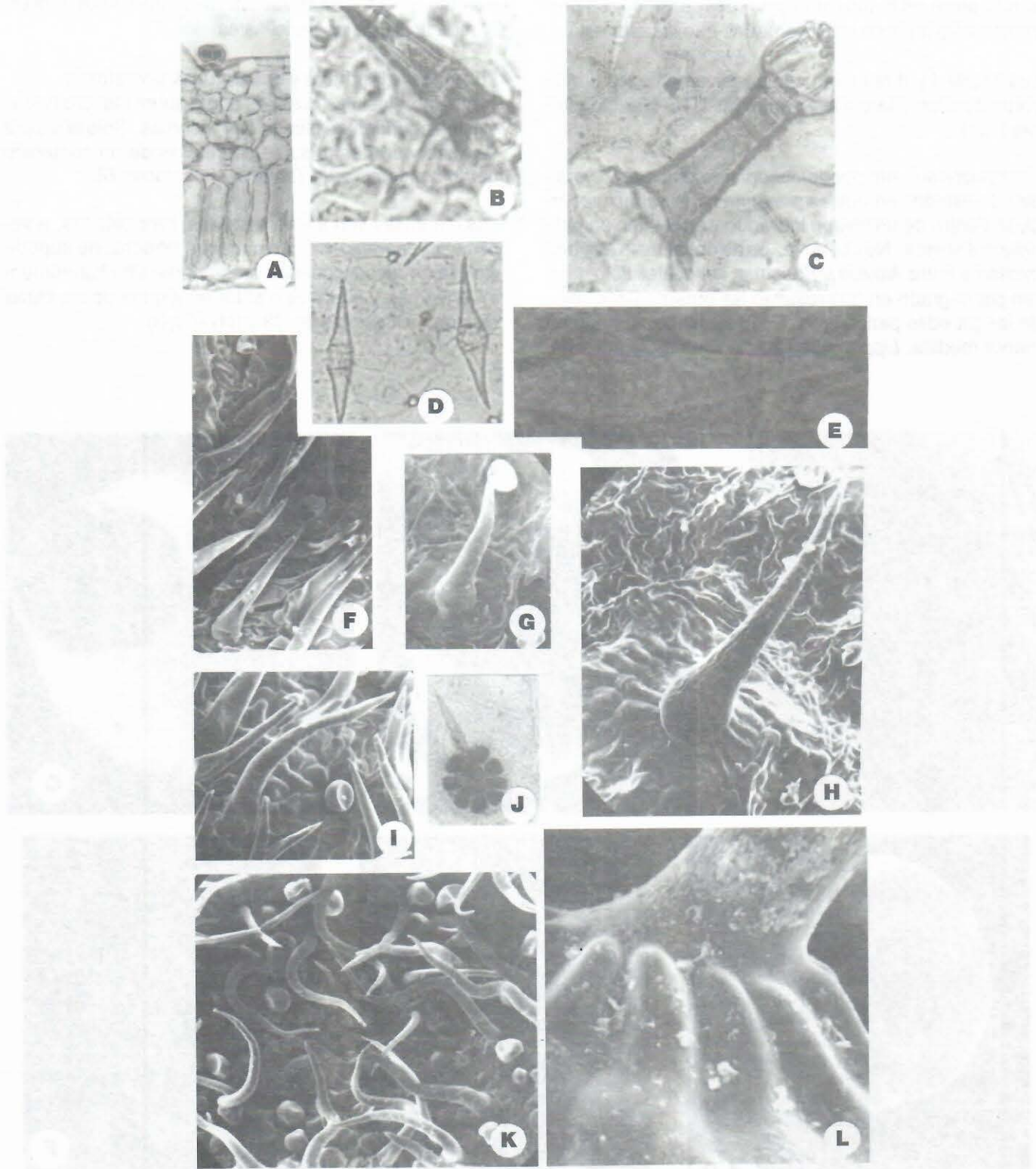


Fig.4. Indumento foliar: A- *Stachytarpheta jamaicensis*, MO, 15x, haz. B- *S. jamaicensis*, MO, 15x, haz. C- *Lantana aculeata*, MO, 28x, haz. D- *Phyla nodiflora*, MO, 30x, envés. E- *P. nodiflora*, ME, 500x, haz. F- *Lantana parvifolia*, ME, 200x, envés. G- *L. reticulata*, ME, 200x, haz. H- *L. strigosa*, ME, 200x, haz. I- *L. involucrata*, ME 200x, haz. J- *Aloysia citrodora*, MO, 30x, haz. K- *Lantana reticulata*, ME, 200x, envés. L- *Bouchea prismatica*, ME, 500x, haz.

I. Unicelulares.

A. Simples, no ramificados.

1. Cortos, cónicos, no glandulares.
 - a. Con un grupo de células en la base poligonales, alargadas, bien diferenciadas del resto (pústula). Tipo 1
 - b. Sin pústula.
 - ‘ Rectos. Tipo 2.
 - “ Falcados. Tipo 3.
2. Largos, cónicos, no glandulares.
 - a. Con pústula, rectos. Tipo 4.
 - b. Sin pústula.
 - ‘ Rectos. Tipo 5.
 - “ Ondulados. Tipo 6.
 - ” Falcados. Tipo 7.
 - ”” Uncinados. Tipo 8.
3. Largos, rectos, glandulares, sin pústula. Tipo 9.

B. Ramificados en forma de T, sin pústula. Tipo 10.

II. Pluricelulares (de 2 a 5 células o más).

- A. Glandulares, con cabeza redondeada (1-3 células y pie corto (1-2 células). Tipo 11.
- B. No glandulares, con célula distal alargada puntiguda.
 1. Rectos.
 - a. Pustulados. Tipo 12.
 - b. No pustulados. Tipo 13.
 2. Uncinados.
 - a. Pustulados. Tipo 14.
 - b. No pustulados. Tipo 15.

La presencia, en mayor o menor medida, de dichos tipos de tricomas en la superficie de la hoja conforman un indumento que varía de escabroso a estrigoso, hirsuto, pubescente, pubérulo, tomentoso o glabro. Aunque, en general, es evidente un predominio de los tricomas más cortos, rígidos y con base pustulada en los taxa más xerofíticos y, por tanto, el indumento en ellos es progresivamente más áspero al tacto, la influencia del ambiente sobre una estirpe no modifica considerablemente este carácter, por lo que constituye un importante elemento para el diagnóstico taxonómico en el grupo.

En las Tablas I y II se resumen comparativamente los detalles diferenciales (ver caracteres 22-62). Obsérvese que algunas estructuras están presentes en todas las UTO, pero otras distinguen a algunos de ellos y, por lo tanto, es posible agruparlos de la siguiente forma:

1-Tipo *Phyla*. Cuenta en su pubescencia con pelos ramificados en forma de T, unicelulares y cortos, entre otros tipos de tricomas. Lo integra, únicamente, el género de igual nombre.

2-Tipo *Nashia*. Sólo cuenta en su pubescencia con pelos no ramificados. A su vez, por la complejidad del tricoma, puede subdividirse en los siguientes subgrupos:

A-Subtipo *Lippia*. Cuenta en su pubescencia con pelos pluricelulares, ya sean glandulares o no. Lo integran, además, *Stachytarpheta*, *Lantana* sect. *Lantana* y *L.* sect. *Callioreas*.

B-Subtipo *Nashia*. Sólo cuenta en su pubescencia con pelos unicelulares simples. Lo integran, además, *Aloysia* y *Bouchea*.

Complejos estomáticos.

Los estomas se presentan por lo general en ambas caras de la hoja, a veces hundidos en la epidermis. Fue posible distinguir nueve tipos de complejos estomáticos (Fig. 5 y 6), la mayoría de ellos con una o más células subsidiarias. De acuerdo con la relación entre estas últimas y las oclusivas, pueden agruparse de la siguiente forma:

- A-Diacíticos.
 - 1-Ciclocíticos.
- B-Tetracíticos.
 - 2-Paratetracíticos.
- C-Anisocíticos.
 - 3-Anisocíticos.
- D-Alelocíticos.
 - 4-Dialelocíticos.
 - 5-Paralelocíticos.
- E-Paracíticos.
 - 6-Paracíticos.
 - 7-Anfiparacíticos.
 - 8-Hemiparacíticos.
- F-Anomocíticos.
 - 9-Anomocíticos.

Estos resultados coinciden, en lo fundamental, con los obtenidos por Gill y Nyawuanee (1990). El patrón más común resultó ser el alelocítico, presente en todos los géneros, excepto en *Aloysia*, pero cada hoja tiene, normalmente, varios tipos de complejos estomáticos, incluso sobre una misma cara. Como se observa en las Tablas I y II (caracteres 66-81), no es posible tampoco realizar un agrupamiento de los taxa por su semejanza estomática, pero no deben ignorarse determinados elementos que demuestran cierto grado de afinidad entre algunos grupos, como la presencia del patrón anomocítico únicamente en *Lantana* sec. *Callioreas* y *Nashia*, así como que *Aloysia* comparta, en exclusiva, el complejo paracítico con *Lippia* y con *Phyla* el policítico.

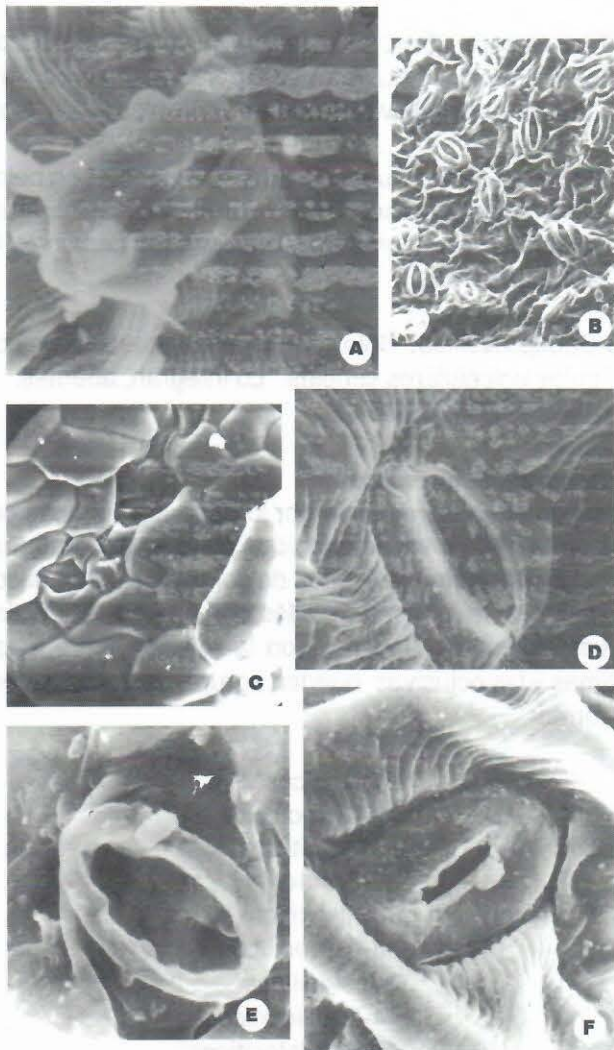


Fig. 5. Estomas: A- *Aloysia citrodora*, MEB, 2000x, envés. B- *Lantana camara*, MEB, 540x, envés. C- *Bouchea prismatica*, MEB, 1000x, envés. D- *Nashia cayensis*, MEB, 2000x, envés. E- *Lantana camara*, MEB, 4000x, haz. F- *Bouchea prismatica*, MEB, 3000x, haz.

