

CLIV. RUBIACEAE [nom. cons.]*

Hierbas anuales o perennes, a veces estoloníferas o rizomatosas, otras cespitosas o pulvinulares, en ocasiones lignificadas en la base, o bien sufrútices de escaso tamaño –arbustos de gran talla y árboles en táxones extrapeninsulares–, con frecuencia trepadoras, glabras, papilosas, escábridas, pubérrulas o pelosas, con pelos unicelulares, a menudo provistas también de aculéolos antrorsos o retrorsos, con paquetes de rafidios y en ocasiones con glándulas. Tallos erectos, ascendentes, decumbentes o procumbentes, simples o ramificados desde la base, o solo en la parte superior, con frecuencia tetragonos. Hojas simples, sésiles, atenuadas o muy cortamente pecioladas, opuestas y a veces con estípulas interpeciolares exiguas y \pm soldadas, o bien éstas tan desarrolladas como las hojas y formando con ellas verticilos de 3-11(12), con 1-3 nervios \pm destacados y nervadura secundaria por lo general no visible, a veces con el envés provisto de glándulas epidérmicas hinchadas y alargadas hacia la parte distal de la hoja. Inflorescencias terminales o axilares, paniculiformes, subumbeliformes, espiciformes o capituliformes, las parciales –cuando existen– cimosas, simples o compuestas, a veces muy reducidas, rara vez flores solitarias, bracteadas; brácteas a menudo conformes con las hojas. Flores actinomorfas o ligeramente zigomorfas, hermafroditas o bien hermafroditas y unisexuales –plantas polígamas–, a veces algunas estériles, homógamas o más generalmente dicógamas –proterandras–, tetrámeras o, con menor frecuencia, trímeras o pentámeras –por anomalía hexámeras o heptámeras–, sésiles o pediceladas, por lo general bracteoladas; bractéolas foliáceas, menores o mayores que los pedicelos, a veces ocultando las flores. Cáliz nulo, rudimentario o con (2)4-5(6) sépalos triangular-lanceolados, subulados o filiformes, que persiste a veces sobre el fruto. Corola rotácea, acopada, acopado-rotácea, campanulada, crateriforme, hipocraterimorfa, infundibuliforme o tubular-infundibuliforme, con 3-7 pétalos parcialmente soldados, valvados –imbricados o contortos en táxones extrapeninsulares–, amarilla, amarillo-verdosa, blanco-verdosa, blanco-rosada, rosada, \pm rojiza o purpúrea, violeta, azulada o blanca, a veces con máculas parduscas o purpúreas, glabra o pelosa. Androceo con 3-5(7) estambres, incluidos o exertos, alternipétalos, soldados por sus filamentos al tubo de la corola; anteras dorsifijas o subdorsifijas, biloculares, introrsas, con dehiscencia longitudinal. Gineceo con 2 carpelos –desde 3 a numerosos en especies extrapeninsulares– soldados en un ovario ínfero y bilocular –unilocular por aborto–, con 1 rudimento seminal por lóculo –hasta numerosos en especies extrapeninsulares–, anátropo o hemítropo, con placentación axial; estilo 1(2), filiforme, simple, \pm bífido o bifurcado, excepcio-

* J.A. Devesa (ed.)

nalmente con 3 ramas; estigma bilobado, globoso o capitado. Fruto en drupa, con 2 pirenos, más comúnmente un esquizocarpo seco o carnoso, con 1-2 mericarpos monospermos, glabros o pelosos, lisos, rugosos, papilosos, papiloso-granulosos o mamilíferos, a menudo con rafidios. Semillas por lo general con testa fusionada al pericarpo, con endosperma. $x = 9, 10, 11$ y 12 .

Observaciones.—Las Rubiáceas constituyen una familia cosmopolita —su mejor representación la ostenta, no obstante, en las zonas tropicales y subtropicales— que comprende alrededor de 550 géneros y no menos de 9000 especies [cf. W.S. Judd & al., *Pl. Syst.*: 365-366 (1999)], o hasta 637 géneros y 10700 especies de acuerdo con D.J. Mabberley [cf. *Pl.-Book* (1989)]. El grupo es claramente monofilético [cf. B. Bremer & al. in *Syst. Biol.* 48: 413-435 (1999)], no pudiéndose decir lo mismo de algunas de las subfamilias y tribus tradicionalmente reconocidas —algunas ya desde mediados del siglo XIX—, y cuyo número ha sido muy variable según los autores.

