

CLVIII. DIPSACACEAE [nom. cons.]*

Hierbas anuales, bienales o perennes, a veces sufruticulosas o sufruticosas, inermes o con acúleos espinosos, con indumento homótrico o heterótrico, de pelos simples, solitarios, basifijos, unicelulares o pluricelulares, aciculares, mazudos o capitados, glandulíferos o eglandulosos, menos frecuentemente en fascículos o bien pelos estrellados. Tallos escapiformes o foliosos y entonces simples o, más frecuentemente, ramificados, con ramificación a menudo subdicótoma-divaricada. Hojas simples, opuestas, pecioladas o sésiles, sin estípulas, \pm connatas por sus bases, enteras, dentadas, pinnatífidas, pinnatipartidas o pinnatisectas, las basales a menudo arrosetadas y presentes o no en la antesis. Inflorescencias en capítulo, involucradas, hemisféricas o globosas en la antesis, globosas, ovoides u oblongo-ovoides en la fructificación; involucreo con 1-3(5) filas de brácteas herbáceas o coriáceas, libres o soldadas por sus bases, enteras o pinnatífidas, inermes o espinosas; receptáculo convexo, cónico, cilíndrico o filiforme, glabro o peloso, ebracteolado o con bractéolas herbáceo-escariosas e inermes, o coriáceas y espinosas. Flores hermafroditas –rara vez femeninas–, proterandras, tetrámeras o pentámeras, \pm iguales o las más externas del capítulo de mayor tamaño, cada una de ellas rodeada en la madurez por un epicáliz urceolado (involucelo). Involucelos homomorfos o heteromorfos en la misma inflorescencia, con o sin eleosoma basal, diferenciados generalmente en un tubo y una corona distal, separados o no por un diafragma que rodea el estilo, menos frecuentemente tubo prolongado en un epidiafragma campanulado, con 8 gruesos nervios confluentes distalmente y delimitando 8 tenues depresiones membranáceas, y culminado entonces por una corona membranácea, plegada e inflexa; tubo coriáceo, prismático y tetragono, o biconvexo y con 2 tenues depresiones distales, o cilíndrico u obcónico, liso, octosulcado u octoacostillado, con o sin 8 depresiones o fovéolas distales, por lo general peloso; corona formada por numerosos nervios cartilaginosos, o por 8 aristas rígidas –4 más largas y 4 más cortas–, o dentada e inconspicua pero con un diente subulado-falciforme extraordinariamente desarrollado, o bicuspidada, o lobada, o denticulada, o dentado-fimbriada, o bien campanulada y escariosa, simétrica o no, con borde subentero o festoneado, recorrida por numerosos nervios, lisos o escábridos o, si dispuesta sobre un epidiafragma, entonces membranácea e inflexa, fuertemente plegada y sin nervios aparentes; diafragma, cuando presente, coriáceo, plano o cónico. Cáliz gamosépalo, epígino, persistente o caedizo, acopado y con numerosos pelos o dientes, o acopado y con 8-25 aristas \pm erectas, escábridas o plu-

* J.A. Devesa (ed.)

mosas, iguales o desiguales, o bien pateniforme, subtetragonal o subpentagonal, a menudo con pelos glandulíferos y (0)1-6 aristas setáceas, escábridas o plumosas. Corola gamopétala, con 4-5 lóbulos –hasta 7 en teratologías–, subactinomorfa –con un lóbulo ligeramente mayor que los restantes– o la de las flores externas del capítulo notablemente zigomorfa, con lóbulos muy desiguales –3 notablemente mayores, el central más grande–, pelosa externamente, glabra o pelosa en el interior del tubo, blanca, rosada, de un rosa violeta o azulada. Androceo con 2-4 estambres, libres, alternipétalos, insertos en el extremo del tubo de la corola; anteras oblongas, mediifijas, exertas, con dehiscencia introrsa por escisiones longitudinales. Gineceo bicarpelar –el segundo carpelo nunca se desarrolla–, con ovario ínfero, unilocular y uniovulado, glabro o peloso, con el rudimento seminal anátropo, unitégmico; estilo terminal, generalmente exerto, liso; estigma seco, con un lóbulo estigmático (o 2 muy desiguales), o bien capitado y \pm oblicuo. Fruto en aquenio, encerrado en el involucrelo y \pm adnato a él, culminado por el cáliz. Semilla albuminosa. $x = 5, 8, 9$ y 10 .

Observaciones.—La familia la integran 12 géneros y no menos de 325 especies, nativas de Eurasia y África, aunque algunas de ellas se han introducido como viarias en el continente americano (v.gr., *Scabiosa columbaria* y *Dipsacus fullonum*). Todos los géneros poseen representación en la flora ibérica, excepto *Pterocephalodes* V. Mayer & Ehrend., en el que se incluyen 3 especies asiáticas anteriormente incluidas en *Pterocephalus*.

