

MONOCOTILEDÓNEAS Y DICOTILEDÓNEAS: UN SISTEMA DE CLASIFICACIÓN QUE ACABA CON EL SIGLO

por

Favio González*

Resumen

González, F.: Monocotiledóneas y dicotiledóneas: Un sistema de clasificación que acaba con el siglo. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23(87): 195-204, 1999. ISSN 0370-3908.

Se revisa la clasificación de las angiospermas en monocotiledóneas y dicotiledóneas. Nuevos análisis filogenéticos señalan que mientras que las monocotiledóneas son monofiléticas, las dicotiledóneas no lo son, con lo cual se cuestionan de manera fundamental los sistemas de clasificación más empleados actualmente, y se comprueba que la filogenia de las angiospermas basales es incierta. La posible relación cercana entre las Aristolochiaceae y las monocotiledóneas es ilustrada y se usa tal relación como una antítesis a los límites tradicionales entre mono- y dicotiledóneas.

Palabras clave: Angiospermas primitivas, monocotiledóneas, Aristolochiaceae, sistemática botánica, filogenia.

Abstract

Angiosperm classification based on the recognition of monocots and dicots is reviewed. Recent studies show that monocots are monophyletic but that dicots are not. These analyses fundamentally question the traditional systems of classification still in use, and show that the phylogeny of primitive angiosperms remains in dispute. The putative sister-group relationship between monocots and the Aristolochiaceae is mentioned as an antithesis of the traditional monocot-dicot system of classification.

Keywords: Primitive angiosperms, monocots, Aristolochiaceae, systematic botany, phylogeny.

* Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Ap. Ae. 7495, Santafé de Bogotá.

Introducción

La sistemática de las angiospermas, el grupo de plantas más diverso y dominante en la tierra, está basada en el reconocimiento de dos grandes grupos, las monocotiledóneas (o clase Liliopsida) y las dicotiledóneas (o clase Magnoliopsida). Desde el punto de vista práctico, las características diferenciales entre estos taxones son fáciles de observar y parecen ser mutuamente excluyentes (Tabla I), generando un sistema de dos clases opuestas entre sí y de igual rango taxonómico. Esta división ha prevalecido durante más de dos siglos y ha sido el eje central de los sistemas de clasificación más aceptados durante el siglo XX, entre otros los de **Cronquist** (1981, 1988), **Dahlgren** (1983), **Hutchinson** (1959), **Takhtajan** (1980, 1997) y **Thorne** (1992). Sin embargo, las relaciones filogenéticas y la diversificación inicial de las mono- y las dicotiledóneas continúan siendo ambiguas.

El estudio de nuevos caracteres, la reevaluación de caracteres ya conocidos y el empleo de otros métodos en sistemática, muestran que la clasificación de las angiospermas no es tan simple y que la delimitación entre mono- y dicotiledóneas es bastante discutible. Los datos morfológicos, paleobotánicos y moleculares disponibles en la actualidad indican que la diversificación de las monocotiledóneas ocurrió durante periodos muy tempranos en la evolución de las angiospermas (**Cronquist**, 1988; **Taylor & Taylor**, 1993). El presente trabajo sintetiza las hipótesis filogenéticas alternativas propuestas recientemente, y presenta a la familia Aristolochiaceae como la antítesis del sistema binario que ha prevalecido en la clasificación de las angiospermas.

Historia

La distinción entre monocotiledóneas y dicotiledóneas ha sido atribuida a Alberto Magno (1193-1280), quien se basó en caracteres anatómicos del tallo (**Lawrence**, 1970); sin embargo, Alberto Magno empleó el término *cotyledo* para referirse a estructuras tales como el peciolo, el pedúnculo, el pedicelo, el filamento estaminal o el funículo, más que a la o las hojas cotiledonares contenidas en la semilla (**Sprague**, 1933a, b). Es claro, sin embargo, que para el siglo XVIII ya existía una diferenciación basada en varios caracteres. **Ray** (1703) resaltó las diferencias entre estos dos grupos, incluido el rasgo fundamental en este sistema de clasificación, es decir, la presencia de un solo cotiledón en monocotiledóneas.

