Fylogeneze čeledi Boraginaceae

BORAGINACEAE
BRUTNÁKOVITÉ

Obecná Charakteristika

byliny, jednoleté/vytrvalé (zřídka dřeviny)
odění ++
listy střídavé, jednoduché, přisedlé
květenství dvojvijan
květy pětičetné, tetracyklické
A na bázi srostlé s C (stamen-corolla tube)
C srostlá, často s šupinovitými výrůstky v ústí
G(2), čnělka gynobazická (± vytrvající)
plod rozpadavý ve čtyři 1-semenné tvrdky (mericarpids/eremocarpids),
často na povrchu s kotvičkovitými výrůstky, oddělující se samostatně

pyrrolizidinové alkaloidy

celosvětově (hlavně mírný podnebný pás)

11 tribů
ca. 100 rodů
ca. 1800 druhů

plesiomorfní charakteristiky:
báze gynecea rovná
eremocarp bez výrůstků
pyrrolizidinové alkaloidy

Echiochiloideae

keře a byliny
květy malé, šupinovité výrůstky v ústí (= fornices) a
na bázi (= annulus) koruny chybí (přívěsky nebo invaginace přítomny)
C zygomorfní (s výjimkou dříve samostatně vyčleněného druhu *Sericostoma pauciflorum*)
tvrdky drobné, bradavčité, na břišní straně kýlnaté

Boraginoideae

byliny nebo vzácněji keře
květy často velké,
obvykle s šupinovitými výrůstky v ústí (= fornices)
a na bázi (= annulus) koruny

Cynoglossoideae

byliny (zejména), keře (vzácně)
báze gynecea vyvýšená, obvykle jehlanovitá
tvrdky obvykle břišní stranou přisedlé,
často s kotvičkovitými výrůstky

Echiochileae

Echiochilinae

čnělka nitkovitá se 2 subapikálními bliznami — V Mediterán až SV Afrika, Arabský poloostrov — *Echiochilon* — incl. *Sericostoma*
jednoletky — Makaronézie, S Afrika až Arabský poloostrov — *Ogastemma* [1]
C nálevkovitá — Severní Amerika — *Antiphytum*
rostliny postrádající odění; C trubkovitá, úzká, nící
buzz pollination; tvrdky srostlé po 2, načernalé — Evropa, SZ Afrika až Z Asie — *Cerinthe*

Cerinthinae

C většinou žlutá

trvalky
C trychtýřovitá, s načernalými skvrnami v záhybech C cípů
tvrdky nesrůstající po 2; V Malá Asie, Kavkaz až SZ Írán — *Huynhia*
trvalky
C modrá, vzácněji žlutá, trubkovitá až baňkovitá, ústí lysé, bez šupinovitých přívěsků — *Moltkia*
C žlutá, C cípy žláznaté; tyčinky přirůstající těsně u báze C trubky — okolí Středozemního moře/Makaronézie — *Neatostema* [1]

Mediterán

jednoletky
C trubka žlutá, C cípy modré, s huňatým prstencem — Z Maroko/Kanárské ostrovy — *Mairetis* [1]
polokeře, K circumscissile — SV Afrika až JZ Asie — *Moltkiopsis* [1]

trvalky
(zakrslé) keře, tvrdky 1-2, s jizvou
s elaiozómem? — *Lithodora*

serpentinofyty — Balkán
C mírně zygomorfní, světle žlutá,
hluboce laločnatá se zašpičatělými C cípy — *Halacsya* [1]
oddenek tlustý, sympodiální; vysoce polyploidní
C fialová-nachová
K cípy za plodu oddělující se od báze a jednotlivě odpadávající — *Paramoltkia* [1]

nitky tyčinek misty žláznaté chlupaté
tvrdky s jizvou bez háčkovitých přívěsků; jizva po oddělení tvrdky rovná
tvrdky hladké, obvykle 1(-2) — *Aegonychon*