Secciones transversales de la lámina foliar.

La lámina foliar (Fig. 7) es siempre dorsiventral, con parénquima en empalizada por la cara adaxial y esponjoso por la abaxial. La epidermis presenta, por lo general, cutículas más gruesas y células de mayor tamaño por la cara adaxial, en la mayoría de los casos es monoestratificada, pocas veces con pequeños tramos pluriestratificados, los cuales pueden hundirse en el mesófilo para formar una especie de depósitos secretores. El parénquima en empalizada tiene uno o dos estratos celulares, más o menos compactados, pocas veces con células parenquimáticas de otro tipo intercaladas o con drusas de oxalato de calcio en la zona

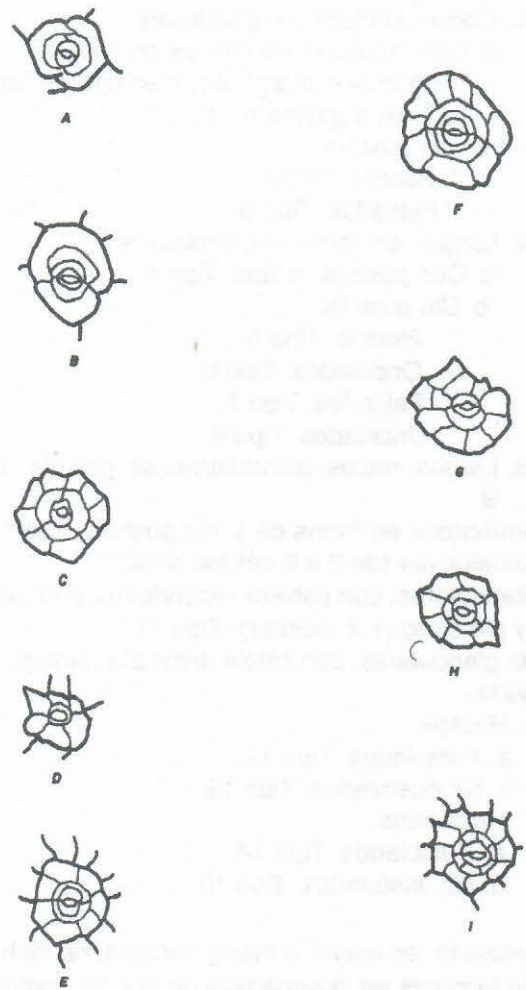


Fig. 6. Tipos de complejos estomáticos: A- Alelocítico, dialelocítico. B- Alelocítico paralelocítico. C- Anisocítico. D- Anomocítico. E- Paracítico. F- Anfiparacítico. G- Hemiparacítico. H- Paratetracítico. I- Policítico cicloclítico.

límitrofe con la epidermis. El parénquima esponjoso aparece compactado o con grandes espacios intercelulares, a veces con incrustaciones de cristal de sílice. Por lo general, entre ambos parénquimas se encuentran los haces vasculares, con xilema por la cara adaxial y floema por la abaxial, la mayor parte de las veces envueltos en una vaina de células parenquimáticas que se extiende hasta las dos superficies de la hoja y rematadas con células colenquimáticas o fibras en sus extremos. En *Aloysia* la vaina de parénquima se sustituye totalmente por una de fibras.

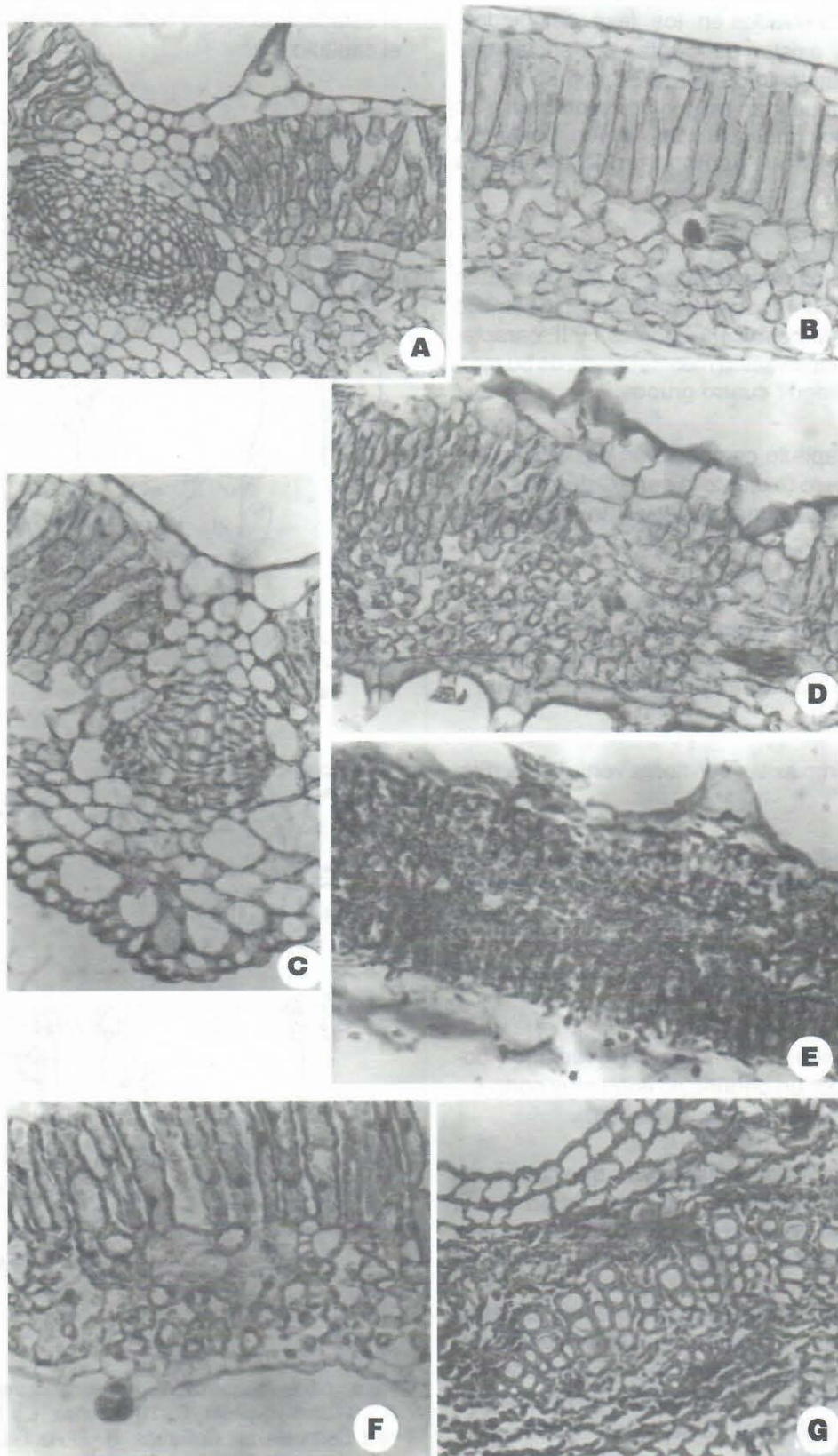


Fig.7. Secciones transversales de la lámina foliar vistas al MO: A-*Lantana camara*, 30x. B-*Stachytarpheta jamaicensis*, 15x. C-*L. camara*, 7,2x. D-*L. trifolia*, 7,2x. E-*Nashia varifolia*, 15x. F-*Lippia alba*, 15x. G-*Bouchea prismatica*, 7,2x.

Las Tablas I y II (caracteres 103-114) resume los detalles diferenciales observados en los taxa estudiados. Obsérvese que no existen suficientes evidencias que justifiquen el agrupamiento de los géneros, pero es evidente que algunos muestran rasgos de xerofitismo más acentuados que otros (mesófilo compactado, epidermis pluriestratificada, fibras acompañando los haces vasculares, etc).

La inflorescencia

Las especies cubanas de *Lantaneae s. lat.* presentan todas inflorescencias del tipo general racemoso o botrítico que caracteriza a *Verbenoideae* (Tablas I y II, caracteres 115-120). Una observación más detallada de su morfología permite distinguir cuatro grupos:

1-Tipo *Lantana*. Capítulo compacto en posición axilar. Lo integra este género (excepto la serie *Callioreas* de la sección homónima) y algunas especies de *Nashia* (Fig. 8, I y J).

2-Tipo *Lippia*. Espiga axilar compactada, que en un inicio semeja un capítulo pero se va alargando ligeramente con la edad. Lo integran, además, *Phyla*, *Lantana* sect. *Callioreas* ser. *Callioreas* y algunas especies de *Nashia* (Fig.8, G y H).

3-Tipo *Aloysia*. Racimo axilar, con flores verticiladas. (Fig. 8, E y F).

4-Tipo *Stachytarpheta*. Espiga o subespiga (a veces persiste un pedúnculo floral muy corto) terminal. Incluye dos subgrupos:

A-Subtipo *Stachytarpheta*. Con raquis foveolado, flores hundidas en él (Fig. 8, A y B).

B-Subgrupo *Bouchea*. Con raquis no foveolado y flores sostenidas por un pedúnculo floral muy corto e insertadas lateralmente (Fig. 8, C y D).

En la figura 9 se ilustran las posibles vías que pudo transitar, en el grupo estudiado, la progresión de la inflorescencia. Si se considera la reducción de los ejes como la tendencia evolutiva más importante seguida por las estirpes, es necesario suponer la existencia de un hipotético racimo con flores alternas (A) como ancestro común, del cual pudieron derivarse las formas restantes. La espiga con flores alternas (B) pudo aparecer por simple reducción de los pedúnculos; desde ella, por reducción progresiva del raquis, la espiga compactada (C) y, finalmente, el capítulo (D). La reducción del raquis pudo, también, originar directamente el racimo con flores verticiladas (E) y desde él, por reducción del pedúnculo, la espiga con flores verticiladas (F), la cual, aunque

no se observa actualmente en ningún género, pudo ser el estadio intermedio hacia la espiga compactada (G) y el capítulo (H).