Usualmente se acepta que las dicotiledóneas evolucionaron primero una teoría ampliamente influida por

la mayor cantidad de fósiles asignables a dicotiledóneas, y por la teoría euantial del desarrollo floral, que considera a las flores tipo *Magnolia* como el prototipo de flores primitivas. Sin embargo, los hallazgos fósiles revelan que la diversificación de las monocotiledóneas ocurrió hacia el inicio de la evolución de las plantas con flores (**Gandolfo et al.** 1998; **Taylor & Taylor**, 1993), los cuales datan del Hauteriviano-Barremiano-Aptiano, en el Cretácico Inferior (aunque existen algunos hallazgos que pueden corresponder a angiospermas fósiles del Jurásico; véase, por ejemplo, **Sun et al.** 1998). Sin embargo, la teoría alternativa de que las monocotiledóneas dieron origen a las demás angiospermas también ha sido propuesta y seriamente argumentada (véase, p. ej. **Burger**, 1981, entre otros).

Muchos de los caracteres tradicionalmente empleados para diferenciar entre monocotiledóneas y dicotiledóneas son fácilmente observables. Esto ha conllevado a una clasificación simplificada de las angiospermas, la cual se basa en la aparente coincidencia de contrarios que muestran los caracteres de los dos grupos de angiospermas (**Arber**, 1957). Sin embargo, la mayoría de los caracteres antes mencionados están lejos de ser universales en cada grupo; ellos se presentan con regularidad en uno u otro grupo, pero no constituyen sinapomorfias *sensu stricto* (Tabla I).

La coincidencia de los contrarios genera una pregunta más profunda en el sentido de si los estados de cada carácter (Tabla I) son en realidad la expresión de un mismo carácter, lo cual los hace homólogos, o si por el contrario son similitudes debidas a paralelismo o convergencia. Por ejemplo, la homología del cotiledón en monocotiledóneas y de los dos cotiledones en las dicotiledóneas ha sido cuestionada por varios autores (véase p. ej. **Burger**, in prep.). De manera similar, surgen preguntas acerca de la homología del perfilo (cf. **Arber**, 1925; **Meeuse**, 1975; **Tomlinson**, 1970), o del número o la morfología de las piezas florales (véase p. ej. **Endress**, 1995).

Cabe mencionar que el conocimiento de las monocotiledóneas suele estar asociado con la morfología de plantas comunes y usualmente cultivadas, tales como los cereales, las palmas o las orquídeas. Estas plantas, sin embargo, están lejos de representar la variación general de esta clase. Sin embargo, recientemente se ha dado un interés mayor al estudio comparativo y más amplio de los diversos grupos de monocotiledóneas (**Dahlgren & Clifford**, 1981, 1982; **Dahlgren & Rasmussen**, 1983; **Dahlgren et al.** 1985; **Davis**, 1995; **Rudall et al.** 1995; **Tomlinson**, 1970, 1995; **Yeo**, 1989). Estos

Tabla I. Caracteres diferenciales entre monocotiledóneas y dicotiledóneas. Los caracteres de monocotiledóneas presentes en Aristolochiaceae están marcados con asteriscos.

Monocotiledóneas	Dicotiledóneas
Un cotiledón (a veces el embrión indiferenciado)	Dos cotiledones (a veces 1, 3 ó 4, ó el embrión indiferenciado)
Arboles (cuando hay crecimiento arbóreo) poco frecuentes, formados por gigantismo primario	Arboles frecuentes, formados por acción de un meristema secundario
Crecimiento simpodial frecuente*	Crecimiento simpodial poco frecuente
Raíces sin crecimiento secundario	Raíces usualmente con crecimiento secundario
Homorrizia	Alorrizia por lo general manifiesta
Hojas usualmente simples*	Hojas compuestas de común ocurrencia
Perfiles adaxiales*	Perfiles usualmente laterales
Una hoja por nudo*	Una, dos o varias hojas por nudo
Venación paralela (o estriada)	Venación por lo general reticulada
Extremos de las venas cerrados	Extremos de las venas abiertos (o libres)
Base foliar ancha*	Base foliar por lo general angosta y no envolvente
Estípulas ausentes*	Estípulas ausentes o presentes
Meristema intercalar en el entrenudo y la base foliar por lo general presente	Meristema intercalar por lo general ausente
Haces vasculares esparcidos ¹ , dispuestos radialmente, es decir, presentes en la médula y la corteza; a veces formando dos o más anillos	Haces vasculares en un anillo simple, no penetrando radialmente, rara vez presentes en la médula y/o la corteza
Haces vasculares cerrados	Haces vasculares abiertos
Cambium interfascicular ausente	Cambium interfascicular usualmente presente
Plástidos tipo P en los elementos cribosos*	Plástidos tipo S en los elementos cribosos
Perianto y androceo usualmente trímeros*	Perianto y androceo usualmente tetrámeros o pentámeros
Desarrollo de la pared de la antera tipo "monocotiledóneas"	Desarrollo de la pared de la antera tipo "dicotiledóneas"
Nectarios septales frecuentes	Nectarios septales ausentes
Polen uniaperturado o derivado de polen uniaperturado*	Polen usualmente triaperturado o derivado de polen triaperturado
Microsporogénesis usualmente sucesiva*	Microsporogénesis usualmente simultánea