Estudios filogenéticos efectuados con caracteres moleculares apuntan hacia el posible reconocimiento de dos grandes clados [cf. L. Andersson & J.H.E. Rova in *Pl. Syst. Evol.* 214: 161-186 (1999); B. Bremer & al. in *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 383-397 (1995); B. Bremer in *Cladistics* 12: 21-40 (1996); B. Bremer & al. in *Syst. Biol.* 48: 413-435 (1999)]. Uno de ellos se corresponde con la subfamilia *Rubioideae* Verd. tal y como fue definida (incluyendo *Theligonum* L., segregado en esta *Flora* en una familia independiente, *Theligonaceae* Dumort.), mientras que el segundo se escinde en 2 subclados, uno de ellos correspondiéndose con las *Cinchonoideae* Raf. [incluidas parte de las *Antirheoideae* Raf., *Guettardioideae* Verd., que resultan por tanto polifiléticas; cf. L. Andersson & J.H.E. Rova in *Pl. Syst. Evol.* 214: 161-186 (1999)] en un sentido mucho más restrictivo y otro con la subfamilia *Ixoroideae* Raf. en un concepto más amplio de como fue definida.

En el ámbito de esta *Flora* solo está representada la subfamilia *Rubioideae*, que incluye fundamentalmente plantas herbáceas —menos frecuentemente arbustos o incluso árboles—, siempre con rafidios, con estípulas enteras, bifidas o fimbriadas, corola con estivación valvar, heterostilia frecuente, ovario uni o más generalmente plurilocular y con 1 o numerosos rudimentos seminales por lóculo, y frutos secos o carnosos, dehiscentes o indehiscentes. La subfamilia es monofilética [cf. L. Andersson & J.H.E. Rova in *Pl. Syst. Evol.* 214: 161-186 (1999); B. Bremer & R.K. Jansen in *Amer. J. Bot.* 78: 198-213 (1991); B. Bremer & J.-F. Manen in *Pl. Syst. Evol.* 225: 43-72 (2000)] y se reconocen en ella actualmente al menos 16 tribus [cf. B. Bremer & J.-F. Manen in *Pl. Syst. Evol.* 225: 43-72 (2000)], de las que solo *Paederieae* y *Rubieae* están representadas aquí.

En lo concerniente al sistema de reproducción señalar que por lo general la fecundación cruzada se ve facilitada por la maduración del verticilo sexual masculino antes que el femenino (proterandria), siendo la autocompatibilidad el fenómeno más frecuente en la familia. No obstante, es bien conocida en el grupo la autoincompatibilidad de tipo esporofítico —si bien el rechazo de los tubos polínicos se sucede tanto a nivel estigmático como en la base del estilo [cf. K.S. Bawa & J.H. Beach in *Amer. J. Bot.* 70: 1281-1288 (1983)]—, conocida en al menos 416 especies de 91 géneros, aunque existen especies distilas autocompatibles. La ginodioecia se ha indicado en *Sherardia arvensis* [H. Müller, *Fertilis. Fl.*: 300-306

(1883)], y la andromonoecia se conoce en *Valantia*, *Cruciata* y diversas especies de *Galium* (v.gr., *Galium tricorntutum* y *Galium verrucosum*).

Las flores, que a veces pueden ser olorosas (v.gr., en *Galium odoratum*, *Galium verum*, *Cruciata laevipes*, etc., con olor a cumarina), son polinizadas generalmente por insectos, fundamentalmente dípteros, himenópteros y lepidópteros, menos frecuentemente por coleópteros, que pueden ser atraídos por el néctar [cf. H. Müller, *Fertilis*. Fl.: 300-306 (1883)]. En algunos géneros extrapeninsulares se conoce la ornitofilia (v.gr., *Manettia* Mutis ex L.) y la quiropterofilia (v.gr., *Hillia* Jacq.) [M. Proctor, P. Yeo & A. Lack (eds.), *Nat. Hist. Pollination*: 238, 249 (1996)].

La dispersión de los frutos puede ser abiótica, como sucede en algunas de las especies herbáceas, o vehiculada por animales, lo que es particularmente frecuente en el género *Galium*, en arbustivas tropicales y subtropicales, y en algunas mediterráneas (v.gr., *Rubia*, *Putoria*) con frutos carnosos, en las que las aves y algunos mamíferos juegan un papel importante [cf. O. Eriksson & B. Bremer in *Amer. Naturalist* 138: 751-761 (1991); B. Bremer & O. Eriksson in *Biol. J. Linn. Soc.* 47: 79-95 (1992)], entre ellos incluso monos [*Gardenia* J. Ellis; L. Van Der Pijl, *Princ. Disper. Pl.* ed. 3: 26, 53 (1982)]. Menos frecuente es la saurocoria, conocida por ejemplo en *Plocama pendula* Aiton, *Hort. Kew.* 1: 292 (1789), arbusto macaronésico dispersado por las heces de lagartos [cf. L. Van Der Pijl, *Princ. Disper. Pl.* ed. 3: 26 (1982)], y por algunas especies de aves [cf. M. Nogales & al. in *Ecoscience* 6: 531-538 (1999)].

