

Atti Mus. Civ. St. Nat. Trieste	60	2019	23 - 54	XII 2019	ISSN: 0335-1576
---------------------------------	----	------	---------	----------	-----------------

LA FAMIGLIA DELLE BORAGINACEAE Juss IN ITALIA: ANALISI BIOGEOGRAFICA

AMELIO PEZZETTA

Via Monteperalba n. 34, 34149 Trieste – E-mail: fonterossi@libero.it

Abstract – The family Boraginaceae in Italy: a biogeographic analysis. “Boraginaceae” is an important family of Italian flora, widely known and studied. The present work reports the list of all the entities reported in Italy, analyzes their regional geographical distribution, identifies the main distribution patterns, presents a phytogeographic analysis and tries to explain origins and migratory movements on the basis of bibliographic data. In the national territory 128 infrageneric taxa are reported. The regional distribution of the various taxa is somewhat discontinuous: only 4 taxa are present in all regions; the others are distributed in one or a few regions, even in a disjointed way. The phytogeographical analysis indicates the predominance of the Endemic Geographic Element, followed by the Mediterranean. From the literature consulted it emerges that there are still uncertainties and opinions on the origins of the family, genera and species and the migratory movements that brought them to colonize the Italian regions.

Keywords: *Boraginaceae*, check-list, regional distribution, biogeography, migrations, origins

Riassunto – Con “Boraginaceae” s’indica un’importante famiglia della flora italiana, ampiamente conosciuta e studiata. Il presente lavoro riporta l’elenco di tutte le entità segnalate in Italia, analizza la loro distribuzione geografica regionale, individua i principali pattern distributivi, presenta un’analisi fitogeografica e cerca di discutere le origini e movimenti migratori sulla base di dati bibliografici. Nel territorio nazionale sono segnalati 128 taxa infragenerici. La distribuzione regionale è alquanto discontinua: solo quattro taxa sono presenti in tutte le regioni; gli altri si distribuiscono in una o poche regioni, anche in modo disgiunto. L’analisi corologica ha dimostrato la prevalenza dell’Elemento Geografico Endemico, seguito dal Mediterraneo. Dalla letteratura consultata, emerge che ci sono ancora incertezze e differenze di vedute riguardo le origini della famiglia, generi e specie e i movimenti migratori seguiti per colonizzare le regioni italiane.

Parole chiave: *Boraginaceae*, check-list, distribuzione regionale, biogeografia, origini.

1. – Introduzione

La finalità del presente studio è di fornire una visione comprensiva sulla distribuzione delle specie appartenenti alle boraginacee presenti nel territorio Italiano e di chiarire i fenomeni migratori che ne hanno determinato la diffusione.

La famiglia delle *Boraginaceae* Juss comprende circa 90 generi con 1600-1700 specie, ha una distribuzione cosmopolita, raggiunge la maggiore diversità nelle regioni temperate dell’emisfero settentrionale ed è caratterizzata in gran parte da piante erbacee, arbusti e poche entità con un portamento arboreo (WEIGEND *et al.*, 2013, 2016; CHACÓN *et al.*, 2016, LUEBERT *et al.*, 2016).

Alcune principali caratteristiche morfologiche della famiglia sono le seguenti: apparato vegetativo cosparsa di grosse setole pungenti e con foglie generalmente alterne, senza stipole e di solito intere, spiralate o più raramente opposte; fiori ermafroditi, attinomorfi, di vari colori (azzurro, blu, giallo, rosa, porpora e bianco) riuniti in infiorescenze a cima scorpioide semplice o doppia; corolla variamente conformata nelle diverse specie; ovario formato da due carpelli; frutti con nocule o drupeole acheniformi; etc. (PIGNATTI 2018).

La classificazione infrafamiliare dei vari studiosi è molto divergente. Nel presente lavoro è adottata quella di CHACÓN *et al.* (2016) che prevede la ripartizione in tre subfamiglie:

- *Boraginoideae* Arnott comprendente circa 42 generi con circa 610 specie presenti in gran parte nel Bacino del Mediterraneo con alcune anche in Asia Orientale, Sud Africa e America meridionale;

- *Cynoglossoideae* Weigend, presente in tutti i continenti tranne l'Antartide e che comprende oltre 900 specie ripartite in 50 generi;

- *Echiochiloideae* Weigend con 3 generi e 50 specie presenti nell'Africa settentrionale, Asia Occidentale e le Americhe.

Diverse specie di *Boraginaceae* sono utilizzate dall'uomo. Alcune sono consumate cotte o crude come verdure o per realizzare marmellate. Altre piante appartenenti a vari generi tra cui *Echium*, *Mertensia*, *Myosotis* e *Pulmonaria*, per il loro portamento appariscente e la bellezza dei fiori sono utilizzate a fini ornamentali in giardini e terrazzi. Altre invece si coltivano per essere utilizzate nella medicina popolare o per estrarre sostanze con cui si realizzano coloranti e prodotti cosmetici.

2. – Materiali e Metodi

La nomenclatura e la distribuzione dei taxa seguono: BARTOLUCCI *et al.* (2018), CELESTI-GRAPOW *et al.* (2010), CECCHI & SELVI (2014, 2015, 2017), VALDÉS (2011, <http://dryades.units.it/floritaly/>, <https://www.gbif.org/species/> e i successivi aggiornamenti riportati in bibliografia.

Nella realizzazione dell'elenco floristico non sono state considerate le segnalazioni dubbie ed erronee mentre sono state riportate quelle di taxa non ritrovati recentemente.

Per l'assegnazione dei tipi corologici (Tab. 5) si è seguito PIGNATTI (2018), tranne vari taxa cui è stato assegnato un nuovo corotipo sulla base delle informazioni desunte da: TUTIN *et al.* (1964-80), POLDINI (1991), AESCHIMANN *et al.* (2004), BARTOLUCCI *et al.* (2018) e VALDÉS (2011).

Al corotipo Appennino-Balcanico sono stati assegnati i taxa presenti esclusivamente nel territorio delimitato dai seguenti confini fisici (PEZZETTA 2010): a) per la Penisola Italiana, le isole e l'arco appenninico dalla Liguria all'Aspromonte; b) per la Penisola Balcanica, Creta, le isole dell'Egeo e il territorio continentale a sud dell'asse fluviale che va dalle sorgenti della Sava alle foci del Danubio e dal Mar Nero all'Adriatico-Ionio.

Al corotipo Subendemico sono stati assegnati i taxa contraddistinti da un areale che da qualche regione del territorio italiano sconfinava in alcune zone degli Stati vicini.

Al fine di avere maggiore chiarezza sui quadri distributivi, si è calcolato il valore medio di presenza (V_m) nelle varie parti d'Italia (nord, centro, sud e isole), ottenuto sommando i dati regionali/il numero delle regioni.

Nella compilazione della Tab. 5 è stato utilizzato il concetto di "Elemento Geografico" come definito da ARRIGONI (1983) e in tale voce stati effettuati dei raggruppamenti di corotipi in base al seguente schema:

- nell'Elemento Geografico "Endemico e Subendemico" sono stati inclusi i corotipi con la stessa dicitura;

- nell'Elemento Geografico "Mediterraneo" sono stati inclusi i corotipi Euri-mediterraneo Stenomediterraneo e Mediterraneo-Occidentale;
- nell'Elemento Geografico "Eurasiatco" sono stati inclusi i corotipi Eurasiatco s.s. Europeo-Caucasico, Paleotemperato ed Eurosiberiano;
- nell'Elemento Geografico "Nordico" è stato incluso il corotipo Artico-Alpino;
- nell'Elemento Geografico "Europeo" sono stati inclusi i corotipi Europeo s.s., Centro-Europeo, Orofita Sud-Europeo, Sud-Est- Europeo e Appennino-Balcanico;
- nell'Elemento Geografico "Mediterraneo-Atlantico" sono stati inclusi i corotipi Mediterraneo-Atlantico s.s. e Subatlantico.

Al fine di avere quadri distributivi più chiari dei vari corotipi si è deciso di calcolare per ognuno di essi:

- la diffusione, una grandezza che si ottiene facendo la somma di tutte le stazioni in cui sono presenti le specie di ogni corotipo;
- la diffusione media che si è ottenuta dividendo la diffusione per il numero di specie di ogni corotipo. Il risultato di quest'operazione fornisce il numero medio di stazioni di presenza per tutte le specie appartenenti a un corotipo.

Per confrontare la diversità tra le distribuzioni dei singoli taxa nelle regioni italiane è stata condotta una classificazione numerica delle regioni, su dati di presenza-assenza, utilizzando il legame medio come algoritmo di clustering e l'indice di Jaccard come coefficiente di distanza (Fig. 3 e Tab. 7). Con i risultati ottenuti si è costruito il grafico della Fig. 3 che riporta: nell'asse delle ascisse la distanza logica dei clusters secondo la metrica definita e, nell'asse delle ordinate, il livello gerarchico di raggruppamento tra le varie regioni. I numeri da 1 a 20 inseriti nella Fig. 3 e nella Tab. 1 sono le regioni, numerate secondo la seguente sequenza progressiva: 1: Valle D'Aosta; 2: Piemonte; 3: Lombardia; 4: Trentino Alto-Adige; 5: Veneto; 6: Friuli Venezia-Giulia; 7: Liguria; 8: Emilia Romagna; 9: Toscana; 10: Marche; 11: Umbria; 12: Lazio; 13: Abruzzo; 14: Molise; 15: Campania; 16: Puglia; 17: Basilicata; 18: Calabria; 19: Sicilia; 20: Sardegna.

Nella ricerca delle origini e movimenti migratori sono stati presi in considerazione solo le subfamiglie, tribù, generi e specie che appartengono alla flora italiana o che potrebbero avere relazioni di parentela con essa.

3. – Risultati e Discussione

L'elenco floristico (Tab. 1) comprende 128 taxa infragenerici, corrispondenti a circa l'1,6 % della flora italiana, che secondo BARTOLUCCI *et al.* (2018) ammonta a 8195 taxa. Essi sono ripartiti in 31 generi, tra cui il più ricco è *Myosotis* con 22 taxa seguito da *Cynoglossum* (13), *Echium* (12), *Anchusa* e *Onosma* (11), *Pulmonaria* (8), *Symphytum* (7), *Cerinth* (5), *Nonea* (4) e poi tutti gli altri con valori inferiori.

Solo 4 specie sono segnalate in tutte le regioni italiane: *Borago officinalis*, *Buglossoides arvensis* subsp. *arvensis*, *Myosotis arvensis* e *M. ramosissima* subsp. *ramosissima*.

Le altre entità hanno una distribuzione variabile che può comprendere una o più regioni. Nel complesso essa segue un trend decrescente dall'Italia settentrionale a quella

Tabella 2: Distribuzione regionale delle *Boraginaceae* della flora italiana

Regioni italiane	Taxa totali	Totale taxa della flora regionale (1)	Percentuale <i>Boraginaceae</i> sulla flora regionale	<i>Boraginaceae</i> endemiche e subendemiche	<i>Boraginaceae</i> esclusive
Valle d'Aosta	26	2333	1,1	2	-
Piemonte	45	3535	1,27	3	3
Lombardia	45	3429	1,31	3	-
Trentino Alto Adige	42	3504	1,2	5	3
Veneto	45	3338	1,35	5	2
Friuli Venezia Giulia	43	3147	1,37	1	3
Liguria	39	3080	1,27	4	-
Emilia Romagna	43	2843	1,51	3	1
Toscana	49	3400	1,44	5	2
Marche	43	2540	1,69	5	-
Umbria	37	2406	1,54	7	-
Lazio	45	3047	1,48	6	1
Abruzzo	49	3216	1,52	7	-
Molise	32	2327	1,37	5	-
Campania	48	2828	1,69	6	-
Puglia	39	2577	1,51	4	-
Basilicata	43	2607	1,65	9	-
Calabria	42	2799	1,5	10	-
Sicilia	43	2787	1,54	10	6
Sardegna	43	2441	1,76	14	10

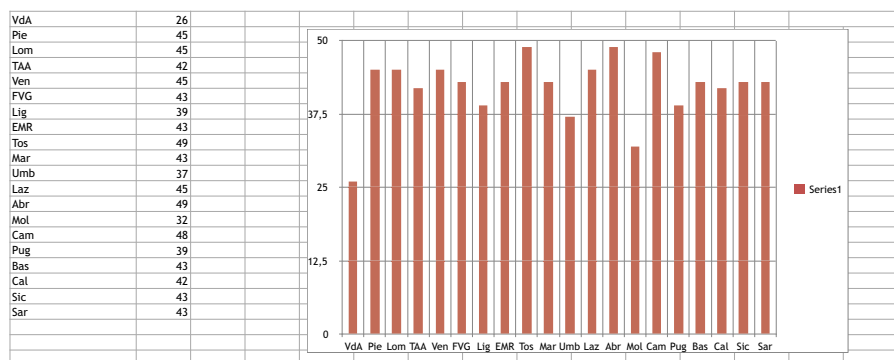


Fig. 1: Distribuzione regionale delle boraginacee della flora italiana

Dalla Tab. 2 e dalla Fig. 1 in cui è riportata la distribuzione regionale dei vari taxa, emerge che le regioni più ricche sono l'Abruzzo e la Toscana con 49 taxa ciascuno. Esse sono seguite da: Campania (48); Lazio, Lombardia, Piemonte e Veneto (45); Basilicata, Emilia-Romagna, Friuli Venezia Giulia, Marche, Sardegna e Sicilia (43); Calabria, e Trentino Alto-Adige (42); Liguria e Puglia (39); Umbria (37); Molise (32); Valle d'Aosta che chiude con 26 taxa. L'intervallo di variabilità tra le Regioni con il maggior numero di taxa e quella con il minor numero è di 22 che se paragonato al totale delle specie presenti è del 17,2%, quindi un valore che nel complesso anche in questo caso è abbastanza basso. L'incidenza percentuale che le boraginacee hanno sulla flora delle varie regioni è molto bassa, non supera mai il 2% ed è compreso tra il valore minimo di 1,1% della Valle d'Aosta e il valore massimo di 1,76 della Sardegna.

In vari settori e/o regioni, diverse entità sono presenti in modo esclusivo o raggiungono un limite di distribuzione assoluto o circoscritto al territorio nazionale.

Nell'Italia nord-occidentale sono presenti le seguenti entità assenti in altre regioni: *Buglossoides incrassata* subsp. *permixta*, *Onosma fastigiata* subsp. *fastigiata* e *O. helvetica*.

In una o più regioni alpine centro-orientali (dalla Lombardia al Friuli Venezia Giulia) sono presenti in modo esclusivo le seguenti entità: *Adelocaryum coelestinum*, *Moltkia suffruticosa* subsp. *suffruticosa*, *Onosma pseudoarenaria* subsp. subsp. *tridentina*, *Pulmonaria officinalis* subsp. *marzolae* e *P. vallisarsae* subsp. *vallisarsae*.

Nell'Italia Centrale (Toscana) è presente in modo esclusivo: *Moltkia suffruticosa* subsp. *bigazziana*.

Nell'Italia Meridionale sono presenti in modo esclusivo: *Cynoglossum nebrodense* subsp. *lucanum* e *Onosma pseudoarenaria* subsp. *lucana*.