¹ Véase, sin embargo Tomlinson (1970), quien explica que la distribución de los haces no ocurre al azar, y que el aparente desorden de ellos se debe a las técnicas bidimensionales con las que se suele examinar el tallo.

trabajos han generado una serie de datos en cuanto a la biología y la clasificación del grupo, así como a la relación evolutiva con las demás angiospermas.

Entre tanto, otros caracteres han sido explorados a fin de buscar evidencias adicionales para definir la relación mono- vs. dicotiledóneas. Tal es el caso del desarrollo de la pared de la antera, una de las características más estables pero menos conocida en la diferenciación de tales grupos (Tabla I; **Dahlgren et al.** 1985; **Davis**, 1966). Otro caso es el de los nectarios septales, una característica estructural presente casi exclusivamente en las monocotiledóneas (**Endress**, 1995; **Smets**, 1988). Por su parte, **Zimmerman & Tomlinson** (1972) investigaron en más detalle el sistema vascular de las monocotiledóneas en un contexto filogenético y llegaron a la conclusión de que las dicotiledóneas poseen un sistema vascular formado únicamente por un sistema externo, mientras que las monocotiledóneas poseen dos sistemas, uno interno y uno externo.

La dificultad central radica en el reconocimiento de caracteres monotéticos en las angiospermas. Por ejemplo, mientras que **Donoghue & Doyle** (1989), y **Loconte & Stevenson** (1991) reconocen por lo menos 13 sinapomorfias potenciales para las monocotiledóneas, **Dahlgren & Rasmussen** (1983) y **Dahlgren et al.** (1985) reducen únicamente a dos las sinapomorfias de las monocotiledóneas: la presencia de un cotiledón y de plástidos tipo P2c, es decir, con cuerpos cuneados (triangulares) de proteína en los elementos cribosos (**Behnke** 1971a, b, 1981, 1988, 1991; **Behnke & Barthlott**, 1983).

La presencia de caracteres típicos de monocotiledóneas en familias de "dicotiledóneas primitivas" tales como las Annonaceae, Aristolochiaceae, Nymphaeaceae y Piperaceae, ha sido reconocida por diversos autores (**Burger**, 1977, 1981; **Dahlgren & Clifford**, 1981; **Huber**, 1977; **Meeuse**, 1975; **Suessenguth**, 1921). Debido a la morfología de las hojas en Dioscoreaceae, **Brown** (1810) ya señalaba una estrecha relación entre esta familia y las dicotiledóneas. De hecho, dos géneros de monocotiledóneas que actualmente forman parte del orden Dioscoreales (**Takhtajan**, 1997) han sido propuestos como taxones de afinidad cercana a las Aristolochiaceae. El primero de ellos, *Trichopus* (Trichopodaceae), fue incluido junto con *Aristolochia* y *Asarum* en las Aristolochiaceae por **Lindley** (1831), con base en las siguientes características: hojas alternas, simples, pecioladas; flores bisexuales, epíginas, con cáliz tubular, 3-lobulado, con estivación valvada y a veces iguales entre sí; estambres 6-10, libres o adnatos al estilo o al estigma; ovario 3 ó 6 locular, óvulos numerosos, dispuestos horizontalmente,

estigmas en igual número que los lóculos del ovario; y fruto seco o succulento, 3-6 locular, con numerosas semillas, las cuales poseen un embrión pequeño. El segundo género, *Stenomeris* (Stenomeridaceae) fue propuesto por **Beccari** (1870) como posiblemente relacionado con *Thottea* (Aristolochiaceae), por poseer semillas con estructura similar.

