

CXXXVIII. BORAGINACEAE [nom. cons.]*

Hierbas o subarbustos –en especies extraibéricas también árboles– con indumento setoso-hispido, de setas unicelulares y blancas de base pustulado-tuberculada, muy rara vez glabras o seríceas, a veces acompañadas de pelos pluricelulares glandulíferos y eglandulosos. Tallo de sección circular, folioso. Hojas alternas, rara vez opuestas, enteras, rara vez sinuado-dentadas, con nerviación pinnada, sin estípulas, las inferiores normalmente pecioladas y frecuentemente formando una roseta ± marcada –en la base de plantas anuales o bienales–, las caulinares pecioladas o sésiles, a veces decurrentes por el tallo. Inflorescencia cimosa, con cimas escorpioides, frecuentemente geminadas, generalmente densas en la floración y laxas o densas en la fructificación. Flores hermafroditas, rara vez femeninas, pentámeras –en especies extraibéricas tetrámeras o 10-12-meras–, actinomorfas o zigomorfas, diclamídeas, hipóginas, pediceladas o sésiles, bracteadas o ebracteadas. Cáliz gamosépalo, con 5 sépalos –lóbulos– a veces separados casi hasta la base, normalmente acrescente en la fructificación, muy rara vez dialisépalo con los sépalos en disposición helicoidal. Corola gamopétala, con 5 pétalos, rotácea, estrellada, campanulada, urceolada, en tubo, infundibuliforme o hipocrateriforme, generalmente con un tubo y un limbo bien diferenciados; tubo normalmente cerrado por 5 escamas o invaginaciones opuestas a los lóbulos de la corola o con un anillo de pelos o de papilas en la parte superior (garganta), a veces con un anillo interno de escamas en la base relacionadas con el acceso al néctar de la flor –escamas nectaríferas–; limbo con 5 lóbulos ± marcados en las flores actinomorfas, a veces muy pequeños y reflejos en las corolas campanuladas o urceoladas, o no muy bien definidos en las muy zigomorfas. Androceo con 5 estambres, rara vez menos, insertos en el tubo de la corola y alternando con los lóbulos de la corola, incluidos en el tubo, rara vez exertos; anteras libres o connatas, medifijas, introrsas. Gineceo súpero, bicarpelar; ovario tetralobado, bilobado o entero, tetralocular o bilocular –unilocular en especies extraibéricas–, con 1 rudimento seminal en cada lóculo en los tetraloculares y 1-2 en los biloculares –numerosos en los uniloculares–; rudimentos seminales anátropos, con placentación parietal; estilo simple o bifido, ginobásico o apical, con 1-2 estigmas, el apical con una prolongación estéril ± cónica por encima del estigma. Fruto en tetranúcula, cada núcula monosperma, o en dinúcula, con núculas dispermas o monospermas, a veces con una sola núcula desarrollada –en especies extraibéricas también bacciformes, con 2 ó 4 pi-

* S. Talavera, F.J. Salgueiro, M.P. Fernández Piedra & A. Quintanar (eds.)

renos, o en cápsula con numerosas semillas-. Semillas de embrión recto o curvado, con endosperma escaso o sin endosperma.

Observaciones.—Esta familia, que comprende c. 150 géneros y c. 2700 especies, tiene una distribución casi cosmopolita, pero con una representación importante en los trópicos y en las regiones irano-turana y mediterránea. Actualmente se incluyen en ella —además de *Boraginaceae* s.str.— las familias *Cordiaceae* R. Br. ex Dumort., *Ehretiaceae* Mart., *Heliotropiaceae* Schrad. y *Wellstediaceae* (Pilg.) Novák [*Boraginaceae* subfam. *Wellstedioideae* Pilg., basión.], además del género *Codon* L., recientemente transferido de la familia *Hydrophyllaceae* a *Boraginaceae* como subfam. *Codonoideae* Retief & A.E. van Wyk [E. Retief & A.E. van Wyk in *Bothalia* 35: 78-80 (2005)], que en conjunto tienen 20 géneros y c. 1000 especies.

