ANATOMÍA DE HOJA Y TALLO DE VERBENACEAE MEDICINALES EMPLEADAS EN MÉXICO

ERIKA VIRIDIANA CALZADA-SÁNCHEZ¹, SILVIA AGUILAR-RODRÍGUEZ^{1,4},
MA. EDITH LÓPEZ-VILAFRANCO² Y ABIGAIL AGUILAR-CONTRERAS³

¹Unidad de Morfología y Función, Facultad de Estudios Superiores Iztacala,
Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, Estado de México, México

²Herbario IZTA, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México,
Tlalnepantla, Estado de México, México

³Herbario IMSSM, Centro Médico Nacional Siglo XXI, Instituto Mexicano del Seguro Social, México, D.F.

⁴Autor para la correspondencia: siagro@campus.iztacala.unam.mx

Resumen: Actualmente *Aloysia triphylla*, *Lantana camara*, *Lippia dulcis*, *Verbena bipinnatifida*, *V. carolina* y *V. litoralis*, se encuentran en lista de espera para su inclusión en la Farmacopea Herbolaria de los Estados Unidos Mexicanos. Con la finalidad de contribuir a dicha incorporación y a su identificación, en el presente estudio se compararon caracteres morfo-anatómicos de la hoja, tallo y ramas, de estas seis especies de Verbenaceae empleadas en la medicina tradicional mexicana. Se reconocen dos tipos de tricomas simples y nueve glandulares capitados, estos varían en el número y tamaño de células del pedúnculo y número de células de la cabeza. Caracteres anatómicos foliares distinguen notablemente a *A. triphylla* de las demás especies. La forma de la hoja, la combinación de tipos de tricomas glandulares y las características anatómicas de la vena media y el pecíolo son las de mayor valor diagnóstico.

Palabras clave: *Aloysia*, anatomía vegetal, *Lantana*, *Lippia*, plantas medicinales, *Verbena*.

Abstract: Currently, *Aloysia triphylla*, *Lantana camara*, *Lippia dulcis*, *Verbena bipinnatifida*, *V. carolina*, and *V. litoralis*, are in the waiting for list to be included in the Herbal Pharmacopoeia of the United Mexican States. In order to contribute for incorporation and identification of these species, in this study, anatomical vegetative characters, leaf and stem, of these six Verbenaceae used in Mexican traditional medicine, were compared. Two types of simple and nine capitate glandular trichomes are recognized. Glandular trichomes vary in number cells and size in the stalk, as well as in number cell in the head. Leaf anatomical characters of *A. triphylla* differ from the other species. The lamina shape, combination of types of glandular trichomes and anatomical features in midrib and petiole are the ones with higher diagnostic value in species recognition.

Key words: *Aloysia*, *Lantana*, *Lippia*, medicinal plants, plant anatomy, *Verbena*.

Verbenaceae es una familia que incluye varias especies de valor medicinal (Aguilar *et al.*, 1994, CPFEUM, 2013). Seis se encuentran incluidas en la relación de especies de uso terapéutico popular de la Extrafarmacopea de la Farmacopea Herbolaria los Estados Unidos Mexicanos (FHEUM): *Aloysia triphylla* Royle (Té cedrón), *Lantana camara* L. (Cinco negritos), *Lippia dulcis* Trev. (Hierba dulce), *Verbena bipinnatifida* Nutt. (Moradilla), *Verbena carolina* L. (Verbena) y *Verbena litoralis* Kunth (Verbena). Los caracteres empleados en su determinación se basan principalmente en la flor y tipo de inflorescencia, además de la forma de su hoja y forma de vida (Bailey, 1924; Gibson,

1970; Calderón de Rzedowski y Rzedowski *et al.*, 2001; Rzedowski y Rzedowski, 2002). El valor de los caracteres anatómicos en la diferenciación de algunas Verbenaceae se ha reconocido en las obras de Metcalfe y Chalk (1950) y Munsif *et al.* (2007), quienes describen la anatomía foliar y caulinar de diversas especies. Otros trabajos han abordado el desarrollo epidérmico y de las células secretoras (Inamdar, 1969; Moura *et al.*, 2005), tipos de cristales (Mathew y Shah, 1984) y morfología e histoquímica de tricomas (Combrinck, 2006). Estudios anatómicos en Verbenaceae también se han realizado con la finalidad de contribuir a tener control de calidad de las especies con uso medicinal y aportar datos

a farmacopeas en Sudamérica (Bonzani *et al.*, 1997, 2003; Albrecht *et al.*, 2005, 2007; Andersen *et al.*, 2006; Gattuso *et al.*, 2008; Passos *et al.*, 2009). *Lantana camara* es la especie más estudiada en este campo, mientras que para *A. triphylla* y *V. bipinnatifida* sólo se registra un trabajo (Munsif *et al.*, 2007) y para *L. dulcis*, *V. carolina* y *V. litoralis* no se reconocen estudios anatómicos. Uno de los requisitos para que las seis especies de Verbenaceae referidas en la Extrafarmacopea sean incluidas en la FHEUM, es tener información confiable de su morfo-anatomía que contribuya a su identidad y control de calidad. En el presente trabajo se han planteado las siguientes preguntas: ¿existen caracteres morfo-anatómicos de la hoja que permitan distinguir entre las especies de Verbenaceae registradas en la Extrafarmacopea de la FHEUM?, ¿qué caracteres anatómicos del tallo y ramas aportan información para distinguirlas?, ¿qué caracteres son diacríticos y cuáles son comunes entre ellas? Con base en ello, se han planteado los objetivos de describir y comparar la morfo-anatomía de hoja, tallo y rama, de seis especies de Verbenaceae registradas en la Extrafarmacopea de la FHEUM y elaborar una clave para su identificación.

Materiales y métodos

Obtención de especímenes. Los tallos, ramas y hojas maduras de 23 individuos, se obtuvieron de ejemplares herborizados de la colección científica del herbario IZTA, de mercados y de jardines particulares (Cuadro 1). El material colectado se encuentra depositado en la colección etnobotánica del Herbario IZTA y del Herbario IMSSM.

Morfología foliar. Debido a que el tamaño, la forma y la textura son caracteres que apoyan significativamente en el reconocimiento de las especies, se examinaron algunos caracteres morfológicos de las hojas de los ejemplares estudiados. También se revisaron datos acerca del hábito y tamaño del individuo para cada especie. Para ello se tomaron como

base las descripciones de Bailey (1924), Gibson (1970) y Calderón de Rzedowski y Rzedowski *et al.*, (2001).

