Phylogénie des Boraginacées

BORAGINACEAE

Famille de la bourrache

Caractéres généraux

herbes, annuelles/pérennes (rare[t] ligneuses)
indument ++
flles alternes, simples, sans pétiole
infl scorpioïde
flrs pentamères à 4 verticilles
A et C fusionnés à la base du tube corollaire
C connés, svt avec écailles faucales
G(2), style gynobasique (± persistant)
fr composé de quatre nucules uniséminées (méricarpes), svt glochidiés, se détachant et dispersant individuell[t]

alcaloïdes pyrrolizidine

cosmopolitaines (larg[t] zones tempérées)

11 tribus
ca. **100 genres**
ca. **1800 espèces**

caractéres plésiomorphes:
gynobase plate
érémocarps sans glochides
alcaloïdes de la pyrrolizidine

Echiochiloideae

arbustes ou herbes
flr petite, écailles faucales et basales absentes (appendices ou invaginations présentes)
C zygomorphique (sauf *Sericostoma pauciflorum*)
nucules petites, verruqueuses, à aile ventrale

Boraginoideae

herbes ou rar. arbustes
flr svt large, norm. avec écailles faucales et basales

Cynoglossoideae

herbes (surtt), buissons (rar.)
gynobase surélevée, norm. pyramidale
nucules svt attachées ventralement, svt épineuses

Echiochileae

Echiochilinae

style filiforme à 2 stigmas subterminaux — E Méd. à NE Afrique, Péninsule Arabique — ***Echiochilon*** — incl. *Sericostoma*

annuelles — Macaronésie, N Afrique à Péninsule Arabique — ***Ogastemma*** [1]

C en entonnoir — N Amérique — ***Antiphytum***

Cerinthinae

C ess. jaune

plantes glabres; flrs pendantes; C tubuleuse, étroite; pollinisation vibratile; nucules noirâtres, fusionnées en pair — Europe, NO Afrique à O Asie — ***Cerinthe***

pérennes; C en forme d'entonnoir; nucules libres (= pas fusionnées en pair) — E Anatolie, Caucase à NO Iran — ***Huynhia***

Lithospermeae

Eurasie (surtt Méditerranée et O Asie) ques S Afrique

pérennes; C bleue, rar. jaune, tubuleuse ou urcéolée, à gorge glabre, sans appendices faucaux — ***Moltkia***

Méditerranéenne

C jaunes, aux lobes glanduleux et étamines connectées de la base du tube — circum-Méd., Macaronésie — ***Neatostema*** [1]

annuelles

C à tube jaune et lobes bleus, et anneau velu — O Maroc, îles Canaries — ***Mairetis*** [1]

pérennes

petits buissons, K circumscissile — NE Afrique à SO Asie — ***Moltkiopsis*** [1]

(petits) buissons; 1-2 nucules, cicatrice, avec élaiosome — ***Lithodora***

serpentinophytes Balkans

C un peu zygomorphe, jaune vif, et aux lobes profonds et pointus — ***Halacsya*** [1]

rhizome épais à croissance sympodiale; polyploïdie ++; C violette-pourpre, peu lobée; K lobes se désarticulant et détachant individ. à la base du fr — ***Paramoltkia*** [1]

filaments avec groupes de poils glanduleux; cicatrice méricarpienne sans appendices, arêtes plates se détachant; 1(-2) nucules, norm. lisses — ***Aegonychon***

Lithosperminae

(non tropicale) N Hémisphère sauf divers *Lithospermum* Américains

annuelles; norm. 4 nucules, vérruqueuses — ***Buglossoides***

nucules avec appendices distincts, rar. petits; annulus et invaginations de la C absents — ***Glandora***

Amériques (surtt) — ***Lithospermum*** — incl. *Ulugbekia, Onosmodium* etc.