En Sotoserrano (Salamanca) se ha recolectado [Sánchez Rodríguez & al. in *Acta Bot. Gallica* 154: 3-6 (2007)] el neófito de origen neotropical, *Oldenlandia corymbosa* L., *Sp. Pl.*: 119 (1753), que se caracteriza por tener estípulas fimbriadas.

Bibliografía.—L. ANDERSON & J.H.E. ROVA in *Pl. Syst. Evol.* 214: 161-186 (1999); W.R. ANDERSON in *Taxon* 22: 537-542 (1973); C.E.B. BREMEKAMP in *Acta Bot. Neerl.* 15: 1-33 (1966); B. BREMER & al. in *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 383-397 (1995); B. BREMER & R.K. JANSEN in *Amer. J. Bot.* 78: 198-213 (1991); B. BREMER & al. in *Syst. Biol.* 48: 413-435 (1999); B. BREMER & J.-F. MANEN in *Pl. Syst. Evol.* 225: 43-72 (2000); A.X.P. COUTINHO in *Bol. Soc. Brot.* 17: 7-41 (1901); S.P. DARWIN in *Taxon* 25: 595-610 (1976); F. EHRENDORFER & al. in *Pl. Syst. Evol.* 190: 245-248 (1994); M.C. GARCIA KIRKBRIDE in *Pl. Syst. Evol.* 141: 115-121 (1982); J.-F. MANEN & al. in *Pl. Syst. Evol.* 190: 195-211 (1994); A. NATALI & al. in *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 428-439 (1995); A. RICHARD, *Mém. Rubiac.* (1830); E. ROBBRECHT in *Opera Bot. Belg.* 1: 1-271 (1988); B. VERDCOURT in *Bull. Jard. Bot. État* 28: 209-290 (1958).

1. Hojas opuestas, con estípulas muy pequeñas; sufrútice procumbente; corola 13-19 mm, hipocraterimorfa **9. Putoria**
- Hojas y estípulas similares en forma y tamaño, dispuestas en verticilos de 3-11(12) piezas, rara vez hojas opuestas y entonces corola de menos de 10 mm; hierbas anuales o perennes, o sufrútices, a menudo trepadoras; corola hasta de 11(14) mm, rotácea, acopada, acopado-rotácea, crateriforme, hipocraterimorfa o ± infundibuliforme 2
2. La mayoría de las flores abrazadas y ocultas por una bractéola membranácea fuertemente conduplicada **4. Callipeltis**
- Flores bracteoladas o no, pero nunca ocultas y abrazadas por la bractéola 3

