

CXLIV. SCROPHULARIACEAE [nom. cons.]*

Hierbas perennes, bienales o anuales, rara vez subarbustos o –en otras latitudes– arbustos, pequeños árboles o lianas, en ocasiones plantas hemiparásitas u holoparásitas, en este caso con haustorios implantados en la raíz del hospedante. Tallos de sección circular o cuadrangular. Hojas de ordinario bien desarrolladas, muy raramente reducidas a escamas carnosas, simples, alternas u opuestas, por excepción verticiladas o en roseta, de enteras a pinnatisectas o palmatisectas, pinnatinervias o, en ocasiones, palmatinervias, pecioladas o sésiles, sin estípulas. Inflorescencia de ordinario racemosa, bracteada, en ocasiones con inflorescencias parciales cimosas o con flores solitarias y axilares. Flores hermafroditas, de subactinomorfas a netamente zigomorfas, pentámeras, por excepción tetrámeras u octómeras, de netamente pediceladas a sésiles, a veces bracteoladas. Cáliz gamosépalo, con (4)5(8) sépalos, regular o, con menor frecuencia, \pm bilabiado, persistente, a veces acrescente. Corola gamopétala, con (4)5(8) pétalos, con un tubo \pm largo, por lo común bilabiada –en ocasiones personada–, subbilabiada o a veces rotácea, excepcionalmente \pm campanulada; base del tubo en general regular, en ocasiones prolongado en la parte anterior (abaxial) en una giba o espolón; garganta abierta o a veces \pm cerrada por una convexidad (paladar) del labio inferior (corola personada). Androceo con 2-8 estambres, por lo común 4, a menudo \pm didínamo, a veces con un quinto estambre reducido a un estaminodio \pm desarrollado, con menor frecuencia 5, ó 2 –por atrofia de los anteriores (abaxiales)–, soldados al tubo de la corola, alternipétalos, exertos o inclusos; filamentos glabros, \pm pelosos o papilosos; anteras ditecas, por excepción monotecas, a veces conniventes o concrecentes, mediifijas, de ordinario dehiscentes por hendiduras longitudinales, mucronadas o no, glabras o pelosas; granos de polen en general tricolporados o tricolpados. Gineceo bicarpelar, de ordinario sincárpico, a veces con carpelos desiguales; ovario súpero, bilocular con las cavidades alineadas según el plano medio, con placentación axial, por excepción unilocular y con placentación parietal; primordios seminales anátropos, hemianátropos o campilótropos, numerosos, raramente solo 2 en cada lóculo; estilo único, raramente bifido o trifido, filiforme, terminal, a veces persistente en parte; estigma por lo general entero, de forma variada, o a veces \pm bilobulado. Fruto de ordinario en cápsula, con dehiscencia foraminal, septicida, loculicida –en ocasiones septicida y loculicida a la vez–, raramente con algún lóculo indehiscente, por excepción ligeramente carnosa y tardíamente dehiscente. Semillas de angulosas a redondeadas, de planas a elipsoides o cilíndricas, li-

* C. Benedí, E. Rico, J. Güemes & A. Herrero (eds.)

sas o con ornamentación variada, con o sin alas o crestas, por excepción con eleosoma.

En la tradicional circunscripción integra c. de 300 géneros con unas 5500 especies, de distribución cosmopolita, pero con mayor representación en las regiones templadas y montañas tropicales.