Dahlgren & Clifford (1981), han empleado además la presencia en común de algunos de estos caracteres para reconocer dos "pares" de grupos entre mono- y dicotiledóneas: Nymphaeales-Alismatiflorae; y Arales-Piperales.

A pesar de lo anterior, la clasificación de las angiospermas en monocotiledóneas y dicotiledóneas ha prevalecido por más de dos siglos sin cambios fundamentales, debido quizás a las ventajas empíricas del sistema. Este esquema ha sido el eje central de los sistemas de clasificación más aceptados durante el siglo XX, entre otros los de **Cronquist** (1981, 1988), **Dahlgren** (1983), **Hutchinson** (1959), **Takhtajan** (1980, 1997) y **Thorne** (1992).

La aplicación de los métodos de la sistemática filogenética en botánica, y el estudio comparativo de caracteres bioquímicos, ultraestructurales y moleculares de las angiospermas han revelado nuevas hipótesis de parentesco entre las angiospermas; a la vez han demostrado que las relaciones filogenéticas y la diversificación inicial de las mono- y las dicotiledóneas continúan siendo ambiguas.

Hipótesis filogenéticas alternativas

Los estudios filogenéticos de las angiospermas realizados a partir de la década de los ochenta dan como conclusión inicial que las monocotiledóneas son un grupo monofilético, pero que las dicotiledóneas no lo son. En estos nuevos esquemas, las monocotiledóneas hallan su lugar cerca de un clado informal, propuesto inicialmente por **Dahlgren & Bremer** (1985), formado por varias familias de dicotiledóneas primitivas, entre otras las Aristolochiaceae, Lactoridaceae, Piperaceae y Saururaceae (Fig. 1A). El esquema propuesto por **Dahlgren & Bremer** (1985) desemboca en el reconocimiento de un clado llamado las "paleohierbas" (**Donoghue & Doyle**, 1989; Fig. 1B; **Loconte & Stevenson**, 1991; Fig. 1C; **Qui et al.** 1993; Fig. 1D; **Tucker & Douglas**, 1996; Fig. 1F), el cual incluye, además, a las monocotiledóneas. Aunque la monofilia de las paleohierbas ha sido cuestionada recientemente (Fig. 1G; véase, p. ej. **Soltis et al.** 1997), algunas paleohierbas se continúan empleando como los grupos más cercanos a las monocotiledóneas en términos filogenéticos (p. ej. **Davis**, 1995; **Chase et al.** 1995).

Recientes análisis basados tanto en datos morfológicos (Stevenson & Loconte, 1995) como moleculares (Bharathan & Zimmer, 1995) proponen, además de la monofilia de las monocotiledóneas, que dentro de las dicotiledóneas, el grupo más estrechamente relacionado con las monocotiledóneas es el de las Aristolochiaceae (Fig. 1E). De manera similar, otros análisis que combinan datos morfológicos y moleculares obtienen como una de las posibles opciones una relación de grupos hermanos entre las monocotiledóneas y las Aristolochiaceae (Fig. 1H; Nandi et al. 1998).

Otros estudios realizados a partir de datos moleculares (APG, 1998; Fig. 1I; Qiu et al. 1993; Fig. 1D; Soltis et al. 1997; Fig. 1G), llegan a conclusiones similares en cuanto que no obtienen dos clados basales en las angiospermas y que puedan corresponder con los conceptos tradicionales de monocotiledóneas y dicotiledóneas. Las monocotiledóneas se mantienen como grupo monofilético, en medio de varios grupos de dicotiledóneas que sugieren una vez más, su condición parafilética. Soltis et al. (1997) presentan una hipótesis alternativa en la cual miembros de los órdenes Laurales, o del clado formado por el orden Magnoliales más algunas paleohierbas ("Paleohierbas II", formadas por las Nymphaeaceae y Chloranthaceae, entre otras) son los posibles grupos hermanos de las monocotiledóneas (Fig. 1G). El esquema filogenético propuesto por el APG (1998), aunque no resuelto, muestra seis clados basales (Fig. 1I) correspondientes a los órdenes Ceratophyllales, Laurales, Magnoliales y Piperales, más las monocotiledóneas y las llamadas eudicotiledóneas (esto es, las dicotiledóneas con polen tricolpado, triporado o tricolporado).