(1-2) nucules crochues — Japon, Korée — ***Ancistrocarya*** [1] ? n.i.

style profondément divisé en 2 ou 4 lobes, chaque stigmatiques — NE Afrique à C Asie — ***Arnebia***

annuelles; nucules légèrement stipitées — NE Asie — ***Stenosolenium*** [1] ? n.i.

C tubuleuse bicolore (rose/bleue), à lobes courts; bouts des anthères exsertés (= saillants) — E Méd. — ***Podonosma***

base des nucules distinctement stipitées — Méd. à SO Asie — ***Alkanna***

stigma entier — E Europe à O Asie — ***Pontechium*** [1]

stigma divisé; norm. seulement 1 nucule — Asie Mineure — ***Megacaryon*** [1]

Echiinae

flr zygomorphe

annuelles ou pérennes; stigma divisé — espèces buissonnantes des îles Macaronésiennes — ***Echium***

pérennes; rosette de feuilles — ***Echiostachys***

S Afrique

buissonnant; norm. 1-2 nucules — ***Lobostemon***

herbes pérennes, buissonantes ou arbrisseaux; flr au pédicelle long; K profondément lobé, parfois accrescent autour du fr; C tubuleuse avec lobes des pétales au moins aussi long que le tube; nucules obliquement ovoïdes, rugueuses; SW Arabie, Afrique tropicale — ***Cystostemon***

flr actinomorphe

flr pendants, C cylindrique; K aux lobes étroits, allongés, parallèles, et séparés par un sinus très étroit; pollinisation vibratile; NO Afrique, Europe, Asie — ***Onosma***

flr pendantes, C subsphérique; K aux lobes ± triangulaires, séparés par un sinus triangulaire ouvert; C/E Asie — ***Maharanga***

flles alternées en rosette dense; K avec trichomes uncinés — S/SC Amérique — ***Moritzia***

Boragineae

norm. pérennes
écailles faucales larges
nucules relativement gros avec élaiosome interne et basal

Moritziinae

rosettes herbacées pérennes — S Amérique

nucule seulem. 1 par K; élaiosome absent — flles opposés en rosette; K sans trichomes uncinés — SO S Amérique — ***Thaumatocaryon***

Boraginoideae

C aux lobes révolus, enroulés vers l'extérieur; écailles faucales en 2 séries — ***Trachystemon*** [1]

rhizomes; cymes sans bractée, C en roue (= rotacée) — ***Brunnera***

nucules transversalement réniformes, avec un mince anneau à la base — région Irano-Turanienne — ***Phyllocara*** [1]

annuelles; bractées plus longue que K; A inséré à différentes hauteurs dans la partie basale du tube; nucules presque dressées, avec un aiguillon — ***Anchusa*** subgen. *Buglossoides*

pérennes; bractées svt absentes; C au limbe large; nucules larges, dressées et oblongues (plus long que large) — ***Anchusa*** subgen. *Buglossum*

nucules subhémisphériques, en forme de casque, avec un clivage latéral et un anneau pliqué/dentelé à la base — ***Hormuzakia***

C surtt hypocratériforme

annuelles; C rarement plus long que K; nucules transversalement ovoïdes, avec un aiguillon latéral — ***Gastrocotyle***

annuelle; nucules dressées, arrondis et petits — ***Anchusa*** subgen. *Buglossellum*

pérennes; nucules dressées, cicatrice avec un anneau fin — Europe et Asie Mineure — ***Cynoglottis***

C distinctement zygomorphe avec limbe oblique, ± étalée; A 5 fertiles — ***Lycopsis***

C distinctement zygomorphe avec limbe oblique, ± étalée; A 3 fertiles, 2 staminodes — ***Anchusella***

bienniales à pérennes; nucules transversalement ovoïdes (plus large que long), subhorizontaux, avec un aiguillon sur le côté (= latéral) — ***Anchusa*** subgen. *Anchusa*

annuelles; C à 5 écailles poilues prolongées vers la base dans un tube le long des veines; étamines attachées à la base du tube de la C — ***Melanortocarya*** [1]

rhizomes pérennes; C avec anneau de poils dans la gorge; style polymorphe; nucules avec un anneau à la base en forme de col, lisses — ***Pulmonaria***

surtt bienniales et pérennes; C surtt tubuleuse

K accrescent autour du fr et sphérique, en forme de sac — ***Nonea***

pérennes; C urcéolée (= en cloche); écailles faucales étroitement triangulaires à lancéolées; style saillant; pollinisation vibratile — ***Symphytum***

nucules avec stipe court et excentré — ***Pentaglottis*** [1]