Lithospermeae

Eurasie
(zejména Mediterán a Z Asie)
některé rody J Afrika

Lithosperminae

(mimo tropy) sev. polokoule, s výjimkou několika
Amerických zástupců rodu *Lithospermum*

jednoletky
tvrdky obvykle 4, bradavčité — *Buglossoides*
tvrdky s výraznými háčkovitými přívěsky, vzácněji přívěsky nepatrné
annulus a C invaginace chybí — *Glandora*
Amerika (především) — *Lithospermum* — incl. *Ulugbekia, Onosmodium* etc.
tvrdky (1-2), na povrchu s háčky — Japonsko/Korea — *Ancistrocarya* [1] ? n.i.
čnělka hluboce 2- nebo 4klaná, každá větev zakončena bliznou — SV Afrika až Stř. Asie — *Arnebia*
jednoletky
tvrdky krátce stopkaté — SV Asie — *Stenosolenium* [1] ? n.i.
C trubkovitá s krátkými C cípy, dvoubarevná (růžová/modrá)
vrcholy prašníků vyčnívající — V Mediterán — *Podonosma*
tvrdky na bázi výrazně stopkaté — Mediterán až JZ Asie — *Alkanna*

Echiinae

bliznaa celistvá — V Europa až Z Asie — *Pontechium* [1]

květy zygomorfní
bliznaa rozeklaná
tvrdka obvykle pouze 1 — Malá Asie — *Megacaryon* [1]
jednoletky až trvalky
bliznaa rozeklaná
druhy Makaronéských ostrovů keřovité — *Echium*
trvalky
přízemní listová růžice — *Echiostachys*
J Afrika
keře
tvrdky obvykle 1-2 — *Lobostemon*
vytrvalé byliny, polokeře/keře; květy dlouze stopkaté
K téměř k bázi rozeklané, za plodu se někdy zvětšující, C cípy alespoň tak dlouhé jako C trubka
tvrdky šikmo vejcovité, hustě vrásčité — JZ Arabský poloostrov, trop. Afrika — *Cystostemon*

květy aktinomorfní
květy nicí, C válcovitá; K cípy úzké, prodloužené, souběžné,
oddělené velmi úzkým, obvykle uzavřeným zářezem; buzz pollination[2] — SZ Afrika, Evropa, Asie — *Onosma*
květy nicí, C téměř kulovitá; K cípy s trojúhelníkovité,
oddělené rozevřeným, trojúhelníkovitým zářezem — Stř./V Asie — *Maharanga*

Boragineae

obvykle trvalky
šupinovité výrůstky v ústí koruny velké, nápadné
tvrdky poměrně velké,
na bázi s dužnatým přívěskem (elaiozóm)

Moritziinae

vytrvalé byliny s
listovou růžicí — Jižní Amerika

hustá přízemní listová růžice, listy střídavé
K na vnější straně s háčkovitými trichomy — Jižní Amerika, J Střední Amerika — *Moritzia*
jediná tvrdka uzavřená v kalichu
elaiozóm chybí
řídká přízemní listová růžice, listy vstřícné
K na vnější straně bez háčkovitých trichomů — JZ Jižní Amerika — *Thaumatocaryon*

Boragininae

Z Eurasie

C cípy podvinuté, směrem ven svinuté
šupinovité výrůstky v ústí koruny ve dvou řadách — *Trachystemon* [1]
plazivý, silný oddenek
výjany bez listenů, C kolovitá — *Brunnera*
tvrdky příčně ledvinité, na bázi s
úzkým prstencem — Íránsko-turánská oblast — *Phyllocara* [1]