Trabajo de laboratorio. *Aloysia triphylla* y *Lantana camara* son arbustos de hasta de 3-4 m de alto con diámetros en sus tallos de 8-10 cm. Por ello, solo se procesaron las ramas de ambas especies, que es la parte del eje que se emplea en la terapéutica tradicional. El material herborizado se hirvió en una solución de glicerina-agua (1:1) hasta que alcanzó su completa hidratación, posteriormente se lavó en agua corriente. Todo el material se fijó en una solución de formaldehído al 37% (10 ml)-ácido acético glacial (5 ml)-etanol 95% (50 ml)-agua destilada (35 ml) (FAA; Ruzin, 1999), durante 2-7 días; después se lavaron en agua destilada. Empleando una navaja de afeitar se realizaron cortes finos en sección transversal de la parte media-basal del tallo, en las tres especies de *Verbena* y *Lippia dulcis*, que son hierbas perennes, y en las ramas de *A. triphylla* y *L. camara*. Para la hoja, las secciones se obtuvieron de la parte media de la lámina foliar y del pecíolo. Los tejidos se diafanizaron y posteriormente se tiñeron y montaron en gelatina glicerina, teñida con safranina o con cristal violeta (Aguilar-Rodríguez, 1998). Otras muestras se sometieron a la técnica histológica de inclusión en parafina (Ruzin, 1999); se obtuvieron cortes transversales de 15 µm de grosor empleando un micrótomos de rotación; la tinción de los tejidos se realizó con safranina-verde rápido (Johansen, 1940) y se montaron en resina sintética. Para las observaciones y mediciones se empleó el analizador de imágenes NIS-elements BR 2.33 (Nikon Corporation, 1991-2006). Las descripciones anatómicas se realizaron de acuerdo a Metcalfe y Chalk (1950), y Fahn (1985). Los dibujos de hoja y tallo se elaboraron empleando el programa Corel Draw Essential Edition 3 (Corel Corporation, EEUU). Para evidenciar las diferencias entre los tricomas se elaboraron modelos que permitieron caracterizarlos (Figura 1A). Los modelos no están elaborados a escala, pero se proporciona información sobre sus dimensiones en el cuadro 3.

Cuadro 1. Números de colecta y procedencia de las especies de Verbenaceae estudiadas.

Especies	Ejemplares estudiados
<i>Aloysia triphylla</i> Royle	Distrito Federal: Flores, Linares, Bye 68 (IZTA). Estado de México: J. R. Camacho 69 (IZTA); Orozco V.M. 130 (IZTA). Jalisco: Morales Moreno A. 77 (IZTA). Puebla: Chino V.S. y Jáquez R.P. 32 (IZTA).
<i>Lantana camara</i> L.	Estado de México: M. Magdalena Torres Zúñiga 437 (IZTA); Aguilar S. s/n (IZTA). Guanajuato: Erin Estrada Lugo 233 (IZTA). Puebla: Espadas-Zita 669. Oaxaca: Martínez C. Guadalupe 29 (IZTA); Calzada J. Ismael 22894 (IZTA).
<i>Lippia dulcis</i> Trev.	Chiapas: E. Ventura-E. López 1507 (IZTA). Distrito Federal: Maldonado R., Servín R. Soto, A., Hurtado S. s/n (IZTA). Puebla: Victoria Aguirre, Ma. Edith López V. 218 (IZTA).
<i>Verbena bipinnatifida</i> Nutt.	Estado de México: D. Rodríguez 70 (IZTA); E. Ventura V. 52 (IZTA); Alonso Eguía-Lis. P., Fragoso Silva M. 603 (IZTA); Judith Nuñez Reynoso 1814 (IZTA). Chiapas: Ma. Concepción Tellez H., Lilia Vázquez G. 65 (IZTA). Hidalgo: Rangel S. 112 (IZTA).
<i>V. carolina</i> L.	Distrito Federal: Calzada-Sánchez E. s/n (IZTA, IMSSM). Estado de México: May Alfaro Erik 24 (IZTA); Judith E. Núñez Reynoso 1847 (IZTA); Aguilar S. s/n (IZTA).
<i>V. litoralis</i> Kunth	Estado de México: Romero-Rojas 1754 (IZTA). Puebla: Ph. Lamy 88, L. Rico 136, M.A. Martínez A. 1856 (IZTA). Querétaro: M.E. Rangel 361.

Figura 1. A) Modelos de 11 tipos de tricomas encontrados en seis especies de Verbenaceae (**Su** = simple unicelular; **Sb** = simple bicelular; **Gc1** = glandular sésil con cabeza 1-celular; **Gp1c1** = glandular con pedúnculo 1-celular y cabeza 1-celular; **Gp1c2** = glandular con pedúnculo 1-celular y cabeza 2-celular; **Gp2c2** = glandular con pedúnculo 2-celular y cabeza 2-celular; **Gc4** = glandular sésil con cabeza 4-celular; **Gp1c4** = glandular con pedúnculo 1-celular y cabeza 4-celular; **Gp2c4** = glandular con pedúnculo 2-celular, la célula basal se encuentra inserta entre las células de la epidermis y cabeza 4-celular; **GpL2c4** = glandular con pedúnculo largo 2-celular, la célula basal es más larga que la del cuello y cabeza 4-celular; **Gp3cM** = glandular con pedúnculo 3 celular, la célula basal es larga y cabeza multicelular. B-F) Tricomas simples y glandulares en hojas. B) GpL2c4 en *Verbena bipinnatifida*. C) Su en *V. carolina*, base de células epidérmicas abutadas que se ordenan radialmente (flecha). D) Gp2c4 en *V. bipinnatifida*. E) Gc1 en *Lippia dulcis*. F) Gp1c2 en *Lantana camara*.