Observaciones.—Por razones eminentemente prácticas, criterio habitual en *Flora iberica*, se mantiene en esta síntesis la delimitación tradicional de la familia propuesta por R. Wettstein in H.G.A. Engler & K.A.E. Prantl (eds.), *Nat. Pflanzenfam.* ed. 2, 4(3b): 39-107 (1891-1893), que ha sido utilizada desde entonces en la mayoría de las floras de todo el mundo. Esta propuesta permitía un reconocimiento relativamente sencillo de la pertenencia a la familia *Scrophulariaceae*, más basado en la ausencia de caracteres de las familias próximas que en la presencia de caracteres comunes entre los géneros asignados a la familia. Las características, \pm generales, de una *Scrophulariaceae* típica serían: flores con tubo \pm desarrollado y simetría zigomorfa, ovarios biloculares con placentación axial y numerosos primordios seminales, fruto en cápsula, y semillas con endosperma. Los estudios de sistemática molecular desarrollados en el orden *Lamiales* [cf. R.G. Olmstead & P.A. Reeves in *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 176-193 (1995); R.G. Olmstead & al. in *Amer. J. Bot.* 88: 348-361 (2001); B. Oxelman & al. in *Taxon* 54: 411-425 (2005)] han aportado nuevas interpretaciones sobre la delimitación de sus familias y han supuesto una auténtica desintegración de la familia *Scrophulariaceae* en su concepto tradicional. Los citados estudios han revelado, en general, la monofilia de las tribus reconocidas por R. Wettstein, aunque éstas quedan ahora separadas en diferentes familias. Así, los géneros de la clásica familia *Scrophulariaceae* han quedado integrados en, al menos, cinco familias (*Scrophulariaceae*, *Orobanchaceae*, *Calceolariaceae*, *Stilbaceae* y *Plantaginaceae*) [cf. APG II 2003 in *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399-436 (2003)]. Por lo que concierne a los géneros ibéricos, la ordenación actual quedaría del siguiente modo: en la familia *Orobanchaceae* se situarían los géneros de plantas hemiparásitas u holoparásitas, en la familia *Scrophulariaceae* quedarían *Scrophularia* y *Verbascum*, y en la familia *Plantaginaceae* la mayoría de los restantes géneros de plantas no parásitas. Algunos géneros como *Lafuentea* o *Erinus*, entre otros, quedarían aún sin una asignación clara por no haber sido tratados en los estudios moleculares. Finalmente, el género alóctono *Mimulus* se ubicaría en la familia *Phrymaceae*. La nueva ordenación también afectaría a géneros ajenos a la familia *Scrophulariaceae* (sensu R. Wettstein) y que *Flora iberica* trata en familias independientes en este o en otros volúmenes: *Myoporum* y *Buddleja* se situarían en *Scrophulariaceae*; mientras que *Callitriche*, *Hippuris*, *Globularia* y *Plantago* lo harían en *Plantaginaceae*.

Aunque la familia *Scrophulariaceae* tradicional está actualmente en entredicho, no parecen estarlo tanto las tribus en las que R. Wettstein la dividió. La mayoría de ellas se han demostrado monofiléticas tras los estudios moleculares, por lo que deben ser consideradas grupos naturales. Esto nos ha animado a seguir esa ordenación en el tratamiento aquí dado a la familia y los géneros aparecen ordenados según aquellas tribus.

Bibliografía.—G. BENTHAM in A.P. DE CANDOLLE, Prodr. 10: 186-586 (1846); E. FISCHER in H. KUBITZKI (ed.), Fam. Gen. Vasc. Pl. 7: 333-432 (2004); R.G. OLMSTEAD & AL. in Amer. J. Bot. 88: 348-361 (2001); B. OXELMAN & AL. in Taxon 54: 411-425 (2005); J.W. THIERET in Sida 3: 87-106 (1967); R. WETTSTEIN in H.G.A. ENGLER & K.A.E. PRANTL (eds.), Nat. Pflanzenfam. 4(3b): 39-107 (1891-1893).