C zpravidla
řepicovitá

jednoletky; listeny přesahující K
A přirůstající v různých úrovních v dolní části C trubky
tvrdky téměř vzpřímené, s ostrým zobáčkem — *Anchusa* subgen. *Buglossoides*
trvalky
listeny obvykle chybí; volná část C trubky velká
tvrdky velké, obilé (delší než široké), vzpřímené — *Anchusa* subgen. *Buglossum*
tvrdky téměř polokulovité, přilbovitě vyklenuté, s postranní
štěrbinou a s řasnatě zubatým bazálním prstencem — *Hormuzakia*
jednoletky
C nevyčnívající nebo sotva vyčnívající z K
tvrdky příčně vejcovité s postranním zobánkem — *Gastrocotyle*
jednoletky
tvrdky vzpřímené, na vrcholu zaoblené, drobné — *Anchusa* subgen. *Buglossellum*
trvalky
tvrdky vzpřímené, s jizvou s tenkým prstencem — Evropa a Malá Asie — *Cynoglottis*
C výrazně zygomorfní s prohnutou,
od poloviny se rozšiřující volnou částí C
A 5 fertilní — *Lycopsis*
C výrazně zygomorfní s prohnutou,
od poloviny se rozšiřující volnou částí C
A 3 fertilní, patyčinky — *Anchusella*
dvouletky až trvalky
tvrdky příčně vejcovité (širší než dlouhé),
téměř vodorovné, s postranním zobánkem — *Anchusa* subgen. *Anchusa*
jednoletky
C s 5 šupinami chlupatými až dolů do C trubky
nitky tyčinek srostlé s bází C trubky — *Melanortocarya* [1]

zpravidla dvouletky a trvalky
C zpravidla trubkovitá
oddenkaté, vytrvalé byliny
ústí C trubky s prstencem chlupů; heterostylie
tvrdky s límcovitým prstencem na bázi, hladké — *Pulmonaria*
K za plodu se výrazně zvětšují a baňkovitě nafouklý — *Nonea*
trvalky; C úzce kyjovitá až téměř válcovitá
šupinovité výrůstky v ústí koruny úzce trojúhelníkovité až kopinaté
čnělka vyčnívající; buzz pollination[2] — *Symphytum*
tvrdky na bázi se stopkatým přívěskem umístěným mimo střed — *Pentaglottis* [1]
C trubka velmi krátká nebo téměř chybějící
šupinovité výrůstky v ústí koruny lysé
nitky tyčinek na bázi se zašpičatělým nebo zaobleným přívěskem — *Borago*

Lasiocaryeae

trvalky tvořící polštářovité porosty
tvrdky vzpřímené, pýřité, černé — *Chionocharis* [1]

Trichodesmeae

nízké byliny, tvrdky drobné — V Asie, zejména pohoří Himálaj
jednoletky
tvrdky podlouhle vejcovité, hladké — *Microcaryum* [1]
jednoletky
tvrdky vzpřímené, čihovité, podélně kýlnaté — *Lasiocaryum*
konektiv s dlouhým, koncovým přívěskem
tyto přívěsky dohromady vytváří nad tyčinkami úzký,
spirálně stočený kužel — *Trichodesma*
statné byliny až keře; tvrdky velké, často redukované na 1
andreceum asymetrické
tvrdky 1(2), zcela zakrývající květní lůžko, často na hřbetní
straně kýlnaté, svraskalé a s křídlem s kotvičkovitými výrůstky — *Caccinia*

Asie
Afrika
Austrálie (pouze *Trichodesma*)

Asperugeae

dvouleté, poléhavé byliny
květy jednotlivé, úžlabní; tvrdky s apikální jizvou
jednotná povrchová skulptura (rovné trichomy); embryo zakřivené — Evropa — *Memoremea* [1] — *O. scorpioides*

Severní polokoule

poléhavé byliny
K cípy nestejně dlouhé, 2 za plodu se zvětšující, obalující ze stran zploštělé tvrdky — *Asperugo* [1]
vytrvalé, poléhavé/vystoupavé byliny
květy stopkaté; K až téměř k bázi rozeklané, za plodu se zvětšující
tvrdky drobné, bradavčité, svrchu na břišní straně kýlnaté, zespodu ± vypouklé
jizva téměř středová, malá, trojúhelníkovitě vejčitá, vyvýšená na krátké stopce; SW-V Asie — *Anoplocaryum*
vytrvalé byliny
C trubkovitá, nící
Holarktická oblast, zejména Severní Amerika — *Mertensia*
vzpřímené jednoletky
listy vstřícné; tvrdky na hřbetní straně s dovnitř zahnutým křídlem — Pyrenejský poloostrov — *Gyrocaryum* [1]