Cuadro 2. Morfología foliar de seis especies de Verbenaceae

Especie	Hábito/ Tamaño(m)	Hoja						
		Forma	Largo (cm)	Ancho (cm)	Lámina Ápice	Base	Borde	Pecíolo Tamaño (cm)
<i>Aloysia triphylla</i>	arbusto/hasta 3	lanceolada	1.5-7	0.6-2	agudo	cuneada	liso-dentado	0.2-0.5
<i>Lantana camara</i>	arbusto/1-3	ovada a oblonga-ovada	2-12	0.5-6	agudo- redondeado	cuneada a cordada-obtusa	crenado- aserrado	0.3-1.2
<i>Lippia dulcis</i>	hierba perenne/ hasta 0.40	ovada	1-6	0.5-1.5	agudo- acuminado	cuneada	crenado- serrado	0.5-1.5
<i>Verbena bipinnatifida</i>	hierba perenne/ hasta 0.40	tripartidas a pinnatifidas o bipinna-tífidas; segmentos linear- oblongos	2-6	0.4-4	agudo	cuneada	ligeramente revoluto	0.2-0.5(7)
<i>V. carolina</i>	hierba perenne/ hasta 0.70	oblonga, oblongo- lanceolada, elíptica	2.7-8(12)	0.8-3	agudo, obtusos	cuneada	serrado	--
<i>V. litoralis</i>	hierba perenne/ hasta 1	lanceolada- oblonga	3-10	0.6-3	agudo	cuneada	serrado	--

Resultados

En el cuadro 2 se muestra el hábito, tamaño de los individuos y algunas características morfológicas de las hojas por especie. Los 11 tipos de tricomas reconocidos en hoja, tallo

y rama varían en número de células y tamaño entre los taxones (Cuadro 3), y sus características diacríticas se aprecian en los modelos de la figura 1A. Dos son simples uniseriados, estos pueden presentar una superficie verrucosa y en su base células epidérmicas abultadas que se ordenan radialmente

Cuadro 3. Tipos y tamaños de tricomas en hoja y tallo de seis especies de Verbenaceae. At = *Aloysia triphylla*, Lc = *Lantana camara*, Ld = *Lippia dulcis*, Vb = *Verbena bipinnatifida*, Vc = *V. carolina*, VI = *V. litoralis*. H = Hoja; T = Tallo. Las abreviaturas de los tricomas se corresponden con los de la Figura 1A.

Tricomas		At (µm)	Lc (µm)	Ld (µm)	Vb (µm)	Vc (µm)	VI (µm)
Su	H	75-165	125-753	125-330	134-1243	142-501	75-389
	T	30.3	147-1242	83-176	61-814	527-980	109-194
Sb	H	-----	85-548	-----	-----	-----	-----
	T	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Gc1	H	22.6-37.3	27.5-48.7	3.1-37.8	-----	-----	-----
	T	20.3-36.2	34.3-48.5	-----	-----	-----	-----
Gp1c1	H	8.0-36.3	24.4-52.3	-----	-----	-----	-----
	T	9.9-31.3	30.5-58.1	-----	-----	-----	-----
Gp1c2	H	-----	24.2-39.4	14.8-18.4	-----	-----	-----
	T	-----	24.2-43.3	60.4-94.9	-----	-----	-----
Gp2c2	H	-----	51.5	-----	-----	-----	-----
	T	-----	9.0-55.3	-----	-----	-----	-----
Gc4	H	-----	-----	-----	25.6-34.3	2.1-15	17.2-24.3
	T	-----	-----	-----	18.6-24.6	16.9-28.1	14.8-29.4
Gp1c4	H	-----	-----	-----	19.1-25.5	15.5-22.5	31.4-45.6
	T	-----	-----	-----	17.5-27.8	16.9-31	31.7-54.3
Gp2c4	H	-----	-----	-----	5.4-37.8	18.7-41.1	26.04-44.51
	T	-----	-----	-----	-----	22.8-32.8	33.9-41.6
GpL2c4	H	-----	-----	-----	60.5-93.8	-----	120-181
	T	-----	-----	-----	-----	-----	33.9-41.63
Gp3cM	H	-----	28.6-66.2	-----	-----	-----	-----
	T	-----	248-389	-----	-----	-----	-----

Figura 2. Hojas en vista superficial y transversal. A) Estomas anomocíticos con células subsidiarias estriadas en la superficie abaxial en *Aloysia triphylla*. B) Mesófilo bifacial en *A. triphylla*. C) Estomas anomocíticos en *Verbena litoralis*. D) Mesófilo bifacial en *V. carolina*.

(Figura 1C). El resto (9) corresponde a los glandulares capitados, sésiles, o con pedúnculo y cabeza que varían en el número de células (Figura 1B, D-F). En las descripciones se señalan sus abreviaturas.

Aloysia triphylla. Lámina foliar: En vista superficial, células de ambas epidermis con paredes anticlinales ligeramente sinuosas a rectas; estomas anomocíticos, con células subsidiarias estriadas en la superficie abaxial (Figura 2A). Con tres tipos de apéndices epidérmicos: Su, Gc1 y Gp1c1. En sección transversal, cutícula delgada, lisa en la superficie adaxial y crenada en la abaxial; epidermis simple, las paredes tangenciales externas más gruesas que las internas, estomas hipostomáticos, algunos se elevan ligeramente sobre la epidermis (Figura 2B), con cámaras subestomáticas; mesófilo bifacial, el parénquima en empalizada formado por 2-3 estratos de células con paredes delgadas y rectas, el parénquima esponjoso de 3-5 estratos, con células de forma irregular, dispuestas de manera laxa. A veces con columnas de parénquima que se proyectan desde la superficie adaxial hacia el mesófilo, asociadas a venas secundarias (Figura 2B).

Vena media (Figura 3A): Forma una cresta prominente hacia la superficie abaxial, contorno redondeado. Cutícula lisa en ambas superficies, o ligeramente crenada en la abaxial, con los tres tipos de tricomas reconocidos para la lámina. En sección transversal ambas epidermis simples. Por debajo de la epidermis adaxial, colénquima angular, con 1-4 estratos de células. Tejido vascular formando un arco, rodeado total o parcialmente por una banda de esclerénquima (Figura 3A). Por debajo, 2-6 estratos de parénquima con drusas escasas, pequeñas (7 µm), enseguida 1-2 estratos de células de colénquima angular.

Pecíolo (Figura 3G): En sección transversal, de forma circular-ovalada, con dos alas prominentes. Tejido vascular en forma de arco continuo, con haces vasculares accesorios en sus extremos, dos centrales alargados tangencialmente; esclerénquima rodeando al tejido vascular. El extremo distal de cada ala con un haz vascular accesorio.