In una delle due isole (Sicilia e Sardegna) sono presenti in modo esclusivo: *Anchusa capellii*, *A. crispa* subsp. *crispa*, *A. crispa* subsp. *maritima*, *A. formosa*, *A. litorea*, *A. montelinasana*, *A. sardoa*, *Borago morisiana*, *B. pygmaea*, *Cynoglossum barbaricum*, *C. nebrodense* subsp. *nebrodense*, *Echium anchusoides*, *E. italicum* subsp. *siculum*, *Myosotis soleirolii*, *M. tineoi* e *Onosma echioides* subsp. *canescens*.

Le seguenti specie sono segnalate solo in una delle seguenti regioni:

- Piemonte: *Buglossoides incrassata* subsp. *permixta*, *Onosma helvetica*,
- Trentino Alto Adige: *Amsinckia calycina*, *Cynoglossum pustulatum* subsp. *pustulatum* e *Pulmonaria officinalis* subsp. *marzolae*,
- Veneto: *Adelocaryum coelestinum* e *Moltkia suffruticosa* subsp. *suffruticosa*,
- Friuli Venezia Giulia: *Onosma pseudoarenaria* subsp. *fallax*, *O. visianii* e *Pulmonaria stiriaca*,
- Emilia Romagna: *Lappula marginata*,
- Toscana: *Moltkia suffruticosa* subsp. *bigazziana* e *Symphytum tanaicense*;
- Lazio: *Melanortocarya obtusifolia*,
- Puglia: *Cerintho retorta* e *Nonea echioides*;
- Sicilia: *Cynoglossum nebrodense* subsp. *nebrodense*, *Echium italicum* subsp. *siculum*, *Echium parviflorum*, *Hormuzakia aggregata*, *Myosotis tineoi*, *Nonea vesicaria* e *Onosma echioides* subsp. *canescens*;
- Sardegna: *Anchusa crispa* subsp. *crispa*, *A. crispa* subsp. *maritima*, *A. formosa*, *A. litorea*, *A. montelinasana*, *A. sardoa*, *Borago morisiana*, *Cynoglossum barbaricum*, *Echium anchusoides*, *Echium creticum* subsp. *creticum* e *Myosotis soleirolii*.

Diverse entità nella penisola italiana sono a un limite assoluto del loro areale. Infatti:

- raggiungono il limite assoluto orientale di distribuzione geografica in Italia: *Anchusa undulata* subsp. *hybrida*, *Buglossoides incrassata* subsp. *permixta*, *Echium creticum* subsp. *creticum*, *Cynoglossum clandestinum*, *Echium asperrimum*, *Glandora rosmarinifolia*, *Myosotis pusilla* e *Onosma fastigiata* subsp. *fastigiata*;

- raggiungono in Italia il limite occidentale assoluto di distribuzione geografica: *Anchusella cretica*, *Cerinthe retorta*, *Cynoglossum columnae*, *Cynoglottis barrelieri* subsp. *barrelieri*, *Melanortocarya obtusifolia*, *Myosotis incrassata*, *M. sylvatica* subsp. *cyanea*, *M. sylvatica* subsp. *subarvensis*, *Onosma echioides* subsp. *dalmatica*, *O. pseudoarenaria* subsp. *fallax*, *Pulmonaria australis* e *P. stiriaca*;

- raggiungono in Italia il limite meridionale assoluto di distribuzione geografica: *Buglossoides incrassata* subsp. *splitgerberi*, *Myosotis decumbens* subsp. *decumbens*, *Onosma pseudoarenaria* subsp. *helvetica*, *Pulmonaria stiriaca*, *Symphytum tanai-cense* e *S. tuberosum* subsp. *angustifolium*;

- raggiungono in Italia il limite settentrionale assoluto di distribuzione geografica: *Onosma echioides* subsp. *dalmatica* e *O. pseudoarenaria* subsp. *fallax*.

Altre entità in qualche regione raggiungono un limite distribuzionale non assoluto ma che riguarda solo il territorio peninsulare. In particolare, raggiungono il limite meridionale di distribuzione in:

- Veneto: *Pentaglottis sempervirens*;

- Liguria: *Onosma fastigiata* subsp. *fastigiata* e *Pulmonaria australis*;

- Emilia Romagna: *Anchusa officinalis*, *Myosotis decumbens* e *Onosma pseudoarenaria* subsp. *helvetica*;

- Toscana: *Anchusa ochroleuca*, *Myosotis alpestris* e *Omphalodes verna*;

- Marche: *Symphytum asperum*;

- Umbria: *Nonea lutea*;

- Lazio: *Brunnera macrophylla* e *Symphytum orientale*;

- Abruzzo: *Cynoglossum officinale*, *Lycopsis arvensis*, *Myosotis speluncicola*, *M. sylvatica* subsp. *subarvensis*, *Pulmonaria hirta* e *P. officinalis* subsp. *officinalis*;

- Molise: *Cerinthe minor* subsp. *minor*, *Myosotis decumbens* subsp. *florentina* e *M. stricta*;

- Campania: *Amsinckia lycopsoides*, *Echium candicans*, *Iberodes linifolia*, *Lycopsis orientalis*, *Myosotis laxa* subsp. *cespitosa* e *M. sylvatica* subsp. *sylvatica*;

- Puglia: *Lappula squarrosa* e *Myosotis sylvatica* subsp. *cyanea*;

- Basilicata: *Asperugo procumbens*;

- Calabria: *Aegonychon calabrum*, *Cynoglossum montanum*, *C. nebrodense* subsp. *lucanum*, *Cynoglottis barrelieri* subsp. *barrelieri*, *Echium asperrimum*, *E. vulgare* subsp. *vulgare*, *Myosotis graui*, *M. scorpioides* subsp. *scorpioides*, *Onosma echioides* subsp. *angustifolia*, *O. echioides* subsp. *echioides*, *O. pseudoarenaria* subsp. *lucana*, *Pulmonaria vallarsae* subsp. *apennina* e *Symphytum tuberosum* subsp. *angustifolium*;

- Sicilia: *Aegonychon purpureocaeruleum*, *Alkanna tinctoria*, *Anchusa azurea*, *A. undulata* subsp. *hybrida*, *Anchusella cretica*, *Borago officinalis*, *Buglossoides arvensis*, *B. incrassata* subsp. *incrassata*, *B. incrassata* subsp. *splitgerberi*, *B. minima*, *Cerinthe major* subsp. *major*, *C. minor* subsp. *auriculata*, *Cynoglossum apenninum*,

C. cheirifolium, *C. clandestinum*, *C. columnae*, *C. creticum*, *C. magellense*, *Echium arenarium*, *E. parviflorum*, *E. sabulicola* subsp. *sabulicola*, *E. vulgare* subsp. *pustulatum*, *Glandora rosmarinifolia*, *Lithospermum officinale*, *Myosotis arvensis*, *M. discolor* subsp. *discolor*, *M. incrassata*, *M. nemorosa*, *M. ramosissima* subsp. *ramosissima*, *M. sicula*, *M. sylvatica* subsp. *elongata*, *M. sylvatica* subsp. *subarvensis*, *Neatostema apulum*, *Symphytum bulbosum* e *S. officinale*;

- Sardegna: *Alkanna lutea*, *Borago pygmaea* e *Myosotis pusilla*.

Raggiungono il limite settentrionale di distribuzione nelle seguenti Regioni:

- Piemonte: *Anchusa azurea*, *Cerintho minor* subsp. *auriculata*, *Cynoglossum montanum*, *Cynoglottis barrelieri* subsp. *barrelieri*, *Onosma fastigiata* subsp. *fastigiata* e *Pulmonaria vallisarsae* subsp. *apennina*;

- Lombardia: *Amsinckia lycopsoides*, *Pentaglottis sempervirens* e *Iberodes linifolia*;

- Trentino Alto Adige: *Aegonychon purpureocaeruleum*, *Anchusa officinalis*, *Asperugo procumbens*, *Borago officinalis*, *Buglossoides arvensis*, *B. incrassata* subsp. *incrassata*, *B. incrassata* subsp. *splitgerberi*, *Cerintho minor* subsp. *minor*, *Cynoglossum officinale*, *Echium vulgare* subsp. *vulgare*, *Eritrichium nanum*, *Hackelia deflexa*, *Lappula squarrosa*, *Lycopsis arvensis*, *Myosotis alpestris*, *M. arvensis*, *M. decumbens*, *M. laxa* subsp. *cespitosa*, *M. nemorosa*, *M. ramosissima* subsp. *ramosissima*, *M. scorpioides* subsp. *scorpioides*, *M. speluncicola*, *M. stricta*, *M. sylvatica* subsp. *sylvatica*, *Pulmonaria australis*, *P. officinalis* subsp. *officinalis*, *Symphytum bulbosum* e *S. officinale*;

- Veneto: *Alkanna tinctoria*;

- Friuli Venezia Giulia: *Anchusa ochroleuca*, *Echium parviflorum*, *E. vulgare* subsp. *pustulatum*, *Nonea lutea* e *Symphytum tuberosum* subsp. *angustifolium*;

- Liguria: *Anchusa undulata* subsp. *hybrida*, *Cerintho major* subsp. *major*, *Echium candicans*, *Neatostema apulum* e *Pulmonaria hirta*;

- Emilia Romagna: *Onosma echioides* subsp. *echioides* e *Symphytum orientale*;

- Toscana: *Alkanna lutea*, *Anchusella cretica*, *Borago pygmaea*, *Brunnera macrophylla*, *Myosotis decumbens* subsp. *florentina* e *M. sicula*;

- Marche: *Cynoglossum columnae*, *Myosotis graui*, *M. incrassata* e *M. pusilla*;

- Umbria: *Cynoglossum apenninum* e *C. magellense*;

- Abruzzo: *Cynoglossum cheirifolium*, *Echium asperrimum*, *Myosotis sylvatica* subsp. *cyanea* e *Onosma echioides* subsp. *angustifolia*;

- Campania: *Aegonychon calabrum*, *Echium arenarium*, *Glandora rosmarinifolia* e *Myosotis sylvatica* subsp. *elongata*;

- Puglia: *Echium sabulicola* subsp. *sabulicola*;

- Basilicata: *Cynoglossum nebrodense* subsp. *lucanum* e *Onosma pseudoarenaria* subsp. *lucana*;

- Calabria: *Buglossoides minima* e *Cynoglossum clandestinum*.

Per gli altri taxa non è stato possibile affermare con certezza i limiti di distribuzione.

Le boraginacee della flora italiana crescono in habitat molto diversi (Tab. 3). In particolare i dati riportati in tabella dimostrano che prediligono gli ambienti aperti

Tabella 3: Distribuzione delle *Boraginaceae* della flora italiana per tipo di habitat

Tipo di habitat	Numero taxa	Tipo di habitat	Numero taxa
Margini di boschi	1	Ambienti umidi	20
Cespuglieti e Siepi	4	Prati aridi	30
Prati e Campi coltivati	18	Praterie alpine e subalpine	5
Boschi di latifoglie	30	Ghiaioni, Macereti e Pietraie	4
Incolti e Ruderì	43	Rupi e sue fessure	10
Radure di boschi	3	Dune	8
Pascoli montani	9	Pascoli sassosi	6
Garighe	4	Pinete	2

e soleggiati. Oltre 70 taxa si rinvencono nelle aree incolte e nei prati e pascoli di vario tipo (aridi, umidi, sassosi, etc.). Un numero considerevole di taxa (oltre 30) predilige gli habitat riparati e freschi dei boschi di varie tipologie, delle siepi e dei cespuglieti. Circa 20 taxa si rinvencono anche tra le dune marittime, le rupi, pietraie e ghiaioni di vario tipo, ambiti nel complesso molto inospitali che richiedono particolari adattamenti anatomici e morfologici che solo pochi organismi hanno saputo adottare.

Dalla Tab. 4 emerge che i taxa considerati sono presenti in tutte le fasce altitudinali comprese tra il livello del mare e oltre 2400 metri, con molte entità presenti in più fasce. La maggior ricchezza si ha nella fascia che va da 100 a 900 m con 99 taxa (77,3 %). Ad altitudini maggiori e minori il numero di taxa diminuisce: nelle fasce tra 900-1800 m, 1800-2400 m e oltre 2400 m sono presenti rispettivamente 73, 67 e 41 taxa e in quella tra 0 e 100 metri ne sono presenti 67.

Tabella 4: Distribuzione delle *Boraginaceae* in base all'altitudine

Altitudine in metri	Numero taxa	Altitudine in metri	Numero taxa
0-100 m.	67	1800-2400	20
100-900	99	Oltre 2400	4
900-1800	73		

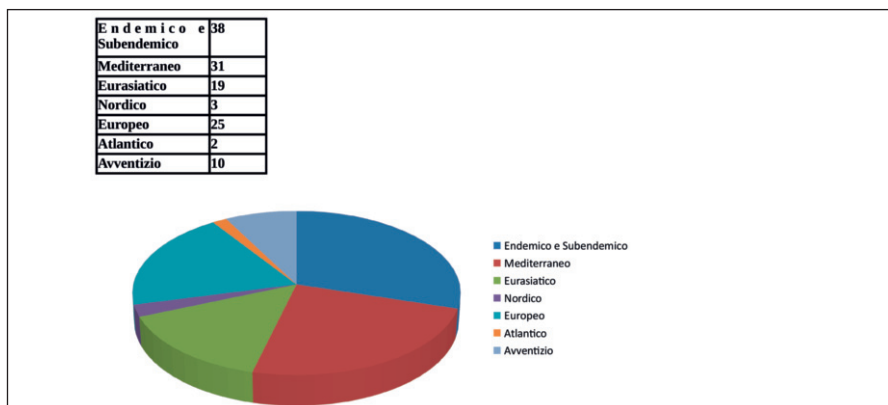
Fig. 2 - Ripartizione corologica delle *Boraginaceae* della flora italiana

Tabella 5: Ripartizione corologica delle <i>Boraginaceae</i> della flora italiana				
Elementi geografici	Tipi Corologici	Numero taxa	Totale	%
Endemico e Subendemico	Endemico	35	38	29,7
	Subendemico	3		
Mediterraneo	Eurimediterraneo	7	31	24,2
	Stenomediterraneo	5		
	Mediterraneo - Occidentale	9		
	Mediterraneo-Orientale	1		
	Mediterraneo Montano	1		
	Nord-Mediterraneo	3		
	Nord-Est-Mediterraneo	2		
	Sud-Est-Mediterraneo	2		
	Sud-Ovest-Mediterraneo	1		
	Eurasiatico	Eurasiatico s.s.		
Europeo-Caucasico		5		
Eurosiberiano		1		
Pontico		3		
Paleotemperato		3		
Mediterraneo-Turaniano		1		
Nordico	Artico-Alpino	3	3	2,3
	Europeo s.s.	3		
Europeo	Centro-Europeo	3	25	19,5
	Orofito Sud-Europeo	2		
	Sud-Ovest-Europeo	1		
	Sud-Est- Europeo	8		
	Illirico	2		
	Ovest-Europeo	2		
	Sud-Europeo	1		
	Appennino-Balcanico	2		
	Est-Alpino-Dinarico	1		
	Mediterraneo-Atlantico	Mediterraneo-Atlantico		
Subatlantico		1		
Avventizio	Avventizio	10	10	7,8
Totale			128	100

La Tab. 5 riporta i risultati dell'analisi fitogeografica, con la ripartizione percentuale dei vari elementi corologici. I taxa si ripartiscono in 7 Elementi Geografici (Fig. 2) tra cui domina l'Endemico con 38 taxa (29,7 %). Seguono gli Elementi: Mediterraneo (31), Europeo (25), Eurasiatico (19), Avventizio (10), Nordico (3) e Atlantico (2). All'elemento Endemico appartengono entità con distribuzione molto ristretta: i taxa endemici in senso stretto (stenoendemici) presenti in modo esclusivo in una o più regioni italiane e i taxa subendemici. Esso è più rappresentato in Sicilia e Sardegna con 21 taxa con alcuni presenti anche in altre regioni centro-meridionali; è presente con 11 taxa nell'Italia meridionale e 10 taxa ciascuno nell'Italia Centrale e nell'Italia settentrionale.