Si se comparan los posibles candidatos a ser grupos hermanos de las monocotiledóneas, son las Aristolochiaceae las que comparten con las monocotiledóneas una mayor cantidad de caracteres morfológicos, palinológicos y ultraestructurales taxonomicamente significativos. Estos caracteres son:

1. Crecimiento simpodial frecuente, especialmente en los géneros *Asarum* y *Saruma* (González 1999a, b).
2. Perfil adaxial (Fig. 2 A, C; Duchartre, 1854; González, 1990, 1999a, b; Huber, 1985, 1993).
3. Hojas simples, alternas, estrictamente dísticas, con la base foliar ancha (Fig. 2 A; Duchartre, 1854; González 1999a, b).
4. Plástidos tipo P2c en los elementos cribosos. Uno de los más recientes y convincentes argumentos en favor de la estrecha relación Aristolochiaceae-monocotiledóneas, se deriva de estudios ultraes-

tructurales de los plástidos presentes en los elementos cribosos. *Asarum* y *Saruma* son los únicos géneros de dicotiledóneas que poseen plástidos tipo P2c (Behnke, 1971a, b, 1981, 1988, 1991; Behnke & Barthlott, 1983); este tipo de plástidos corresponde a uno de los caracteres más generalizados en las monocotiledóneas.

5. Inflorescencias parciales básicamente en cimas (por lo general ripidios), con los grupos más primitivos de tipo monotélico y crecimiento simpodial (González, 1999a, b).
6. Flores básicamente trímeras (Fig. 2 B-E; Endress, 1995; González 1999a, b; Huber, 1985; Leins & Erbar, 1985, 1995; Leins et al. 1988).
7. Polen monosulcado o derivado de polen monosulcado (Fig. 2 F; Dickison, 1992; González, 1999a; Walker, 1974, 1976). En el género *Saruma* (Aristolochiaceae) el polen es monosulcado (Dickison, 1992; Erdtman, 1952; Walker, 1976). El polen de los demás miembros de las Aristolochiaceae (*Aristolochia*, *Asarum* y *Thottea*) se ha considerado derivado de polen monoaperturado (Walker, 1974).
8. Microesporogénesis usualmente sucesiva (Davis, 1966).

La similitud morfológica de las flores de las Aristolochiaceae (especialmente *Asarum*) con las de monocotiledóneas tales como los géneros *Trichopus*, *Stenomeris* y *Tacca*, del orden Dioscoreales es explicada por Endress (1995) como convergencias debidas a síndromes de polinización similares. Si esto es así, quedan por explicar los demás caracteres compartidos entre las Aristolochiaceae y las monocotiledóneas, los cuales sugieren un origen por ancestro en común, más que por adquisiciones independientes, en estos dos taxones.

El problema aquí expuesto tiene que ver con el origen y la diversificación temprana de las angiospermas, lo que Darwin llamó "el misterio abominable". Los estudios mencionados anteriormente aportan nuevas evidencias, pero la lectura comparativa de éstas no arroja una respuesta única para las relaciones fundamentales de los grupos mayores de las angiospermas.

Conclusión

De los dos grupos de angiospermas tradicionalmente reconocidos, son las monocotiledóneas las únicas que representan un taxon monofilético. Las dicotiledóneas son un grupo parafilético. Las hipótesis filogenéticas más