La secuenciación de regiones ribosomales nucleares (ITS) ha mostrado que las *Cordiaceae*, *Ehretiaceae*, *Heliotropiaceae*, *Wellstediaceae* y las familias *Hydrophyllaceae* y *Lennoaceae* Solms forman un grupo monofilético, hermano de *Boraginaceae* s.str. [M. Gottschling & al. in *Pl. Biol. (Stuttgart)* 3: 629-636 (2001)]. La secuenciación de genes cloroplásticos (*ndhF* y *atpB*) muestra que *Boraginaceae* s.l. forma un grupo monofilético si en ella se incluye la familia *Hydrophyllaceae*, y que *Heliotropiaceae* está más relacionada con *Cordiaceae* (con *atpB*) o con *Ehretiaceae* (con *ndhF*) que con cualquier otro grupo [E. Långström & M.W. Chase in *Pl. Syst. Evol.* 234: 137-153 (2002); D.M. Ferguson in *Syst. Bot.* 23: 253-268 (1999), respectivamente]. Consecuentemente, la mayor parte de estas familias se consideran en la actualidad como subfamilias [*Codonoideae*, *Wellstedioideae*, *Cordioideae* (R. Br. ex Dumort.) Beilschm., *Ehretioideae* (Mart.) Arn., *Heliotropioideae* (Schrad.) Arn. y *Boraginoideae* (Juss.) Arn.; R.K. Brummitt in V.H. Heywood & al., *Fl. Pl. Fam. World*: 66-68 (2007)], pero solo *Heliotropioideae* y *Boraginoideae* poseen representación en la Península Ibérica. La última, que es la más diversa y reúne más de la mitad de los miembros de la familia, ocupa una posición basal dentro de todo el orden *Boraginales* Juss. ex Bercht. & J. Presl [M. Gottschling & al. in *Pl. Biol. (Stuttgart)* 3: 629-636 (2001)].

Varios géneros de *Boraginaceae* que viven en la Península Ibérica, tales como *Amsinckia*, *Anchusa*, *Pulmonaria*, *Lithospermum*, *Lithodora* [V. Ferrero & al. in *Perspect. Pl. Ecol. Evol. Syst.* 11: 111-125 (2009)] o *Nonea* [F. Selvi & al. in *Taxon* 55: 907-918 (2006)], presentan dimorfismo estilar y a veces verdadera distilia. El dimorfismo estilar es mucho más frecuente que la distilia en la familia, las plantas tienen o todas las flores con los estilos exertos del tubo de la corola (plantas longistilas) o incluso en el tubo (plantas brevistilas), pero estas plantas son autocompatibles. Las especies con distilia son autoincompatibles, independientemente del morfo, pero en algunas especies son compatibles dentro del mismo morfo y en otras son incompatibles dentro del mismo morfo y compatibles entre morfos, como en la verdadera distilia de otras familias. La inserción de los estambres en la corola de estas especies con distilia es heterogénea según las especies. En algunas, los estambres se insertan en una posición fija en el tubo de la corola, independientemente del morfo, y en

otras la forma brevistila tiene los estambres insertos en la parte superior del tubo de la corola y la longistila hacia la mitad del tubo. Este heteromorfismo de flores hace que los caracteres que afectan al tamaño del estilo y a la posición de los estambres en el tubo de la corola tengan escaso valor diagnóstico en la diferenciación de las especies dentro de estos géneros.

Bibliografía.—M. BIGAZZI & F. SELVI in *Pl. Syst. Evol.* 213: 121-151 (1988) [polen *Boragineae*]; M. BIGAZZI & F. SELVI in *Canad. J. Bot.* 78: 388-408 (2000) [estigma *Boragineae*]; N. DIANE, H. FÖRTHNER & H.H. HILGER in *Amer. J. Bot.* 89: 287-295 (2002) [*Heliotropium*]; M. GÜRKE in H.G.A. ENGLER & K.A.E. PRANTL (eds.), *Nat. Pflanzenfam.* 4(3a): 71-131 (1893-1895); H.H. HILGER & AL. in *Ann. Bot. (London)* 94: 201-212 (2004); G. MANSION & al. in *J. Biogeogr.* 36: 1282-1296 (2009) [sistemática molecular].