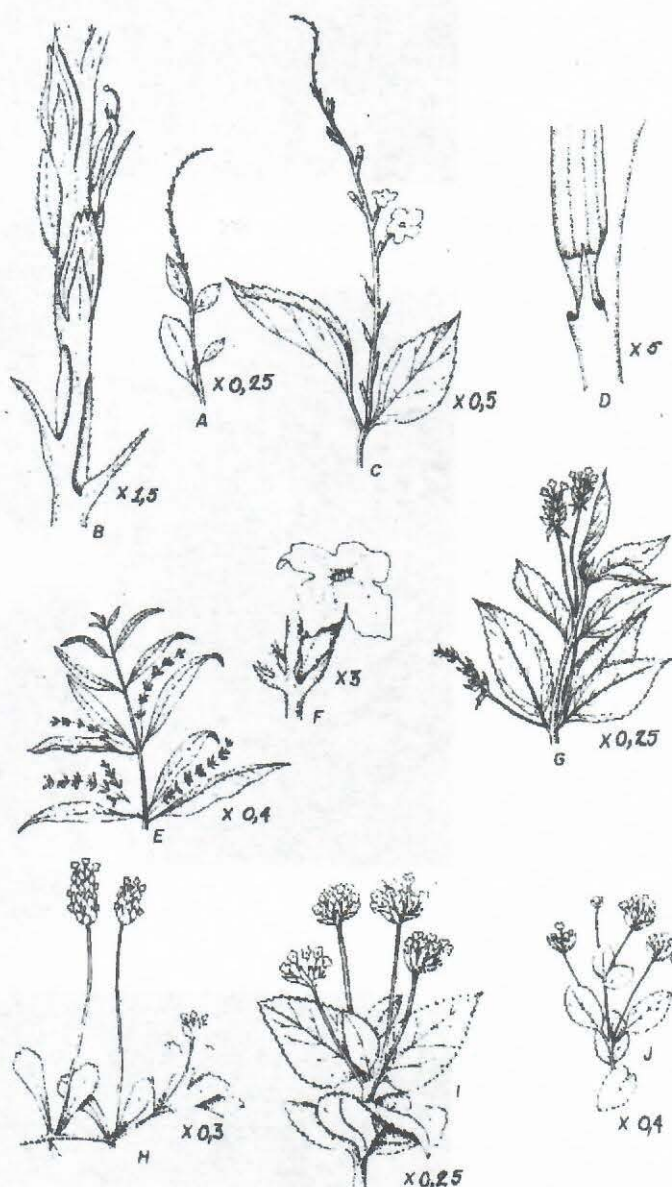


Fig.8. Dibujos esquemáticos de los caracteres de la inflorescencia: A y B- *Stachytarpheta*. C y D- *Bouchea*. E y F- *Aloysia*. G- *Lantana* sect. *Callioreas*, ser. *Callioreas*. H - *Phyla*. I - *Lantana* sect. *Lantana*. J- *Lantana* sect. *Callioreas*, ser. *Callioreas*.

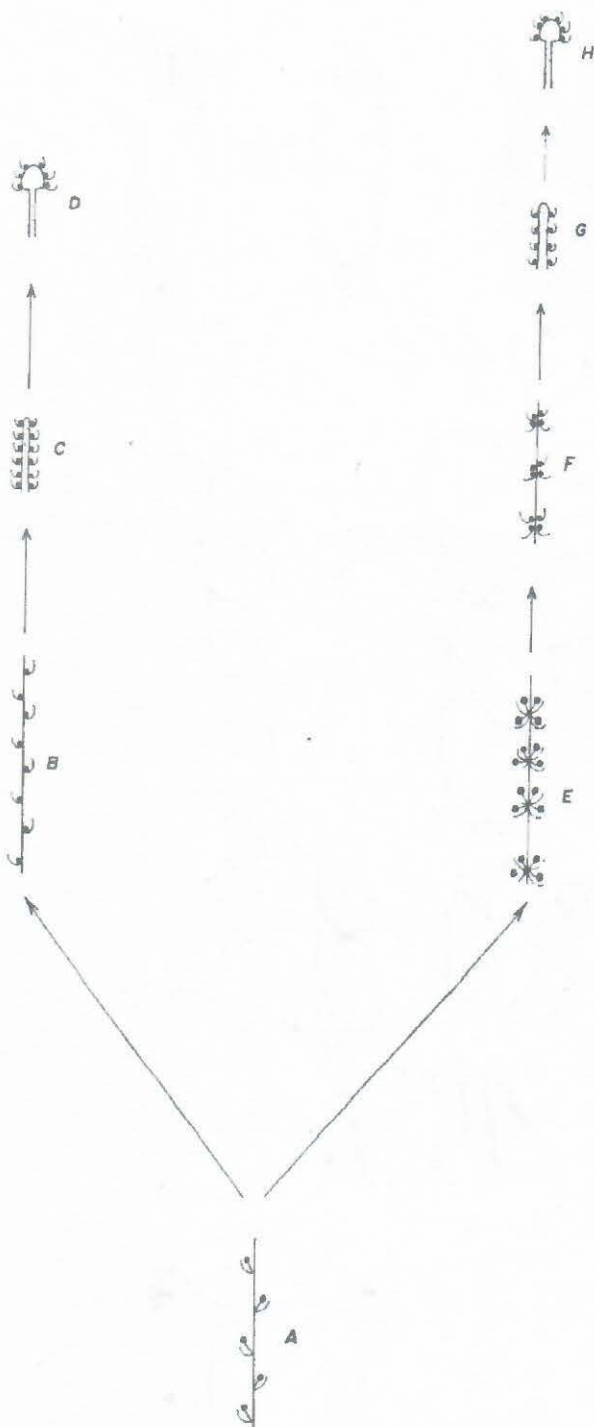


Fig.9. Vías hipotéticas que pudo seguir la evolución de la inflorescencia en Lantaneae.

La disposición irregular de las flores en algunas especies de *Aloysia* (Botta 1979), es probablemente un carácter arcaico, del cual se alcanzó más tarde la verticilación. De acuerdo con ello, la presencia de tres brácteas por cada flor, que Troncoso (1974) reporta en algunas especies de *Bouchea* (*B. fluminensis*) no debe entenderse como consecuencia de la atrofia de flores a ese nivel y por tanto indicativo del paso de la disposición verticilada de las flores a la alterna.

La presencia de racimos espiciformes, con flores subsésiles y verticiladas en *Dioatea* (Troncoso, 1974) o de espigas en *Bouchea*, puede interpretarse como un estado transicional hacia la espiga, hecho que también contribuye a sostener la hipótesis enunciada.

El paso de inflorescencias terminales a axilares, queda demostrado en *Aloysia*, género en que se presentan ambas formas (Botta, 1979) y los racimos compuestos que la propia autora reporta en las especies argentinas del mismo, indican que la forma racemosa, generalizada en *Verbenaceae*, se alcanzó por simplificación de tipos más ramificados, probablemente semejantes a los existentes en *Viticoideae*.

La flor

Las flores de este grupo son pequeñas, por lo general rosadas, blancas, azules, moradas, anaranjadas o rojo escarlata (Tabla I y II, carácter 121). Sólo en *Lantana* sect. *Lantana* se produce una curiosa secuencia de colores a lo largo de la ontogenia, lo cual tiene valor para la diferenciación de las especies y subespecies.

Todos los representantes cubanos tienen flores hermafroditas. Ni siquiera en *Lippia* se observó la dioecia reportada para algunas especies del género en Sur América (Troncoso, 1974) y África del norte (Sebsebe y Puff, 1989), lo que evidentemente constituye un carácter adquirido.

El cáliz

En las especies estudiadas el cáliz es, en general, tubular, con bordes divididos y pubescente, pero difiere en el tamaño, forma y número de divisiones del borde, así como la prominencia de sus lados (Tablas I y II, caracteres 122-128). En función de ello, es posible distinguir cuatro tipos:

1-Tipo *Lantana*. Tubo corto, membranáceo, truncado o brevemente sinuado-dentado, dilacerado y actinomorfo. Lo integra además, *Nashia*, que se distingue por el borde subtruncado o bilobulado (Fig. 10, A).

2-Tipo *Phyla*. Tubo corto, membranáceo, comprimido lateralmente, bipartido, 4-dentado, 2-carenado y actinomorfo. Lo integra además, *Lippia*, que si bien no difiere del patrón general; en las especies cubanas, según Troncoso (1974), puede ser de 2-4- dentado, bipartido o formado por dos hojitas diminutas, con carenas hirsutas en ocasiones (Fig. 10 B).

3-Tipo *Aloysia*. Tubo corto, membranáceo, profundamente 4-dentado y ligeramente zigomórfico (Figura 10 C).

4-Tipo *Stachytarpheta*. Tubo corto, angosto, membranáceo, 5- costado, 4-dentado y zigomorfo. Lo integra además, *Bouchea*, que difiere del primero por tener un quinto diente reducido y porque sus costillas son generalmente más prominentes (Fig. 10 D y E).