1. Plantas holoparásitas; tallos blanquecinos o de un rosa \pm intenso; hojas carnosas o membranáceas, de un color blanco sucio, la mayoría subterráneas **33. Lathraea**
 - Plantas no parásitas o hemiparásitas; tallos verdes, en ocasiones total o parcialmente rojizos o purpúreos; hojas en ningún caso carnosas o membranáceas, verdes o, en ocasiones, \pm amarillentas, purpúreas o rojizas 2
2. Androceo con 2 estambres fértiles, a veces además con 2 estaminodios 3
 - Androceo con 4-8 estambres fértiles, a menudo didínamo, a veces además con 1 estaminodio 5
3. Flores ligeramente zigomorfas; corola rotácea, con 4 pétalos; cáliz con 4 sépalos iguales o subiguales, o, raramente, 5 de los cuales uno mucho más pequeño **19. Veronica**
 - Flores zigomorfas; corola \pm bilabiada, con el labio superior emarginado y el inferior trilobulado; cáliz con 5 sépalos iguales o subiguales 4
4. Hierbas perennes; flores con 2 bractéolas; corola de más de 10 mm; cápsula dehiscente por 4 valvas **12. Gratiola**
 - Hierbas anuales; flores sin bractéolas; corola de menos de 10 mm; cápsula deshiscente por 2 valvas **14. Lindernia**
5. Hierbas acaules, con todas las hojas basales, en roseta; flores axilares, solitarias; corola blanca con tonos violetas o rosados **16. Limosella**
 - Hierbas o subarbustos con tallos bien desarrollados provistos de hojas; flores agrupadas en diversos tipos de inflorescencia o raramente axilares, solitarias; corola de colores diversos, raramente blanca 6
6. Corola rotácea, blanca, levemente rosada o amarilla 7
 - Corola bilabiada o campanulada, de colores diversos 8
7. Tallos rastreros; flores de tetrámeras a octómeras, axilares, en general solitarias, a veces en grupos hasta de 4(8); corola hasta de 13 mm de diámetro ... **20. Sibthorpia**
 - Tallos erectos; flores pentámeras, reunidas en inflorescencia racemiforme, espiciforme, o paniculiforme; corola de más de 13 mm de diámetro **1. Verbascum**
8. Cáliz con 5 sépalos; corola campanulada o bilabiada 9
 - Cáliz con 4 sépalos; corola bilabiada 28
9. Corola bilabiada, con la base del tubo prolongada en un espolón o una giba 10
 - Corola campanulada o bilabiada, con la base del tubo no prolongada en un espolón o una giba 18
10. Corola en la base con un espolón fuertemente antrorso; labio inferior de la corola no prolongado en un paladar; cápsula con lóculos iguales **10. Anarrhinum**
 - Corola en la base con una giba o con un espolón, pero en este caso no fuertemente antrorso; labio inferior de la corola prolongado en un paladar; cápsula con lóculos desiguales o iguales 11
11. Hojas palmatinervias, de ovadas a orbiculares, de ordinario lobuladas, cordiformes en la base, largamente pecioladas 12
 - Hojas pinnatinervias o uninervias, de lineares a ovadas, en general enteras, de ordinario estrechadas en la base, en ocasiones hastadas, sagitadas o cordiformes en la base, pecioladas o no 13