1. Corola marcadamente zigomorfa, con el tubo y el limbo no bien diferenciados; estambres insertos a distintas alturas en el tubo de la corola, la mayoría exertos, rara vez todos incluidos, con los filamentos mucho más largos que las anteras **16. Echium**
 - Corola actinomorfa o ligeramente zigomorfa, generalmente con el tubo y el limbo bien diferenciados; estambres insertos a la misma altura en el tubo de la corola, hacia la mitad, cerca de la garganta o en la base del tubo, rara vez a distintas alturas, incluidos o exertos, generalmente con los filamentos más cortos que las anteras 2
2. Ovario entero; flores sésiles, ebracteadas; estilo terminal; estigma discoideo, con una prolongación estéril cónica o filiforme; hierbas vilosas, seríceas o glabras **27. Heliotropium**
 - Ovario tetra- o bilobado; flores ± pediceladas, al menos en fruto, rara vez sésiles, bracteadas o ebracteadas; estilo ginobásico; estigma capitado, bilobado, bifido o ± cilíndrico, generalmente sin prolongación estéril; hierbas hirsutas, raramente seríceas o glabras 3
3. Cáliz gamosépalo, con lóbulos heteromorfos, muy acrescentes, formando en la fructificación 2 valvas foliáceas y lobadas que recubren ampliamente a las núculas; hierbas decumbentes, a veces trepadoras, de tallos angulosos con acúleos retrorsos **24. Asperugo**
 - Cáliz gamosépalo, con lóbulos generalmente homomorfos, ± acrescentes, no formando 2 valvas en la fructificación, o dialisépalo y con los sépalos en disposición helicoidal; hierbas o arbustos, erectos o decumbentes, con tallos redondeados o alados, generalmente carentes de acúleos retrorsos 4
4. Corola rotácea, en forma de estrella de 5 puntas; anteras connatas, en forma de tubo cónico, exertas; filamentos estaminales con un apéndice que se adosa a su antera; hierbas anuales, setoso-hispidas **1. Borago**
 - Corola ± urceolada, campanulada, tubuloso-campanulada, en tubo, hipocrateriforme o infundibuliforme, rara vez rotácea y, en este caso, no formando una estrella de 5 puntas; anteras libres, exertas o no, si connatas, inclusas; filamentos estaminales carentes de un apéndice; hierbas anuales o perennes, o subarbutos, setoso-hispidos, hirsutos, seríceos o ± glabros 5
5. Flores péndulas; corola campanulada, tubuloso-campanulada o urceolada, con los lóbulos muy pequeños, reflexos o erectos; estilo generalmente exerto 6
 - Flores ± erectas; corola rotácea, en tubo, infundibuliforme o hipocrateriforme, con los lóbulos ± desarrollados, patentes o erecto-patentes, rara vez erectos; estilo generalmente incluso 8

6. Cáliz dialisépalo, con los sépalos –lóbulos– heteromorfos y en disposición helicoidal; hierbas anuales, glabras o glabrescentes; fruto en dinúcula; núculas dispermas **15. Cerinthe**
- Cáliz gamosépalo, con los sépalos –lóbulos– homomorfos; hierbas perennes, híspidas, estrigosas o \pm seríceas; fruto en tetranúcula; núculas monospermas 7
7. Hierbas híspidas; núculas con frecuencia corniculadas, carentes de anillo basal dentado; corola 14-23 mm, con el tubo provisto internamente de un anillo de escamas nectaríferas en la base **14. Onosma**
- Hierbas \pm seríceas o estrigosas; núculas sin cuernos, con un anillo basal dentado; corola 11-18,5(20,5) mm, con el tubo carente de anillo de escamas nectaríferas en la base **2. Symphytum**
8. Estambres sobresaliendo ampliamente de la corola; hierbas perennes, seríceas, con tallos y hojas algodonosas; núculas con algunos gloquidios o tubérculos en la parte central **19. Solenanthus**
- Estambres inclusos, rara vez algo exertos; hierbas anuales, bienales o perennes, o subarbustos, híspidos o seríceos, con los tallos y hojas generalmente no algodonosos, o glabras; núculas con gloquidios o sin ellos 9
9. Núculas con un anillo basal muy marcado; flores bracteadas; corola hipocrateriforme, con 5 escamas en la garganta, rara vez las escamas sustituidas por un anillo de pelos continuo o discontinuo o con la garganta glabra; hierbas anuales o perennes 10
- Núculas carentes de anillo basal; flores bracteadas o ebracteadas; corola rotácea, en tubo, hipocrateriforme o infundibuliforme, con 5 escamas, 5 invaginaciones, un anillo de pelos o de papilas en la garganta, o sin estos atributos; hierbas anuales o perennes, o subarbustos 14
10. Hojas caulinares pecioladas, no decurrentes; corola rotácea, con el tubo mucho más corto que los lóbulos **7. Pentaglottis**
- Hojas caulinares sésiles, \pm decurrentes; corola hipocrateriforme o infundibuliforme, con el tubo más largo que los lóbulos 11
11. Tallos, hojas y brácteas con pelos pluricelulares largos glandulíferos; garganta de la corola con 5 escamas, 5 invaginaciones de ápice peloso, o un anillo continuo de pelos, o carente de estos atributos; núculas enteras o dentadas en la base 12
- Tallos, hojas y brácteas sin pelos pluricelulares largos glandulíferos; garganta de la corola con 5 escamas; núculas enteras en la base 13
12. Hierbas anuales; garganta de la corola con 5 escamas o un anillo de pelos, o sin ambos atributos; núculas transovoides o reniformes, más anchas que largas, u ovoides, más largas que anchas **3. Nonea**
- Hierbas perennes; garganta de la corola con 5 invaginaciones; núculas ovoides, más largas que anchas **4. Pulmonaria**
13. Tubo de la corola giboso y recto, o cilíndrico y sigmoide; hierbas anuales ... **6. Lycopsis**
- Tubo de la corola recto o débilmente curvado, cilíndrico; hierbas anuales, bienales o perennes **5. Anchusa**
14. Hojas caulinares opuestas; núculas ciatiformes con una excavación apical rodeada por un anillo cartilaginoso **22. Gyrocaryum**
- Hojas caulinares alternas, rara vez las cercanas a las inflorescencias opuestas; núculas muy variadas en morfología pero sin excavación apical rodeada por un anillo cartilaginoso 15
15. Cáliz dividido desde 1/4 hasta 3/4 de su longitud; corola rotácea o hipocrateriforme, con los lóbulos \pm patentes; núculas generalmente lisas **26. Myosotis**
- Cáliz dividido casi hasta la base; corola rotácea, hipocrateriforme o infundibuliforme, con los lóbulos patentes o erecto-patentes; núculas lisas, tuberculadas, a veces también gloquidiadas 16