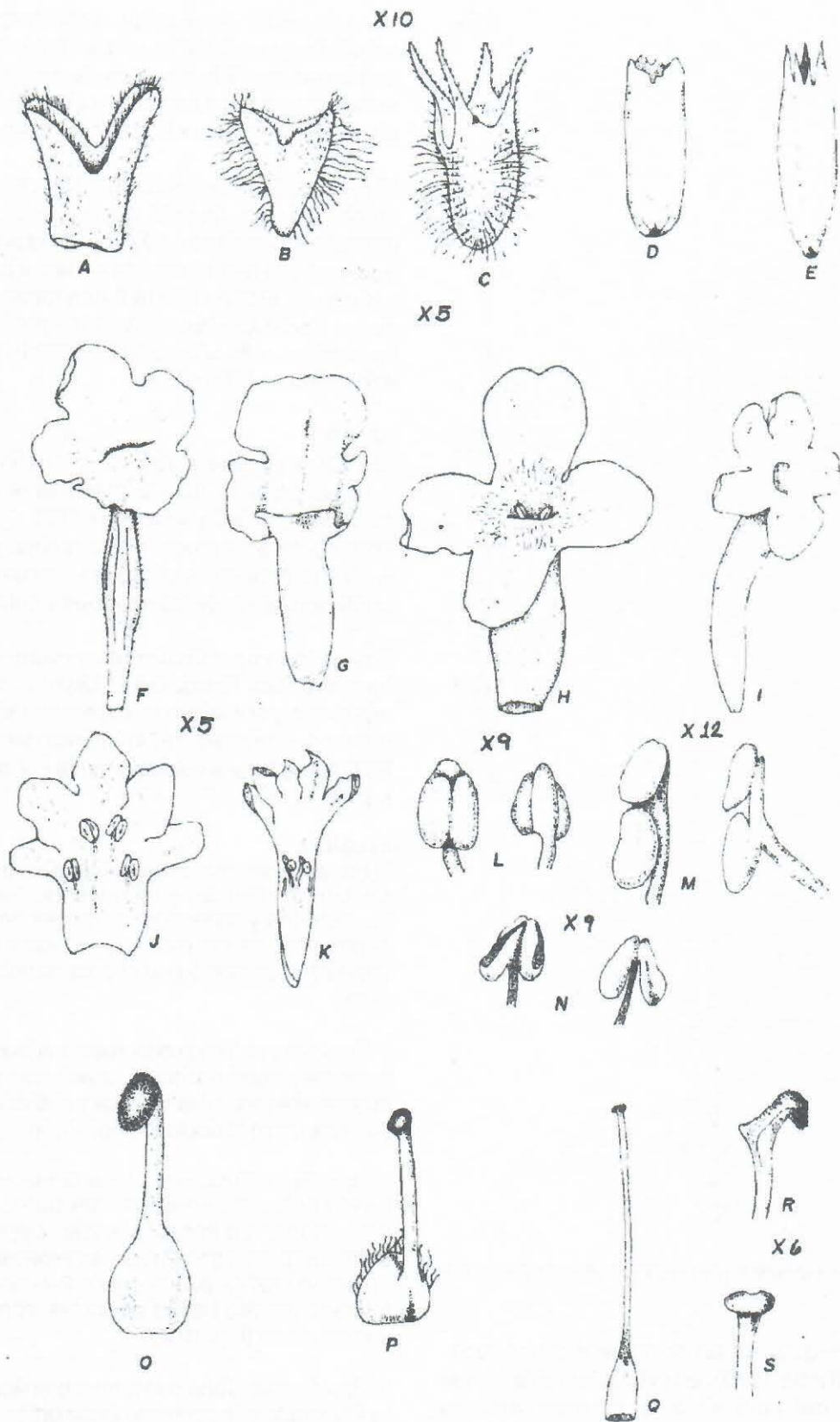


Fig.10. Dibujo esquemático de la morfología de las estructuras florales. A - E, Cáliz: A - *Lantana*. B - *Lippia*. C - *Aloysia*. D - *Stachytarpheta*. E - *Bouchea*. F - I, Corola: F - *Lantana*. G - *Phyla*. H - *Aloysia*. I - *Bouchea*. J - N, Androceo: K y M - *Stachytarpheta*. L - *Bouchea*. N - *Lippia*. O y Q, Gineceo: O - *Lantana*. P - *Aloysia*. Q - *Stachytarpheta*. R - S, Estigma: R - *Bouchea*. S - *Stachytarpheta*.

Es evidente que la concrecencia no involucró al mismo número de piezas, ni avanzó con idéntica rapidez en todos los géneros, por lo que los tipos *Stachytarpheta* y *Aloysia*, conservan determinados caracteres en estado plesiomórfico, como la longitud del tubo del primero y la profundidad de las hendiduras en los bordes del segundo (llega a ser equivalente a la mitad del largo total del tubo).

La corola

En todos los casos analizados, la corola es gamopétala, hipocrateriforme o embudada y más o menos zigomórfica. Los tricomas, a veces glandulares, y las papilas más o menos puntiagudas, que Spies (1984 a) reportó en *Lantana camara*, fueron vistos en cortes transversales realizados a todos los géneros (Fig. 11 A). Los detalles morfológicos son los que mayor utilidad brindan a la taxonomía (Tabla I y II, caracteres 129- 134) y permiten distinguir dos grupos bien delimitados:

1-Tipo *Lantana*. limbo bilabiado; labio exterior reducido, entero o emarginado; el posterior 3-lobado, con el lóbulo medio mayor y a veces ondulado; tubo recto y limbo por lo general extendido. Lo integran además, *Nashia*, *Lippia* y *Phyla*, aunque los dos últimos difieren por tener el limbo oblicuo (Fig.10, F y G).

2-Tipo *Stachytarpheta*. Con limbo semirregular, formado por 4 ó 5 lóbulos. Se divide a su vez en 2 subgrupos:

A-Subtipo *Aloysia*. Con 4 lóbulos, limbo extendido y tubo recto, lo que le confiere a la corola un aspecto subactinomorfo (Fig.10, H).

B-Subtipo *Stachytarpheta*. con 5 lóbulos y tubo arqueado, por lo que la corola es totalmente zigomórfica. Lo integra además, *Bouchea*, que difiere por el limbo extendido y la corola subembudiforme (Fig.10, I).

El aspecto conspicuamente zigomórfico que le confiere la deformación del limbo a la corola del tipo *Lantana*, constituye evidentemente un carácter progresivo, sobre todo si se tiene en cuenta, que aparece exclusivamente en los individuos que tienen la inflorescencia más compactada. En su evolución pudo haber pasado por estadios semejantes a los que muestra actualmente el grupo *Aloysia*, pero nada demuestra una relación filogenética entre ambos.

El color generalizado es el morado o rosado, con la garganta blanquesina o amarilla. Sólo la sección *Lantana* del género homónimo se desvía de este patrón y muestra una secuencia, a lo largo de la ontogenia, que va desde tonalidades amarillas en los primeros estadios a naranja, rojo o escarlata, en la madurez. Ello se considera

una adaptación a la polinización por lepidópteros (Sina y Sharma, 1984) o por trips (Mathur y Mohan Ram, 1980), lo que es interpretado por Sanders (1987 a) como una progresión.

El androceo

Los taxa cubanos de *Lantaneae* s. lat., tienen todos un número básico de 4 estambres insertos en la parte media del tubo de la corola, didínamos e incluso brevemente exsertos (Tabla I y II, caracteres 135-140; Fig. 10, J-N).

Se observan algunas variantes en el tipo general, como es el hecho de que *Aloysia* mantenga aún sus estambres superiores algo exsertos del tubo corolar (Fig. 10, H), carácter que sin dudas se conserva en estado plesiomórfico. Por el contrario, la atrofia de dos estambres en *Stachytarpheta*, es representativa de una tendencia que no se limita a este género, pues es conocida también en *Lippia*, donde llega a atrofiarse totalmente el androceo (alcanzándose por esta vía la unisexualidad funcional de las flores e incluso la dioecia (según Troncoso, 1974 y Sebseb y Puf, 1989) y en *Neosparton*, donde aparece a veces una quinta pieza estaminoidal (Troncoso, 1974).

Otra causa de variación la constituye la presencia exclusiva de glándulas en las anteras o en los apéndices conectivos de *Lantana*, la posición divergente de las anteras en *Stachytarpheta* (por lo que una queda algo superpuesta sobre la otra), la forma oval, subcordada o elíptica de las anteras y su inserción dorsal en el filamento en *Bouchea* y *Stachytarpheta*. Muchas de estas modificaciones se han producido simultáneamente y al azar, por lo que no es posible asociar a simple vista los géneros en grupos.

Morfología del gineceo

Los resultados de los análisis realizados en los representantes cubanos (Tabla I y II, caracteres 141-144; Fig.10, O-Q), demuestran que existe uniformidad en la morfología del pistilo, dada la carencia generalizada de indumento, ovario ovoide u oblongo, inserción terminal o excepcionalmente lateral del estilo en el ovario y la posición apical u oblicua del estigma. No obstante a ello, pueden distinguirse tres grupos:

1-Tipo *Lantana*. Grupo muy homogéneo, caracterizado por la ausencia de pubescencia, la forma ovoide del ovario, la inserción terminal del estilo en el ovario y la posición oblicua o lateral del estigma. Lo integran, además, *Nashia*, *Lippia* y *Phyla* (Fig.10, O).

2-Tipo *Aloysia*. Ovario ovoide y pubescente, con el estilo insertado lateralmente y estigma subapical (Fig. 10, P).

3-Tipo *Stachytarpheta*. Ovario oblongo, glabro, con es-

tilo terminal y estigma apical (Fig.10, Q y S). Lo integra, además *Bouchea*, que se diferencia por la posición subapical del estigma (Fig.10, R).

La inserción lateral del estilo en el ovario, aunque no generalizada en todo el género *Aloysia* (según Botta, 1979), ya se había reportado por Junell (1932) y está, evidentemente, relacionada con el estilo ginobásico que caracteriza a *Labiatae* y que en este género debe ser interpretado como un carácter arcaico heredado de un ancestro común con aquella familia. Por otra parte, la posición apical o apenas lateral del estigma, fue señalada por Botta (1979) como uno de los detalles que justifica mantener a este género separado de *Lippia*.

Anatomía del gineceo

En todos los casos estudiados (Fig.11) se observaron dos carpelos, de los cuales el exterior aborta (el situado en posición opuesta al eje de la planta). En el restante, ambas secciones aparecen enrolladas de manera que las caras externas de cada uno de sus extremos quedan sumamente próximas entre sí, sólo separadas por un estrecho canal central que divide al ovario en dos lóculos y se continúa en el estilo. Los óvulos son anátropos y están sujetos basalmente.

La superficie receptiva del estigma se corresponde con lo que Heslop-Harrison (1976) define como del tipo húmedo papilado, cuya secreción llena totalmente los intersticios durante el período activo, algo que Heslop-Harrison y Shivanna (1977) ya habían reportado, en varios géneros de *Verbenaceae*, e incluso en *Lantana*.

Briquet (1895) y Junell (1932) demostraron que la mayoría de las verbenáceas tienen dos carpelos y que cada uno se divide en dos lóculos. La atrofia de un carpelo en *Lantaneae* debe ser interpretada entonces como un carácter adquirido, al igual que la formación de lóculos adicionales, tanto en el ovario como en el fruto.

En *Bouchea* se observó que algunas de las células epidérmicas que dan al canal central, son glandulares y secretan un mucílago que llena toda la cavidad. Este fenómeno ya fue observado por Junell (1932) en *Stachytarpheta* y aunque no fue constatado en todos los géneros con esquizocarpio, constituye, indudablemente, un factor que afecta la coherencia que conservarán posteriormente las piezas en el fruto.