Omphalodeae

vzpřímené jednoletky
tvrdky na hřbetní straně s dovnitř zahnutým křídlem — Z Mediterán — *Iberodes* — *"O. brassicifolia"* etc.

listy střídavé
trvalky s plazivým oddenkem
tvrdky na hřbetní straně s dovnitř zahnutým křídlem — V Mediterán — *Omphalodes* s.str. — *O. verna, nitida* etc.
jednoletky nebo trvalky s tenkým oddenkem
tvrdky křídlaté, někdy s drobnými kotvičkovitými výrůstky podél křídlatého okraje — Severní Amerika — *Mimophytum* — *"O. cardiophylla, aliena"*
statné byliny s tlustým oddenkem; žilnatina listů připomínající souběžnou žilnatinu
tvrdky velké, s křídlatými okraji — Chathamské ostrovy — *Myosotidium* [1]
byliny až keře; listy s nápadnou střední žilkou
tvrdky s kotvičkovitými výrůstky — Jižní Amerika — *Selkirkia* — *S. berterol*, incl. *Mapuchea* *"Cyn. limense"* etc. + *Nesocaryum* (1) n.i.

Rochelieae

tvrdky obvykle s kotvičkovitými výrůstky

Heterocaryinae

tvrdky neoddělující se od lůžka — Z Asie, Mediterán

listy vejčité/podlouhle vejčité
plodní stopky tenké, 0.8-1 mm široké, často výrazně nazpět ohnuté
tvrdky na okraji se 2 řadami přívěsků — *Heterocaryum*
listy čárkovité/čárkovitě kopinaté
plodní stopky tlusté (pokud přítomny), 1.5-2 mm široké, vzpřímené až mírně nazpět ohnuté
tvrdky na okraji s 1 řadou přívěsků — *Pseudoheterocaryum*
jednoletky; K za plodu se zvětšující
tvrdky redukovány na 1(-2), bezkřídlé — *Suchtelenia* [1]

Rochelinae

tvrdky oddělující se od lůžka

trvalky (vzácně jednoletky), často s pleiokormem nebo oddenkem
plodní stopky dolů ohnuté, báze gynecea úzká, jehlanovitá, < 2-3 mm — Eurasie, Amerika, Austrálie — *Hackelia* — incl. *Austrocynoglossum latifolium* *Cynoglossum suaveolens*
tvrdky ca. 2 mm dl., s nevýrazným okrajem
plodní stopky nazpět ohnuté, < 8 mm dl. — Sinajský pol. přes Irán, Kavkaz, Arménii až po Stř. Asii — *Pseudolappula* [1] — syn. *Lappula sinaica*
trvalky; často tvoří polštářovité porosty, listová růžice za květu přítomna
báze gynecea široce jehlanovitá, téměř rovná, < 1mm; tvrdky přisedající k lůžku středem svrchní strany
plodní stopky vzpřímené nebo dolů ohnuté; Eurasie — *Eritrichium* — incl. *Amblynotus rupestris* *Lappula marginata*
jednoletky nebo dvouletky;nikdy netvoří polštářovité porosty, listová růžice za květu chybí
báze gynecea úzce jehlanovitá;tvrdky obvykle přisedající k lůžku téměř po celé své délce
plodní stopky obvykle vzpřímené; Severní polokoule — *Lappula* — *Lepechiniella I* Mozaffari et al. 2013 *Lepechiniella wendelboi*, Saadati et al. 2017
tvrdky obvykle 1-2, pokroucené, neoddělující se od lůžka — především Blízký východ až J Rusko, Španělsko — *Rochelia* — incl. *Lappula sessiliflora* *Lappula drobovii*
tvrdky na hřbetní straně s dovnitř zahnutým křídlem (pseudoapertura)
šupinovité výrůstky v ústí koruny chybí — V Asie — *Craniospermum*