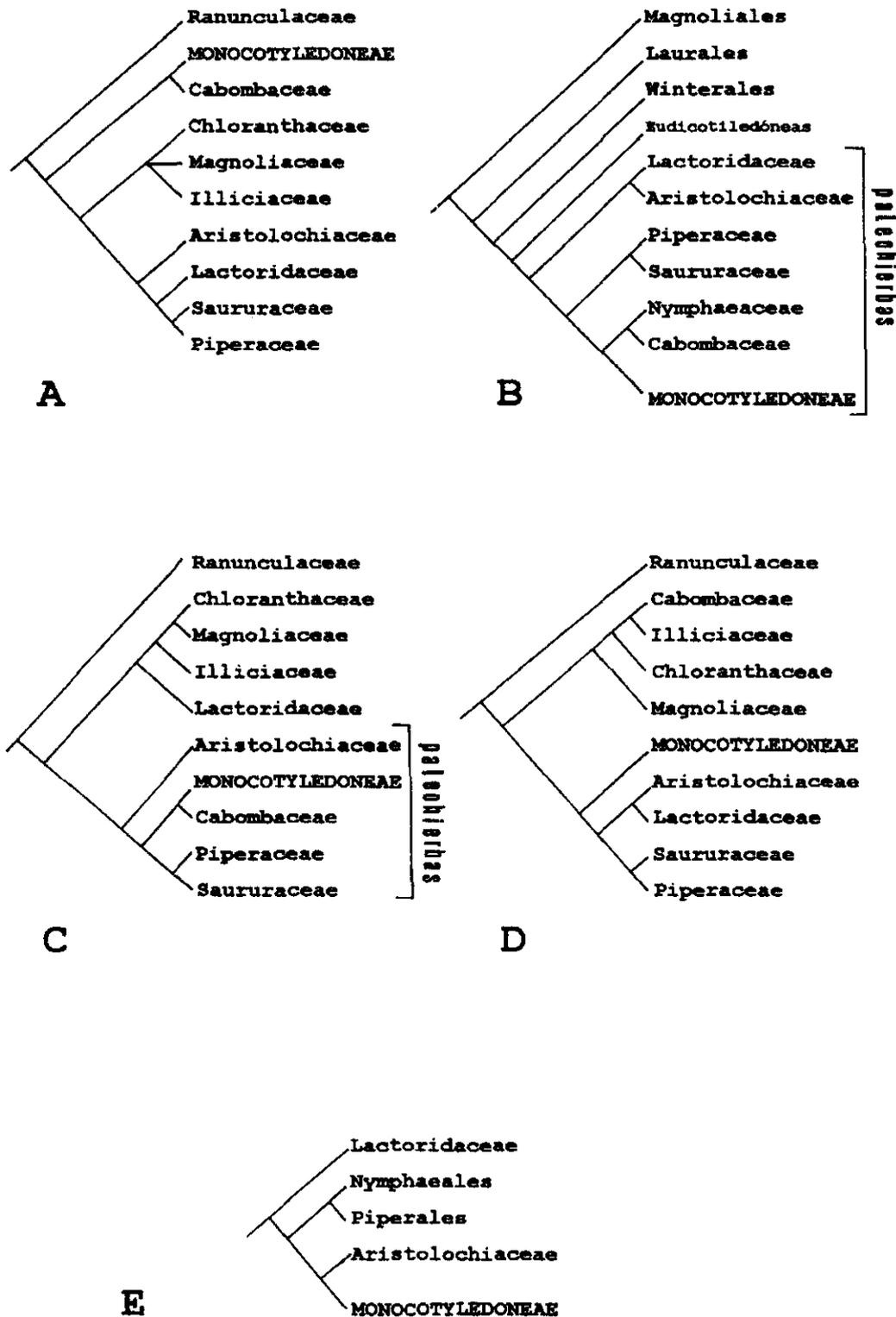


Figura 1. Varios análisis filogenéticos de las angiospermas basales.

A. Dahlgren & Bremer (1985). B. Donoghue & Doyle (1989). C. Loconte & Stevenson (1991). D. Qiu et al. (1993). E. Stevenson & Loconte (1995).