Diverse entità endemiche e subendemiche sono segnalate solo in ambiti montani, a dimostrazione che tali aree svolgono un ruolo importante nella diversificazione delle flore. Gli alti livelli di endemismo nelle regioni montane sono stati spesso attribuiti alla complessità topografica, alla diversità edafica e all'eterogeneità dell'habitat, che contribuiscono alla suddivisione della popolazione, all'isolamento geografico e alle maggiori opportunità di diversificazione. Inoltre, nelle aree montuose, l'altitudine, come sostiene BACCHETTA (2006), determina un effetto di "insularità ecologica" a cui si lega un'elevata percentuale di forme endemiche.

Per quanto riguarda gli altri Elementi Geografici si osserva quanto segue:

- L'Elemento Mediterraneo è più rappresentato nell'Italia meridionale con 26 taxa. Nelle due isole sono segnalati 25 taxa, nelle regioni dell'Italia centrale 23 e in quelle dell'Italia settentrionale 17.

- le specie avventizie nel complesso registrano la massima diffusione nelle regioni settentrionali e seguono un trend decrescente da nord a sud sino alle due isole maggiori;

- L'Elemento Nordico delle boraginacee è presente solo nelle regioni settentrionali;

- Gli Elementi Geografici Eurasiatico ed Europeo hanno una distribuzione che segue un andamento decrescente dalle regioni settentrionali a quelle meridionali e alle isole;

- L'Elemento Mediterraneo-Atlantico ha una distribuzione uniforme dalle regioni settentrionali a quelle meridionali mentre nelle isole si riduce.

Nella Tab. 6 sono riportati i valori di abbondanza, ricchezza floristica, (numero di specie) e diffusione media di ogni Elemento Geografico. Dalla sua lettura emerge quanto segue:

- L'Elemento Endemico è caratterizzato da una maggiore ricchezza ma presenta un basso valore di diffusione media poiché i suoi taxa sono presenti solo in poche regioni, talvolta solo in una di esse;

- L'Elemento Eurasiatico presenta il più alto valore di diffusione media a dimostrazione che nel complesso i suoi taxa nel territorio peninsulare hanno la distribuzione più omogenea;

- L'Elemento Atlantico è caratterizzato dal valore più basso di ricchezza floristica e ha un valore di diffusione media molto alto, a dimostrazione che le specie che ne fanno parte, hanno una distribuzione abbastanza omogenea.

- L'Elemento Nordico è caratterizzato da un basso valore di ricchezza floristica e diffusione media poiché le sue specie sono presenti solo nell'Italia settentrionale;

Tabella 6: Ricchezza, diffusione e diffusione media degli Elementi Geografici

Elemento Geografico	Ricchezza floristica	Diffusione	Diffusione media
Endemico	38	114	3
Mediterraneo	31	314	10,1
Eurasiatico	19	307	16,1
Europeo	25	160	6,4
Nordico	3	19	6,3
Atlantico	2	25	12,5
Avventizio	10	27	2,7

- L'Elemento Avventizio presenta un basso valore di ricchezza floristica, diffusione e diffusione media, poiché le sue specie sono presenti solo in poche regioni della penisola (in alcuni casi in una singola regione);

- Gli Elementi Geografici Europeo e Mediterraneo presentano caratteristiche intermedie rispetto a tutti gli altri.

4. – Le origini della famiglia *Boraginaceae*

4.1 – Considerazioni generali

Dove e quando le boraginacee si originarono e in quale epoca raggiunsero la penisola italiana?

La risposta al quesito posto non è semplice e al fine di elaborare un'ipotesi abbastanza verosimile, sono stati presi in considerazione i fatti e le teorie che seguono.

La storia del popolamento vegetale della penisola italiana si ottiene con l'unione delle storie biogeografiche di tutti i taxa che lo costituiscono. Alcuni organismi più recenti, si sono originati in qualche zona della penisola stessa mentre altri più antichi provengono da diverse aree della terra e raggiunsero i territori emersi che oggi costituiscono l'Italia nel corso di qualche era geologica passata sfruttando le connessioni territoriali esistenti e/o in presenza di una barriera, con la dispersione a lunga distanza che affida la diffusione degli organi riproduttivi al vento, agli animali, agli uccelli, alle correnti marine e all'uomo.

Gli organismi più o meno affini si diversificarono e assunsero i propri caratteri distintivi da uno o più antenati comuni presenti all'interno di aree ristrette definite "centri di origine o di dispersione" che s'individuano utilizzando vari criteri. Nel caso in esame si è tenuto presente che essi coincidono con l'area geografica in cui una famiglia raggiunge la maggiore diversità, sono presenti entità che presentano caratteri più ancestrali (caratteri plesiomorfi) e sono stati trovati reperti fossili più antichi. Da tali ambiti gli antichi progenitori per migrazione attiva o per trasferimento passivo colonizzarono altri territori in cui s'innesarono mutazioni geniche che portarono alla

formazione di nuovi taxa. Di conseguenza, oltre al centro d'origine primario si possono avere altri secondari e post-secondari ove sono avvenuti e avvengono i processi di diversificazione biologica.

La ricostruzione delle ere geologiche in cui le migrazioni avvennero non è un compito facile. Infatti, nonostante i notevoli progressi delle conoscenze biogeografiche, su tali aspetti permangono ancora diversi lati oscuri. Recentemente vari spunti illuminanti sono stati forniti dalle ricerche di biologia molecolare e sistematica filogenetica che hanno consentito di: 1) ricostruire gli alberi genealogici di vari taxa; 2) individuare i centri d'origine, i territori in cui sono presenti i taxa più antichi, i processi di speciazione e le rotte migratorie seguite per colonizzare le varie parti del globo terrestre.

Per la stima dei periodi temporali dei meccanismi evolutivi, di solito si utilizza l'orologio molecolare che prende in considerazione i tempi medi di evoluzione di alcune sostanze proteiche e si basa sul fatto che le mutazioni genetiche avvengono con frequenze generalmente costanti: tenendo conto del numero di variazioni riscontrate, è possibile stimare il tempo trascorso dal momento in cui ebbero inizio (ZUCKER-KANDL & PAULING 1962). In anni recenti, l'uso di nuovi algoritmi ed elaboratori più potenti ha consentito alla filogenetica molecolare di fare enormi progressi: ora è possibile elaborare ipotesi complesse sulle relazioni filogenetiche, i modelli biogeografici di dispersione, espansione, vicarianza e transizioni evolutive riguardanti gruppi che vanno da specie strettamente correlate a intere famiglie di piante.

4.2 – I reperti fossili

I reperti fossili della famiglia *Boraginaceae* sinora conosciuti non consentono di individuare con certezza il centro d'origine e l'antenato da cui la famiglia discende; tuttavia si rivelano utili per affermare che suoi taxa popolavano certe regioni terrestri durante precise ere geologiche, senza escludere che ci potessero essere anche prima. Alcuni di essi sono i seguenti:

- resti di *Boraginocarpus algeriensis* Hammouda et Weigend dell'inizio-metà Eocene (circa 56-41 Ma) rinvenuto in Algeria (HAMMOUDA *et al.* 2016);
- resti di *Boraginocarpus fallax* Taugourdeau-Lantz & Rosset del tardo Oligocene (circa 28-23 Ma) rinvenuto in Francia nei pressi di Narbonne, Marsiglia, nell'Alta Savoia e a ovest del bacino molassiano franco-svizzero (BERGER *et al.* 2013);
- semi di vari generi e specie del Miocene superiore (circa 13,6-10,3 Ma) rinvenuti a Ogalalla (Stati Uniti) tra cui: *Prolappula verrucosa* Thomasson, *Biorbia* Elias, *Prolithospermum* Elias, *Eliasiana* Thomasson, *Cryptantha* Lehm. ex Fisch. & C.A. Mey e *Lithospermum* (GABEL *et al.* 1998).

I reperti considerati dimostrano che le *Boraginaceae* più antiche risalgono al primo Eocene ed erano presenti nell'Africa nord-occidentale, l'area geografica ove si può ipotizzare possa essere collocato il centro d'origine di tutta la famiglia. Essi appartengono alla subfamiglia delle *Echiochiloideae* che di conseguenza potrebbe essere considerata la più antica da cui discendono tutti i generi e specie.

Il ritrovamento di reperti fossili nel Nord-America, a loro volta dimostrano che durante il Miocene la famiglia aveva colonizzato il nuovo mondo e aveva raggiunto una notevole diversificazione.

4.3 – Le ricerche filogenetiche e molecolari

Maggiori dettagli e chiarimenti riguardanti le origini sono forniti dalle recenti ricerche filogenetiche e molecolari. Nel caso in esame, tuttavia esse si sono rivelate problematiche poiché le boraginacee sono caratterizzate da una grande complessità filogenetica a causa delle ibridazioni e i molteplici fenomeni di allopoliploidia che hanno svolto un ruolo cruciale nell'evoluzione di molti generi tra cui: *Borago* L. (SELVI *et al.*, 2006), *Cerithe* L. (SELVI *et al.*, 2009), *Nonea* Medik. (SELVI *et al.*, 2002), *Onosma* L. (CECCHI *et al.*, 2016, NASROLLAHI *et al.*, 2019), *Myosotis* (ŠTĚPÁNKOVÁ 2006), *Omphalodes* Mill. (GRAU 1967), *Pulmonaria* L. (SAUER 1975, 1987, MEEUS *et al.*, 2015) e *Symphytum* (KOBROLOVÁ 2016).

I risultati degli studi sinora condotti dimostrano che sui luoghi e tempi di origine esistono ancora pareri discordanti. WEIGEND *et al.* (2009) hanno collocato l'origine delle boraginacee a circa 56-30 Ma. Qualche anno dopo WEIGEND *et al.* (2013) e HAMMOUDA *et al.* (2016) hanno ipotizzato che il centro d'origine primario si trovasse in Africa. La prima diversificazione sembra che ebbe luogo in Africa, nell'Eurasia occidentale e nell'Asia orientale ove probabilmente è collocabile l'origine di diversi lignaggi. WEIGEND *et al.* (2013) e NAZAIRE *et al.* (2014) hanno stimato che la famiglia si originò tra 102,1 e -73,3 Ma, mentre il gruppo corona formato dai taxa ancora viventi e dal loro più antico antenato comune, risalirebbe a 87,69-54,34 Ma. A loro avviso i processi di diversificazione s'intensificarono verso la fine dell'Eocene (circa 33,5 Ma) in coincidenza con l'aridificazione diffusa e il raffreddamento della Terra.

LUEBERT *et al.* (2017) hanno ipotizzato che la famiglia delle *Boraginaceae* si originò in Africa durante il Paleocene (circa 50 Ma) e durante l'Eocene, sfruttando ripetuti flussi migratori, i taxa primitivi raggiunsero l'Eurasia. Nelle loro ricerche filogenetiche, essi pongono alla base del clade africano più antico, il genere *Cryptandha* che di conseguenza potrebbe essere considerato l'antenato da cui si originarono vari altri (*Anchusa*, *Borago*, *Ertirichium*, *Lappula*, *Myosotis*, *Onosma* etc.).

Ad avviso di CHACÓN *et al.* (2017) l'origine del nodo corona delle boraginacee risale al Paleocene (circa 55-72 Ma), la diversificazione iniziale avvenne nell'Eurasia occidentale e fu seguita da numerosi eventi di dispersione verso l'Asia orientale e, da questa verso altri continenti. Il riscaldamento globale che raggiunse il massimo termico tra Paleocene ed Eocene, alimentò i processi di formazione delle nuove specie ed ebbe anche un notevole impatto sulla distribuzione delle piante poiché consentì ai taxa tipici degli ambienti temperati e tropicali di espandere i loro areali sino alle latitudini più elevate della terra. CECCHI & SELVI (2017) a loro volta hanno evidenziato che i centri di diversità più antichi e importanti della famiglia si trovano nelle regioni: mediterranea, capense (Africa meridionale) e irano-turanica. Altre aree in cui si sono avute differenziazioni più recenti si trovano nell'Africa tropicale, l'Australia, il Nord e Sud-America.

Per quanto riguarda il genere “antenato”, SELVI (com. person.) ha fatto presente che a livello globale il genere africano *Codon* (ordine *Boraginales*, fam. *Codonaceae*) è il “sistergroup” delle *Boraginaceae* sensu stricto e all'interno di queste i generi *Echiochilon*, *Antyphytum* e *Ogastemma* (subfam. *Echiochiloideae*, tribù *Echio-*

chileae) sono i basali. In particolare il genere *Echiochilon* rappresenta la linea basale fra quelle ancora viventi, più prossima al progenitore comune di tutte le boraginacee. In quest'ottica si rivaluta il reperto fossile algerino di HAMMOUDA *et al.* (2016) e si rafforza l'ipotesi che la famiglia possa essersi originata in Africa durante l'Eocene e forse anche prima.

4.4 – Le origini dei generi, tribù e subfamiglie della flora italiana

4.4.1 – Le *Boraginoideae* Arnott

Anche la stima sui tempi e luoghi d'origine della subfamiglia *Boraginoideae* non raccoglie ancora unanimi consensi. Infatti: WEIGEND *et al.* (2013) hanno ipotizzato che è di origini eurasiatiche; NAZAIRE *et al.* (2014) hanno stimato che si originarono tra 76.89 e 46.49 Ma; CHACÓN *et al.* (2017), invece, collocano l'origine del gruppo corona a circa 55,5 (64,4-46,8) Ma.

Alla subfamiglia appartiene la tribù *Asperugeae* Ovchinnikova che comprende 4 generi con circa 50 specie. NAZAIRE *et al.* (2014) hanno ipotizzato che un gruppo comprendente i generi *Mertensia* e *Asperugo* si originò circa 18,95 Ma. CHACÓN *et al.* (2017) collocano l'origine del gruppo corona della tribù a 11 (25,3-46,8) Ma. OTERO *et al.* (2019) ritengono che il nodo staminale risalga a 33.05 Ma (21,57–46,95), mentre il gruppo corona a 25,17 (13,72–37,62) Ma e con molta probabilità, l'area ancestrale è rappresentata dal continente eurasiatico.

Alla subfamiglia appartiene anche la tribù delle *Boragineae* Bercht. & J. Presl (sinon. *Anchusaceae* Vest) che comprende 17 generi con circa 150 specie (CHACÓN *et al.* 2016). Il suo gruppo corona si originò nel vecchio mondo 33 (25- 40,9) Ma (CECCHI & SELVI 2017, CHACÓN *et al.* 2017). L'areale attuale della tribù comprende vaste zone dell'Asia, Africa, Europa e Sud-America (CHACÓN *et al.* 2016). Le ricerche di BIGAZZI & SELVI (1998) hanno dimostrato che la tribù delle *Boragineae* derivi dalla tribù *Lithospermeae* Dumort e di conseguenza, dal punto di vista evolutivo si può ritenere più giovane e recente.