El Fruto

La información obtenida de la evaluación de la morfo-anatomía del fruto (Tabla I y II, caracteres 145-149), aportó elementos de interés evolutivo y filogenético.

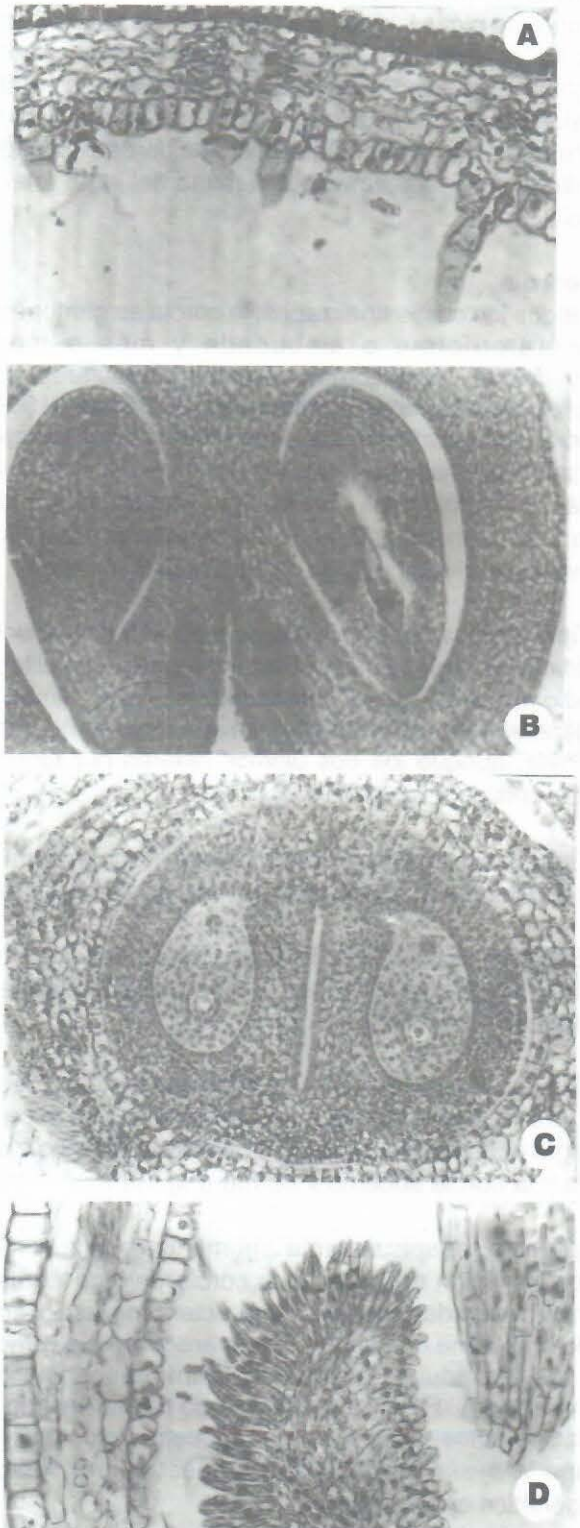


Fig.11. Anatomía floral. A - Corte transversal a la corola de *Lantana camara*, MO, 7,2x. B - Corte transversal del ovario de *Lantana camara*, MO, 30x. C - Corte transversal al ovario de *Phyla strigulosa*, MO,7,2x. D - Corte longitudinal del estigma de *Lantana camara*,MO, 7,2x.

En general, pueden distinguirse los siguientes grupos.

1-Tipo *Lantana*. Drupa hemisférica, generalmente no acompañada del cáliz en la madurez, cuyas pirenas se mantienen coherentes. Lo integra, además *Nashia* (Fig.12, A).

De acuerdo con la cantidad de pirenas y lóculos que componen la drupa, puede subdividirse, a su vez, en otros subtipos y variantes.

A-Subtipo *Lantana*. Drupa monopirénica. Integrado exclusivamente por el género de igual nombre, en el cual la secuencia de colores a lo largo de la ontogenia y la anatomía distinguen dos variantes:

a-Variante *Lantana*. Drupa verde en sus primeros estadios y morado oscuro al madurar. Endocarpio ovoideo, asimétrico, aguzado hacia el polo proximal y más o menos redondeado hacia el distal, con un reforzamiento glandiforme en la parte central (visto en sección transversal como dos lobulos laterales), tres locular, dos lóculos superiores fértiles y uno intermedio estéril que ocupa toda su longitud. Lo integra la sección del mismo nombre (Fig. 12, H).

b-Variante *Calliorea*s. Drupa blanca en sus primeros estadios, rosado-vino al madurar, endocarpio pirenoide, conspicuamente rugoso, asimétrico, con una fosa basal que se continúa en el surco central, dos locular y dos seminado. Lo integra la sección de igual nombre (Fig. 12, G).

B-Subtipo *Nashia*. Drupa dipirénica. Integrado exclusivamente por el género de igual nombre (Fig.12, I).

2-Tipo *Lippia*. Esquizocarpio subhemisférico o subcilíndrico, con cáliz persistente y que se separa en la madurez en dos mericarpios individuales (Fig.12, I). En él se distinguen dos subunidades:

A-Subtipo *Lippia*. Esquizocarpio subhemisférico o subcilíndrico de escasa longitud y sin rostro. Lo integran, además, *Phyla* y *Aloysia* (Fig. 12, B y C).

B-Subtipo *Stachytarpheta*. Esquizocarpio subcilíndrico, alargado y rostrado. Lo integra, además, *Bouchea* (Fig. 12, D y E).

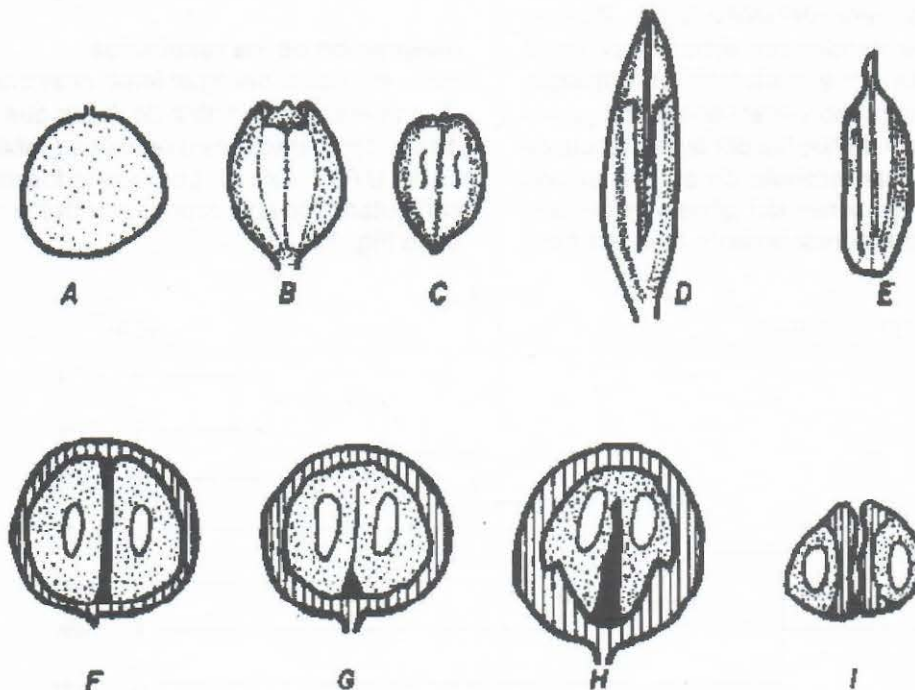


Fig.12. Dibujos esquemáticos de los principales caracteres morfoanatómicos del fruto. A-E, Aspecto externo: A- *Lantana*. B-C -*Phyla*. B- Fruto rodeado por el cáliz persistente. C- Fruto libre del cáliz. D- *Bouchea*, fruto maduro dentro del cáliz. E- *Stachytarpheta*, fruto libre del cáliz. F-I, Anatomía: F-H- Frutos drupáceos. F- *Nashia*, sección transversal. G- *Lantana* sect. *Calliorea*s, corte longitudinal. H- *Lantana* sect. *Lantana*, corte longitudinal. I- Fruto esquizocárpico en corte transversal

La tribu ha alcanzado tal diversidad carpológica mediante las modificaciones que se produjeron en la textura del pericarpio y la concrecencia progresiva entre sus partes integrantes. Sí ha quedado claro que en ella el carpelo exterior aborta, y la separación entre las pirenas o mericarpios se debe al canal central que separa las secciones enrolladas del carpelo fértil. La tendencia a la concrecencia entre ambas partes condicionó la transformación de los esquizocarpios en drupas, lo cual pudo llevarse a cabo simultáneamente en más de una línea evolutiva (Sanders, 1987) y trajo como resultado un complejo parafilético que, desde el punto de vista sistemático, ha quedado dividido en cuatro géneros.

La morfo-anatomía de los representantes cubanos indica una clara divergencia evolutiva cuyas líneas difieren por los detalles internos de la drupa. Las formas más arcaicas aparecen en *Nashia*, donde las pirenas están todavía independientes, aunque el pericarpio las mantiene coherentes. Las más progresivas se alcanzan en *Lantana*, género cuya progresión permite, además, constatar diferentes grados de progresión en dicha tendencia.

Según Troncoso (1974), la sección *Sarcolippia* de Brasil y Paraguay meridional, posee sus pirenas separadas por un lóculo central huero y se disocian fácilmente ante la presión por desgarramiento del mesocarpio. A pesar de su primitivismo, se le mantiene su status taxonómico porque difiere de *Lippia* por el pericarpio que, aunque tenue, es claramente carnoso y mantiene la integridad del fruto en la madurez y de *Nashia* por la existencia de ese lóculo central lagunar, además de su distribución geográfica. En otras secciones del género la cavidad central se va haciendo progresivamente más estrecha

hasta quedar reducida a un surco central en *Callioreas* y *Ritidocamara* y desaparecer totalmente en *Lantana*.

En esta última sección aparece un tercer lóculo estéril, ajeno a la concrecencia entre las pirenas y que no tiene precedentes en la anatomía del gineceo. Este sólo puede ser interpretado como la consecuencia de la separación entre los extremos del carpelo, en la parte inferior del ovario, durante el engrosamiento de sus paredes que se produce con posterioridad a la fecundación.