Ramas: En sección transversal, de forma circular a hexagonal (Figura 4A); cutícula delgada, lisa a ligeramente crenada; tres tipos de tricomas como los descritos para la hoja. Epidermis simple, con paredes tangenciales engrosadas. En

Figura 3. Vistas transversales de venas medias (A-F) y pecíolos (G-L) de seis especies de Verbenaceae. A, G) *Aloysia triphylla*. Se muestran los haces vasculares accesorios (flecha). B, H) *Lantana camara*. C, I) *Lippia dulcis*. D, J) *Verbena bipinnatifida*. E, K) *V. carolina*. F, L) *V. littoralis*.

el córtex, colénquima lagunar de una capa, mejor desarrollado en los ángulos del tallo, con 5-9 estratos, el clorénquima formado por células isodiamétricas. Por debajo, una banda continua de un sólo estrato de células parenquimáticas,

seguida de paquetes de esclerénquima más evidentes en los ángulos del eje (Figura 4A, G). Floema secundario en ocasiones con cristales prismáticos en el parénquima axial. Xilema secundario con porosidad difusa, vasos solitarios o

agrupados en cadenas radiales (Figura 4G). Médula parenquimatosa amplia o reducida, de forma circular o irregular y bordes ondulados, con un canal central (Figura 4A).

Lantana camara. Lámina foliar: En vista superficial, células de ambas epidermis con paredes anticlinales sinuosas; estomas anomocíticos, escasos diacíticos, anfiestomáticos. Con siete tipos de apéndices epidérmicos: Su, Sb, Gc1, Gp1c1, Gp1c2, Gp2c2 (Figura 1F) y Gp3cM (Figura 1A; Cuadro 3). En sección transversal, cutícula delgada y lisa; epidermis simple, las paredes tangenciales externas más gruesas que las internas, algunos estomas se elevan ligeramente sobre ambas superficies de la epidermis; mesofilo bifacial, el parénquima en empalizada formado por dos estratos de células con paredes delgadas y rectas, el parénquima esponjoso de tres estratos, con células de forma irregular, dispuestas de manera laxa. Venas secundarias rodeadas por células de parénquima. Vena media (Figura 3B): Forma una cresta prominente hacia la superficie abaxial, contorno semicircular. Cutícula lisa a ligeramente crenada en ambas superficies, con tricomas Su en ambas superficies. En sección transversal, epidermis simple. Por debajo de la epidermis adaxial, colénquima angular abundante formando una protuberancia estrecha o amplia. Tejido vascular en forma de arco continuo, hasta con cuatro haces vasculares accesorios. Por debajo, 1-5 estratos de parénquima, enseguida 2-3 estratos de colénquima angular. Drusas (8 μ m) abundantes en el parénquima de toda la vena media.

Pecíolo (Figura 3H): En sección transversal, de forma circular, sin alas o con dos alas poco prominentes; tejido vascular en forma de arco continuo con haces vasculares accesorios colindantes en sus extremos y hasta diez centrales de forma circular. Con un haz vascular accesorio en el extremo distal y uno más pequeño en la base de cada ala. Drusas abundantes.

Ramas (Figura 4B): En sección transversal, de forma subcuadrangular a circular; cutícula delgada, lisa, tricomas como los descritos para la hoja, pero Sb ausentes y Su abundantes. Epidermis simple, con paredes engrosadas. En el córtex, colénquima angular, de 2-4 estratos, mejor desarrollado en los ángulos del tallo, con siete estratos (Figura 4H), el parénquima con 1-2 estratos de células isodiamétricas o ausente. Por debajo, una banda más o menos continua de esclerénquima más evidente en los ángulos, ramas más desarrolladas con peridermis y córtex ausente (Figura 4I). Xilema secundario con porosidad difusa, vasos principalmente solitarios, escasos en hileras radiales (Figura 4I). Médula parenquimatosa amplia con forma subcuadrangular en ramas jóvenes con xilema secundario poco desarrollado, reducida y circular en ramas más desarrolladas (Figura 4B).

Lippia dulcis. Lámina foliar: En vista superficial, células de ambas epidermis con paredes anticlinales sinuosas; estomas

anomocíticos en ambas superficies. Con tres tipos de apéndices epidérmicos: Su, Gc1 (Figura 1E) y Gp1c2 (Figura 1A; Cuadro 3). En sección transversal, cutícula delgada, lisa a ligeramente crenada con gránulos en algunas zonas; epidermis simple, las paredes tangenciales externas más gruesas que las internas, algunos estomas se elevan sobre ambas superficies de la epidermis; mesofilo bifacial, el parénquima en empalizada formado por 2 estratos de células con paredes delgadas y rectas, el parénquima esponjoso de 3-4 estratos, con células de forma irregular, dispuestas de manera laxa. Vena media (Figura 3C): Forma una cresta prominente hacia la superficie abaxial, contorno ligeramente elipsoidal a redondeado. Cutícula de la superficie adaxial lisa a ligeramente crenada, la abaxial crenada, granulosa en algunas áreas de ambas superficies, con los tres tipos de tricomas reconocidos para la lámina. En sección transversal, epidermis simple. Por debajo de la epidermis 3-7 estratos de colénquima angular, formando una protuberancia que varía en tamaño. Tejido vascular en forma de arco continuo. Por debajo, 3-4 estratos de parénquima, en seguida 1-2 estratos de células de colénquima angular. Drusas pequeñas en la cresta (7 μ m), abundancia regular.

Pecíolo (Figura 3I): En sección transversal, de forma circular, con dos alas prominentes o poco prominentes; tejido vascular en forma de arco continuo. Con un haz vascular accesorio en el extremo distal y uno más pequeño en la base de cada ala.

Tallo (Figura 4C): En sección transversal, de forma circular; cutícula delgada, lisa, en algunas zonas granulosa; dos tipos de tricomas como los descritos para la hoja, ausente el Gc1. Epidermis simple con paredes tangenciales engrosadas, con estomas, a veces elevados. En el córtex, colénquima lagunar, con 3-4 estratos, el parénquima con tres estratos de células, en seguida una peridermis y córtex ausente en la base del tallo. Xilema secundario con porosidad difusa, vasos principalmente solitarios, escasos en hileras radiales (Figura 4J). Médula parenquimatosa con forma circular y bordes ondulados.