La tribù comprende i seguenti generi della flora italiana: *Anchusa* Vest, *Anchusella* Bigazzi, Nardi & Selvi, *Borago* L., *Brunnera* Steven, *Cynoglottis* (Guşul.) Vural & Kit Tan, *Hormuzakia* Guşul., *Lycopsis* L., *Melanortocarya* Selvi, Bigazzi, Hilger & Papini, *Nonea* Medik., *Pentaglottis* Tausch, *Pulmonaria* L. e *Symphytum* L.

Il genere *Anchusa* L. è costituito da circa 40 specie distribuite soprattutto nel continente europeo, nel bacino del Mediterraneo e nella regione irano-turanica. Alcuni taxa sono presenti anche in alcune zone del continente africano tra cui le regioni sudano-zambesiana e capense (SELVI & BIGAZZI 1998, CECCHI & SELVI 2017). Il genere è caratterizzato da tre importanti centri di diversità: la penisola balcanica in cui nel complesso sono segnalati 15 taxa di cui 11 endemici (SELVI & BIGAZZI 2003, VALDÉS (2011));¹ la penisola anatolica in cui sono presenti 15 taxa con diversi endemismi (TABAN *et al.* 2018); la Sardegna ove se ne contano 9 di cui 6 endemici

¹ Ad avviso di Selvi & Bigazzi (2003) la zona meridionale della penisola balcanica costituisce il principale centro di diversificazione del genere *Anchusa*.

(BACCHETTA *et al.* 2008, BARTOLUCCI *et al.* 2018). Un altro centro di diversità con un minor numero di taxa si osserva nell'area comprendente la penisola iberica e il Marocco. Le ricerche di MANSION *et al.* (2009) hanno dimostrato che: un gruppo con varie specie dei generi *Anchusa*, *Anchusella*, *Cynoglottis*, e altri si originò circa $9,2 \pm 4,3$ Ma; i taxa endemici sardo-corsi del genere *Anchusa* si originarono tra il Pliocene e il Pleistocene (circa $2,7 \pm 2,1$ Ma).

SELVI & BIGAZZI (1998) hanno ipotizzato che i taxa di *Anchusa* endemici di Corsica e Sardegna provengono da un antenato di origine terziaria presente sui rilievi silicei di origine erciniana, un lungo corrugamento che andava dalla Spagna sino a Vienna unendo i Pirenei con la costa linguadociana- provenzale e le Alpi marittime (BOSELLINO 2005). Il distacco della zolla sardo-corsa avvenuta nell'Oligocene (circa 30 Ma), provocò la sua frammentazione distributiva e la formazione di popolazione isolate che si sono evolute in nuove specie. Per BACCHETTA *et al.* (2008) gli endemismi sardo-corsi del genere *Anchusa* formano un clade monofiletico affine a un gruppo di oltre 10 taxa comprendente *A. undulata*, endemico della penisola iberica e vicariante di *Anchusa hybrida* e specie a essa correlate che sono presenti nel Mediterraneo centro-orientale. MANSION *et al.* (2009), invece, ipotizzano che: il nodo staminale di un gruppo comprendente *A. formosa* e *A. crispa* risale a 2,7 Ma, mentre il nodo corona a 1,2 Ma; l'antenato degli endemismi sardo-corsi del genere *Anchusa* potrebbe essere *A. capensis*. CECCHI & SELVI (2017) ritengono che i taxa del genere *Anchusa* endemici sardo-corsi costituiscano un gruppo con proprie caratteristiche morfologiche e filogenetiche ed escludono che la loro radiazione evolutiva iniziasse dopo il distacco della zolla delle due isole dal continente europeo. Le loro ricerche hanno portato alla conclusione che le entità costiere siano derivate da quelle montane che attecchiscono in stazioni molto isolate e ristrette. Esse rilevano anche strette affinità esistenti con due progenitori di origine africana (*Anchusa affinis* e *A. capensis*) da cui si sarebbero differenziate nel tardo Pliocene (circa 3 Ma).

Il genere *Borago* L. comprende 5 specie, di cui 4 limitate al bacino del Mediterraneo sud-occidentale (Africa nord-occidentale, Corsica, Sardegna e arcipelago toscano) mentre *B. officinalis*, essendo coltivato, si può considerare cosmopolita (VALDÉS (2011, CECCHI & SELVI 2017). Il genere è caratterizzato da un'ampia variazione cromosomica: $2n = 12, 16, 18, 30, 32, 48$; numeri aploidi $n = 6, 8, 9, 15$ e, condizioni ancestrali con $x = 6$ o $x = 8$ (SELVI *et al.* 2006). SELVI *et al.* (2006), COPPI *et al.* (2007) e MANSION *et al.* (2009) pongono alla base del genere: *Borago trabutii* Maire, un taxon endemico del Marocco la cui origine avvenne nella prima metà del Miocene. Ad avviso di MANSION *et al.* (2009): il nodo staminale di un gruppo comprendente *Borago officinalis*, *B. morisiana* e *B. pygmaea* risale a 6,9 ($\pm 3,6$) Ma, mentre il nodo corona a 2,3 ($\pm 1,9$) Ma. Le ricerche successive di CECCHI & SELVI (2015) hanno portato alle seguenti conclusioni;

- *Borago morisiana* (diploide) è un endemismo relittico che si originò durante il Paleogene;
- *Borago pygmaea* (poliploide con $x = 8$), un taxon molto antico che un tempo occupava un areale più vasto, potrebbe essere l'antenato del genere;
- *Borago officinalis* e *B. pygmaea* condividono lo stesso numero cromosomico di base e probabilmente il loro areale ancestrale potrebbe essere rappresentato dalla regione mediterranea centro-occidentale.

Il genere *Brunnera* Steven è costituito da 3 specie presenti nel Mediterraneo Orientale, nella regione irano-turanica e nella Siberia Occidentale (CECCHI & SELVI 2017). Alla flora italiana appartiene una sola specie considerata avventizia: *Brunnera macrophylla*.

Il genere *Cynoglottis* (Guşul.) Vural & Kit Tan è costituito da 2 specie di cui una presente in Italia. I due taxa occupano un vasto areale che comprende il Bacino del Mediterraneo, l'Europa e la regione irano-turanica (CECCHI & SELVI 2017). MANSION *et al.* (2009) pongono a oltre la prima metà del Miocene l'origine di un gruppo comprendente *Cynoglottis barrelieri* e *C. chetikiana* Vural & Kit Tan.

Il genere *Lycopsis* L. comprende due specie presenti in Europa, nel Bacino del Mediterraneo e nella regione irano-turanica occidentale (CECCHI & SELVI 2017). Ad avviso di VASUDEVAN (1975) *Lycopsis orientalis* L. a distribuzione asiatica ed est-europea, potrebbe essere l'antenato da cui discende *L. arvensis*.

Il genere *Nonea* Medik. cui appartengono circa 35 specie, è distribuito in un areale che comprende l'Europa, l'Asia occidentale, il Bacino del Mediterraneo e l'Africa settentrionale. La sua maggiore diversità si osserva sui sistemi montuosi pontico-caucasici, sugli altipiani della regione irano-turanica e nella penisola anatolica ove sono presenti circa 30 specie (SELVI *et al.* 2002, SELVI *et al.* 2006, VALDÉS 2011, CECCHI & SELVI 2017). Un minor numero di taxa si rinviene in Europa e nel Bacino del Mediterraneo; in particolare nell'area compresa tra la Libia e il Marocco (SELVI *et al.* 2002, VALDÉS 2011). Il genere è caratterizzato da un numero cromosomico molto variabile e si presume che $x=10$ sia l'ancestrale (SELVI *et al.* 2002). Ad avviso di SELVI *et al.* (2006), in base all'attuale distribuzione che il genere presenta, si può supporre che il suo centro d'origine primario si trovasse in un'area compresa tra l'Anatolia, il sistema montuoso pontico-caucasico e la parte occidentale della regione irano-turanica. QUEZEL (1995) ritiene che i generi *Nonea*, *Alkanna* e *Onosma* siano endemici della placca arabica-anatolica.

Il genere *Pulmonaria* L. comprende circa 20 specie presenti nella regione Circumboreale euroasiatica e nelle aree montane e collinari della regione mediterranea settentrionale (SELVI *et al.* 2006). Esse sono in larga maggioranza circoscritte al subcontinente europeo e solo *Pulmonaria dacica* Simonk. è presente nell'Asia orientale. VALDÉS (2011) riporta 19 specie maggiormente diffuse in Austria (8), Svizzera (7), Slovenia e Croazia (6). Il genere potrebbe essere molto antico; infatti, MANSION *et al.* (2009) pongono all'Oligocene l'origine di *Pulmonaria obscura* Dumort, un taxon assente in Italia, la cui distribuzione va dalla penisola scandinava, all'Europa centrale e a parte della penisola balcanica settentrionale.

Il genere *Symphytum* comprende circa 40 specie di piante erbacee perenni. La distribuzione geografica copre quasi tutta l'Europa, l'Asia Minore e parte dell'Asia occidentale e della Siberia (KOBROVÁ *et al.* 2016). Il suo più importante centro di diversità è situato nell'area pontica e nelle parti occidentali della regione irano-turanica, in particolare nelle catene montuose che circondano il Mar Nero. Le indagini cariologiche hanno evidenziato una certa variabilità dei numeri cromosomici. L'aneuploidia e la poliploidia sembrano aver giocato un importante ruolo nell'evoluzione del genere e da un numero di base sarebbero derivati gli altri sinora conosciuti ($n = 10, 14, 15, 16$). Secondo MURIN & MAJOVSKY (1982) il numero di base del genere

potrebbe essere $n = 8$. Ad avviso di CHACÓN *et al.* (2017) il gruppo corona del genere *Symphytum* risale a 6,6 (2,8-10,9) Ma.

Un'altra importante tribù della subfamiglia rappresentata nella flora italiana è *Lithospermeae* Dumort che è costituita da 25 generi con circa 460 specie (CHACÓN *et al.* 2016). Il suo areale di diffusione comprende il Bacino del Mediterraneo in cui è rappresentata da 18 generi e la regione irano-turanica (CECCHI & SELVI 2009; CHACÓN *et al.* 2016). La tribù *Lithospermeae* e taxa appartenenti alla subfamiglia *Cynoglossoideae* tra cui i generi *Myosotis* L. e *Cynoglossum* L. hanno il loro principale centro di distribuzione in una vasta zona situata la penisola balcanica, l'Europa occidentale e, parte del Bacino del Mediterraneo compreso tra l'Europa meridionale e l'Africa settentrionale. Ad avviso di CHACÓN *et al.* (2017) la tribù iniziò a diversificarsi (39.7) 31.9 (24.7) Ma. Le ricerche di WEIGEND *et al.* (2009) individuano una linea basale della tribù costituita dai generi *Alkanna* Tausch e *Podonosma* Boiss. Alla flora italiana appartengono i generi: *Aegonychon* Gray, *Alkanna* Tausch, *Buglossoides* Moench, *Cerintho* L., *Echium* L., *Glandora* D.C. Thomas, Weigend & Hilger, *Lithospermum* L., *Moltkia* Lehm, *Neatostema* I. M. Johnst. e *Onosma* L.

Il genere *Alkanna* Tausch comprende oltre 50 taxa presenti nel Bacino del Mediterraneo e nell'Asia sud-occidentale. Il suo più importante centro di diversità e forse anche il centro d'origine primario si trova in Turchia ove sono segnalate 34 specie di cui 26 endemiche (KANDEMIR & CANSARAN 2010). Un centro d'origine secondario si trova nella penisola balcanica in cui sono segnalate 18 specie (VALDÉS 2011). MANSION *et al.* (2009) pongono a fine Miocene inizio Pliocene l'origine di un gruppo comprendente *Alkanna tinctoria* e *A. orientalis* (L.) Boiss.

Il genere *Cerintho* L. comprende 5 specie ed è distribuito nei territori che circondano il Mar Mediterraneo, dalla regione atlantica sino alla parte occidentale di quella irano-turanica (SELVI *et al.* 2009). Riguardo le sue origini sono state elaborate varie ipotesi. Le ricerche di SELVI *et al.* (2009) hanno evidenziato che *Cerintho tenuiflora*, un'entità stenoendemica della Corsica, è alla base dell'albero filogenetico del genere e probabilmente può essere considerato il taxon con caratteri molto simili all'antenato di un gruppo comprendente *C. glabra* e *C. minor*.

L'origine del genere è molto antico e potrebbe risalire all'Oligocene. Tale ipotesi è avvalorata dalla distribuzione attuale di alcune specie tra cui *Cerintho tenuiflora* e *C. glabra*. *C. tenuiflora* è presente sui massicci silicei della Corsica che prima del distacco della zolla sardo-corsa, faceva parte del massiccio erciniano. *Cerintho glabra*, invece è presente in modo discontinuo sui Pirenei, le Alpi, i Carpazi, le catene del Ponto e il Caucaso. Poiché per il genere *Cerintho* a causa delle caratteristiche dei suoi semi, non è possibile la dispersione a lunga distanza (SELVI *et al.* 2009), questa particolare distribuzione dei due taxa è spiegabile ammettendo l'esistenza di un taxon ancestrale prima separazione della separazione della zolla sardo-corsa dal blocco continentale erciniano e di un successivo processo di speciazione allopatrica favorito dall'isolamento geografico.

Il genere *Echium* L. comprende circa 60 specie, principalmente diffuse nella Macaronesia. Europa, Asia occidentale e Nord Africa (*The Plant List*. URL consultato il 20 gennaio 2019). Esso raggiunge la maggiore diversità nella Macaronesia ove si registrano 28 specie endemiche e nel Bacino del Mediterraneo (GIBBS 1971, BAC-

CHETTA *et al.* 2000). Nei territori del Mediterraneo Occidentale si osservano due centri di diversità: nell'Africa nord-occidentale (in particolare nel Marocco) con circa 20 specie e nella penisola iberica con 16. Un centro secondario di diversità che comprende il gruppo polimorfico di *Echium angustifolium*, si rinviene nel Bacino del Mediterraneo Orientale (GIBBS 1971). QUEZEL (1995) ipotizza che il genere *Echium* è endemico della placca iberico-marocchina. Le successive ricerche di MANSION *et al.* (2009) hanno dimostrato che: il nodo staminale di un gruppo con *Echium plantagineum* e *E. italicum* ed *E. angustifolium* risale a 15,3 (\pm 5,4) Ma, mentre il nodo corona a circa 9,2 (\pm 4,3) Ma; *E. angustifolium* è l'entità più ancestrale che si originò circa 13 Ma.

Il genere *Lithospermum* Dumort. si originò nel vecchio mondo durante il tardo Miocene e comprende circa 70 specie di cui 60 presenti nelle due Americhe e solo 9 diffuse in Africa, Asia ed Europa (WEIGEND *et al.* 2009). Solo quattro specie sono presenti nel continente eurasiatico; tra essi *Lithospermum officinale* che è considerato un taxon ancestrale, forse il progenitore da cui potrebbero essersi originati tutti gli altri. Il suo gruppo corona risale a 14,5 (11,8-18,6) Ma (CHACÓN *et al.* 2017).