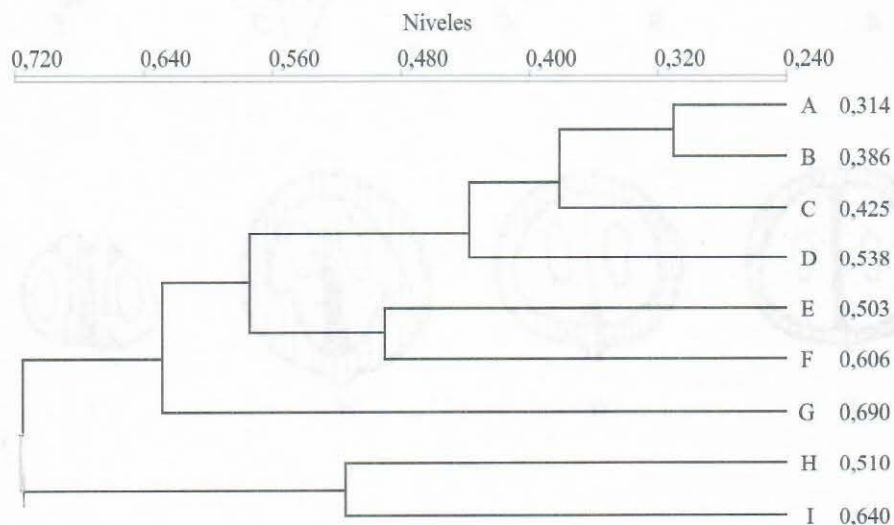
La Semilla

Las observaciones realizadas demostraron que las semillas son todas muy uniformes en su constitución, pequeñas, aovadas, de testa fina, (a veces algo membranosa y en general poco resistente), embrión recto, radícula breve y carecen de endospermo. Existen tantas como lóculos en el fruto, excepto en la sección *Lantana* del género homónimo.

Al menos en Cuba, la ausencia de endospermo puede utilizarse en la caracterización de la tribu, lo que coloca a los géneros autóctonos en la posición más progresiva con relación a los que sí poseen endospermo, detalle más frecuente en otras subfamilias de *Verbenaceae* que acumulan mayor cantidad de caracteres en estado plesiomórfico (*Viticoideae* y *Caryopteridoideae*).

Integración de los resultados

Para el cálculo del ligamiento promedio no ponderado se confeccionó la matriz de datos que refleja el estado de los 155 caracteres evaluados (Tabla I) en cada una de las UTO (Tabla II). Los resultados del procesamiento computarizado aparecen resumidos en el dendrograma de la Fig. 13.



LEYENDA:

A-Lantana sect. *Lantana*. B-Lantana sect. *Callioreas* ser. *Callioreas*. C-Lantana sect. *Callioreas* ser. *Involucrata*+e. D-Nashia. E-Lippia. F-Phyla. G-Aloysia. H-Bouchea. I-Stachytarpheta. Paquete de programas NTSYS. Ligamiento promedio no ponderado (técnica Q).

Fig.13. Dendrograma de las relaciones fenéticas.

Obsérvese la existencia de dos grupos. El más pequeño, en la parte inferior izquierda, integrado por *Stachytarpheta* y *Bouchea*. En el otro, se distinguen, a su vez, subgrupos: *Aloysia*, quien se aparta radicalmente de los demás, luego *Lippia* y *Phyla*, cuya afinidad ha sido reconocida tradicionalmente, y finalmente, *Nashia* y *Lantana* con las secciones, y series de este último.

Implicaciones taxonómicas

La estructura del fenograma no confirma la segregación de la tribu propuesta por Caro (1982). Si bien los taxones con drupas están próximos, los que tienen esquizocarpios conforman un grupo muy heterogéneo y sus integrantes están más cercanos a los anteriores que entre sí. Queda claro que la tendencia a la aparición de frutos con mesocarpio carnoso no fue generalizada, sino que se presentó en una parte de las estirpes. Evidentemente, las características carpológicas no son representativas de la totalidad de los caracteres con valor diagnóstico y por tanto no deben ser tomadas unilateralmente para la sistematización.

Resulta más acertado continuar tratando la tribu en el sentido amplio que le dio Briquet (1895) y estudiar la posibilidad (generalizando este estudio al resto de sus integrantes en el mundo) de proponer una nueva agrupación de los géneros en subtribus.

Hay evidencias de que *Aloysia* y *Phyla* difieren, fenéticamente, lo suficiente de *Lippia*, como para que sean considerados como géneros independientes.

Los resultados tampoco respaldan el tratamiento infragenérico que le dio Briquet (1895) a *Lantana*, pues hay mayor afinidad fenética entre series de secciones distintas que entre las pertenecientes a una misma.

A la luz de estos resultados, proponemos la siguiente clave analítica para diferenciar los géneros, secciones y series cubanas:

- 1+ Inflorescencias en racimos axilares con flores verticiladas.....Género *Aloysia*.
- 1- Inflorescencias en espigas o capítulos, axilares o terminales, flores alternas o compactadas.....2
- 2+ Inflorescencias en espigas apicales o subapicales.....3
- 2- Inflorescencias en espigas o capítulos axilares.....4
- 3+ Raquis foveolado, flores con dos estambres fértiles y dos estaminodios.....Género *Stachytarpheta*.
- 3- Raquis no foveolado, flores con cuatro estambres fértiles.....Género *Bouchea*.
- 4+ Fruto en drupa.....5
- 4- Fruto en esquizocarpio.....8
- 5+ Fruto con dos pirenos uniloculares.....
-Género *Nashia*.

- 5- Fruto con solo un pireno, dos-tres-locular (Género *Lantana*).....6
- 6+ Fruto con dos lóculos fértiles y un tercero huero. Corola que varía su color a lo largo de la ontogenia desde amarillo o anaranjado a rosado o rojo púrpura.....Sección *Lantana*.
- 6- Fruto con sólo dos lóculos fértiles. Corola morada o blanca a lo largo de toda su ontogenia (Sección *Calliorea*).....7
- 7+ Inflorescencias inicialmente en cabezuelas que se alargan progresivamente con la edad hasta convertirse en espigas compactadas.....Serie *Calliorea*.
- 7- Inflorescencias en capítulos que se alargan poco o nada a lo largo de la ontogenia.....Serie *Involucratae*.
- 8+ Hierbas leñosas, postradas, con pelos malpigiáceos (ramificados en forma de T) en hojas y ramas jóvenes.....Género *Phyla*.
- 8- Arbustos leñosos, erguidos, sin pelos malpigiáceos en hojas y ramas jóvenes)Género *Lippia*.

RECOMENDACIONES

Un análisis regional de este tipo, no permite arribar a conclusiones taxonómicas definitivas. Es necesario extenderlo a todos los representantes de la tribu a nivel mundial y utilizar el cladismo para evaluarla también la filogenia.

BIBLIOGRAFIA

Barthlott W. 1990. Scanningelectron microscopy of the epidermal surface in plants. Syst. Asso. 41: 69-94.

Bentham G et Hooker J. 1876. Genera plantarum 2 (2): 1131-1160.

Botta S. 1979. Las especies argentinas del género *Aloysia* (*Verbenaceae*). Darwiniana 22(1-3): 67-108.

Briquet J. 1895. Verbenaceae. En: Engler u. Prantl, Die natürlich. Pflanzenfamilien IV (3-a): 132-182.

Cantino F. 1990. The phylogenetic significance of stomata and trichomes in the *Labiatae* and *Verbenaceae*. J. Arnold Arbor. 71: 323-370.

Caro J. 1982. Sistematización del género *Acantholippia* Grisebach (*Verbenaceae*) en las especies de la flora Argentina. Dominguezia 3: 1-31.

Dilcher D. 1974. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. The Botanical Review 40 (1): 1-57.

Dizeo de Strittmatter C. 1973. Nueva técnica de diafanización. Bol. Soc. Argentina Bot. XV(1): 126-129.

Gill L and Nyawuanee H. 1990. Phylogenetic and

- systematic value of stomata in Bicarpelatae (Bentham et Hooker *sensu stricto*). Feddes Repertorium 101(9-10): 453-498.
- Heslop-Harrison J. 1976. Amos memorial lecture. A new look at the pollination. Rep. E. Malling Res. Stn. for 1975: 141-157.
- Heslop-Harrison J and Shivanna K. 1977. The receptive surface of the angiosperm stigma. Ann. Bot. 41: 1233-1258.
- Hickey L and Wolfe J. 1975. The basis of Angiosperm phylogeny vegetative morphology. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 538-539.
- Inamdar J. 1969. Epidermal structure and ontogeny of stomata in some *Verbenaceae*. Ann. Bot. 33: 55-66.
- Junell S. 1932. Zur gynoceummorphologie und systematik der verbenaceen und labiaten. Symb. Bot. Upsal. 4: 1-217.
- Mathur C & Monan-Ram H. 1980. Significance of petal colours in trips pollinated *Lantana camara* L. Ann. Bot. 42: 1473-1492.
- Méndez I. 1993. La tribu *Lantaneae* (*Verbenaceae*) en Cuba. Fontqueria 36 : 245-251.
- Méndez I y Ramos J. 1993. Fitogeografía de las *Verbenaceae* de Cuba. Fontqueria 36: 439-450.
- Metcalf C & Chalk L. 1979. Anatomy of the dicotyledons. Oxford. Pant, D. & P. Kidway (1964): The diversity in the development and organization of stomata in *Phyla nodiflora* Mich. Curr. Sci. 33: 653-666.
- Parrot E & Hubert H. 1922. Sur quelques particularités histologiques que l'ont observé dans le petiole et la feuille des *Verbenacées*. Trav. Lab. Mat. Paris 14: 71-89.
- Raj B. 1983. The pollen morphology of *Verbenaceae*. Paleobot. Palynol. 39(3-4): 343-422.
- Sabins T. 1921. Physiological anatomy of the plants of the Indian Desert. J. Indian Bot. Soc. 1: 65-72.
- Sandesrs. 1987. Taxonomic significance of chromosome observation in caribbean species of *Lantana* (*Verbenaceae*)
- Schauer J. 1847. *Verbenaceae*. In: A. P. De Candolle, Podromus systematis naturalis Regni Vegetabilis, 11: 522-700.
- Sebsebe D and Puff Ch. 1989. Observation on *Lippia carviadora* Meikle, a dioceus members of the *Verbenaceae*. Beitr. Biol. Pflanzen 64: 221-230.
- Sinha S & Sharma A. 1984. *Lantana camara* L. - a review. Fedd. Rep. 95(9-10): 621-633.
- Spies J. 1984. A cytotoxic study of *Lantana camara* (*Verbenaceae*) from South Africa. S. Afr. J. Bot. 3(4): 231-250.
- Troncoso N. 1974. Los géneros de *Verbenaceae* de Sudamérica extratropical. Darwiniana 18(3/4): 295-412.
- Recibido:** 27 de febrero de 1998
Direcc. del autor: Dpto. Biología, ISP "José Martí", Camagüey-6, CP-74670, Cuba.