Craniospermeae

tvrdky drobné
ztráta
kotvičkovitých
výrůstků

Myosotideae

trvalky; oddenky tlusté, sympodiální; listy velké, nahloučené na konci lodyhy
květenství vrcholový dvojvijany, květy nicí
C široce zvonkovitá, s protaženým lemem, fialová-modrá
tyčinky srostlé a nahloučené okolo čnělky — *Brachybotrys* [1]

V Asie

C estivace kruhovitá
tvrdky (šikmo) čtyřboké
často stopkaté, nikdy s elaiozómem — *Trigonotis*
trvalky; podzemní výběžky; bohatá listová růžice; květenství převyšuje listovou růžici
květy zvonkovité, nálevkovité až hypicovité, obvykle modré nebo růžové — V Asie (zejména pohoří Himálaj až Čína) — *Decalepidanthus* — = *Pseudomertensia*
C estivace spirální
tvrdky čočkovitě zakřivené, nikdy stopkaté, někdy s elaiozómem — kosmopolitní (hlavně Mediterán a Nový Zéland) — *Myosotis* — incl. *Trigonocaryum*

habitus a tvrdky typu *Cynoglossum* — JV Afrika — *Afrotysonia* — incl. *Cynoglossum amplifolium* + *Adelocaryum* ? n.i.

Microulinae

báze gynecea téměř rovná
tvrdky obvykle s pseudoapertura — V Asie — *Microula* — incl. *Metaeritrichium, Actinocarya*
trvalky, tvrdky vzpřímené až vodorovné, typ *Cynoglossum*; lodyžní listy přisedlé
pylová zrna kolporátní, bez transverzální rýhy; květní stopky za plodu nazpět ohnuté — Z a V Severní Amerika — *Andersonglossum* — + *Oncaglossum* (1) n.i. + *Ailuroglossum* n.i.

Amsinckiinae

Amerika
hlavně Severní a Jižní Amerika (zajasně od Ard některé druhy (Plagiobothrys) také v Austrálii
rozšířené některých druhů disjunktivní
mezi Sev. a Již. Amerikou

trvalky, tvrdky vzpřímené až vodorovné, typ *Cynoglossum*; lodyžní listy řapíkaté
pylová zrna monoporátní, s transverzální rýhou; květní stopky za plodu vzpřímené — Z pobřeží Severní Ameriky — *Adelinia* [1]
trvalka; C velká
tvrdky velké, téměř okrouhlé, na svrchní straně kýlnaté, později lesklé, vzpřímené až vodorovné, typ *Cynoglossum* — Amerika, SZ Severní Amerika (Idaho) — *Dasynotus* [1]
K cípy za plodu nestejné, horní 2 zahrnové, vyklenuté nad 1 tvrdkou,
zbylé částečně srostlé, klenuté nad 2. tvrdkou, s 5–10 tlustými trny,
každý s háčkovitými chlupy; tvrdky většinou 2 — *Harpagonella*
jednoletky
tvrdky drobnější,
vodorovné,
jednostranně vypouklé
K cípy za plodu ± stejné nebo, pokud nestejné, horní 2 >
ostatní, volné, nejsou vyklenuté nad 1 tvrdkou, bez trnů ale s
háčkovitými nebo rovnými ostny; tvrdky většinou 4 — *Pectocarya*
děložní lístky dvoulaločné (u *Amsinckiopsis* a *Simpsonanthus* nejsou laločnaté)
C obvykle oranžová až žlutá (u *Amsinckiopsis* a *Simpsonanthus* bílá)
cleistogenes (specializované kleistogamické květy) – — *Amsinckia* — + *Simpsonanthus jonesii* [1] *Plagiobothrys kingii* [1]
trvalky, listy ve vytrvající listové růžici
C obvykle žlutá, častá heterostylie
tvrdky se subapikální, ventrální rýhou — *Oreocarya*

tvrdky
drobnější,
vzpřímené

C obvykle
bílá

děložní
lístky nejsou
obvykle
laločnaté,
pokud ano

cleistogenes +
(specializované
kleistogamické
květy)