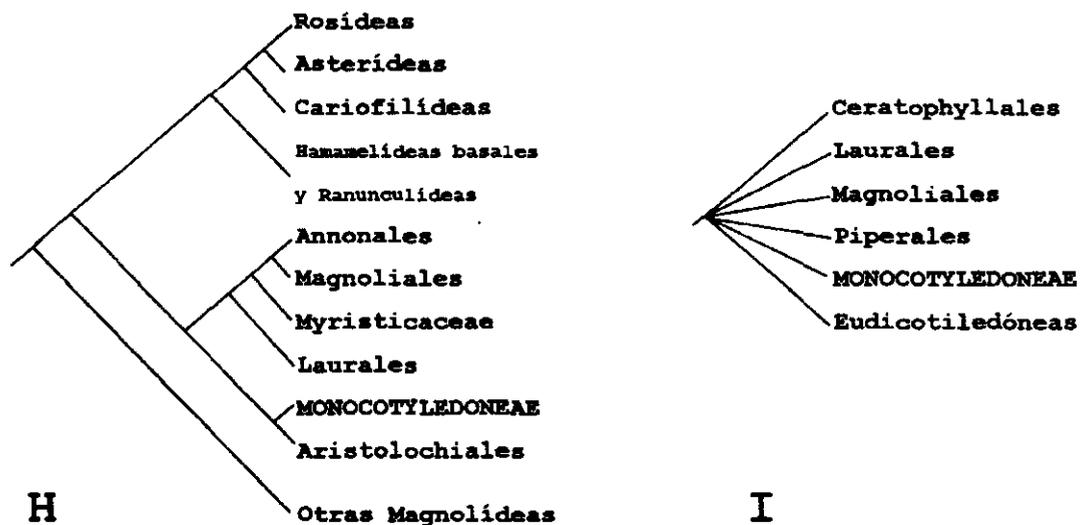
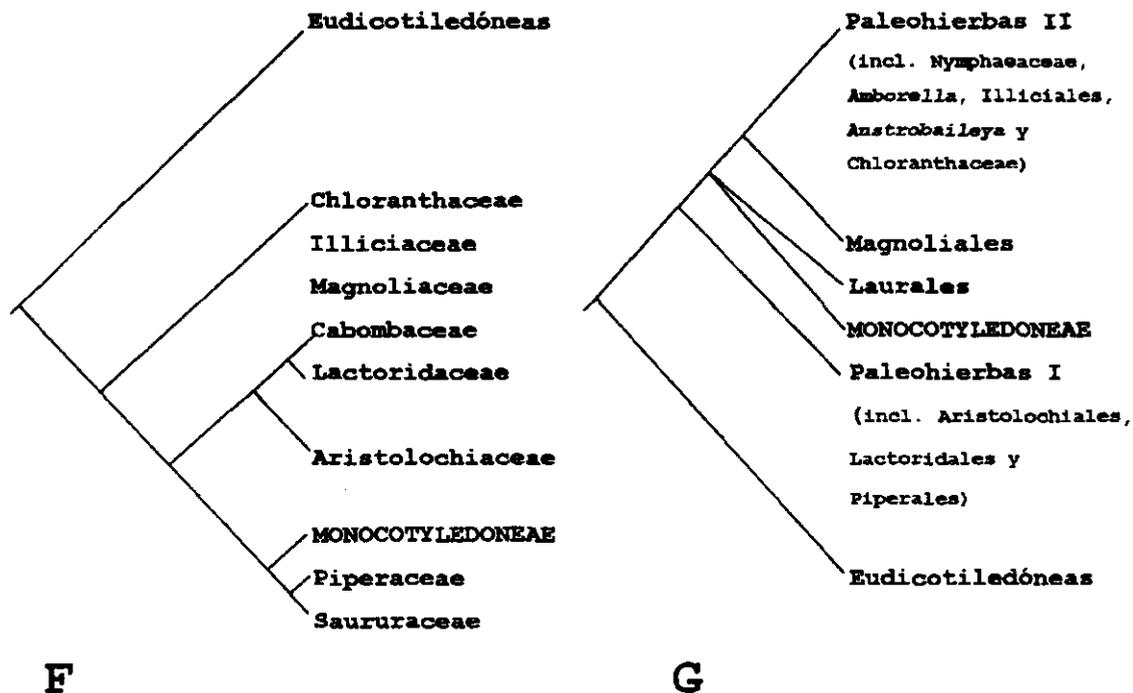


Figura 1. Continuación.