3. Cáliz bien desarrollado, con (4)6 dientes subulados o triangular-lanceolados, persistente en el fruto; inflorescencias capituliformes, con involucre de brácteas soldadas .
..... **5. Sherardia**
- Cáliz nulo o rudimentario, a veces reducido a 2-4 piezas filiformes cortas, nunca persistente en el fruto; inflorescencia de otro tipo, si capituliforme nunca con involucre de brácteas soldadas 4
4. Planta andromonoica, a menudo con la flor central de cada cima hermafrodita y tetrámera, y las laterales, masculinas o estériles, trímeras 5
- Todas las flores hermafroditas 7
5. Pedúnculos y pedicelos florales coalescentes en un cuerpo fructífero a modo de capuchón coriáceo, ± fuertemente aculeolado-setoso, que recubre los mericarpos; hojas en verticilos de 4 **2. Valantia**
- Pedúnculos y pedicelos florales no coalescentes en un cuerpo fructífero que recubre los mericarpos, éstos claramente visibles; hojas en verticilos de 4-10, rara vez opuestas 6
6. Hojas en verticilos de 4 y brácteas de primer orden opuestas o en verticilos de 3; mericarpos 0,8-2,8 mm; tallos no escábridos, rara vez con algún aculéolo retrorso en los ángulos **3. Cruciatia**
- Al menos las hojas caulinares medias y las brácteas de primer orden en verticilos de (4)6-10; mericarpos 2-6,5 mm; planta ± fuertemente escábrida **8. Galium**
7. Corola con 5 lóbulos –por anomalía en algunas flores 4 ó 7–, rotácea; fruto con 1(2) mericarpos de (2)2,5-7(9) mm, carnosos **1. Rubia**
- Corola con 4 lóbulos –por anomalía en algunas flores con 5 ó 6–, rotácea, acopada, crateriforme, hipocraterimorfa o ± infundibuliforme, si todas las flores con 3 ó 5 lóbulos, entonces corola ± infundibuliforme; fruto con 1-2 mericarpos de 0,5-3,2(3,5) mm, secos 8
8. Inflorescencias espiciformes, ± densas, con flores solitarias en la axila de cada bráctea; lóbulos corolinos con un acumen al principio marcadamente inflexo **6. Crucianella**
- Inflorescencias en panícula, cima simple o compuesta, umbeliforme o capituliforme; lóbulos corolinos agudos u obtusos, apiculados o no, sin acumen inflexo 9
9. Hojas con 3 nervios claramente visibles 10
- Hojas sólo con 1 nervio visible 11
10. Corola tetrámera, rotácea o subrotácea; frutos glabros o pelosos **8. Galium**
- Corola trímera, rarísima vez tetrámera, ± infundibuliforme; frutos glabros **7. Asperula**
11. Inflorescencias parciales capituliformes o glomerulares 12
- Inflorescencias parciales en cimas dicasiales, corimbiformes, umbeliformes o subspiciformes 13
12. Corola azulada, azul-violeta, rosada o blanco-rosada, si algo amarillenta entonces hojas opuestas o en verticilos de 4 **7. Asperula**
- Corola amarilla o de un verde amarillento, con hojas en verticilos de 6-10 **8. Galium**
13. Todas las cimas con bractéolas; si nulas o escasas, entonces al menos las brácteas de último orden y las bractéolas con 1-2 pelos apicales, sin glándulas epidérmicas hinchadas en la parte superior del envés, y ovario y mericarpos con zona comisural no glandulosa **7. Asperula**
- Cimas sin bractéolas o solo presentes parcialmente y, en este caso, si poseen pelos apicales, o bien tienen glándulas epidérmicas hinchadas hacia la parte superior del envés, o el ovario y los mericarpos poseen la zona comisural glandulosa **8. Galium**

RUBIEAE Baill.*ASPERULAE* A. Rich.

Hierbas anuales o perennes, o sufrútices, a veces trepadoras. Hojas simples, con estípulas tan desarrolladas como las hojas y formando verticilos con éstas. Cáliz nulo, rudimentario o integrado por 2 ó 4 piezas filiformes cortas. Polen pluricolpado. Fruto en esquizocarpo, seco y dehiscente en 2 mericarpos –a veces solo uno por aborto–, o bien carnoso e indehiscente. $x = 9, 10, 11$ y 12 .

Observaciones.—Las *Rubieae* constituyen una tribu monofilética [cf. F. Ehrendorfer & al. in *Pl. Syst. Evol.* 190: 245-248 (1994); J.-F. Manen & al. in *Pl. Syst. Evol.* 190: 195-211 (1994); A. Natali & al. in *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 428-439 (1995)] cuyos integrantes alcanzan su mejor representación en las zonas templadas. En ella se reconocen 14 géneros.

Estudios filogenéticos efectuados con caracteres moleculares, han puesto de manifiesto la existencia en el grupo de 5 subclados [cf. J.-F. Manen & al., loc. cit.; A. Natali & al., loc. cit.]. Por un lado, el de *Rubia*, que ocupa una posición basal en la tribu, con caracteres plesiomórficos (v.gr., hábito a veces sufruticoso, hojas y estípulas en verticilos de 4, frutos drupáceos, etc.) y corola rotácea pentámera como principal carácter diagnóstico. Un segundo subclado incluye *Sherardia*, *Crucianella* y la mayoría de las especies de *Asperula*; el tercero incluye *Galium* sect. *Aparinoides* (*Galium palustre*) y *Asperula* sect. *Glabellae* (*Asperula tinctoria* y *Asperula laevigata*), en el que sus representantes ennegrecen tras la desecación, las hojas son obtusas, las flores campanuladas y los mericarpos globosos. Otro subclado reúne las especies estudiadas de los géneros *Valantia* y *Cruciata*, así como los representantes de *Galium* sect. *Platygalium*, todos con hojas y estípulas en pseudoverticilos de 4, con 3 nervios resaltados. Finalmente, un quinto subclado incluiría los restantes representantes estudiados de *Galium* (sect. *Galium*, sect. *Leiogalium*, sect. *Leptogalium* y sect. *Kolgyda*). Estos resultados apuntan hacia el carácter parafilético de los géneros *Galium* y *Asperula* [cf. B. Bremer & J.-F. Manen in *Pl. Syst. Evol.* 225: 43-72 (2000)].