kořeny červeně pigmentované
květy s listeny, K výrazný
báze gynecea převyšující zralé tvrdky, čnělka vytrvající — *Eremocarya*
tvrdky heteromorfní, 1-4/plod
1 tvrdka dozrává větší než ostatní 3 — *Cryptantha 'Maritima'* clade
jizva zpravidla nad středem tvrdky
květenství krátké, za plodu svinuté — *Sonnea*
tvrdky na břišní (svrchní) straně kýlnaté
efemérní až vytrvalé byliny, nikdy keře; porosty nikdy draslavé
jizva na středu nebo mírně pod středem tvrdky
květenství za plodu zpravidla prodloužené; tvrdky kýlnaté, bez rýhování — *Plagiobothrys* s.str.
jednoletky, kořeny červeně pigmentované
květy s listeny, K zprvu srostlý, za plodu circumscissile
báze gynecea < tvrdka — *Greeneocharis*
jednoletky (vzácněji trvalky)
tvrdky obvykle heteromorfní, s bílými hrbolky, trojhranné nebo vejčité,
se zaobleným nebo ostře hranatým až úzce křídlatým okrajem — *Johnstonella* — *Cryptantha 'Albidae'* clade
jednoletky, květy chasmogamické nebo kleistogamické
tvrdky vzácněji heteromorfní, obvykle s nekřídlatým
okrajem — *Cryptantha* s.str.

Cynoglosseae

Eurasie

Bothriosperminae

V Asie

jednoletky nebo dvouletky
(sub)trop. Stř. & V Asie — *Bothriospermum* — *incl. Thyrocarpus* *Nihon* (= *Omphalodes* p.p.)
tvrdky na hřbetní straně s dvojitými, čiškovitými přívěsky
trvalky
květenství kompaktní nebo dlouze stopkaté — Z Čína — *Antiotrema* [1] ? n.i.

Cynoglossinae*

byliny (většinou statné)
tvrdky obvykle velké
převážně Evropa, Z Asie, Afrika

habitus a tvrdky typu *Cynoglossum* (bezkřídlé) — *Lindelofia* I (*macrostyla*)
tvrdky drobné, různotvaré, (ne)křídlaté — *Microparacaryum intermedium* — *Lepechiniella* I, II
tvrdky uniformní (bezkřídlé) — *Cynoglossum* I — Asian, Australian species
tvrdky drobné — *Paracynoglossum asperrimum*
tvrdky typu *Cynoglossum* až křídlaté — *Paracaryum* I — *s. l. Trachelanthus, Rindera* I *Mattiastrum* I
tvrdky křídlaté, s rovným až zakřiveným křídlem — *Paracaryum* II — *s. str.* + *Mattiastrum* II
tvrdky typu *Cynoglossum* až křídlaté,
obvykle s kotvičkovitými výrůstky — *Cynoglossum* II-V — incl. *Lindelofia* II, III *Rindera* II, *Pardoglossum, Solenanthus* I, II

Freie Universität Berlin

Prof. Dr. Hartmut H. Hilger
Dipl. rer. nat. Theodor C. H. Cole
Dahlem Centre of Plant Sciences (DCPS)
Institute of Biology – Botany
Freie Universität Berlin
Altensteinstr. 6
D-14195 Berlin, Germany

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI FIRENZE

Prof. Dr. Federico Selvi
Dept. Agrifood Production and Environmental Sciences (DISPAA)
Sect. Soil and Plant Sciences, Botany Lab.
University of Florence
P. le Cascine 28
I-50144 Firenze, Italy

Faculty of Science
Palacký University Olomouc

Mgr. Lucie Kobrlová
Department of Botany
Faculty of Science
Palacky University Olomouc
Slechtitelu 27
CZ-78371 Olomouc, Czech Republic

© Autoři, 2020 (CC-BY)