C tube très court ou presque absent; écailles faucales glabres; filaments avec appendice basal en aiguillon ou arrondi — ***Borago***

Heterocaryinae

nucules ne se détachant pas — O Asie, Méditerranée

pérennes; formant des coussins, rosettes présentes durant la floraison; gynobase large, pyramidale, presque plate, < 1mm de haut; nucules attachées au milieu de la face adaxiale; fr à pédicelle dressé ou défléchi; Eurasie — ***Chionocharis*** [1]

Rocheliinae

nucules se détachant

annuelles ou bienniales; ne formant jamais de coussins, rosettes abs. durant la floraison; gynobase pyramidale étroite; nucules norm. attachées sur presque toute leur longueur; fr à pédicelle norm. dressé; N Hémisphère — ***Microcaryum*** [1]

Lasiocaryeae

petites herbes, nucules petites — E Asie, surtt Himalaya

annuelles; nucules oblongues-ovoïdes, glabres — ***Lasiocaryum***

Trichodesmeae

annuelles; nucules dressées, turbinées, longitudinalement genouillées; connectifs avec long appendice distal; appendices formant ensemble un étroit cône en spiral au-dessus des anthères — ***Trichodesma***

grandes herbes ou buissons; nucules larges, svt réduite à 1

androecium asymmétrique; 1(-2) nucules, couvrant complètement le réceptacle, rugueuses et (svt) avec aile dorsale glochidiée — ***Caccinia***

Asperugeae

N Hémisphère

herbes décombantes, biennales; flr solitaire, axillaire; cicatrice apicale; homogénement ornamentée (trichomes lisses); embryon courbé — Europe — ***Memoremea*** [1] — *O. scorpioides*

herbes décombantes; K bilabié très accrescent autour du fr, masquant latéralement les nucules appliaties sur les côtés — ***Asperugo*** [1]

herbes pérennes, décombantes/ascendantes; flr pédicellée, K divisé près de la base, étalé autour du fr; nucules petites, à carène ventrale en haut, ± convexes en dessous; cicatrice sous-médiane, petite, triangulaire-ovate, élevée par court stipe; C/E Asie — ***Anoplocaryum***

herbes pérennes; C tubuleuse, pendante — Holarctique, surtt N Amérique — ***Mertensia***

Omphalodeae

annuelles, dressées; fils opposées; nucules avec aile courbée dorsalement — Péninsule Ibérique — ***Gyrocaryum*** [1]

annuelles, dressées; nucules avec aile courbée dorsalement — O Méd. — ***Iberodes*** — *"O. brassicifolia"* etc.

flls alternées

pérennes; rhizome rampant; nucules avec aile courbée dorsalement — E Méd. — ***Omphalodes*** s.str. — *O. verna, nitida* etc.

annuelles ou pérennes à rhizomes fins; nucules ailées, parfois avec glochides le long du bord de l'aile — N Amérique — ***Mimophytum*** — *"O. cardiophylla, aliena"*

mégaherbes à rhizomes épais et robustes; flls aux nervures apparemment parallèles; nucules larges, aux marges ailées — Iles Chatham — ***Myosotidium*** [1]

herbes ou buissons; flles à la nervure principale prominente; nucules avec glochides — S Amérique — ***Selkirkia*** — *S. berteroi*, incl. *Mapuchea*, *"Cyn. limense"* etc. + *Nesocaryum* (1) n.i.