12. Hojas opuestas; corola de más de 25 mm, de blanquecina a amarillenta, prolongada en una giba basal corta **7. Asarina**
 – Hojas generalmente alternas; corola hasta de 15 mm, de color violeta a blanco, prolongada en un espolón basal recto o ligeramente curvado **8. Cymbalaria**
13. Corola con una giba basal 14
 – Corola con un espolón basal 16
14. Hierbas anuales; cáliz con sépalos desiguales, lineares, más largos que el tubo de la corola y que la cápsula **5. Misopates**
 – Hierbas perennes o subarborescentes; cáliz con sépalos subiguales, subulados, lanceolados u ovados, más cortos que el tubo de la corola y que la cápsula 15
15. Hierbas perennes, rizomatosas; hojas sésiles; cáliz con sépalos subulados; cápsula con lóculos iguales, cada uno dehiscente por un solo poro **6. Pseudomisopates**
 – Hierbas perennes o subarborescentes; hojas pecioladas; cáliz con sépalos ovados o lanceolados; cápsula con lóculos desiguales, el superior dehiscente por un poro, el inferior por 2 **3. Antirrhinum**
16. Hojas hastadas, sagitadas, cordiformes, atenuadas o truncadas en la base; flores solitarias, axilares; cápsula con lóculos iguales, cada uno dehiscente por un poro subapical **9. Kickxia**
 – Hojas atenuadas o cuneadas en la base; flores en racimo terminal, excepcionalmente solitarias y axilares; cápsula con lóculos desiguales o subiguales, cada uno dehiscente por un poro con varios dientes \pm irregulares, en ocasiones abriéndose a modo de valvas, a veces con el lóculo inferior indehiscente 17
17. Tallos heteromorfos (fértil y estéril) o \pm homomorfos (casi todos fértiles); hojas sésiles; corola con el labio inferior provisto de una convexidad que de ordinario cierra por completo la boca del tubo, y con un espolón basal de estrechamiento cónico a linear-filiforme; cápsula dehiscente por 3-5 dientes que se pueden prolongar hasta la base a modo de valvas **11. Linaria**
 – Tallos de ordinario homomorfos (todos fértiles), por excepción heteromorfos (fértil y estéril); hojas en general pecioladas; corola con el labio inferior provisto de una convexidad que no alcanza a cerrar la boca del tubo, y con un espolón basal cónico, subcilíndrico o fusiforme; cápsula dehiscente por poros de ordinario \pm dentados, en ocasiones con lóculo inferior indehiscente **4. Chaenorhinum**
18. Hojas caulinares alternas, con o sin roseta basal 19
 – Hojas opuestas, al menos las caulinares inferiores, o verticiladas 22
19. Hojas de pinnatipartidas a bipinnatisectas; corola con el labio superior convexo **31. Pedicularis**
 – Hojas de enteras a crenadas; corola con el labio superior plano 20
20. Corola netamente bilabiada, hasta de 3,5 mm; cápsula dehiscente por poros **10. Anarrhinum**
 – Corola de ordinario no netamente bilabiada, de más de 6 mm; cápsula dehiscente por 2 valvas 21
21. Inflorescencia en racimo, por lo común secundiflora, con flores \pm péndulas; corola con tubo ancho, de al menos 4 mm de anchura; cápsula de más de 7 mm **17. Digitalis**
 – Inflorescencia en racimo corimbiforme, con flores erectas; corola con tubo estrecho, hasta de 2 mm de anchura; cápsula hasta de 4 mm **18. Erinus**
22. Sépalos libres casi hasta la base y desiguales, los 2 internos mucho más estrechos que los externos; cápsula dehiscente por 4 valvas; tallos rastreros, ascendentes o parcialmente flotantes, con frecuencia enraizantes en los nudos **15. Bacopa**
 – Sépalos soldados en gran parte, o libres casi hasta la base e iguales o subiguales; cápsula dehiscente por 2 valvas o indehiscente; tallos erectos o ascendentes, muy raramente enraizantes en los nudos 23