Il genere *Onosma* L. comprende circa 150 specie presenti in un vasto areale che, dalla penisola iberica e il Marocco, attraverso il Bacino del Mediterraneo e l'Europa centro-meridionale si estende sino alla regione irano-turanica e all'Asia centrale (TEPPNER 1996, CECCHI & SELVI 2009, KOLARČIK & ZOZOMOVÁ-LIHOVA 2010, CECCHI *et al.* 2011, CHACÓN *et al.* 2016, NASROLLAHI *et al.* 2019). La sua maggiore diversità si osserva nella regione irano-turanica e nell'Asia centrale (TEPPNER 1996). Infatti, in Turchia sono segnalate 102 specie (BINZET 2011, in Iran 47 (MEHRABIAN 2015), in Cina 29 (OTERO 2014) e in Pakistan 8 (NASIR 1989). Un importante centro di diversità, probabilmente secondario, si osserva nei Balcani meridionali (CECCHI *et al.* 2011). Il genere iniziò a diversificarsi nell'Asia Orientale all'inizio del Miocene circa 24 Ma (CECCHI & SELVI 2010). Le ricerche di NASROLLAHI *et al.* (2019) hanno dimostrato quanto segue: 1) il genere *Onosma*: si separò dal genere *Echium* circa 30 Ma (Medio Oligocene) e potrebbe essere stato sottoposto a un intenso processo di diversificazione durante il passaggio dal Miocene al Pliocene (da circa 19,23 a 4,19 Ma); 2) varie specie sud-est-europee tra cui *O. echioides*, iniziarono a diversificarsi circa 11,51 Ma; 4) un gruppo comprendente *O. visianii*, *O. fastigiata*, *O. helvetica*, *O. pseudoarenaria*, *O. arenaria* e altre specie, si diversificò tra 5,68 e 4,28 Ma. Ad avviso di KOLARČIK & ZOZOMOVÁ-LIHOVA (2010) e KOLARČIK *et al.* (2014) *Onosma fastigiata* potrebbe essere il progenitore da cui discende un gruppo comprendente *O. pseudoarenaria*. PERUZZI *et al.* (2004), a loro volta nei loro studi sul genere *Onosma*, fanno presente che *O. helvetica* subsp. *lucana* è di origini allopoliploide, mentre la sua differenziazione dalla specie tipo probabilmente fu causata dall'isolamento geografico.

Il genere *Pentaglottis* Tausch comprende una sola specie, originaria della regione atlantica dell'Europa sud-occidentale (CECCHI & SELVI 2017).

4.4.2 – Le *Cynoglossoideae* Weigend

L'inizio del processo di diversificazione della subfamiglia NAZAIRE *et al.* (2014) lo collocano a (38,3-) 31,1 (-23,2) Ma mentre per CHACÓN *et al.* (2017) av-

venne (60,2-) 52,3 (-45,2) Ma. OTERO *et al.* (2019) hanno ipotizzato che il nodo staminale della subfamiglia con le sue cellule primitive si originò nel continente eurasiatico circa 49,25 Ma (37,94–65,29), mentre il nodo corona risalirebbe a 46,04 (33,42–64,10) Ma.

La subfamiglia si ripartisce in varie tribù tra cui appartengono alla flora italiana: *Cynoglosseae* W.D.J. Koch, *Eritrichinae* Benth. & Hook.f, *Myosotideae* Rchb.f e *Omphalodeae* Weigend.

La tribù *Cynoglosseae* è costituita da oltre 20 generi con circa 550 specie e registra la maggiore diversità nell'Asia occidentale e nel Bacino del Mediterraneo (CHACÓN *et al.* 2016). Il nodo corona della tribù ebbe origine 38,27-23,25 Ma (CHACÓN *et al.* 2017). Alla flora italiana appartengono i generi: *Amsinckia*, *Cynoglossum* e *Solenanthus*.

Al genere *Cynoglossum* L. appartiene un numero di specie variabile: 50-55 (SELVI *et al.* 2011 e SELVI & SUTORÝ 2012), 100 (WEIGEND *et al.*, 2013) e 200 (CHACÓN *et al.*, 2016). Esso è presente in Asia (principalmente in Bhutan, Cina, India, Iran, Malesia, Pakistan e Turchia), nella regione mediterranea e in Europa. Il bacino del Mediterraneo con circa 20 specie è considerato il suo principale centro di diversità mentre un importante centro secondario si trova in Asia Occidentale. VALDÉS (2011) riporta 21 specie di cui 9 presenti nella penisola anatolica, 8 nell'Africa settentrionale e nella penisola iberica e un numero minore in altre aree. Il genere iniziò a diversificarsi (39,4-) 33,5 (-27,9) Ma (CHACÓN *et al.* 2017).

La subtribù *Eritrichinae* Benth. & Hook.f comprende 5 generi con circa 200 specie. Tutti i generi della tribù sono molto diffusi nell'emisfero settentrionale e hanno diversi taxa presenti anche in Australia e / o nell'America Meridionale (CHACÓN *et al.* 2016). Alla flora italiana appartengono i generi *Eritrichium* Schrad ex Gaudin, *Hackelia* Opiz e *Lappula* Moench.

Il genere *Eritrichium* è considerato di origini centro-asiatiche e comprende 71 specie (The Plant List consultato il 20 marzo 2019), principalmente distribuite nell'Asia centrale e nella regione himalaiana, mentre solo poche specie sono presenti in Europa e nell'America settentrionale.

Il genere *Lappula* Moench comprende circa 70 specie e ha una distribuzione cosmopolita (HUANG *et al.* 2013). VALDÉS (2011) riporta 11 specie di cui 7 presenti nella penisola anatolica e 6 nelle Regioni del Caucaso. Sebbene il genere abbia una vasta distribuzione geografica, il suo più importante centro di diversità è in Asia centrale. Un rappresentante della flora italiana, *Lappula squarrosa*, è ampiamente diffuso nel Nord America, Europa, Asia, Sud Africa e Australia, ad avviso di HULTÉN (1971) il taxon è originario delle steppe asiatiche della Russia meridionale.

Il genere *Hackelia* Opiz è costituito da circa 40 specie di cui oltre 30 presenti nel Nord-America, alcune in Europa e altre nel Sud-Est-Asiatico in cui potrebbe essere collocato il suo centro d'origine primario.

La tribù *Myosotideae* Rchb.f è costituita da 4 generi con circa 160 specie; la sua distribuzione subcosmopolita, è caratterizzata da due centri di diversità situati rispettivamente nel Bacino del Mediterraneo e in Nuova Zelanda e, il suo gruppo corona risale a 35 (41,7- 28,2) Ma (CHACÓN *et al.* 2017). OTERO *et al.* (2019) ipotizzano

che l'area ancestrale della tribù è rappresentata dal continente asiatico, il suo nodo staminale risale a 38.14 Ma (27,03–53,18), mentre il gruppo corona si originò 29,72 (18,99–42,21) Ma.

Il genere *Myosotis* L. comprende circa 100 specie distribuite prevalentemente nelle zone temperate di entrambi gli emisferi (WINKWORTH *et al.* 2002). I suoi più importanti centri di diversità sono costituiti dall'Eurasia occidentale con circa 60 taxa e dalla Nuova Zelanda con 35 (WINKWORTH *et al.* 2002). MANSION *et al.* (2009) collocano all'inizio del Miocene le origini di *Myosotis sicula* e a fine Miocene inizio Pleistocene *M. arvensis*.

La tribù *Omphalodeae* Weigend, comprende 6 generi con circa 35 specie e ha una distribuzione prevalentemente eurasiatica, con alcuni taxa segnalati nelle Americhe e nelle isole del Pacifico Juan Fernandez e Chatham (CHACÓN *et al.* 2016). Il gruppo corona della tribù ad avviso di CHACÓN *et al.* (2017) risale a 17,5 (11,2–24,9) Ma mentre OTERO *et al.* (2019) lo collocano a 16,59 Ma (8,65–25,45). Alla flora italiana appartiene il genere *Omphalodes* Mill., che comprende circa 28 specie distribuite nelle zone temperate dell'emisfero settentrionale. Il genere ha una distribuzione disgiunta nell'emisfero settentrionale; infatti, è presente in Europa e aree adiacenti dell'Asia occidentale, Messico settentrionale, Texas e Giappone (COUTINHO *et al.* 2012). In Europa e nel Bacino del Mediterraneo sono presenti 15 specie di cui 6 nella penisola iberica, ove per il genere è individuabile un centro d'origine secondario e 4 ciascuno nella penisola anatolica e nelle regioni del Caucaso (VALDÉS 2011). OTERO *et al.* (2014) pongono alla base di un gruppo comprendente *Omphalodes verna*, *O. nitida* Hoffmanns & Link che è presente nella penisola iberica e potrebbe essere considerato il progenitore. MANSION *et al.* (2009) hanno collocato al primo Oligocene l'origine di un gruppo comprendente *Omphalodes verna*.

5. – Le affinità floristiche

Prima di pendere in considerazione i tempi e modi con cui avvennero le migrazioni floristiche, si ritiene opportuno analizzare le affinità esistenti tra le varie regioni, come riportate nella Fig. 3 e nella Tab. 7 poiché potrebbero facilitare l'elaborazione delle ipotesi riguardanti le rotte seguite.

Dall'analisi contemporanea della Fig. 3 e Tab. 7 emerge quanto segue:

- l'esistenza di 3 importanti clade che nel complesso mostrano basse affinità tra di loro e corrispondono alle tre ripartizioni tradizionali con cui l'Italia si suddivide (settentrionale, centrale e meridionale);

- le maggiori affinità floristiche si hanno tra le regioni confinanti e/o appartenenti allo stesso settore geografico;

- nell'ordine Sardegna, Valle d'Aosta, Sicilia, Molise, Trentino Alto Adige e Friuli Venezia Giulia presentano minori affinità con il resto delle regioni.

- in assoluto le maggiori affinità floristiche si osservano tra Basilicata e Calabria, Piemonte e Lombardia, Lombardia e Veneto, Marche e Lazio, Basilicata e Campania, Lazio e Abruzzo, Trentino-Alto Adige e Friuli Venezia Giulia, Trentino Alto Adige e Veneto, Marche e Abruzzo, Umbria e Marche, Puglia e Calabria, etc.

Fig. 3: Classificazione gerarchica delle Regioni italiane.

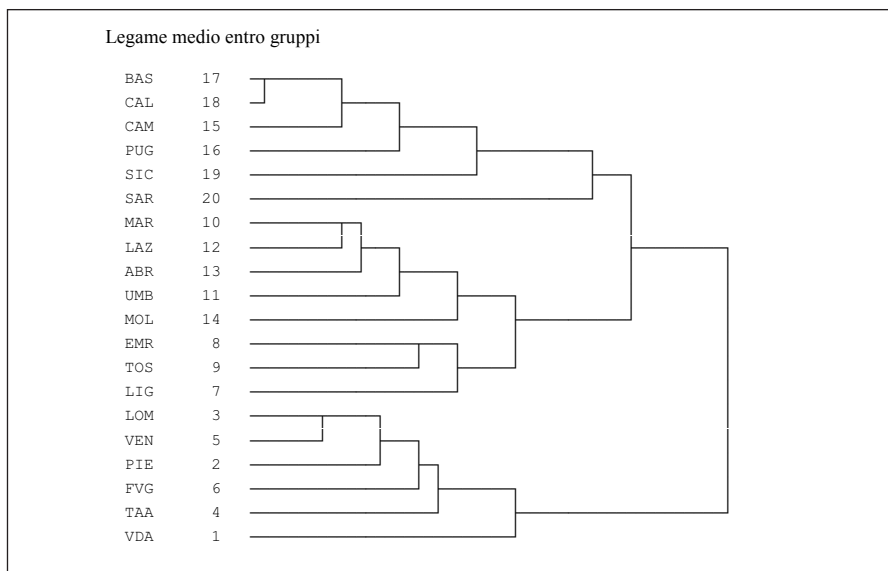


Tabella 7: Valore dell'indice di Jaccard nelle varie regioni italiane.

Matrice delle distanze																				
Caso																				
	Misura Dice (Czekanowski o Sorenson)																			
	1:VDA	2:PIE	3:LOM	4:TAA	5:VEN	6:FVG	7:LIG	8:EMR	9:TOS	10:MAR	11:UMB	12:LAZ	13:ABR	14:MOL	15:CAM	16:PUG	17:BAS	18:CAL	19:SIC	20:SAR
1:VDA	1,000	0,704	0,676	0,588	0,592	0,609	0,554	0,551	0,400	0,435	0,444	0,394	0,373	0,310	0,324	0,246	0,319	0,206	0,232	0,232
2:PIE	0,704	1,000	0,844	0,713	0,733	0,750	0,762	0,795	0,638	0,614	0,610	0,533	0,574	0,494	0,516	0,405	0,477	0,391	0,318	0,318
3:LOM	0,676	0,844	1,000	0,759	0,844	0,795	0,714	0,750	0,617	0,591	0,561	0,533	0,532	0,442	0,516	0,381	0,432	0,345	0,341	0,341
4:TAA	0,588	0,713	0,759	1,000	0,805	0,682	0,642	0,635	0,527	0,541	0,506	0,460	0,527	0,405	0,400	0,395	0,400	0,333	0,329	0,306
5:VEN	0,592	0,733	0,844	0,805	1,000	0,750	0,667	0,682	0,553	0,523	0,537	0,444	0,468	0,416	0,430	0,381	0,409	0,322	0,341	0,341
6:FVG	0,609	0,750	0,795	0,682	0,750	1,000	0,683	0,698	0,630	0,512	0,525	0,477	0,522	0,453	0,494	0,390	0,395	0,353	0,349	0,326
7:LIG	0,554	0,762	0,714	0,642	0,667	0,683	1,000	0,780	0,727	0,634	0,711	0,595	0,636	0,535	0,598	0,538	0,585	0,494	0,439	0,488
8:EMR	0,551	0,795	0,750	0,635	0,682	0,698	0,780	1,000	0,783	0,744	0,725	0,659	0,696	0,613	0,615	0,537	0,581	0,518	0,419	0,395
9:TOS	0,400	0,638	0,617	0,527	0,553	0,630	0,727	0,783	1,000	0,717	0,744	0,745	0,714	0,617	0,680	0,568	0,587	0,527	0,457	0,478
10:MAR	0,435	0,614	0,591	0,541	0,523	0,512	0,634	0,744	0,717	1,000	0,800	0,841	0,804	0,667	0,703	0,585	0,721	0,612	0,488	0,442
11:UMB	0,444	0,610	0,561	0,506	0,537	0,525	0,711	0,725	0,725	0,800	1,000	0,780	0,767	0,725	0,706	0,632	0,725	0,633	0,500	0,475
12:LAZ	0,394	0,533	0,533	0,460	0,444	0,477	0,595	0,659	0,745	0,841	0,780	1,000	0,809	0,701	0,774	0,619	0,727	0,644	0,523	0,409
13:ABR	0,373	0,574	0,532	0,527	0,468	0,522	0,636	0,696	0,714	0,804	0,767	0,809	1,000	0,741	0,763	0,727	0,739	0,703	0,543	0,457
14:MOL	0,310	0,494	0,442	0,405	0,416	0,453	0,535	0,613	0,617	0,667	0,725	0,701	0,741	1,000	0,675	0,676	0,693	0,703	0,533	0,453
15:CAM	0,324	0,516	0,516	0,400	0,430	0,484	0,598	0,615	0,680	0,703	0,706	0,774	0,763	0,675	1,000	0,713	0,835	0,778	0,659	0,484
16:PUG	0,246	0,405	0,381	0,395	0,381	0,390	0,538	0,537	0,568	0,585	0,632	0,619	0,727	0,676	0,713	1,000	0,780	0,790	0,634	0,512
17:BAS	0,319	0,477	0,432	0,400	0,409	0,395	0,585	0,581	0,587	0,721	0,725	0,727	0,739	0,693	0,835	0,780	1,000	Tabella 7 Vi	0,651	0,512
18:CAL	0,206	0,391	0,345	0,333	0,322	0,353	0,494	0,518	0,527	0,612	0,633	0,644	0,703	0,703	0,778	0,790	0,894	1,000	0,659	0,518
19:SIC	0,232	0,318	0,341	0,329	0,341	0,349	0,439	0,419	0,457	0,488	0,500	0,523	0,543	0,533	0,659	0,634	0,651	0,659	1,000	0,581
20:SAR	0,232	0,318	0,341	0,306	0,341	0,326	0,488	0,395	0,478	0,442	0,475	0,409	0,457	0,453	0,494	0,512	0,512	0,518	0,581	1,000
Totale	9,190	12,190	12,015	10,955	11,237	11,383	12,783	13,176	12,691	12,974	13,106	12,669	13,097	11,853	12,633	11,510	12,464	10,527	9,997	9,067
Valore medio	0,459	0,610	0,601	0,548	0,562	0,569	0,639	0,659	0,635	0,649	0,655	0,633	0,655	0,593	0,632	0,576	0,623	0,526	0,500	0,453