Rochelieae

nucules norm. avec glochides

flles ovales/oblongues-ovales; fr à pédicelle mince, 0.8-1 mm d'épaisseur, svt fortement réfléchi; nucules avec 2 rangs d'appendices marginaux — ***Heterocaryum***

flles linéaires/linéaires-lancéolées; fr à pédicelle épais (si présent), 1.5-2 mm d'épaisseur, dressé à fortement recourbé; nucules avec 1 seul rang d'appendices marginaux — ***Pseudoheterocaryum***

annuelles; K élargi autour du fr; 1(-2) nucule(s), sans ailes — ***Suchtelenia*** [1]

pérennes (rar. annuelles), svt avec cormes multiples ou rhizomes; fring pédicelle réfléchi, gynobase courte, pyrimidale, < 2-3 mm — Eurasie, Amériques, Australie — ***Hackelia*** — incl. *Austrocynoglossum latifolium*, *Cynoglossum suaveolens*

nucules longues d'env. 2 mm, aux bordures indistinctes; fr à pédicelle recourbé, < 8 mm de long — Sinaï jusqu'à Iran, Caucase, Arménie à C Asie — ***Pseudolappula*** [1] — syn. *Lappula sinaica*

pérennes; formant svt des coussins, rosettes présentes durant la floraison; gynobase large, pyramidale, presque plate, < 1mm de haut; nucules attachées au milieu de la face adaxiale; fr à pédicelle dressé ou défléchi; Eurasie — ***Eritrichium*** — incl. *Amblynotus rupestris*, *Lappula marginata*

annuelles ou bienniales; ne formant jamais de coussins, rosettes abs. durant la floraison; gynobase pyramidale étroite; nucules norm. attachées sur presque toute leur longueur; fr à pédicelle norm. dressé; N Hémisphère — ***Lappula*** — *Lepechiniella I* Mozaffrian et al. 2013; *Lepechiniella wendelboi*, Saadati et al. 2017

nucules 1-2, vrillées, ne se détachant pas — surtt vers E et S Russie, Espagne — ***Rochelia*** — incl. *Lappula sessiliflora*, *Lappula drobovii*

nucules à aile dorsale infléchie (pseudo-ouverture); écailles faucales absentes — E Asie — ***Craniospermum***

Craniospermeae

nucules petites, sans glochides

pérennes; rhizome épais, sympodiale; flls larges, aggrégées au bout de la tige; infl terminale boragoïde à flrs pendantes; C largement campanulée, au limbe allongé, bleu-violet; anthères cohérente autour du style — ***Brachybotrys*** [1]

Myosotideae

E Asie

C à estivation valvaire; nucules (obliquement) tétrahédrique; svt stipité, jamais sans élaiosome — ***Trigonotis***

pérennes; stolons souterrains; flls en rosettes denses; infl élevée au-dessus de la rosette; flr campanulée, infundibuliforme à hypocratériforme, norm. bleue ou rose — E Asie (surtt Himalaya à Chine) — ***Decalepidanthus*** — *= Pseudomertensia*

C à estivation contournée; nucules en forme de lentille, jamais stipitées, parfois avec élaiosome — cosmopolitain (surtt Méd. et N Zélande) — ***Myosotis*** — incl. *Trigonocaryum*

forme de croissance et nucules comme *Cynoglossum* — S/E Afrique — ***Afrotysonia*** — incl. *Cynoglossum amplifolium*

Microulinae

gynobase presque plate; nucules svt avec pseudo-ouverture — E Asie — ***Microula*** — incl. *Metaeritrichium, Actinocarya* + *Adelocaryum* ? n.i.

pérennes; nucules dressées ou horizontaux comme *Cynoglossum*; flles caulines sessiles; pollen avec deux formes de pores sans scillon transverse; fr à pédicelle recourbé — O/E N Amérique — ***Andersonglossum*** — + *Oncaglossum* (1) n.i. *Ailuroglossum* n.i.