23. Tubo de la corola subgloboso o urceolado; labio superior de la corola en general con estaminodio en forma de escama en su cara interna, raramente sin él; ovario con nectario anular en la base **2. Scrophularia**
 – Tubo de la corola cilíndrico u obcónico, nunca subgloboso o urceolado; labio superior de la corola sin estaminodio; ovario sin nectario en la base 24
24. Hojas de pinnatipartidas a bipinnatisectas; corola bilabiada con el labio superior convexo **31. Pedicularis**
 – Hojas de enteras a crenadas; corola con el labio superior plano 25
25. Subar bustos; hojas crenadas o crenado-serradas; flores en racimos largos **21. Lafuentea**
 – Hierbas anuales o perennes; hojas de enteras a dentadas; flores axilares o en racimos cortos 26
26. Hierbas anuales; sépalos libres casi hasta la base; corola de un rosa pálido o lila **14. Lindernia**
 – Hierbas perennes; sépalos soldados al menos hasta la mitad; corola amarilla 27
27. Cápsula polisperma, no carnosa; corola de más de 15 mm; rizoma sin escamas **13. Mimulus**
 – Cápsula monosperma, ligeramente carnosa; corola de hasta 10 mm; rizoma cubierto de escamas imbricadas, gruesas, pardo-blanquecinas **23. Tozzia**
28. Cápsula monosperma, ligeramente carnosa; corola ligeramente bilabiada, con el labio superior \pm erecto, plano; rizoma cubierto de escamas imbricadas, gruesas, pardo-blanquecinas **23. Tozzia**
 – Cápsula con 2 a numerosas semillas, no carnosa; corola bilabiada con el labio superior convexo; rizomas sin escamas gruesas 29
29. Cáliz hendido dorsiventralmente hasta la mitad, definiendo 2 lóbulos laterales muy aparentes, cada uno provisto de 2 dientes apicales cortos **28. Bartsia**
 – Cáliz hendido en 4 lóbulos netos 30
30. Cáliz fuertemente comprimido lateralmente, de contorno ovado o suborbicular en visión lateral; anteras no mucronadas **32. Rhinanthus**
 – Cáliz no comprimido, tubular o campanulado; anteras mucronadas 31
31. Cápsula con 2-4 semillas, glabra o con algunos pelos en el margen; semillas lisas, con eleosoma **22. Melampyrum**
 – Cápsula en general con más de 4 semillas, si con 4 o menos hispida en la parte apical; semillas con ornamentación variable, raramente lisas, sin eleosoma 32
32. Corola con el labio inferior trilobulado, con cada lóbulo dividido en 2 partes por una hendidura apical neta **24. Euphrasia**
 – Corola con el labio inferior trilobulado, con cada lóbulo redondeado o ligeramente emarginado 33
33. Inflorescencia en racimo por lo común secundifloro; hojas enteras o con algunos dientes, con frecuencia prontamente caedizas; labio inferior de la corola sin gibas en la cara interna del lóbulo central 34
 – Inflorescencia en racimo no secundifloro; hojas pinnatífidas o pinnatipartidas, no prontamente caedizas; labio inferior de la corola con gibas en la cara interna del lóbulo central 36
34. Corola con tubo (2)3-5 veces más largo que el cáliz, externamente con abundantes pelos glandulíferos **27. Macrosyringion**
 – Corola con tubo más corto que el cáliz o rara vez un poco más largo, externamente de ordinario \pm pelosa, con pelos tectores, raramente acompañados de alguno glandulífero, a veces glabra 35
35. Tallos pelosos, con indumento variable, pero nunca con pelos tectores antrorsos y adpresos; labio inferior de la corola dividido en 3 lóbulos profundos, en general ma-

1. *Verbascum*

- yores de un cuarto del total del labio; estilo sin porción papilosa diferenciada bajo el estigma **25. *Odontites***
- Tallos con pelos tectores antrorsos, adpresos o alguno \pm patente; labio inferior de la corola dividido en 3 lóbulos poco profundos, en general menores de un quinto del total del labio; estilo con una porción apical \pm mazuda y papilosa, netamente diferenciada bajo el estigma **26. *Odontitella***
36. Hierbas anuales; tallos con indumento patente, formado por pelos tectores y glandulíferos; semillas lisas o finamente reticuladas **30. *Parentucellia***
- Hierbas perennes o subarborescentes; tallos con indumento lanuginoso o adpreso, en este caso formado por pelos tectores retrorsos o antrorsos, a veces bajo la inflorescencia con algún pelo glandulífero; semillas con costillas longitudinales planas a modo de crestas 37
37. Tallos con pelos tectores lanuginosos, mezclados con pelos glandulíferos violáceos en la mitad o tercio superior; inflorescencia simple, con brácteas similares a las hojas; cápsula ovoide; semillas elipsoidales, \pm comprimidas lateralmente .. **28. *Bartsia***
- Tallos con pelos tectores antrorsos, sin pelos glandulíferos; inflorescencia ramificada, con brácteas diferentes a las hojas; cápsula obovoide; semillas fusiformes, no comprimidas lateralmente **29. *Nothobartsia***