Verbena spp. Lámina foliar: En vista superficial, células epidérmicas con paredes anticlinales sinuosas, más evidentes en la superficie abaxial, en *V. carolina* las paredes de ambas superficies igualmente sinuosas; estomas anomocíticos en ambas superficies (Figura 2C), *V. bipinnatifida* con cámaras subestomáticas. Con cinco tipos de apéndices epidérmicos: Su, Gc4, Gp1c4, Gp2c4, y GpL2c4; el GpL2c4 ausente en *V. carolina* (Figura 1A; Cuadro 3). En sección transversal de ambas superficies, cutícula lisa y delgada, en algunas zonas de *V. bipinnatifida* y *V. litoralis* con gránulos; epidermis simple en ambas superficies, las paredes tangenciales externas más gruesas que las internas, estomas en la epidermis abaxial, algo elevados en *V. bipinnatifida*; mesofilo bifacial, el parénquima en empalizada formado por 2-3 estratos de células con paredes delgadas, las radiales sinuosas o rec-

Figura 4. Vistas transversales de tallos y ramas de seis especies de Verbenaceae. A, G) *Aloysia triphylla*. B, H, I) *Lantana camara*. C, J) *Lippia dulcis*. D, K) *Verbena bipinnatifida*. E, L, M, N) *V. carolina*. F) *V. litoralis*. cc = canal central, co = colénquima, cx = córtex, esc = esclerénquima, fl = floema primario, fl2 = floema secundario, pm = parénquima medular, xi = xilema primario, xi2= xilema secundario. * Vaina de células de parénquima rodeando al cilindro vascular.

tas, el parénquima esponjoso de 3-4 estratos con células de forma irregular, dispuestas de manera laxa (Figura 2D). Venas secundarias rodeadas por células de parénquima. Vena media (Figura 3D-F): Forma una cresta prominente hacia la superficie abaxial, forma circular a semicircular. Cutícula crenada en ambas superficies, en *V. bipinnatifida* puede ser ligeramente granulosa en la superficie adaxial; con los cinco tipos de tricomas reconocidos para la lámina, el GpL2c4 ausente en *V. carolina*. En sección transversal, epidermis simple. Por debajo de la epidermis adaxial, colénquima angular y parénquima, colénquima escaso en *V. bipinnatifida* (1-2 estratos de células; Figura 3D), más abundante en las otras dos especies, en *V. carolina* con protuberancia, en ocasiones bien desarrollada, constituida además por células de parénquima (Figura 3E), en *V. litoralis* puede o no estar presente (Figura 3F). En el tejido vascular, xilema con diferentes grados de desarrollo; en forma de arco continuo en *V. bipinnatifida* y *V. litoralis*, en *V. carolina* reniforme. Por debajo, de 3-7 estratos de parénquima seguidos de 1-2 de colénquima angular, ausente en *V. bipinnatifida*.

Pecíolo (Figura 3J-L): En sección transversal de forma circular a elíptica, con dos alas, prominentes en *Verbena carolina* y *V. litoralis* (Figura 3K, L); tejido vascular en forma de arco continuo o elíptico en *V. carolina*, reniforme en *V. litoralis* y medio círculo en *V. bipinnatifida* (Figura 3J). Con haces vasculares accesorios en cada ala, 2-4 en *V. bipinnatifida*, 3 en *V. litoralis* y 4(5) en *V. carolina*.

Tallo (Figura 4D-F, K-N): En sección transversal, de forma cuadrangular, ocasionalmente con más de cuatro ángulos en *Verbena bipinnatifida*, a veces tres en *V. carolina* (Figura 4E); cutícula estriada (Figura 4K), en *V. carolina* lisa a ligeramente estriada; tres tipos de tricomas en *V. bipinnatifida* (Su, Gc4, Gp1c4), cuatro en *V. carolina* (Su, Gc4, Gp1c4, Gp2c4), los Su y los Gc4 escasos, cinco en *V. litoralis* (Su, Gc4, Gp1c4, Gp2c4 y GpL2c4). Epidermis simple, con paredes tangenciales engrosadas, con estomas, algunos elevados en *V. bipinnatifida* y *V. carolina* (Figura 4M). En el córtex, colénquima angular de un estrato celular, mejor desarrollado en los ángulos del tallo, con 4-6 estratos, hasta 7 en *V. carolina* (Figura 4L); clorénquima con 3-7 estratos de células de paredes delgadas que aumentan de tamaño en dirección hacia la médula, estas últimas se alargan horizontalmente. Por debajo, una banda de 1-3 estratos de células parenquimáticas, en seguida paquetes de esclerénquima alrededor del tallo, formados por 1-2, hasta varias hileras a nivel de los ángulos; en ocasiones canales esquizógenos entre los paquetes de esclerénquima en *V. carolina* (Figura 4N). Xilema secundario más desarrollado, en general, a nivel de los ángulos con porosidad difusa; vasos solitarios o agrupados en cadenas radiales de 2 o más. Médula parenquimatosa, forma circular, triangular o cuadrangular, con bordes ondulados en *V. bipinnatifida* y canal central presente o ausente (Figura 4D-F).

Clave para la identificación de las especies con base en caracteres morfo-anatómicos de la hoja

Plantas con o sin crecimiento secundario, tallos de contorno angulosos, algunas veces circular en sección transversal; con colénquima en los ángulos de tipo angular y lagunar, hoja con tricomas simples uni-bicelulares, tricomas glandulares sésiles y con pedúnculo de longitud variable, con cabeza uni-bi o multicelular.

1. Tejido vascular de la vena media y pecíolo rodeados total o parcialmente por una banda de esclerénquima, paredes de las células epidérmicas ligeramente sinuosas a rectas, estomas hipostomáticos *Aloysia triphylla*

1. Tejido vascular de la vena media y pecíolo sin banda de esclerénquima, paredes de las células epidérmicas sinuosas, estomas anfiestomáticos.

2. Pecíolo sin alas o si las presenta son poco prominentes, su tejido vascular hasta con 10 haces vasculares accesorios centrales, drusas abundantes en vena media y pecíolo *Lantana camara*

2. Pecíolo con alas prominentes, o si poco prominentes, el tejido vascular no en forma de arco abierto; sin haces vasculares accesorios centrales, o si presentes, entonces menos de 10; drusas ausentes, escasas o con abundancia regular.

3. Lámina foliar con dos tipos de tricomas glandulares (Gc1, Gp1c2); drusas pequeñas en la cresta de la vena media, abundancia regular *Lippia dulcis*

3. En la hoja tricomas glandulares de tipo Gc4, Gp1c4, Gp2c4.

4. Hojas tripartidas a pinnatífidas o bipinnatífidas; pecíolo evidente (ocasionalmente ausente), con alas poco prominentes, tejido vascular en forma de medio círculo; en vena media colénquima abaxial ausente o poco evidente *Verbena bipinnatifida*

4. Hojas oblongas, oblongo-lanceoladas, o elípticas; pecíolo muy corto o ausente, con alas prominentes, tejido vascular en forma de arco continuo o reniforme; en vena media colénquima abaxial evidente.