Amsinckiinae

Amériques
surtt N Am. ,occ S Am. à l'O des Andes
rar. en Australie (*Plagiobothrys* spp.)
distribution disjointe de leurs espèces entre N et S Am.

pérennes; nucules dressées ou horizontaux comme *Cynoglossum*; flles caulines pétiolées; pollen avec une seule pore et scillon transverse; fr à pédicelle dressé — côte O N Amérique — ***Adelinia*** [1]

pérennes; C large; nucules larges, subcirculaires, aile adaxiale, brillante, dressée ou horizontal, comme *Cynoglossum*, mais sans glochides — NO N Amérique (Idaho) — ***Dasynotus*** [1]

annuelles; nucules plus petits, allongé horizontalement

K inégal autour du fr, avec 2 sépales arcboutés au-dessus des nucules, les autres, part. fusionnées, arcboutés au-dessus d'1 nucule; svt 2 nucules, avec 5–10 grosses épines couvertes de fins crochets — ***Harpagonella***

K aux lobes ± égaux dans le fr, ou si inégaux, 2 sont > aux autres, libres, et pas arcboutés au-dessus d'1 nucule; nucules svt 4, sans épines mais avec barbillons droits ou crochus — ***Pectocarya***

cotylédons bilobé (sans lobes dans *Amsinckiopsis* et *Simpsonanthus*); C norm. orange à jaune (blanche dans *Amsinckiopsis* et *Simpsonanthus*); cleistogenes – — ***Amsinckia*** — + *Simpsonanthus jonesii* [1] *Plagiobothrys kingii* [1]

Cynoglosseae

Eurasie

nucules plus petits, dressé

C norm. blanche; cotylédons norm. sans lobes

pérennes, flles en rosettes persistantes; flr svt hétérostylée, C svt jaune; nucules avec rainure ventrale subapicale — ***Oreocarya***

racines pigmentées de rouges; flr avec bractées, K distinct; gynobase plus haute que les nucules à maturité, style persistant — ***Eremocarya***

nucules hétéromorphes, 1-4 par fr; avec 1 nucule toujours plus gros que les autres — ***Cryptantha*** *'Maritima'* clade

cleistogenes +

cicatrice gén. au-dessus du milieu du nucule; infl courte, enroulée après fructification — ***Sonnea***

nucules avec aile ventrale (= adaxiale)

herbes éphémères à pérennes, jamais scabreuses ou arbustives; cicatrice au milieu de la nucule ou en dessous; infl gén. allongée après fructification; nucules avec aile sans rainures — ***Plagiobothrys*** s.str.

annuelles, racines à pigment rouge; flr avec bractée, K synsépale à la base, circumscissile autour du fr; gynobase < nucules — ***Greeneocharis***

annuelles (rar. pérennes); nucules svt hétéromorphes, blanches, tuberculeuses, triangulaires ou ovales, aux bordures arrondies ou anguleuses, jusqu'à ailées — ***Johnstonella*** — *Cryptantha 'Albidae'* clade

annuelles, chasmogames ou cléistogames; nucules rar. hétéromorphes; aux bordures svt sans ailes — ***Cryptantha*** s.str.

Bothriosperminae

E Asie

annuelles ou bienniales; (sub)trop. C & E Asie — ***Bothriospermum*** — *incl. Thyrocarpus Nihon* (= *Omphalodes* p.p.)

nucules avec appendices dorsaux doubles et cupulaires, adaxiaux à maturité

pérennes; infl compacte avec pédoncule long — O Chine — ***Antiotrema*** [1] ? n.i.