- L'indice di Jaccard è compreso tra il valore massimo di 0,894 che si ha tra Basilicata e Calabria e quello minimo di 0,206 che si ha tra Valle d'Aosta e Calabria.
- L'esistenza di valori dell'indice di Jaccard inferiori a 0,5 dimostra che le affinità floristiche tra alcune regioni sono molto basse.
- Nelle regioni settentrionali l'indice di Jaccard oscilla tra 0,844 e 0,551 a dimostrazione che le stesse sono caratterizzate da corteggi floristici molto diversi;
- Nelle regioni centrali l'indice di Jaccard oscilla tra 0,841 e 0,714 a dimostrazione di una maggiore omogeneità floristica rispetto alle regioni settentrionali;

- Nelle regioni meridionali (isole escluse) l'indice di Jaccard oscilla tra 0,894 e 0,675 a dimostrazione di notevoli affinità tra alcune regioni che pur mantenendosi generalmente alte, si riducono gradualmente quando la distanza geografica aumenta;
- L'indice di Jaccard tra Sicilia, Sardegna e le regioni peninsulari è compreso tra il valore massimo di 0,651 e quello minimo di 0,232, a dimostrazione di un'elevata originalità floristica causato con molta probabilità dal loro isolamento geografico.

6. – Ipotesi sui periodi e rotte migratorie

Le ricerche filogenetiche riportate hanno dimostrato che i taxa appartenenti alle boraginacee si sono originati durante il lungo periodo compreso tra l'inizio del Terziario e il Pleistocene. I diversi valori che assumono l'indice di Jaccard e i variegati corteggi floristici delle regioni peninsulari a loro volta dimostrano che essi sono caratterizzati da una propria storia biogeografica a cui hanno contribuito correnti migratorie e processi di speciazione tipici, avvenuti nel corso delle ere geologiche passate.

Quando avvennero le migrazioni floristiche? Da dove partirono e quali rotte seguirono i vari taxa?

Le prime correnti migratorie presumibilmente iniziarono subito dopo che le boraginacee fecero la loro comparsa sulla terra e continuano ancora oggi, come dimostrano le nuove segnalazioni di specie avvenute negli ultimi anni. I dati riportati in precedenza hanno dimostrato che l'Asia centrale, la regione irano-turanica e il Bacino del Mediterraneo possono essere considerati importanti centri di diversità per la famiglia in esame. In tali ambiti tra l'Oligocene e il Miocene, si avviò processo di differenziazione della flora xerofila comprendente diversi generi e specie appartenenti alle boraginacee (BONANNI 2018). CHACÓN *et al.* (2017) hanno ipotizzato che a partire dal Terziario, tra l'Europa occidentale e la Regione irano-turanica ci furono diverse ondate migratorie in direzioni opposte per i seguenti generi e tribù della flora italiana appartenenti alla subfamiglia *Cynoglossoideae*: *Eritrichiineae*, *Cynoglossineae*, *Cynoglossum*, *Hackelia*, *Myosotideae* e *Omphalodeae* (MANSION *et al.* (2009) sostengono che nel corso della stessa era geologica gli antenati anatolici dei generi *Anchusa*, *Borago* ed *Echium* migrarono in direzione occidentale. SELVI *et al.* (2011) tenendo conto di varia affinità riscontrate tra taxa diversi, hanno confermato che il genere *Cynoglossum* migrò in direzione occidentale. Altre migrazioni tra le stesse zone che avvennero tra il Miocene medio e il Pleistocene, interessarono taxa appartenenti ai generi *Omphalodes*, *Lithospermum* e *Hackelia* (CHACÓN *et al.* 2017).

Durante il Miocene: 1) l'isolamento geografico dell'arco calabro-peloritano favorì la formazione di vari endemismi condivisi tra Calabria e Sicilia tra cui *Buglossoides minima* presente anche in Sardegna;² 2) con la deriva delle microzolle terziarie, diverse entità mediterraneo-occidentali raggiunsero i territori emersi della Sicilia da

² Ad avviso di TOMASELLI (1961) *Buglossoides minima* (sin. *Lithospermum minimum*) è un taxon che appartiene alla categoria di specie mediterranee migrate durante il Pleistocene tra la Sicilia, Calabria e Sardegna.

cui in diversi casi si espansero verso altre regioni dell'Italia Meridionale. Potrebbero appartenere a questa categoria: *Anchusa undulata*, *Cynoglossum cheirifolium*, *C. clandestinum*, *Glandora rosmarinifolia* e *Nonea vesicaria*. Probabilmente nella stessa epoca raggiunse la Sardegna l'antenato da cui si originò *Echium anchusoides* che BACCHETTA *et al.* (2000) ritengono affine ai taxa mediterraneo centro-occidentali del gruppo di *E. creticum*.

Altre migrazioni floristiche mioceniche avvennero attraverso i ponti territoriali che tra fine Oligocene-inizio Miocene e il Langhiano univano varie parti emerse della Puglia con la penisola balcanica e l'Asia minore (GRIDELLI 1950, DE GIULI *et al.* 1987; RÖGL 1999, PATACCA *et al.* 2008). A questa categoria potrebbe appartenere *Cerintho retorta* che in Italia è presente solo in Puglia e come ha sottolineato WAGENSOMMER *et al.* (2014), ha una distribuzione simile ad altre segnalate come paleogeiche (FRANCINI CORTI 1966) o che possono essere considerati tali: *Asyneuma limonifolium* (L.) Janch., *Campanula versicolor* Andrews, *Scrophularia lucida* L., *Erica manipuliflora* Salisb., *Hellenocarum multiflorum* (Sm.) H. Wolff, etc.

CORRIAS (1991) ha ipotizzato che diversi taxa presenti in modo più o meno continuo in Sicilia, Sardegna, Calabria, Nord-Africa, Baleari e la penisola iberica a causa della loro larga distribuzione geografica potrebbero avere un'origine e diffusione premiocenica. Rientrano in questa categoria diciotto specie tra cui: *Cynoglossum clandestinum* e *Myosotis pusilla*.

Ad avviso di MANSION *et al.* (2009): l'antenato degli endemismi sardo-corsi e di altre specie a più larga diffusione appartenenti al genere *Borago*, tra l'inizio e metà Miocene (circa 21-15 Ma) migrò dal Nord-Africa verso la Sardegna sfruttando le connessioni territoriali all'epoca esistenti; l'espansione di *B. officinalis* dall'Africa settentrionale all'Eurasia potrebbe essere avvenuta durante il Messiniano (5,33 Ma) in coincidenza con l'essiccamento del Mar Mediterraneo e la formazione di nuovi ponti terrestri continentali. CONTI (2013) e BONANNI (2018), invece, sostengono che la diffusione di *Borago officinalis* e l'insorgenza dei taxa endemici sardo-corsi furono favoriti dall'acme di crisi di salinità avvenuta durante il Messiniano.

VASUDEVAN (1975) ha dimostrato che *Asperugo procumbens* è diploide sull'Himalaya e poliploide sulle Alpi. Poiché il taxon diploide rappresenta una condizione più ancestrale, è ipotizzabile che sia avvenuta un'emigrazione in direzione occidentale durante il Terziario sfruttando i corridoi ecologici esistenti.

Il genere *Eritrichium* migrò in direzione occidentale in un periodo che potrebbe essere coinciso con l'inizio della catena alpina e in seguito dall'entità ancestrale si originò *E. nanum*, un taxon endemico europeo. Le ricerche di STEHLIK *et al.* (2001, 2002) hanno dimostrato che il taxon è caratterizzato da una varietà di aplotipi che lasciano supporre: la sua diffusione nella catena alpina da est verso ovest e la sua sopravvivenza durante l'era glaciale in popolazioni isolate sui nunataker non coperti dai ghiacci.

OTERO *et al.* (2019) hanno ipotizzato che durante il Medio Miocene (Circa 18-14 Ma), il genere *Myosotis*, dal continente asiatico migrò in direzione occidentale raggiungendo l'Europa.

Durante il Terziario, probabilmente nel Messiniano, tra la Sicilia, le isole egee, la penisola anatolica e altre regioni del Mediterraneo Orientale poteva esistere un col-

legamento terrestre diretto o attraverso il Nord-Africa che permise la migrazione in direzione occidentale di *Hormuzakia aggregata* e altri taxa.

Tenendo conto delle ricerche di NASROLLAHI *et al.* (2019) si può supporre che durante il Messiniano l'antenato sud-est-europeo del genere *Onosma* migrò in direzione occidentale e durante il Pliocene iniziò a diversificarsi a causa dell'isolamento geografico.

MANSION *et al.* (2009) hanno ipotizzato che il genere *Anchusa* dal Sud-Africa raggiunse il Bacino del Mediterraneo seguendo due possibili rotte: una centro-sahariana attraverso l'Ahaggar e Monti Tibesti e un'altra attraverso l'Africa orientale e le colline poste presso il Mar Rosso. Con molta probabilità i movimenti migratori avvennero durante la prima metà del Cenozoico.

All'inizio del Pliocene il clima si fece più fresco e diverse specie tipiche di ambienti temperati colonizzarono il territorio peninsulare che all'epoca era molto simile alla sua configurazione attuale. E' ipotizzabile che tra il Pliocene e il Pleistocene, i taxa appartenenti agli elementi microtermici e mesotermici della flora italiana (nordici, eurasiatici ed europei), raggiunsero la penisola in seguito a migrazioni multiple, mentre durante le fasi più fredde dell'era glaciale sopravvissero in opportune aree di rifugio. PASSALACQUA & BERNARDO (1998) hanno ipotizzato che durante il Pliocene i taxa con affinità settentrionali e centroeuropee raggiunsero l'Appennino meridionale. A questa categoria potrebbe appartenere l'antenato di *Myosotis graui*, un taxon che si è originato in situ per isolamento geografico da *M. alpestris* o un'altra entità a esso molto affine.

Verso la fine del Pliocene si ha la separazione dei Monti Peloritani, Nebrodi e Madonie dall'Appennino Calabro (TOMASELLI 1961). E' molto probabile che dopo questo evento diversi endemismi siciliani iniziassero a formarsi, tra cui *Myosotis tineoi* presente nell'area cacuminale del Monte Lauro che dimostra affinità con *Myosotis sicula*, un taxon a più larga distribuzione da cui potrebbe essersi differenziato con processi di speciazione allopatrica.

Durante il successivo periodo del Quaternario si ebbero nuove ondate migratorie, si formarono ambiti di rifugio e centri d'origine ubicati in diverse regioni peninsulari ove s'innescarono e sono tuttora in atto altri processi evolutivi e di differenziazione floristica.

COPPI *et al.* (2007) hanno ipotizzato che *Borago pygmaea*, dalla Corsica raggiunse l'isola di Capraia attraversando un ponte terrestre che si creò durante il Messiniano o il Pleistocene.

L'attuale distribuzione in alcuni siti isolati delle Prealpi sudorientali di *Pulmonaria officinalis* subsp. *marzolae* lascia supporre che è una condizione relictica causata dai cambiamenti climatici del passato e dall'espansione di *P. officinalis* (ASTUTI *et al.* 2014). Probabilmente il taxon si originò prima delle glaciazioni pleistoceniche.

Le ricerche di PUPPI & CRISTOFOLINI (1996) hanno dimostrato che la distribuzione di un gruppo di specie comprendenti *Pulmonaria saccharata*, *P. vallsarcae*, *P. appennina*, *P. picta* e *P. affinis*, sembra corrispondere al modello delle migrazioni quaternarie dalle aree di rifugio dell'Italia meridionale verso l'Europa settentrionale.

Durante il Pleistocene potrebbe essere avvenuta una migrazione in direzione

occidentale del taxon ancestrale da cui si sono originati per speciazione allopatrica *Pulmonaria vallarsae*, *P. saccharata* e altri taxa affini.

Secondo TOMASELLI & GUALMINI (2000) durante l'era glaciale, attraverso il raccordo fisico tra l'Appennino settentrionale e le Alpi Occidentali, esistevano relazioni fitogeografiche che permisero le migrazioni foristiche di taxa orofili ovest-europei, alpino-occidentali e alpino-appenninici da Nord-Ovest a Sud-Est nei periodi freddi e in direzione opposta in quelli caldi.

Altri studi (CORTI 1956) hanno dimostrato che in più fasi del Quaternario varie entità atlantico-occidentali, attraversando i valichi a bassa quota delle Alpi Marittime e dell'Appennino settentrionale raggiunsero il Piemonte e poi proseguirono verso altre regioni. A questa categoria potrebbero appartenere: *Myosotis discolor* subsp. *discolor*, *M. laxa* subsp. *cespitosa* e *Pentaglottis sempervirens*.

Le specie sud-est-europee e appennino-balcaniche presenti nell'Italia centro-meridionale o quelle da esse derivate raggiunsero la penisola italiana utilizzando un ponte terrestre del Terziario o del Quaternario che poteva essere ubicato tra l'area garganico-salentina e la sponda opposta della penisola balcanica. Appartengono a questa categoria: *Anchusella cretica*, *Myosotis sylvatica* subsp. *subarvensis* e *Onosma echioides* subsp. *echioides*. Le specie degli stessi corotipi che invece sono presenti solo in alcune regioni nord-orientali o che in certi casi prolungano il loro areale ad altre regioni settentrionali, probabilmente durante il Pleistocene o nell'epoca postglaciale percorsero la cosiddetta via carsica nord-adriatica attraverso la quale molti taxa animali e vegetali di origini orientali (egeiche, sud-est-europee, pontiche, anatoliche, turaniche, etc.) raggiunsero e si diffusero lungo la penisola italiana (POLDINI 1989, OSELLA *et al.* 2005, PEZZETTA 2010). A questa categoria potrebbero appartenere: *Nonea lutea*, *Omphalodes verna*, *Onosma echioides* subsp. *dalmatica*, *O. pseudoarenaria* subsp. *fallax* e *O. visianii*. Le seguenti specie della stessa categoria che sono assenti nel Friuli Venezia Giulia e in Puglia mentre sono presenti in altre regioni centro-meridionali e/o dell'Italia nord-occidentale *Cynoglottis barrelieri* subsp. *barrelieri* e *Cynoglossum columnae*, potrebbero aver raggiunto la penisola italiana seguendo un'altra rotta migratoria in epoca imprecisata oppure attraverso la Puglia da cui si sono estinte a causa delle trasformazioni ambientali.