5. Tejido vascular formando un arco continuo en vena media y reniforme en pecíolo; con tres haces vasculares accesorios en cada ala del pecíolo *V. litoralis*

5. Tejido vascular reniforme en vena media y de forma elíptica o de arco continuo en pecíolo; con 4(5) haces vasculares accesorios en cada ala *V. carolina*

Discusión

La hoja y tallo de las seis especies de Verbenaceae muestran caracteres anatómicos comunes en la familia (Metcalf y Chalk, 1950); sin embargo, algunas diferencias se observaron entre las especies. Estas se basan principalmente en la abundancia y conjuntos únicos de tipos de tricomas, así como en las características del pecíolo y la vena media de la hoja.

Lamina foliar. Las paredes gruesas de las células epidérmicas se observan en todas las especies. Al respecto, Munsif *et al.* (2007) hacen referencia a que variaciones en este carácter pueden ayudar a la identificación entre especies de *Verbena*, *Lantana* y *Vitex*. Estomas anfiestomáticos se observan en cinco especies, excepto en *Aloysia triphylla*, que los presenta sólo en la superficie abaxial, carácter que la distingue de los otros taxa. Estomas hipoestomáticos también son descritos por Gattuso *et al.* (2008) para la misma especie y ha sido uno de los atributos tomados en cuenta para distinguir a *A. triphylla* entre mezclas de plantas medicinales (Turano y Cambi, 2009). Por otro lado, la presencia de estomas en ambas superficies de la hoja se menciona para la mayoría de las especies de *Lantana* y *Verbena* (Metcalf y Chalk, 1950). Los estomas anomocíticos son característicos en todas las especies estudiadas. Albrecht *et al.* (2007) los reconocen para *L. camara*, mientras que Passos *et al.* (2009) y Munsif *et al.* (2007) describen además, para esta misma especie, el tipo diacítico, como lo observado en este trabajo. El tipo estaurocítico registrado por Munsif *et al.* (2007) para *V. bipinnatifida*, no se apreció en los individuos estudiados. Los registros de Mathew y Shah (1984) arrojan ocho tipos diferentes para diversas especies de Verbenaceae; esto sugiere que la morfología estomática es una herramienta con significado taxonómico a nivel de familia. En la lámina foliar de *A. triphylla*, *L. camara*, *Lippia dulcis* y *V. bipinnatifida*, algunos estomas se encuentran elevados sobre columnas de células, como lo mencionan Bonzani *et al.* (1997) y Gattuso *et al.* (2008) para las dos primeras especies. A este tipo de estomas, Bonzani *et al.* (1997) los nombran micromameliformes, pero además describen otros en columna cónico-cilíndrica para las dos especies mencionadas; característica que no se observó. De acuerdo a estos autores, la variabilidad observada en la forma de la columna estomática puede deberse a distintos estadios de desarrollo. Al parecer, su número y posición en la hoja puede variar, pues a diferencia de lo reportado, en los casos analizados aquí se presentaron escasos en la lámina foliar. Estudios ontogenéticos de estomas realizados en diversas especies de Verbenaceae no los describen (Inamdar, 1969; Mathew y Shah, 1984). A este tipo de estomas se les atribuye una posible función secretora (Bonzani *et al.*, 1997). El mesofilo bifacial es una característica general para la familia y al parecer no aporta datos que contribuyan a la separación de las seis especies. El parénquima en empalizada conformado de varios estratos celulares se reconoce a nivel de género para *Verbena*, *Lantana* y *Lippia* (Metcalf y Chalk, 1950), y a nivel específico de 2-3 para *L. camara* y *A. triphylla* (Albrecht *et al.*, 2007; Gattuso *et al.*, 2008; Passos *et al.*, 2009). En este estudio, el número de estratos en empalizada varió de 2-3 en todas las especies estudiadas. De acuerdo a Andersen *et al.* (2006), el número de capas y la disposición del parénquima en empalizada se modifican en función del ambiente en plantas de *L. turbinata* crecidas en invernadero y en su ambiente natural.

Vena media. El tejido vascular en forma de arco se ha descrito para varias Verbenaceae (Metcalf y Chalk, 1950); sin embargo, en sección transversal se distinguen ciertos contrastes en la forma y desarrollo de los tejidos. Por ejemplo, en *Verbena carolina* existe un gran desarrollo del xilema, mostrándose reniforme, por lo que la amplitud de dicho arco representa un elemento que contribuye en su diferenciación. En el caso de *Aloysia triphylla*, presenta una vaina irregular de células de esclerénquima que rodea al cordón vascular, que no comparte con el resto de las especies. Sin embargo, parece que esta define en parte al género *Aloysia* (Metcalf y Chalk, 1950). Con respecto a la presencia de drusas, se hallan en la vena media de *A. triphylla*, *Lantana camara* y *Lippia dulcis*, lo cual ha sido reportado sólo para las dos primeras especies (Mathew y Shah, 1984; Potocnjak-Rivas, 2003). Se menciona que la distribución, tipo y tamaño de los cristales sirven como caracteres diagnósticos en Verbenaceae (Munsif *et al.*, 2007). Es notable destacar que estos tres géneros, clasificados en la tribu Lantaneae (Marx *et al.*, 2010), presentan drusas en la hoja. Mientras que el género *Verbena* (Verbeneae) carece de este tipo de cristales.

Tricomas. Los tipos de tricomas reconocidos corresponden a dos grupos: simples (Su y Sb) y glandulares (Gc1, Gp1c1, Gp1c2, Gp2c2, Gc4, Gp1c4, Gp2c4, GpL2c4, Gp3cM). A pesar de que Metcalf y Chalk (1950) registran tricomas para las Verbenaceae, haciendo mención de los géneros *Lantana*, *Lippia* y *Verbena*, no refieren detalles de los tricomas glandulares para los taxones descritos en este trabajo. El tricoma Su es el único que se presenta en todas las especies. Al parecer es un tipo universal en la familia, pues se ha reportado como común en otros trabajos para Verbenaceae (Bonzani *et al.*, 1997; Albrecht *et al.*, 2005, 2007; Gattuso *et al.*, 2008; Passos *et al.*, 2009). El tricoma Sb, observado solo en hojas de *L. camara*, también es referido por Passos *et al.* (2009) para esta especie. Los tricomas simples muestran en su base células epidérmicas abultadas que se ordenan radialmente. Esta característica también es descrita para *Aloysia triphylla* y *L. camara* por Albrecht *et al.* (2005) y Passos *et al.* (2009). En ciertos trabajos nombran a dichas células basales como emergencias uni-bi-estratificadas (Bonzani *et al.*, 1997; Albrecht *et al.*, 2007). La abundancia y tamaño de los tricomas simples varía entre especies, siendo más abundantes en *L. camara*. A pesar de que es bien sabido que estas características varían en función del ambiente, O'Leary *et al.* (2010) usan la abundancia y posición de los tricomas glandulares/simples como caracteres taxonómicos. Las *Verbena* comparten tres tipos de tricomas glandulares (Gc4, Gp1c4 y Gp2c4). *Verbena bipinnatifida* y *V. litoralis* tienen además, tricomas GpL2c4, pero su longitud muestra diferencias entre ambas especies (Cuadro 3). *Lantana camara*, con cinco tipos de tricomas glandulares, además de los simples, hace que sea la especie con mayor diversidad de tricomas. Otros trabajos describen cuatro de los cinco