Cynoglossinae*

herbes (svt larges); nucules norm. larges — surtt Europe, O Asie, Afrique

port et nucules comme *Cynoglossum* (sans ailes) — ***Lindelofia*** I (*macrostyla*)

nucules petites, hétéromericarpes, sans ailes — ***Microparacaryum*** *intermedium* — *Lepechiniella* I, II

nucules uniformes (sans ailes) — ***Cynoglossum*** I — Asian, Australian species

nucules petites — ***Paracynoglossum*** *asperrimum*

nucules comme *Cynoglossum* à ailées — ***Paracaryum*** I — *s. l. Trachelanthus, Rindera I Mattiastrum I*

nucules avec aile plate à courbée — ***Paracaryum*** II — *s. str. + Mattiastrum II*

nucules comme *Cynoglossum* à ailées, norm. avec glochides — ***Cynoglossum*** II-V — incl. *Lindelofia II, III*, *Rindera II, Pardoglossum, Solenanthus I, II*

Freie Universität Berlin

Prof. Dr. Hartmut H. Hilger
Prof. Dr. Julien B. Bachelier
Dipl. rer. nat. Theodor C. H. Cole
Dahlem Centre of Plant Sciences (DCPS)
Institute of Biology
AG Structural and Functional Plant Biodiversity
Freie Universität Berlin
Altensteinstr. 6
14195 Berlin, Germany

Università degli Studi Firenze

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

HILGER HH, COLE TCH, SELVI F, BACHELIER JB (2020) POSTER SUR LA PHYLOGÉNIE DES BORAGINACÉES
Version française du: HILGER HH, COLE TCH, SELVI F (2020) BORAGINACEAE PHYLOGENY POSTER

- classification intrafamiliale des Boraginacées s.str. suivant les recommandations du «Boraginales Working Group»
- arbre hypothétiques basé sur des données moléculaires (2020); révisions de plusieurs sous-groupes en cours
- phylogénie modifiée d'après Chacón et al. 2016
- noms supragénériques d'après Reveal 2001 ff. et Chacón et al. 2016
- contrairement à l'APG, mais en accord avec APweb et le «Boraginales Working Group», nous reconnaissons ici plusieurs familles au sein des Boraginales
- longueur des branches arbitraires, et non représentatives du temps ou autres
- les caractéres listés (en majorité d'après Kubitski K et al., FGVP Vol. 14, et Chacón J et al. 2016) ne s'appliquent pas nécessairement à tous les membres du clade
- -aceae = famille, -oideae = subfamille, -eae = tribe, -inae = subtribe

Abbréviations: svt souvent, rar rarement, surtt surtout, flr fleur(s), fr fruit(s)
[t] genre monospécifique
° gynobase: partie basale de la paroi du fruit restant attachée à l'axe floral après la dispersion des nucules

Amsinckiinae: arbre basé sur Hasenstab-Lehman & Simpson 2012 et Simpson et al. 2017, position de *Oncaglossum* et *Ailuroglossum* (type: *Cynoglossum triste*) pas certain, mais probablement à la base d'Amsinckiinae
Boragininae: arbre basé sur Hilger et al. 2004
*Cynoglossinae: seulement en partie résolue (actuellement en cours de révision)
Taxa paraphylétiques aux fleurs avec étamines exsertes et fr (tétrakène) composé de 4 nucules gén. couvertes de glochides) (*Solenanthus, Rindera*) ou aux étamines non saillantes et nucules extrêmement ailées (*Mattiastrum, Rindera*) ou sans ailes (*Cynoglossum, Lindelofia, Pardoglossum*)
Echiochiloideae: arbre basé sur Långström & Oxelman 2003
Lasiocaryeae: arbre basé sur Chacón et al. 2017
Lithospermeae: arbre basé sur Thomas et al. 2008
Lithosperminae/Echiinae: arbre basé sur Weigend et al. 2009
Megacaryon: position basée sur Selvi et al. 2017
Omphalodeae: arbre basé sur Otero et al. 2014; Holstein et al. 2016
Pseudoheterocaryum et proches: arbre basé sur Saadati et al. 2017

Merci à N. Holstein, M.G. Simpson, G. Walden, et J. Chacón pour leurs précieux commentaires et soutien

Références

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
Guilliams CM, Hasenstab-Lehman KE (2020) Novon 28: 51–59
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
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

© Les Auteurs, 2020 (CC-BY)