Estudios filogenéticos recientes, basados en caracteres moleculares, avalan en la familia la existencia de dos grandes clados. Por un lado, el constituido por *Dipsacus* y *Cephalaria*, y por otro, el de los restantes géneros, a su vez separados en dos: el integrado solo por *Knautia* y el que conforman los restantes géneros [cf. P. Caputo & S. Cozzolino in Pl. Syst. Evol. 189: 41-61 (1994)]. Los tres clados han sido reconocidos aquí con categoría de tribu: *Dipsaceae*, *Knautieae* y *Scabioseae*. Igualmente, esos mismos datos preliminares apuntan el carácter parafilético de *Dipsacus*, ya que *Dipsacus* sect. *Sphaerodipsacus* (*Dipsacus pilosus*) aparece como grupo hermano de *Cephalaria* [cf. P. Caputo & S. Cozzolino, loc. cit.].

Los caracteres taxonómicos más importantes en la familia están relacionados con las flores e inflorescencia, extraordinariamente especializados para la optimización de la polinización y la dispersión de las diásporas.

La inflorescencia típica es un capítulo –tiene su origen en una inflorescencia cimosa condensada–, en el que la maduración de las flores tiene lugar de manera centripeta en todos los géneros, excepto en *Dipsacus*, en el que se desarrollan en primer lugar las flores medianas de cada inflorescencia, formando un anillo, y progresando su maduración desde aquí hasta las regiones proximal y distal. Su atractibilidad de cara a los polinizadores se ve reforzada a menudo por un mayor desarrollo de las flores de la periferia (v.gr., en *Scabiosa*, *Lomelosia*, etc.), que muestran además un mayor grado de zigomorfía, muy evidente en el desigual tamaño de los lóbulos de la corola.

Las flores son siempre proterandras pues los estambres, al principio incurvos, son los primeros órganos sexuales en desarrollarse, desplegándose sucesivamente y exponiendo por encima de la corola sus anteras maduras. La flor

pasa, pues, por una fase masculina \pm prolongada, durante la cual la dehiscencia extrorsa de las anteras facilita la adhesión de los granos de polen a los insectos polinizadores, que visitan la flor en busca del néctar que produce un tejido nectarífero muy activo (v.gr., en *Knautia arvensis*, *Succisa pratensis*, etc.) situado sobre el ovario, en la base del estípite que sustenta el cáliz. Posteriormente, el estilo se alarga situando el estigma maduro encima de aquéllas, pasando la flor a un estadio funcionalmente femenino (cuando la polinización no se efectúa, el estigma puede curvarse hacia dentro y se facilita entonces la autopolinización, lo que es muy evidente en *Cephalaria*). El fenómeno, al ser más rápido que la maduración de las anteras y por ocurrir a menudo sincrónicamente en las flores de un mismo capítulo, propicia el que la inflorescencia en su conjunto pase de una fase masculina a otra funcionalmente femenina, y esta estrategia fuerza la fecundación cruzada. En algunas especies (v.gr., *Knautia arvensis*) se ha indicado el aborto de anteras en algunas flores, e incluso la ginodioecia; en otros casos (v.gr., *Scabiosa* y *Pteroccephalus*) se ha indicado la aparición de capítulos pequeños con flores que se autopolinizan.

La liberación de los frutos tiene lugar en el interior del involucelo, una estructura que tiene su origen en la fusión de 2 profilos y 2 bractéolas [cf. S. Alvarado in Trab. Mus. Nac. Ci. Nat., Ser. Bot. 21: 1-31 (1925); P.E.L. Van Tieghem in Ann. Sci. Nat., Bot. ser. 9, 10: 148-200 (1909)], y cuya importancia taxonómica en la familia es extraordinaria, tanto para la segregación de los géneros como para el reconocimiento de las especies. El involucelo, incluyendo el fruto, constituye la diáspora en la familia, habiéndose señalado también un papel regulador de la hidratación del fruto en función de su mayor o menor esclerificación, lo que puede retrasar la humectación y consiguiente germinación [cf. V. Mayer in Bot. Jahrb. Syst. 117: 333-357 (1995)].

En la diáspora puede participar también el cáliz, cuando persiste sobre el fruto en forma de una plataforma pateniforme de contorno \pm poligonal, que se eleva por encima del involucelo merced al alargamiento de la parte superior del ovario (estípite), y de la que salen un conjunto de aristas \pm rígidas, lisas, inconspicuamente escábridas o plumosas, erectas o erecto-patentes. Otras veces, cuando el cáliz es caedizo, cupuliforme y carnosillo, su función probable es solo de carácter protector, al sellar la parte superior del involucelo dando protección al ovario.