Tabla I: Caracteres utilizados en el análisis fenético

Carácter	Estado
Caracteres vegetativos	
1-Hábito de crecimiento	1-Arbustos perennes. 2-Hierbas perennes. 3-Arbustos o hierbas anuales o bianuales.
2-Disposición de las hojas	1-Opuestas. 2-Verticiladas. 3-Opuestas o fasciculadas. 3-Opuestas o alternas. 5-Opuestas o verticiladas.
3-Hojas, forma de la base	1-Aguda a decurrente. 2-Decurrente. 3-Aguda.
4-Hojas, forma del ápice	1-Agudo. 2-Obtuso. 3-Agudo, emarginado o redondeado. 4-Agudo u obtuso.
5-Hojas, forma de la lámina	1-Ovada. 2-Lanceolada. 3-Lineal-lanceolada u ovada.
6-Hoja, forma del margen	1-Serrado. 2-Crenado o aserrado. 3-Entero y revoluto. 4-Entero o eroso.

Tabla I: Caracteres utilizados en el análisis fenético (continuación)

Epidermis foliar

7-Haz, paredes anticlinales de las células	1-Rectas. 2-Onduladas o casi rectas. 3-Onduladas.
8-Envés, paredes anticlinales	1-Rectas. 2-Onduladas o casi rectas. 3-Onduladas.
9-Haz, ornamentación paredes anticlinales	1-Ausente. 2-Presente conspicua 3-Presente inconspicua.
10-Envés, ornamentación paredes anticlinales	1-Ausente. 2-Presente conspicua. 3-Presente inconspicua.

Forma de paredes periclinales

11-Envés, tetragonales	0-Ausentes. 1-Presentes.
12-Haz, pentagonales	0-Ausentes. 1-Presentes.
13-Envés, pentagonales	0-Ausentes. 1-Presentes.
14-Haz, hexagonales	0-Ausentes. 1-Presentes.
15-Envés, hexagonales	0-Ausentes. 1-Presentes.
16-Haz, poligonales	0-Ausentes. 1-Presentes.
17-Envés, poligonales	0-Ausentes. 1-Presentes.
18-Haz, irregulares	0-Ausentes. 1-Presentes.
19-Ornamentación, paredes periclinales, haz	1-Ausente. 2-Presente conspicua. 3-Presente inconspicua
20-Ornamentación, paredes periclinales, envés	1-Ausente. 2-Presente conspicua. 3-Presente inconspicua
21-Células costales, haz	1-Poco diferentes de las ordinarias 2-Bien diferentes de las ordinarias.

Tipos de tricomas (ver clasificación en Resultados y discusión)

22-Tricomas tipo 1, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
23-Tricomas tipo 1, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
24-Tricomas tipo 2, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
25-Tricomas tipo 2, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
26-Tricomas tipo 3, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
27-Tricomas tipo 3, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
28-Tricomas tipo 4, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
29-Tricomas tipo 5, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
30-Tricomas tipo 5, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
31-Tricomas tipo 6, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
32-Tricomas tipo 7, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
33-Tricomas tipo 7, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
34-Tricomas tipo 8, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
35-Tricomas tipo 8, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
36-Tricomas tipo 9, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
37-Tricomas tipo 10, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
38-Tricomas tipo 10, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
39-Tricomas tipo 11, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
40-Tricomas tipo 11, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
41-Tricomas tipo 12, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
42-Tricomas tipo 12, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
43-Tricomas tipo 13, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
44-Tricomas tipo 13, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
45-Tricomas tipo 14, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
46-Tricomas tipo 14, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.
47-Tricomas tipo 15, haz	0-Ausentes. 1-Presentes.
48-Tricomas tipo 15, envés	0-Ausentes. 1-Presentes.

Tabla I: Caracteres utilizados en el análisis fenético (continuación)

49-Superficie del tricoma, haz	1-Lisa. 2-Verrugosa. 3-Estriada.
50-Superficie del tricoma, envés	1-Verrugosa. 2-Estriada. 3-Lisa.
Indumento	
51-Escabroso, haz	0-Ausente. 1-Presente.
52-Escabroso, envés	0-Ausente. 1-Presente.
53-Estrigoso, haz	0-Ausente. 1-Presente.
54-Estrigoso, envés	0-Ausente. 1-Presente.
55-Pubescente, haz	0-Ausente. 1-Presente.
56-Pubescente, envés	0-Ausente. 1-Presente.
57-Hirsuto, haz	0-Ausente. 1-Presente.
58-Glabro, haz	0-Ausente. 1-Presente.
59-Glabro, envés	0-Ausente. 1-Presente.
60-Pubérulo, haz	0-Ausente. 1-Presente.
61-Pubérulo, envés	0-Ausente. 1-Presente.
62-Tomentoso, envés	0-Ausente. 1-Presente.
63-Glándulas, haz	1-Ausentes. 2-Lisas.
64-Glándulas, envés	1-Ausentes. 2-Lisas. 3-Rugosas.
65-Estructuras secretoras, haz	0-Ausente. 1-Presente.
66-Posición de los estomas	1-Anfiestomáticas. 2-Hipoestomáticas.
Complejo estomático	
67-Diacítico, haz	0-Ausente. 1-Presente.
68-Diacítico, envés	0-Ausente. 1-Presente.
69-Paralelocítico, haz	0-Ausente. 1-Presente.
70-Paralelocítico, envés	0-Ausente. 1-Presente.
71-Anisocítico, haz	0-Ausente. 1-Presente.
72-Anisocítico, envés	0-Ausente. 1-Presente.
73-Anomocítico, envés	0-Ausente. 1-Presente.
74-Paracítico, haz	0-Ausente. 1-Presente.
75-Paracítico, envés	0-Ausente. 1-Presente.
76-Anfiparacítico, haz	0-Ausente. 1-Presente.
77-Hemiparacítico, haz	0-Ausente. 1-Presente.
78-Paratetracítico, haz	0-Ausente. 1-Presente.
79-Policítico, haz	0-Ausente. 1-Presente.
80-Plícítico, envés	0-Ausente. 1-Presente.
81-Nivel del estoma	1-Hundido. 2-A nivel de la superficie. 3-Elevado sobre la superficie.
Arquitectura foliar	
82-Patrón de venación secundarias	1-Craspedódromo semicraspedódromo. 2-Craspedódromo broquidódromo. 3-Camptódromo eucamptódromo.
83-Curso de la vena primaria	1-Recto. 2-Sinuoso. 3-Sinuoso y recto.
84-Angulo de divergencia venas secundarias	1-Agudo estrecho. 2-Agudo estrecho o moderado. 3-Agudo moderado y ancho
85-Variación ang. div. sec.	1-Uniforme. 2-Más agudos en nervios superiores. 3-Más agudos en nervios del centro. 4-Más agudos en nervios de la base.
86-Curso venas secundarias	1-Inf. curvadas y sup. arqueadas. 2-Todas arqueadas. 3-Todas rectas. 4-Sup. curvadas e inf. arqueadas. 5-Inf. curvadas y sup. rectas. 6-Todas curvadas.
87-Angulo unión inter venas sec.	1-Agudo. 2-Recto. 3-Obtuso. 4-Agudo y recto.
88-Venas intersecundarias	1-Simples. 2-Compuestas. 3-Simples y compuestas.

Tabla I: Caracteres utilizados en el análisis fenético (continuación)

89-Angulo origen, venas terc.	1-Recto. 2-Agudo y recto. 3-Agudo y lado admedial obtuso. 4-Recto y obtuso. 5-Agudo, recto y obtuso.
90-Angulo origen venas terc.	1-Recto. 2-Recto y obtuso. 3-Agudo, lado exmedial recto y obtuso.
91-Patrón venas terciarias	1-Ramificado transverso. 2-Ramificado transverso y recurrente retroflexo 3-Recurrente retroflexo y r. sinuoso. 4-Ramificado transverso, recurrente retroflexo y r. sinuoso 5-Ramificado transverso, recurrente cóncavo y r. sinuoso. 6-Ramificado transverso, recurrente retroflexo, r. cóncavo, r. convexo y r. sinuoso.
92-Posición venas terciarias respecto al nervio med.	1-En ángulo obtuso. 2-Obtuso y recto.
93-Disposición venas terciarias	1-Alternas. 2-Opuestas. 3-Subopuestas
94-Resolución, orden inferior de venación	1-Hasta el 7mo orden. 2-Hasta el 6to. 3-Hasta el 5to.
95-Venación marginal	1-Incompleta. 2-Formando lazos o arcos.
96-Areolación	1-Imperfecta. 2-Bien desarrollada.
97-Distribución, areolas	1-Al azar. 2-En orden estable.
98-Areola triangular	0-Ausente. 1-Presente.
99-Areola pentagonal	0-Ausente. 1-Presente.
100-Areola poligonal	0-Ausente. 1-Presente.
101-Areola redonda	0-Ausente. 1-Presente.
102-Venillas interiores	1-Ausentes. 2-Ausentes, simples, rectas y ramificadas 2 veces. 3-Ausentes, simples, curvas o ramificadas 1 vez. 4-ausentes, simples, rectas o ramificadas 1 ó 2 veces. 5-Ausentes, simples, rectas o curvas y ramificadas 2 veces. 6-simples, rectas o curvas y ramificadas 1 ó 2 veces. 7-Ausentes, simples, curvas y ramificadas 1 ó 2 veces. 0-Presentes. 1-Ausentes.
103-Depósitos secretores en la epidermis adaxial.	0-Presentes. 1-Ausentes.
104-Tamaño relativo de las células epidérmicas	1-Mayores en la epidermis adaxial. 2-Mayores en la epidermis abaxial.
105-Estratos celulares en el parénquima en empalizada	1-Solamente 1. 2-De 1 a 2.
106-Compactación del parénquima en empalizada	1-Muy compacto. 2-Con inclusiones de carbonato de sílice o drusas de oxalato.
107-Compactación del parénquima lagunar	1-Compacto o casi sin espacios intercelulares. 2-Con grandes espacios intercelulares.
108-Elementos de sostén en haces vasculares	1-Colénquima. 2-Colénquima y fibras.
109-Vaina de parénquima alrededor de las venas	1-Presentes en todos los haces. 2-Ausente en todos los haces 3-Presente sólo en algunos haces.
110-Cutícula, epidermis adaxial	1-Gruesa. 2-Fina.
111-Cutícula, epidermis abaxial	1-Gruesa. 2-Fina.
112-Estratos epidérmicos en la cara adaxial	1-Uno. 2-dos epidérmicos o uno epidérmico y otro endodérmico
113-Estratos epidérmicos en la cara abaxial	1-Uno. 2-dos epidérmicos o uno epidérmico y otro endodérmico.
114-Depósitos secretores entre los parénquimas	0-Ausentes. 1-Presentes.
Caracteres florales	
115-Inflorescencias, tipos	1-Capítulo. 2-Espiga compacta. 3-Espiga laxa. 4-Racimo.