HILGER HH, COLE TCH, SELVI F, KOBRLOVÁ L (2020) Fylogeneze čeledi BORAGINACEAE

Česká verze: HILGER HH, COLE TCH, SELVI F (2020) Boraginaceae Phylogeny Poster

- klasifikace čeledi Boraginaceae s.str. na základě doporučení pracovní skupiny Boraginales Working Group
- hypotetický strom založený na molekulárních fylogenetických datech (2019); probíhají revize několika podskupin
- převážná část fylogeneze vychází ze studie Chacón et al. 2016
- jména taxonomických kategorií vyšších než rod podle prací Reveal 2011 ff. a Chacón et al. 2016
- v rozporu se systémem APG, ale v souladu s online verzí APweb a dalšími klíčovými zdroji rozlišujeme několik čeledí v rámci řádu Boraginales
- délka fylogenetických větví je úmyslná, nevyjadřuje skutečné časové měřítko
- uvedené znaky (převážně z praci Kubitzki K et al., FGVP Vol. 14 a Chacón J et al. 2016) se nemusí nutně vztahovat na všechny členy kladu
- -aceae = čeleď, -oideae = podčeleď, -eae = tribus, -inae = podtribus

[1] monotypický rod
[2] „buzz pollination" = uvolňování pylu speciální vibrací (buzzing), po rozvibrování květu

Amsinckiinae: strom založen na studiích Hasenstab-Lehman & Simpson 2012 a Simpson et al. 2017, pozice rodů *Oncaglossum* a *Ailuroglossum* (typ: *Cynoglossum triste*) nejistá, pravděpodobně bazální pozice v rámci kladu Amsinckiinae
Boragininae: strom založen na studii Hilger et al. 2004
*Cynoglossinae: pouze částečně vyřešeno (v současné době probíhá revize)
parafyletické taxony zpravidla s tvrdkami na povrchu s kotvičkovitými výrůstky, vyčnívajícími (*Solenanthus, Rindera*)
nebo nevyčnívajícími tyčinkami z koruny a bezkřídlými (*Cynoglossum, Lindelofia, Pardoglossum*)
až nápadně křídlatými tvrdkami (*Mattiastrum, Rindera*)
Echiochiloideae: strom založen na studii Långström & Oxelman 2003
Lasiocaryeae: strom založen na studii Chacón et al. 2017
Lithospermeae: strom založen na studii Thomas et al. 2008
Lithosperminae/Echiinae: strom založen na studii Weigend et al. 2009
Megacaryon: pozice v rámci stromu vychází z práce Selvi et al. 2017
Omphalodeae: strom založen na studiích Otero et al. 2014; Holstein et al. 2016
Pseudoheterocaryum a sesterské rody: strom založen na studii Saadati et al. 2017

Cenné připomínky a doporučení k originální verzi poskytli N. Holstein, M.G. Simpson, G. Walden, a J. Chacón

Literatura

Boraginales Working Group (2016) Familial classification of the Boraginales, Taxon 65(3): 502-522
Chacón J et al. (2017) Phytotaxa 297(1): 1-14
Chacón J et al. (2016) Taxon 65(3): 523-546
Guilliams CM et al. (2017) Am J Bot 104(11): 1717-1728
Hasenstab-Lehman KE & Simpson MG (2012) Syst Bot 37(3): 738-757
Hilger HH et al. (2004) Ann Bot-London 94(1): 201-212
Holstein N et al. (2016) Phytotaxa 270(4): 231-251
Holstein N et al. (2016) Phytotaxa 288(2): 131-144
Khoshsokhan-Mozaffar M et al. (2018) Ann Bot Fennici 55: 293-308
Kubitzki K (ed) (2016) FGVP, Vol. 14, incl. Boraginales, Springer, HD/Berlin/NY
Långström E & Oxelman B (2003) Taxon 52(4): 725-735
Otero A et al. (2014) Phytotaxa 173(4): 241-277
Saadati N et al. (2017) Austr Syst Bot 30(1): 105-111
Selvi F et al. (2017) Syst Biodiv 15(6): 552-563
Simpson MG et al. (2017) Taxon 66(6): 1406-1420
Thomas D et al. 2008 Taxon 57(1): 79-97
Weigend M et al. (2009) Mol Phylogenet Evol 52(3): 755-768