Los involucelos pueden disponerse directamente sobre el receptáculo o bien mediar un pie engrosado, que actúa como eleosoma –de interés en la dispersión mirmecócora–, como sucede en las especies de *Knautia*. En general los involucelos presentan dos partes \pm delimitadas: el tubo y la corona, separados o no por un tabique o diafragma, que rodea el estípite calicinal. El tubo, proximal, puede ser prismático, biconvexo, cilíndrico u obcónico, de superficie lisa o acostillada, casi siempre peloso y muy frecuentemente con depresiones o foveólas \pm acentuadas en su extremo distal. La corona, distal, es también de morfología muy variable; unas veces la integran solo dientes cartilaginosos o aristas rígidas y otras, en cambio, es una estructura membranácea o escariosa, entera o lobada, con numerosos nervios. Menos frecuentemente, la corona, membranácea e inflexa, se dispone sobre una expansión campanulada del tubo del involucelo –el epidiafragma– (*Scabiosa* sect. *CyrtoSTEMMA*).

Mientras que en *Dipsacus* la dispersión de las diásporas es balística pasiva –aunque se sabe que las inflorescencias flotan y pueden ser arrastradas por el agua–, en otros géneros el viento es el agente dispersante más importante, fenómeno favorecido sin duda por el mayor o menor desarrollo de la corona del involucelo, muy notable en algunos géneros (v.gr., en *Lomelosia*), y en otros por el carácter plumoso de las aristas calicinales.

Bibliografía.—S. ALVARADO in Trab. Mus. Nac. Ci. Nat., Ser. Bot. 21: 1-31 (1925); A. BACKLUND & B. BREMER in Pl. Syst. Evol. 207: 225-254 (1997); P. CAPUTO & S. COZZOLINO in Pl. Syst. Evol. 189: 41-61 (1994); T. COULTER, Mém. Dipsac. (1823); F. EHRENDORFER in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 77[Sonernummer]: 83-94 (1964); W.R. GREUTER in Willdenowia 15: 71-76 (1985); V. MAYER in Bot. Jahrb. Syst. 117(3): 333-357 (1995); V. MAYER & F. EHRENDORFER in Bot. J. Linn. Soc. 132: 47-78 (2000); P.E.L. VAN TIEGHEM in Ann. Sci. Nat., Bot. ser. 9, 10: 148-200 (1909); J. MARTI in Bol. Inst. Nac. Invest. Agron. 24: 123-216 (1964); R. VERLAQUE in Bull. Soc. Bot. France 124: 515-527 (1977); in Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Sér. 3, Sci. Vie 293: 351-354 (1981); in Rev. Gén. Bot. 91: 81-121 (1984); in Rev. Cytol. Biol. Vég. Botaniste 8: 117-168 (1985); 8: 171-243 (1985); 9: 5-72 (1986); 9: 97-176 (1986).

1. Planta con al menos los tallos o las hojas \pm provistos de acúleos **1. Dipsacus**
 - Planta inerme, o solo con las brácteas del involucro punzantes 2
2. Corola con 5 lóbulos, muy excepcionalmente alguna flor de la misma inflorescencia con 4 ó 6 lóbulos 3
 - Corola con (3)4 lóbulos 7
3. Aristas calicinales plumosas 4
 - Aristas calicinales escábridas 5
4. Bractéolas inexistentes; involucelo sin diafragma; cáliz con (14)16-20 aristas **8. Pterocephalus**
 - Bractéolas presentes; involucelo con diafragma; cáliz con 5-7 aristas **11. Pycnocomon**
5. Brácteas del involucro soldadas por sus bases **11. Pycnocomon**
 - Brácteas del involucro libres 6
6. Tubo del involucelo \pm acostillado **9. Scabiosa**
 - Tubo del involucelo liso, con 8 fovéolas distales **10. Lomelosia**
7. Brácteas del involucro y bractéolas terminadas en un acumen punzante **2. Cephalaria**
 - Brácteas del involucro y bractéolas no espinescentes 8
8. Hojas con indumento predominantemente de pelos estrellados ... **6. Pseudoscabiosa**
 - Hojas glabras o con indumento predominantemente de pelos simples, solitarios o en fascículos 9
9. Inflorescencias con receptáculo muy peloso, desprovisto de bractéolas .. **3. Knautia**
 - Inflorescencias con receptáculo glabro o \pm peloso, con bractéolas 10
10. Involucelos con corona dentada y un apéndice de 13-18 mm, subulado-falciforme, aplanado, que supera netamente las flores y el contorno de la inflorescencia; androceo con 1-2(3) estambres **7. Ptercephalidium**
 - Involucelos con corona aristada, dentada, dentado-fimbriada, bicuspidada o tetralobada, o bien campanulada, nunca con apéndice subulado-falciforme; androceo con 4 estambres 11

1. Dipsacus

11. Brácteas del involucre coriáceas, a menudo acastañadas, diferenciándose gradualmente en bractéolas; estigma lineal **2. Cephalaria**
 – Brácteas del involucre herbáceas, verdes, muy diferentes de las bractéolas interflores; estigma capitado-umbilicado, oblicuo 12
12. Cáliz pateniforme, con 4-5 aristas de (0,8)1-2 mm; corola (5)6-9 mm **5. Succisa**
 – Cáliz pateniforme, discoidal o subtetrágono, sin aristas; corola 2,5-4,7 mm **4. Succisella**