tipos de tricomas descritos aquí para *L. camara*, aunque sus resultados muestran diferencias en el número de células del pie y/o de la cabeza. Es recomendable realizar estudios en torno a la ontogenia de los tricomas que ayuden a esclarecer dichos contrastes; por ejemplo, el tricoma Gp1c1 en *L. camara*, se registra por primera vez en este trabajo (Bonzani *et al.*, 2003; Albrecht *et al.*, 2007; Passos *et al.*, 2009). Por su parte, *A. triphylla* muestra dos tipos de tricomas glandulares (Gp1c1 y Gc1), también descritos por Albrecht *et al.* (2005), Bonzani *et al.* (2003) y Gattuso *et al.* (2008). Además, Bonzani *et al.* (2003) detallan tricomas glandulares no observados por nosotros para esta especie, como son los pedunculados 1,2-celular con cabeza 2-celular y los pedunculados 2-celular con cabeza 1-celular. *Aloysia triphylla* y *L. dulcis* son las que presentan menor diversidad de tricomas glandulares y la combinación única de éstos contribuye a la diferencia entre ellas; *L. dulcis* presenta tricomas Gp1c2, ausentes en *A. triphylla*. No obstante que los tricomas Gp1c2 se comparten con *L. camara*, se diferencia porque es la especie que muestra mayor diversidad de tricomas glandulares. Los tricomas glandulares encontrados en este estudio, se describen de manera general por Metcalfe y Chalk (1950) como pedunculados con cabeza uni-multicelular, reconociéndolos como característicos de las Verbenaceae. En nuestro caso, las variantes de estos tricomas contribuyen a distinguir entre las seis especies estudiadas. Sin embargo, es importante considerar factores ambientales que puedan influir en dicha variación, pues algunos autores consideran a los tricomas como un criterio restringido taxonómicamente para la familia (Andersen *et al.*, 2006). Por ejemplo, se ha demostrado que los tricomas de especímenes de *L. turbinata*, provenientes de zonas xerófitas de Sudamérica, se presentan en mayor densidad y tamaño que los que habitan en ambientes mesófitos (Andersen *et al.*, 2006). Estudios en este campo deben promoverse para esclarecer el uso del carácter “tricoma” en la identidad de las especies o grupos de ellas en las Verbenaceae.

Pecíolo. Entre los caracteres que apoyan a la separación de las seis especies estudiadas, se encuentran los relacionados con el pecíolo. La forma en vista transversal es redondeada, con dos alas de diferentes tamaños, debido a la forma cuneada de la base de la lámina foliar. En *Lantana camara* son poco prominentes o no se presentan debido a que la atenuación de su lámina hacia la base varía, quedando en ocasiones por arriba de la porción media del pecíolo. La longitud de las alas en el pecíolo ha contribuido a la separación de grupos de especies en el género *Solanum* (Benítez y Ferrarotto, 2012). Para las Verbenaceae estudiadas se reconocen como poco prominentes en *L. camara* (cuando se presentan), *Lippia dulcis* y *Verbena bipinnatifida*. El sistema vascular muestra las características que se describen para dos de los tres géneros estudiados aquí, *Lantana* y *Lippia*, referidos por Metcalfe y Chalk (1950). Sin embargo, el arco continuo y las alas presentan haces vasculares accesorios, que varían en número entre las especies. Las

tres *Verbena* se distinguen por la diversidad de formas en el tejido vascular y no siempre concuerdan con las descripciones mencionadas por Metcalfe y Chalk (1950). Por ejemplo, la forma “arriñonada” y de “medio círculo”, describen mejor a *V. litoralis* y *V. bippinatifida* respectivamente. El esclerénquima que rodea al tejido vascular en *Aloysia triphylla* la distingue del resto de las especies y es un carácter constante en los ejemplares estudiados, que se presenta también en la vena media de su lámina.

Tallo y rama. Como se mencionó, los diferentes niveles de desarrollo que se incluyeron en este estudio estuvieron en función de las porciones que se emplean en la terapéutica tradicional. A pesar de no incluir tallos maduros de *Aloysia triphylla* y *Lantana camara* (por tratarse de arbustos), se consideró necesario una descripción de sus ramas, como se registra en el trabajo de Bonzani *et al.* (2003). Metcalfe y Chalk (1950) señalan que los tallos en Verbenaceae son de forma cuadrangular o poligonal, característica que no siempre es evidente en las especies estudiadas, ya que los contornos de los tallos variaron de triangular a circular, subcuadrangular y subhexagonal en cuatro de las seis especies. Contornos sub-angulosos en ramas de *A. triphylla* y *L. camara* son reconocidos por Bonzani *et al.* (2003). En las especies estudiadas, la forma angulosa depende del grado de desarrollo de xilema, pues se observa que en aquellos con xilema secundario desarrollado y peridermis (*L. amara* y *Lippia dulcis*), el contorno es circular. En *L. camara* es notorio que sus ramas se vuelven leñosas muy pronto (cerca a las ramas que soportan a las inflorescencias). Por otro lado, estomas de tipo mameliforme en la epidermis simple ha sido documentado para *A. triphylla* y *L. camara* (Bonzani *et al.*, 1997). Estomas elevados se reconocen en este trabajo para *L. dulcis*, *Verbena bipinnatifida* y *V. carolina*. Clorénquima debajo de la epidermis existe en las *Verbena* estudiadas, como lo reconoce O’Leary *et al.* (2010) para la Serie *Verbena*, quienes describen la anatomía caulinar con parénquima clorofílico de disposición continua en el grupo. Otros caracteres, como los cristales en el floema, se registran por primera vez en las ramas de *A. triphylla*. El estudio comparativo de los ejes caulinare arroja pocas diferencias, que además pueden ser cuestionadas como diagnósticas para diferenciar entre las seis especies.