Durante le glaciazioni wurmiane, ad avviso di FAVARGER (1971) sarebbe avvenuta una migrazione in direzione occidentale del genere *Onosma*. La sua ipotesi è supportata dal fatto che *Onosma taurica*, situata nel Mediterraneo Orientale, a poca distanza dal centro di diversificazione del genere, è diploide mentre i taxa occidentali sono poliploidi e di origini più recenti.

Altre migrazioni sono avvenute durante l'Olocene e continuano ancora oggi e i movimenti migratori di alcuni generi e specie potrebbero essere state favorite dalle attività dell'uomo. A tal proposito SELVI *et al.* (2009) sostengono che in tal'epoca con il miglioramento climatico postglaciale, l'addomesticamento degli erbivori e l'attività di pascolo, sia stata ulteriormente favorita la diffusione del genere *Cynoglossum* nei territori del bacino del Mediterraneo.

6. – Modalità di dispersione

Le ricerche effettuate (VAN DER PIJL 1982, SELVI *et al.* 2011, WEIGEND *et al.* 2016, CHACÓN *et al.* (2017) hanno dimostrato che per diffondersi nell'ambiente le boraginacee hanno adottato 7 diverse modalità di dispersione:

- l'epizoochia che si ha quando i semi hanno strutture che permettono di aderire alla superficie esterna degli animali;
- l'endozoocoria che si ha quando i frutti sono ingeriti dagli animali e i semi si disperdono con le feci lontano dalle piante madri;
- la mirmemocoria che si ha quando i semi sono trasportati dalle formiche;
- l'anemocoria che si ha quando la dispersione è favorita dal vento;
- l'idrocoria che si ha quando i semi sono trasportati dall'acqua;
- l'autocoria che si ha quando una pianta disperde autonomamente i suoi semi senza aiuti esterni;
- l'atelicoria che si ha quando i semi cadono per gravità vicino alla pianta madre.

Ad avviso di CHACÓN *et al.* (2017): 1) le boraginacee ancestrali colonizzano nuovi territori affidandosi al trasporto dei semi da parte degli animali; 2) nel corso della loro evoluzione passarono ad altre modalità di disseminazione; 3) i cambiamenti climatici che si ebbero in Eurasia durante il Paleogene e il Neogene probabilmente influenzarono le modalità d'interazione tra le trasformazioni ambientali e l'efficacia dei vettori di dispersione; 4) gli adattamenti a diversi agenti di dispersione permisero alle specie di colonizzare nuovi habitat e regioni geografiche della terra e probabilmente favorirono anche i processi di diversificazione nella famiglia.

SELVI *et al.* (2011) e WEIGEND *et al.* (2016) ritengono che l'epizoochia sia il meccanismo di dispersione più importante, specialmente nelle *Cynoglossoideae*, che hanno semi che si possono attaccare facilmente alle piume degli uccelli e alla pelliccia degli animali. OTERO *et al.* (2019) confermano che le boraginacee nel corso della loro evoluzione hanno adottato diversi meccanismi di dispersione e che l'epizoochia fu il meccanismo ancestrale adottato dalla subfamiglia *Cynoglossoideae*. Diversi studi e ricerche (SELVI *et al.* 2011, OTERO *et al.* 2019) evidenziano che a partire dal Medio Miocene, l'incremento di aridità e il raffreddamento terrestre favorirono l'espansione degli habitat aridi delle praterie e con essi, la diffusione di vari animali tra cui le pecore e i bovini che sono stati identificati come i principali agenti di dispersione di varie tribù di boraginacee.

Anche la disseminazione del genere *Lappula* avviene con l'epizoochia (RIDLEY 1930).

L'endozoocoria è tipica nel genere *Lithospermum*, i cui semi sono ingeriti dagli uccelli granivori e poi dispersi in nuove località ove germogliano con successo (VAN DER PIJL 1982, SELVI *et al.* 2011, WEIGEND *et al.* 2016).

La disseminazione mirmemocora è praticata da varie specie caratterizzate dalla presenza nei semi di appendici ricche di sostanze nutritive per le formiche (VAN DER PIJL 1982, QUILICHINI E DEBUSSCHE 2000, SELVI *et al.* 2011). Tra questi il genere *Pulmonaria* e la maggior parte delle specie appartenenti alla tribù *Boragineae* (SELVI *et al.* 2011, CECCHI & SELVI 2017).

I taxa del genere *Echium* adottano le disseminazioni endozocora, epizocora, anemocora e mirmemocora (RIDLEY 1930, PARSONS & CUTHBERTSON 2001).

La dispersione anemocora è adottata dal genere *Omphalodes* che produce frutti con un'ala curva che facilita il trasporto tramite il vento (SELVI *et al.* 2011, WEIGEND *et al.* 2016).

Secondo VAN DER PIJL (1982). *Myosotis scorpioides* adotta la dispersione idrocora poiché ha semi impermeabili che possono galleggiare sulla superficie dell'acqua.

Le ricerche di QUILICHINI & DEBUSSCHE (2000) hanno dimostrato che i semi di *Anchusa crispa* possono essere trasportati a brevi distanze dalle formiche e a lunga distanza dal vento e dall'acqua poiché essi sono in grado di galleggiare per un certo periodo di tempo sull'acqua sia dolce che salata. Le ricerche di CONTI (2013) hanno confermato che il genere *Anchusa* con un processo di dispersione a lunga distanza raggiunge la Corsica e la Sardegna.

7. – Conclusioni

La copiosa rassegna degli studi citati dimostra che le *Boraginaceae* della flora italiana hanno raggiunto l'attuale grado di diversità attraverso molteplici ondate migratorie e processi di diversificazione floristica che si sono sviluppati durante il lunghissimo periodo che va dal Cenozoico ai nostri giorni.

Allo stato attuale non è ancora possibile affermare con certezza ove possa essere collocato il centro d'origine dell'intera famiglia né quale sia l'entità più ancestrale, anche se le ipotesi elaborate in tal senso potrebbero rivelarsi molto attendibili.

All'interno delle regioni peninsulari, come si è visto, sono segnalate diverse entità endemiche in molti casi limitate solo ad alcune di esse. Questo fatto porta ad affermare che per la famiglia di piante in esame, la penisola italiana rappresenta un centro di diversità forse terziario o quaternario in cui si formano nuovi taxa.

Lavoro consegnato il 25/03/2019

RINGRAZIAMENTI

Per le informazioni fornite si ringraziano: Conti Elena, Fedele Daniela, Ganis Paola, Galetti Giovanni, Selvi Federico e Travaglini Mirko.

BIBLIOGRAFIA

- AESCHIMANN D., LAUBER K., MOSER D.M. & THEURILLAT J.P., 2005 – Flora Alpina Vol. 2. *Haupt Verlag*, Bern.
- ARRIGONI P.V., 1983 – Aspetti corologici della flora sarda. *Lav. Soc. Ital. Biogeogr.* 8: 83-109.
- ASTUTI G., CRISTOFOLINI G., PERUZZI L. & PUPILLO P., 2014 – A new subspecies' of *Pulmonaria officinalis* (*Boraginaceae*) from the Southern Alps. *Phytotaxa* 186 (3): 148–157.
- BACCHETTA G., 2006 – La flora del Sulcis (Sardegna sudoccidentale). *Guineana* 12: 1-369.
- BACCHETTA G., BRULLO S. & F. SELVI F., 2008 – *Echium anchusoides* (*Boraginaceae*), a new species from Sardinia (Italy). *Nord. J. Bot.* 20 (3): 271-278.
- BACCHETTA G., COPPI A., PONTECORVO C. & SELVI F., 2008 – Systematics, phylogenetic relationships and conservation of the taxa of *Anchusa* (*Boraginaceae*) endemic to Sardinia (Italy). *System. and Biod.* 6 (2): 161–174.
- BARTOLUCCI, F., PERUZZI L., GALASSO G., ALBANO A., ALESSANDRINI A., ARDENGHI N. M. G., ASTUTI G., BACCHETTA G., BALLELLI S., BANFI E., BARBERIS G., BERNARDO L., BOUVET D., BOVIO M.,

- CECCHI L., DI PIETRO R., DOMINA G., FASCETTI S., FENU G., FESTI F., FOGGI B., GALLO L., GOTTSCHLICH G., GUBELLINI L., IAMONICO D., IBERITE M., JIMÉNEZ-MEJÍAS P., LATTANZI E., MARCHETTI D., MARTINETTO E., MASIN R. R., MEDAGLI P., PASSALACQUA N. G., PECCENINI S., PENNESI R., PIERINI B., POLDINI L., PROSSER F., RAIMONDO F. M., ROMA-MARZIO F., ROSATI L., SANTANGELO A., SCOPPOLA A., SCORTEGAGNA S., SELVAGGIA., SELVI F., SOLDANO A., STINCA A., WAGENSOMMER R.P., WILHALM T. & CONTI F., 2018 – An updated checklist of the vascular flora native to Italy. *Pl. Byosist.* 52 (2), 179–303.
- BERGER J. P., COLLINSON M.E. & WEIDMANN M., 2013 – Un curieux microfossile de la Molasse oligocène de Suisse occidentale et de Haute-Savoie (France). *Swiss J. of Geosc.* 106 (2): 125-133.
- BIGAZZI M. & RICCI C., 1992 – *Borago morisiana* Bigazzi et Ricceri (*Boraginaceae*), a new species from Sardinia. *Webbia* 46 (2): 191–202.
- BIGAZZI M. & SELVI F., 1998 – Pollen morphology in the *Boragineae* (*Boraginaceae*) in relation to the taxonomy of the tribe. *Pl. Syst. Evol.* 213: 121-151.
- BINZET R., 2011 – Pollen Morphology of some *Onosma* species (*Boraginaceae*) from Turkey. *Pak. J. Bot.* 43 (2): 731-741.
- BONANNI D., 2018 – La crisi di salinità del Messiniano. Il mistero del mare scomparso. *Ed. Calmèo*. <https://www.calmèo.com/books/00518985366b928ee82fc>.
- BOSELLINO A., 2005 – La storia geologica d'Italia: gli ultimi 200 milioni di anni. - Zanichelli Ed., Bologna.
- BOTTEGA S. & GARBARI F., 2003 – Il genere *Symphytum* L. (*Boraginaceae*) in Italia. Revisione biosistemica. *Webbia* 58 (2): 243-280.
- CECCHI L., COPPIA. & SELVI F., 2011 – Evolutionary dynamics of serpentine adaptation in *Onosma* (*Boraginaceae*) as revealed by ITS sequence data. *Pl. System. and Evol.* 297 (3-4):185-199.
- CECCHI L. & SELVI F., 2009 – Phylogenetic relationships of the monotypic genera *Halascya* and *Paramoltkia* and the origins of serpentine adaptation in circummediterranean *Lithospermeae* (*Boraginaceae*): insights from IT'S and matK DNA sequences. *Taxon.* 58: 700–714.
- CECCHI L. & SELVI F., 2010 – Testing the origins and relationships in the Balkan serpentine endemics in *Onosma* (*Boraginaceae*): insights from nrITS sequence data. Poster presentato al XIII° OPTMA meeting, Antalya (Turchia), 22-26 March (2010). Proceedings, pg. 245-246.
- CECCHI L. & SELVI F., 2015 – Synopsis of *Boraginaceae* subfam. *Boraginoideae* tribe *Boragineae* in Italy. *Pl. Bios.* 149 (4): 630–677.
- CECCHI L. & SELVI F., 2017 – Flora critica d'Italia. *Boraginaceae* – Boragineae. DOI: 10.17773/Fl_Ita_Boragineae1.0
- CHACÓN J., LUEBERT F., HILGER H.H., OVCHINNIKOVA S., SELVI F., CECCHI L., GUILLIAMS M., HASENSTAB-LEHMAN K., SUTORY K., SIMPSON M.G. & WEIGEND M., 2016 – The borage family (*Boraginaceae* s.str.): A revised infrafamilial classification based on new phylogenetic evidence, with emphasis on the placement of some enigmatic genera. *Taxon* 65 (3): 523–546.
- CHACÓN J., LUEBERT F., & WEIGEND M., 2017 – Biogeographic events are not correlated with diaspore dispersal modes in *Boraginaceae*. *Front. Ecol. Evol.* 5: 26. doi: 10.3389/fevo.2017.00026.
- CELESTI-GRAPPO L., PRETTO F., CARLI E. & BLASI C., 2010 – La flora alloctona e invasiva delle Regioni D'Italia, *Casa Editrice La Sapienza*, Roma.
- CONTI E., 2013 – Integrative phylogenetic evidence on the origin of island endemics in the Mediterranean region: Comparisons between oceanic and continental fragment islands. In CAUJAPÉ-CASTELLS J, NIETO FÉLINER G, FERNÁNDEZ PALACIOS JM (eds.) – Proceedings of the Amurga international conferences on island biodiversity 2011. *Fundación Canaria Amurga-Maspalomas*, Las Palmas de Gran Canaria, Spain, pp-24-36.
- COPPIA., SELVI F. & BIGAZZI M., 2007 – Cromosomi e filogenesi in *Borago* L. (*Boraginaceae*). *Inform. Bot. Ital.* 39 (suppl.1): 127–130.
- CORRIAS B., 1991 – Floristic connections between Sardinia and Southern Mainlands. *Atti Conv. Lincei* 85: 449-458.
- CORTI R., 1956 – Piante atlantiche del versante tirrenico della Liguria e della Toscana. *Webbia* 11: 847-860.
- COUTINHO A.P., S., Carbajal R., Ortiz S. & Serrano M., 2012 – Pollen morphology of the genus *Omphalodes* Mill. (*Cynoglosseae*, *Boraginaceae*). *Grana* 51 (3): 194-205.
- DE GIULI C., MASINI F. & VALLERI G., 1987 – Paleogeographic evolution of the Adriatic area since Oligocene to Pleistocene. *Riv. It. Paleont. Strat.* 93: 109-123.
- FAVARGER C., 1971 – Recherches cytologiques sur quelques *Onosma* d'Europe occidentale. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 75: 59-65.
- FRANCINI CORTI E., 1966 – Aspetti della vegetazione pugliese e contingente paleogeico meridionale nella Puglia. *Ann. Accad. It. Sci. For.* 15: 137-193.
- GABEL M.L., BACKLUND D.C. & HAFFNER, J., 1998 – The Miocene macroflora of the northern Ogallala Group, northern Nebraska and southern South Dakota. *J. of Paleont.* 72: 388-397.
- GIBBS P.E., 1971 – Taxonomic studies on the genus *Echium* L. An outline revision of the Spanish species. *Lagascalia* 1: 27-82.
- GRAU J., 1967 – Primäre und sekundäre chromosomenbasiszahlen bei *Omphalodes*. *Österr. Bot. Zeitschr.* 114: 66–72.
- GRIDELLI E., 1950 – Il problema delle specie a diffusione transadriatica con particolare riguardo ai coleotteri. *Mem. Biogeogr. Adriat.* 1: 7-299.
- HAMMOUDA S.A., WEIGEND M., MEBROUK F., CHACÓN J., BENSALAH M. & ENSIKET H.J., 2016 – Fossil nutlets of *Boraginaceae* from the continental Eocene of Hamada of Méridja (southwestern Algeria): 2015: The first fossil of the borage family in Africa. *Amer. J. Bot.* 102: 2108-2115.
- HEYWOOD V.H., 1978 – Flowering Plants of The World. *Oxford University Press*.
- HILGER H.H., HOPPE, J.R. & HOFMANN, M., 1993 – Energiedispersive Röntgenmikroanalyse (EDX) von *Boraginaceae* subfam. *Boraginoideae*-Klausenoberflächen (Sind Si- und Ca-Einlagerungen in die Fruchtwand systematisch verwertbare Merkmale?). *Flora* 188: 397–398.