Tabla I: Caracteres utilizados en el análisis fenético (continuación)

116-Pedúnculo floral	1-Conspicuo. 2-Breve o casi ausente. 3-Ausente.
117-Flores, disposición	1-Laxas alternas. 2-Laxas verticiladas. 3-Compactadas.
118-Raquis	1-Foveolado. 2-No foveolado.
119-Bracteolas por flor	1-Una. 2-De una a tres.
120-Inflorescencia, posición	1-Axilar. 2-Terminal. 3-Axilar o terminal.
121-Flores, color	1-Estable a través de la ontogenia. 2-Variable.
122-Cáliz, forma	1-Tubular, no comprimido lateralmente. 2-Tubular, comprimido lateralmente.
123-Cáliz, longitud	1-Corto (menor o igual a 4 mm). 2-Largo (mayor de 4 mm).
124-Cáliz, borde	1-Truncado o sinuado-dentado. 2-Subtruncado o lobulado. 3-Dentado bipartido. 4-Dentado. 5-Truncado dentado.
125-Cáliz, hendiduras en el borde	1-Dos. 2-Cuatro. 3-Cinco. 4-Dos o cuatro.
126-Cáliz, profundidad de las hendiduras	1-Poco profundas. 2-Profundas.
127-Cáliz, aspecto externo	1-Liso. 2-Dos carenado. 3-Cinco costado
128-Cáliz, simetría	1-Actinomorfo. 2-Ligeramente zigomorfo.
129-Corola, forma	1-Hipocrateriforme. 2-Subembudiforme.
130-Corola, simetría	1-Zigomorfa. 2-Subactinomorfa.
131-Corola, forma del tubo	1-Recto. 2-Arqueado.
132-Corola, limbo	1-Extendido. 2-Oblicuo.
133-Limbo, simetría	1-Bilabiado. 2-Semirregular.
134-Limbo, # de lóbulos	1-Cuatro. 2-Cinco.
135-Estambres fértiles	1-Cuatro. 2-Dos.
136-Longitud relativa, estambres superiores	1-Inclusos. 2-Exertos. 3-Inclusos o exertos.
137-Tecas, forma	1-Ovoides. 2-Oval-subcordadas. 3-Elípticas.
138-Tecas, posición relativa	1-Paralelas. 2-Divergentes y algo superpuestas.
139-Glándulas en las tecas	0-Ausentes. 1-Presentes.
140-Unión antera-filamento	1-Dorsal. 2-Basal.
141-Ovario, forma	1-Ovoide. 2-Oblongo.
142-Inserción estilo-ovario	1-Terminal. 2-Lateral.
143-Estigma, posición	1-Oblicuo o lateral. 2-Subapical. 3-Apical.
144-Gineceo, pubescencia	0-Ausente. 1-Presente.
Caracteres del fruto	
145-Pericarpio, consistencia	1-Seco. 2-Carnoso.
146-Subunidades, unión en la madurez	1-Libres. 2-Coherentes.
147-Fruto, forma	1-Hemisférica. 2-Subhemisférica. 3-Subcilíndrica.
148-Fruto, persistencia en el cáliz	1-Persistente. 2-No persistente.
149-Fruto, rostro	0-Ausente. 1-Presente.
Caracteres polínicos	
150-Grano, apertura	1-Porados. 2-Brevicolpados. 3-Colpados. 4-Colporados.
151-Exina, estructura	1-Tectada perforada. 2-Tectada imperforada.
152-Exina, procesos suprategales	0-Ausentes. 1-Presentes.
153-Ora	1-Ausente. 2-Presente.
154-Granos, tamaño relativo	1-Pequeños (axis polar < 30 μ , axis ecuatorial < 35 μ). 2-Medios (axis polar < 30 > 100 μ , axis ecuatorial < 35 > 100 μ). 3-Grandes (axis polar > 10 μ , axis ecuatorial > 100 μ).
Caracteres fitogeográficos	
155-Distribución mundial	1-Antillas. 2-Trópicos de América. 3-Trópicos de América con pocas especies en Asia y Africa.

Tabla II
Matriz de datos básicos para el análisis fenético.

UTO: 1-*Lantana* sec. *Lantana* ser. *Lantana*. 2-*Lantana* sec. *Calliorea*s. 3-*Lantana* sec. *Calliorea*s ser. *Involucratae*.
 4-*Nashia*. 5-*Lippia*. 6-*Phyla*. 7-*Aloysia*. 8-*Bouchea*. 9-*Stachytarpheta*.

Car. Estado / UTO # 1 2 3 4 5 6 7 8 9	Car. Estado / UTO
1 1 1 1 1 1 2 1 3 3	44 0 0 0 0 0 0 0 0 1
2 1 2 5 3 5 1 2 1 4	45 0 1 1 0 0 0 0 0 1
3 1 2 3 3 1 1 2 2 2	46 0 1 1 0 0 0 0 0 1
4 1 1 3 1 1 4 1 2 4	47 0 1 1 0 0 0 0 0 1
5 1 1 1 1 1 1 2 1 3	48 0 1 1 0 0 0 0 0 1
6 1 1 2 3 1 1 4 1 1	49 2 3 3 2 1 2 2 2 2
7 1 2 2 1 1 1 3 3 2	50 1 3 3 2 1 2 2 2 2
8 3 2 3 3 1 2 3 3 3	51 1 0 1 1 0 0 1 0 1
9 2 3 2 1 2 3 1 1 2	52 0 0 0 1 0 0 0 0 1
10 3 3 1 1 3 3 1 1 1	53 1 0 1 1 1 1 0 0 1
11 0 0 0 0 0 1 0 0 0	54 0 0 1 0 0 1 0 0 0
12 1 1 1 1 1 1 0 0 0	55 1 1 1 0 1 1 0 0 1
13 0 1 0 0 1 1 0 0 0	56 1 1 1 1 1 1 0 0 1
14 1 1 1 1 1 1 0 0 1	57 0 0 0 0 1 0 0 0 0
15 0 1 0 0 1 1 0 0 0	58 0 0 0 0 0 0 0 1 0
16 0 1 1 1 1 1 0 0 1	59 0 0 0 0 0 0 1 1 0
17 0 0 0 0 1 1 0 0 0	60 0 0 0 0 0 0 0 1 0
18 1 1 1 0 0 0 1 1 1	61 0 0 0 0 0 0 0 1 0
19 1 1 2 1 2 1 2 3 1	62 1 0 1 0 1 0 0 0 0
20 1 1 1 2 2 1 2 3 1	63 2 1 2 2 2 2 2 2 2
21 1 1 2 1 1 2 2 2 2	64 2 2 2 2 2 2 2 3 2
22 1 1 1 1 0 0 1 0 0	65 0 0 0 0 1 0 0 0 1
23 0 0 0 0 1 0 0 0 0	66 2 1 2 1 2 2 1 2 2
24 0 0 0 0 1 0 0 1 0	67 1 0 0 0 0 0 0 1 1
25 0 0 1 0 0 0 1 0 0	68 0 0 0 0 1 1 0 1 1
26 0 1 0 0 1 0 0 0 0	69 1 0 0 0 1 1 0 1 1
27 1 0 0 0 0 0 1 0 0	70 1 0 0 1 1 1 0 1 1
28 0 1 1 0 0 0 0 0 0	71 1 0 0 0 0 0 0 0 0
29 0 0 0 0 1 0 0 1 0	72 0 0 0 1 1 1 0 0 1
30 0 1 1 1 0 0 0 1 0	73 0 0 1 1 1 0 0 0 0
31 0 1 1 0 1 0 0 0 0	74 0 0 0 0 1 0 0 0 0
32 0 0 1 0 1 0 0 0 0	75 0 0 0 0 0 0 1 0 0
33 0 1 1 0 0 0 0 0 0	76 0 0 0 0 1 0 0 0 0
34 0 0 1 0 0 0 0 0 0	77 0 0 0 0 1 0 0 0 0
35 0 1 1 0 1 0 0 1 0	78 0 0 0 0 0 1 0 0 0
36 1 0 0 0 0 0 0 0 0	79 0 0 0 0 0 1 0 0 0
37 0 0 0 0 0 1 0 0 0	80 0 0 0 0 0 0 1 0 0
38 0 0 0 0 0 1 0 0 0	81 3 2 1 2 1 1 3 3 1
39 0 1 0 0 1 0 0 0 1	82 1 1 2 2 3 1 2 1 1
40 0 0 0 0 1 0 0 0 0	83 1 1 2 1 1 3 1 1 3
41 0 0 0 0 0 0 0 0 1	84 1 1 1 3 1 1 4 3 1
42 0 0 0 0 0 0 0 0 1	85 2 2 3 2 1 1 1 4 1
43 0 0 0 0 0 0 0 0 1	86 1 2 1 6 3 5 2 4 4

Tabla II
Matriz de datos básicos para el análisis fenético.(Continuación)

Car. #	Estado / UTO	Car. #	Estado / UTO
1	2	3	4
5	6	7	8
9			
87	114413424	137	111111123
88	321321322	138	111111112
89	152115243	139	111000000
90	111212213	140	111122211
91	213141566	141	111111122
92	112122221	142	111111211
93	121213211	143	111111223
94	122132311	144	111111211
95	112222222	145	222211111
96	112111111	146	222211111
97	112111111	147	111122333
98	000100010	148	222211111
99	111001100	149	000000011
100	001000001	150	444442413
101	000101000	151	111111112
102	654713287	152	000000001
103	000100101	153	1111112131
104	112112111	154	222212133
105	221222211	155	333132222
106	111111211		
107	211121122		
108	111111211		
109	111231211		
110	111112111		
111	112222222		
112	122111211		
113	122111111		
114	001000000		
115	121222433		
116	333333123		
117	333333211		
118	222222221		
119	111111121		
120	111111322		
121	211111111		
122	111122112		
123	111111122		
124	111233445		
125	111142232		
126	111111211		
127	111122133		
128	111111221		
129	111111121		
130	111111211		
131	111111122		
132	111122111		
133	111111222		
134	111111122		
135	111111112		
136	111131211		