Algunas características foliares muestran valor diagnóstico a nivel de especie. Los tallos no se discuten en este sentido; debido a que los diferentes estadios de desarrollo estudiados no son comparables; sin embargo, este análisis permite proporcionar información acerca de las características anatómicas de las porciones que se emplean medicinalmente. Los tricomas simples y glandulares se reconocen como comunes; sin embargo, sus formas y combinaciones en las hojas maduras, contribuyen significativamente en la separación de las especies. De la misma manera, la vena media y el pecíolo son otros elementos potencialmente úti-

les para tal diferenciación. Este estudio contribuye a la inclusión de estas especies a la Farmacopea Herbolaria de los Estados Unidos Mexicanos.

Agradecimientos

Las autoras agraden a dos revisores, Dorismilda Martínez-Cabrera y a uno anónimo, por las valiosas sugerencias realizadas al manuscrito original.

Literatura citada

- Aguilar A., Camacho J.R., Chino S., Jáquez P. y López M.E. 1994. *Herbario Medicinal del Instituto Mexicano del Seguro Social. Información Etnobotánica*. Instituto Mexicano del Seguro Social, México, D.F.
- Aguilar-Rodríguez S. 1998. Apéndice I. Técnicas de laboratorio para el estudio de las embriofitas. En: Tejero-Díez J.D. y Granillo V.M.P. Eds. *Plantae. Introducción al Estudio de las Plantas con Embrión*, pp. 247-272, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Tlalnepantla.
- Albrecht R.A., Bassols G.B. y Gurni A.A. 2005. Aplicación de parámetros cuantitativos en el estudio de *Aloysia citrodora* Palau (Verbenaceae). *Acta Farmacéutica Bonaerense* **24**:239-41.
- Albrecht R., Gurni A. y Bassols G. 2007. 1- Estudio micrográfico de tres especies pertenecientes a la familia Verbenaceae empleadas en medicina popular Argentina. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* **6**:179-180.
- Andersen A., Lucchini F.F., Moriconi J. y Fernández E.A. 2006. Variabilidad en la morfo-anatomía foliar de *Lippia turbinata* (Verbenaceae) en la provincia de San Luis (Argentina). *Phyton* **75**:137-143.
- Bailey L.H. 1924. *Manual of Cultivated Plants*. MacMillan Company, Nueva York.
- Benítez C. y Ferrarotto M. 2012. Micromorfología y anatomía del pecíolo en especies de *Solanum*, sección Geminata. *Polibotánica* **34**:157-170.
- Bonzani N.E., Filippa E.M. y Barboza G.E. 1997. Particularidades epidérmicas en algunas especies de Verbenaceae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **68**:47-56.
- Bonzani N.E., Filippa E.M. y Barboza G.E. 2003. Estudio anatómico comparativo de tallo en algunas especies de Verbenaceae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **74**:31-45.
- Calderón de Rzedowski G. y Rzedowski J. 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro.
- Combrinck S. 2006. Chemical constituents of *Lippia scaberrima* Sond. (Verbenaceae). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Tecnológica de Tshwane, Pretoria. 252 pp.
- CPFEUM. Comisión Permanente de la Farmacopea de los Estados Unidos Mexicanos. 2013. *Farmacopea Herbolaria de los Estados Unidos Mexicanos*. 2ª ed. Secretaría de Salud, Comisión Permanente de la Farmacopea de los Estados Unidos Mexicanos, México, D.F.
- Fahn A. 1985. *Anatomía Vegetal*. Pirámide, Madrid.
- Gattuso S., van Baren C.M., Gil A., Bandoni A., Ferraro G. y Gattuso M. 2008. Morpho-histological and quantitative parameters in the characterization of lemon verbena (*Aloysia citrodora* Palau) from Argentina. *Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas* **7**:190-198.
- Gibson D.N. 1970. Verbenaceae. En: Stanley P. y Williams L. Eds. *Flora of Guatemala*, Part IX, pp. 167-236, Field Museum of Natural History, Chicago.
- Inamdar J.A. 1969. Epidermal structure and ontogeny of stomata in some Verbenaceae. *Annals of Botany* **33**:55-66.
- Johansen D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Mathew L. y Shah G.L. 1984. Crystals and their taxonomic significance in some Verbenaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **88**:279-289.
- Marx H.E., O'Leary N., Yuan Y.W., Lu-Irving P., Tank D.C., Múlgura M.E. y Olmstead R.G. 2010. A molecular phylogeny and classification of Verbenaceae. *American Journal of Botany* **97**:1647-1663.
- Metcalfe C.R. y Chalk L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons: Leaves, Stem and Wood in Relation to Taxonomy with Notes on Economic Uses. Vol. II*. Clarendon Press, Oxford.
- Moura M.Z.D., Isaías R.M.S. y Soares G.L.G. 2005. Ontogenesis of internal secretory cells in leaves of *Lantana camara* (Verbenaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **148**:427-431.
- Munsif S., Khan M.A., Ahmad, M., Zafar M., Shah G.M. y Shaheen N. 2007. Leaf epidermal anatomy as an aid to the identification of Genera *Lantana*, *Verbena* and *Vitex* of family Verbenaceae from Pakistan. *Journal of Agriculture & Social Sciences* **3**:43-46.
- O'Leary N., Múlgura M.E. y Morrone O. 2010. Revisión taxonómica de las especies del género *Verbena* (Verbenaceae). II: Serie *Verbena*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **97**:365-424.
- Passos J.L., Meira R.M.S.A. y Barbosa L.C.A. 2009. Foliar anatomy of the species *Lantana camara* and *L. radula* (Verbenaceae). *Planta Daninha* **27**:689-700.
- Potocnjak-Rivas D.A. 2003. Arquitectura y modelos de regeneración en plantas medicinales comercializadas en Chile. Tesis de Maestría, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 52 pp.
- Ruzin S.E. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. Oxford University Press, Nueva York.
- Rzedowski J. y Rzedowski G.C. 2002. Verbenaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacente* **100**:1-145.
- Turano F.A. y Cambi V.N. 2009. Control de calidad de mezclas de hierbas medicinales que se comercializan como adelgazantes y/o reductoras en Bahía Blanca, Argentina. *Latin American Journal of Pharmacy* **28**:10-18.

Recibido: 24 de marzo de 2014

Aceptado: 27 de junio de 2014