- HILGER H.H., GOTTSCHLING M., SELVI F., BIGAZZI M., LANGSTRÖM E., ZIPPEL E., DIANE N. & WEIGEND M., 2005 – The Euro+Med treatment of *Boraginaceae* in Willdenowia 34 - a reponse. *Willdenowia* 35: 43–48.
- HUANG J.F., ZHAN M.L. & COHEN J.I., 2013 – Phylogenetic analysis of *Lappula* Moench (*Boraginaceae*) based on molecular and morphological data. *Plant Syst. Evol.* 299:913-926.
- HULTÉN E., 1971 – The circumpolar plants. II. Dicotyledons. *Almqvist and Wiksell*, Stockholm.
- KANDEMIR N. & CANSARAN A., 2010 – An Autecological Investigation on Endemic *Alkanna* Haussknechtii Borm. (*Boraginaceae*) Critically Endangered in Turkey. *Res. J. of Agric. And Biolog. Sci.* 6(5): 613-618.
- KOBRLOVÁ L., HRONEŠ M., KOUTECKÝ P., ŠTECH M. & TRÁVNÍČEK B., 2016 – *Symphytum tuberosum* complex in central Europe: cytogeography, morphology, ecology and taxonomy. *Preslia* 88: 77–112.
- KOLARČIK V. & ZOZOMOVÁ-LIHOVA J., 2010 – Systematics and evolutionary history of the *Asterotricha* group of the genus *Onosma* (*Boraginaceae*) in central and southern Europe inferred from AFLP and nrDNA ITS data. *Plant Syst. Evol.* 290: 21–45.
- KOLARČIK V., ZOZOMOVÁ-LIHOVA J., DUCÁR E. & MÁRTINONFI P., 2014 – Evolutionary significance of hybridization in *Onosma* (*Boraginaceae*): analyses of stabilized hemisexual odd polyploids and recent sterile hybrids. *Biol. J. of the Lin. Soc.* 112: 89–107.
- LUEBERT F., CECCHI L., FRÖHLICH M.W., GOTTSCHLING M., GUILLIAMS C.M., HASENSTAB-LEHMAN K.E. & WEIGEND M., 2016 – Familial classification of the *Boraginales*. *Taxon*, 65 (3): 502-522.
- LUEBERT F., COUVREUR T.L.P., GOTTSCHLING M., HILGER, H.H., MILLER J.S. & WEIGEND M., 2017 – Historical biogeography of *Boraginales*: west gondwanan vicariance followed by long-distance dispersal? *J. Biogeogr.* 44: 158–169.
- MANSION G., SELVI F., GUGGISBERG A. & CONTI E., 2009 – Origin of Mediterranean insular endemics in the *Boraginales*: integrative evidence from molecular dating and ancestral area reconstruction. *J. Biogeogr.* 36: 1282–1296.
- MEEUS, S., JANSSENS S., HELSEN K. & JACQUEMYN H., 2015 – Evolutionary trends in the distylous genus *Pulmonaria* (*Boraginaceae*): Evidence of ancient hybridization and current interspecific gene flow. *Mol. Phylogenet. Evol.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.11.02>
- MEHRABIAN A.R., 2015 – Distribution pattern and diversity of *Onosma* (*Boraginaceae*) in Iran: Priorities for conservation of habitats and species as an important center of diversity and endemism in S.W. Asia. *Rostaniha* 16 (1): 60-66.
- MURINA A. & MAJOVSKY J., 1982 – Die Bedeutung der Polyploidie in der Entwicklung der in der Slowakei wa- chsenden Arten der Gattung *Symphytum* L. *Acta F. R. N. Univ. Comen. - Botanica* 29: 1-25.
- NASIR Y.J., 1989 – *Onosma* L. In: Nasir Y.J., Flora of Pakistan. Islamabad: National Herbarium, Pakistan Agriculture Research Council, *Alis I. editors*, Vol. 191: 94-100.
- NASROLLAHI F., KAZEMPOUR OSALOO S., MOZAFFARIAN V. & ZARE-MAIVAN H., 2019 – Molecular phylogeny and divergence times of *Onosma* (*Boraginaceae* s.s.) based on nrDNA ITS and plastid rpl32-trnL (UAG) and trnH-psbA sequences. *Nord. J. of Bot.* 37(1). DOI: 10.1111/njb.02060.
- NAZAIRE M., WANG X.Q., & HUFFORD L., 2014 – Geographic origins and patterns of radiation of *Mertensia* (*Boraginaceae*). *Amer. J. of Bot.* 101: 104-118.
- OSELLA G., ZUPPA A.M. & SABATINI F., 2005 – Pianura Padana e Prealpi: correlazioni faunistiche e zoogeografiche. L'esempio dei coleotteri curculionidei. *Biogeographia* 26: 383-413.
- OTERO A., JIMÉNEZ-MEJÍAS P., VALCÁRCEL V. & VARGAS P., 2014 – Molecular phylogenetics and morphology support two new genera (*Memoremea* and *Nihon*) of *Boraginaceae* s.s. *Phytotaxa* 173 (4): 241–277.
- OTERO A., JIMÉNEZ-MEJÍAS P., VALCÁRCEL V. & VARGAS P., 2019 – Being in the right place at the right time? Parallel diversification bursts favored by the persistence of ancient epizoochorous traits and hidden factors in *Cynoglossoideae*. *Amer. J. of Bot.* pp. 1-15. DOI: 10.1002/ajb2.1251.
- PARSONS W.T. & CUTHBERTSON E.G., 2001 – Noxious weeds of Australia. *CSIRO publishing*, Collingwood (Australia).
- PASSALACQUA N. & BERNARDO L., 1998 – Flora relitta d'altitudine dell'Appennino meridionale: quale origine? *Biogeographia* 19: 105-117.
- PATACCA E., SCANDONE, P. & MAZZA P., 2008 – Oligocene migration path for Apulia macromammals: the Central-Adriatic Bridge. *Boll. Soc. Geol. It.* 127: 337-355.
- PERUZZI L., AQUARO G. & CESCAG., 2004 – Distribution, Karyology and Taxonomy of *Onosma helvetica* subsp. *lucana* comb. nova (*Boraginaceae*), a Schizoendemic in Basilicata and Calabria (S. Italy). *Phyton (Horn, Austria)* 44 (1): 69-81.
- PEZZETTA A., 2010 – Gli elementi appennino-balcanici, illirici, pontici e sud-est-europei della flora italiana: origini e distribuzione geografica. *Annales ser. Hist. Nat.* 20 (1): 75-88.
- PIGNATTI S., 2018 – Flora d'Italia, voll. III. *Edagricole*, Bologna.
- POLDINI L., 1989 – La vegetazione del Carso isontino e triestino. Ed. Lint, Trieste.
- POLDINI L., 1991 – Atlante corologico delle piante vascolari nel Friuli-Venezia Giulia. Inventario floristico regionale. Regione Auton. Friuli-Venezia Giulia - *Direz. Reg. Foreste e Parchi, Univ. Studi Trieste - Dipart. Biol.*, Udine.
- PUPPI G. & CRISTOFOLINI G., 1996 – Systematics of the Complex *Pulmonaria saccharata*-*P. vallarsae* and Related Species (*Boraginaceae*). *Webbia* 51 (1): 1-20.
- QUEZEL P., 1995 – La flore du bassin méditerranéen: origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Mediterranea* 21: 19-39.
- QUILICHINI A. & DEBUSSCHE M., 2000 – Seed dispersal and germination patterns in a rare Mediterranean island endemic (*Anchusa crispa* Viv., *Boraginaceae*). *Acta Oecologica* 21: 303–313.
- RIDLEY H.N., 1930 – The dispersal of plants around the world. *L. Reeve & Co. Ltd.*, Ashford, Kent (GB).
- RÖGL F., 1999 – Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). *Geol. Carpath.* 50: 339-349.

- SAUER W., 1975 – Karyo-systematische Untersuchungen and der Gattung *Pulmonaria* (*Boraginaceae*). *Biblioth. Bot.* 131: 1-85.
- SAUER W., 1987 – The *Pulmonaria dacica* group: its affinities with central and south-east European allies and with the genus *Paraskeria* (*Boraginaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 155: 257-276.
- SELVI F., COPPI A. & BIGAZZI M., 2006 – Karyotype Variation, Evolution and Phylogeny in *Borago* (*Boraginaceae*), with emphasis on subgenus *Buglossites* in the Corso-Sardinian System. *Ann Bot.* 98 (4): 857–868.
- SELVI F. & BIGAZZI, M., 1998 – *Anchusa* L. and allied genera (*Boraginaceae*) in Italy. *Pl. Bios.* 132: 113–142.
- SELVI F. & BIGAZZI M., 2003 – Revision of genus *Anchusa* (*Boraginaceae Boraginaceae*) in Greece. *Bot. J. of the Linn. Soc.* 142: 431–454.
- SELVI F., COPPI A. & CECCHI L., 2011 – High epizoochorous specialization and low ITS sequence variation in Mediterranean *Cynoglossum* (*Boraginaceae*): evidence from fruit traits and ITS region. *Taxon* 60 (4): 969–985.
- SELVI F., PAPINI A. & BIGAZZI, M., 2002 – Systematics of *Nonea* (*Boraginaceae-Boragineae*): new insights from phenetic and cladistic analyses. *Taxon* 51: 719–730.
- SELVI F., PAPINI, A., HILGER H., BIGAZZI M. & NARDI E., 2004 – The phylogenetic relationships of *Cynoglossis* (*Boraginaceae-Boragineae*) inferred from ITS, 5.8 S and trnL sequences. *Plant Syst. Evol.* 246 (3–4), 195–209.
- SELVI F., BIGAZZI M., HILGER H.H. & PAPINI A., 2006 – Molecular phylogeny, morphology and taxonomic re-circumscription of the generic complex *Nonea/Elizaldia/Pulmonaria/Paraskevia* (*Boraginaceae-Boragineae*). *Taxon* 55 (4): 907–918.
- SELVI F., CECCHI L. & COPPI A., 2009 – Phylogeny, karyotype evolution and taxonomy of *Cerinth L.* (*Boraginaceae*). *Taxon* 7: 1-19.
- SELVI F., COPPI A. & CECCHI L., 2011 – High epizoochorous specialization and low DNA sequence divergence in Mediterranean *Cynoglossum* (*Boraginaceae*): Evidence from fruit traits and ITS region. *Taxon* 60 (4): 969–985.
- SELVI F., & SUTORY K., 2012 – A synopsis of the genus *Cynoglossum* (*Boraginaceae Cynoglossaeae*) in Italy. *Pl. Byos.* 146 (2): 461-479.
- STEHLIK I., SCHNELLER J.J. & BACHMANN K., 2001 – Resistance or emigration: response of the high-alpine plant *Eritrichum nanum* (L.) Gaudin to the ice age within the Central Alps. *Molec. Ecol.* 10: 357-370.
- STEHLIK, F., BLATTNER, R., HOLDEREGGER & BACHMANN K., 2002 – Nunatak survival of the high Alpine plant *Eritrichum nanum* (L.) Gaudin in the central Alps during the ice ages. *Molec. Ecol.* 11: 2027–2036.
- ŠTĚPÁNKOVÁ J., 2006 – Karyotaxonomy of *Myosotis alpestris* group. *Preslia* 78: 345–352.
- TABAN K., ERUYGUR N. & ÜSTÜN O., 2018 – Biological activity studies on the aqueous methanol extract of *Anchusa undulata* L. subsp. *hybrida* (Ten.) Coutinho. *Marmara Pharm. J.* 22 (3): 357-364.
- TEPPNER H., 1996 – Die *Onosma* Arten (*Boraginaceae Lithospermeae*) Rumäniens. *Stapfia* 45: 47–54.
- TOMASELLI R., 1961 – Accenni alle successioni floristiche e al dinamismo della vegetazione sicula. *Arch. Bot. e Biogeog.* 37: 209-225.
- TOMASELLI M. & GUALMINI M., 2000 – Gli elementi corologici nella flora d'altitudine dell'Appennino Tosco-emiliano. *Ann. Mus. Civ. Rovereto. Suppl.*, 14: 95-112.
- TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.A., VALENTINEE D.H., WALTERS S.M. & WEBB D.A., 1976 – Flora europaea. vol. 4: *Plantaginaceae to Compositae* (and *Rubiaceae*). *Cambridge University Press*, Cambridge, UK.
- VAN DER PIJL L., 1982 – Principles of dispersal in higher plants. *Springer Verlag*, New York.
- VASUDEVAN K. N., 1975 – Contribution to the cytotaxonomy and cytoecography of the flora of the western Himalayas (with an attempt to compare it with the flora of the Alps). Part II. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 85: 210–252.
- WAGENSOMMER R.P., FRÖHLICH T. & FRÖHLICH M., 2014 – First record of the southeast European species *Cerinth retorta* Sibth. & Sm. (*Boraginaceae*) in Italy and considerations on its distribution and conservation status. *Acta Botan. Gal.* 161 (2): 111-115.
- WEIGEND M., GOTTSCHLING M., SELVI F. & HILGER H.H., 2009 – Marbleseeds are growwells – Systematics and evolution of *Lithospermum* and allies (*Boraginaceae* tribe *Lithospermae*) based on molecular and morphological data. *Mol. Phylogenet. And Evol.* 52: 755–768.
- WEIGEND M., GOTTSCHLING M., SELVI, F. & HILGER, H.H., 2010 – Fossil and extant Western Hemisphere *Boraginaceae* and the polyphyly of “*Trigonotideae*” Riedl (*Boraginaceae: Boraginoideae*). *Syst. Bot.* 35, 409–419.
- WEIGEND M., LUEBERT F., SELVI F., BROKAMP G. & HILGER H.H., 2013 – Multiple origins for Hound's tongues (*Cynoglossum* L.) and Navel seeds (*Omphalodes* Mill.) – The phylogeny of the borage family (*Boraginaceae* s.str.). *Mol. Phylogenet. and Evol.* 68: 604–618.
- WINKWORTH R.C., GRAU J., ROBERTSON A. W. & LOCKHARTA P.J. 2002 – The origins and evolution of the genus *Myosotis* L. (*Boraginaceae*). *Mol. Phylogenet. Phyl. and Evol.* 24: 180–193.
- ZUCKERKANDL E. & PAULING L.B., 1962 – Molecular disease, evolution, and genic heterogeneity. In Kasha, M. & Pullman, B (editors); *Horizons in Biochemistry*. Academic Press, New York.

SITOGRAFIA

- Angiosperm Phylogeny Website. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
<http://www.theplantlist.org/diversity>. <http://dryades.units.it/floritaly/luirig.altervista.org/flora/taxa/floraspecie.php?genere>.
<https://www.gbif.org/species/>
 The Plant List (2013). <http://www.theplantlist.org/>
 VALDÉS B. (2011) – *Boraginaceae*. In: Euro+Med Plantbase - the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <http://www.euplantbase.org/home.html>