16. Hierbas glabras o ligeramente escábridas; corola rotácea, con el tubo más corto que los lóbulos, glabra; núculas con la cara dorsal plana y delimitada por un margen alado \pm desarrollado **21. Omphalodes**
- Hierbas densamente pelosas; corola hipocrateriforme o infundibuliforme, con el tubo más largo que los lóbulos, glabra o pelosa; núculas con la cara dorsal plana o convexa, sin margen alado o poco desarrollado 17
17. Subarbustos; inflorescencia con cimas paucifloras; garganta de la corola glabra, o con pelos que no se disponen en un anillo, sin escamas ni invaginaciones; núculas ovoideas, lisas o \pm tuberculadas, insertas por su base en el receptáculo plano 18
- Hierbas anuales o perennes; inflorescencia con cimas multifloras o paucifloras; garganta de la corola con 5 escamas, 5 invaginaciones o con un anillo de pelos, rara vez desnuda; núculas ovoideas, transovoides o comprimidas, tuberculadas, lisas o gloquidiadas, insertas por su base en el receptáculo plano o por su vientre en el receptáculo cónico 19
18. Subarbusto setoso-hispido; corola glabra por la cara externa o con algunos pelos en los lóbulos **12. Lithodora**
- Subarbusto sericeo o setoso-hispido; corola sericea o \pm vilosa por la cara externa **13. Glandora**
19. Hojas caulinares \pm decurrentes; plantas decumbentes; núculas transovoides, sin gloquidios **17. Alkanna**
- Hojas caulinares no decurrentes; plantas erectas; núculas ovoideas, a veces comprimidas dorsalmente, con gloquidios o sin ellos 20
20. Ovario bilobado; cáliz densamente cubierto de pelos uncinados; fruto en dinúcula; núculas con gloquidios **23. Rochelia**
- Ovario tetralobado; cáliz hirsuto-estrigoso o sericeo, con los pelos \pm rectos; fruto en tetranúcula; núculas con o sin gloquidios 21
21. Flores ebracteadas, a veces las inferiores de las cimas bracteadas 22
- Todas las flores bracteadas 23
22. Corola amarilla; garganta de la corola desnuda o con 5 escamas ciliadas; núculas sin gloquidios **25. Amsinckia**
- Corola de un rojo oscuro, púrpura, de color granate, azul-violeta, de un azul pálido, rosada o blanquecina; garganta de la corola con 5 escamas papilosas o pelosas; núculas con gloquidios **18. Cynoglossum**
23. Corola azul o blanca; garganta de la corola con 5 escamas; núculas comprimidas, triángulas, con gloquidios **20. Lappula**
- Corola amarilla, púrpura, azul o blanca; garganta de la corola con 5 escamas, 5 callosidades o 5 bandas papilosas, o con un anillo de pelos; núculas de contorno \pm circular, sin gloquidios 24
24. Hierbas anuales; núculas \pm tuberculadas 25
- Hierbas perennes, rizomatosas; núculas lisas o rugulado-foveoladas 26
25. Corola amarilla o verde-amarillenta; garganta de la corola con 5 invaginaciones \pm pelosas; inflorescencia con cimas muy densas **11. Neatostema**
- Corola blanca, azul o violeta; garganta de la corola con 5 bandas papilosas; inflorescencia con cimas laxas **10. Buglossoides**
26. Corola amarillenta o blanco-verdosa; garganta de la corola con 5 escamas; núculas ovoideas, lisas **8. Lithospermum**
- Corola purpúrea o azulada; garganta de la corola con 5 callosidades longitudinales que alternan con otras tantas bandas de pelos glandulíferos; núculas ovoideas o subglobosas, lisas o rugulado-foveoladas **9. Aegonychon**