F. Tucker & Douglas (1996). G. Soltis et al. (1997). H. Nandi et al. (1998). I. APG (1998).

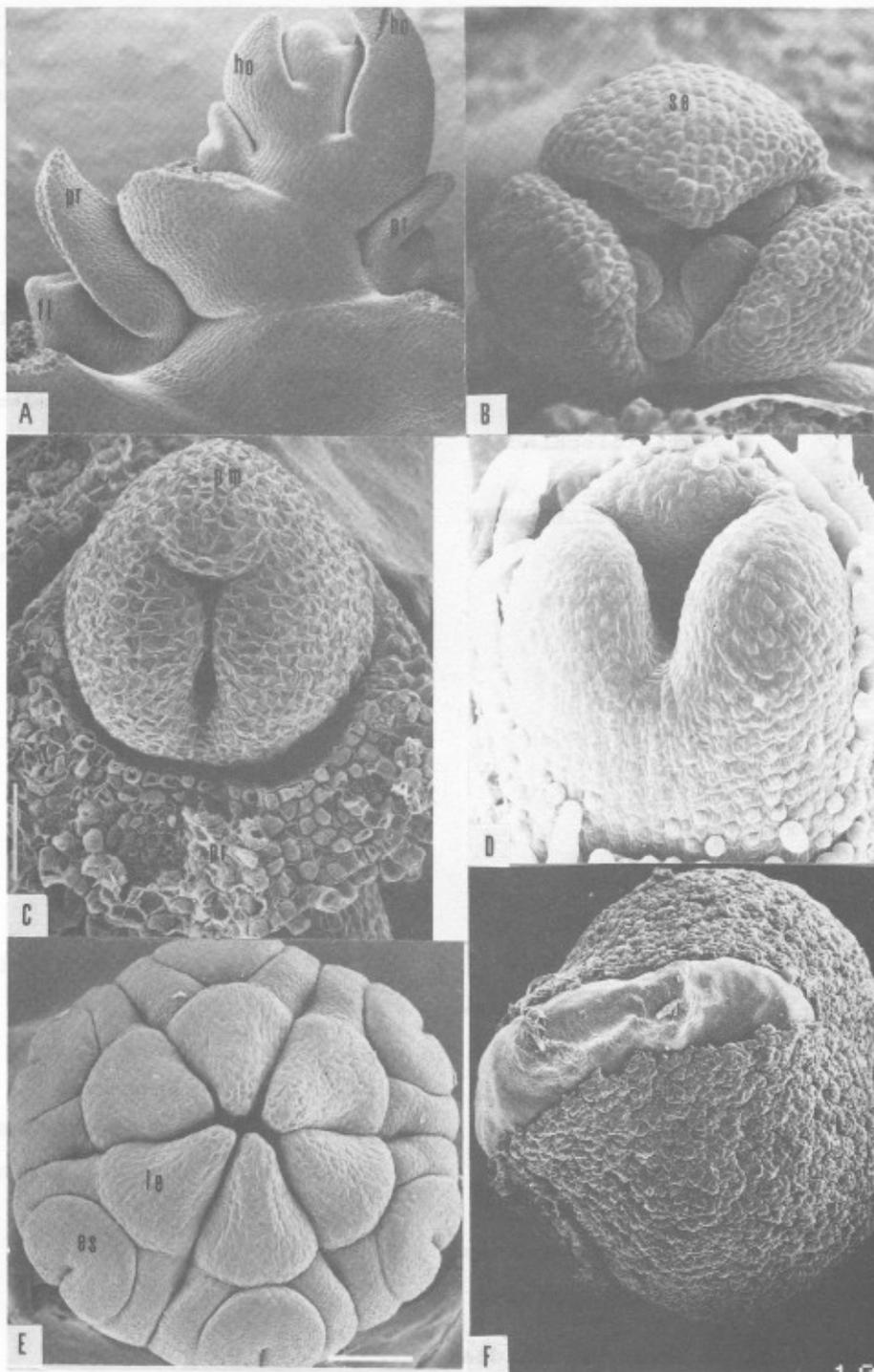


Figura 2. Algunos caracteres morfológicos de las Aristolochiaceae, típicos en monocotiledóneas.

A. Meristema apical de un vástago de *Aristolochia ringens* Vahl (González 3618), el cual muestra las hojas alternas, dísticas (*ho*); algunas de las hojas fueron removidas), los perfiles adaxiales (*pr*) y un botón floral con tres primordios del perianto (*fl*). **B.** Botón floral de *Asarum canadense* L. (González 3577), el cual muestra los tres sépalos (*se*). **C.** Botón floral de *Aristolochia coryi* Johnst. (González 3612); nótese los tres primordios que comienzan a formar el perianto, y el perfilo (*pr*) opuesto a la pieza media del perianto (*pm*); escala 50 μ m. **D.** Botón floral de *Aristolochia acutifolia* Duch. (González 3400), con tres primordios que forman el perianto; escala 50 μ m. **E.** Ginostemo de *Aristolochia zollingeriana* Miq. (Tsou 1175), el cual muestra seis estambres (*es*) fusionados con seis lóbulos estigmáticos comisurales (*le*); escala 100 μ m. **F.** Grano de polen de *Aristolochia fimbriata* Cham. (González 3444) germinando por una única apertura; escala 10 μ m.

recientes de las angiospermas proponen a miembros de los órdenes Piperales, Ceratophyllales, Laurales o Magnoliales como posibles grupos hermanos. Si empleamos evidencias morfológicas, en efecto son las Aristolochiaceae las que poseen una serie de caracteres que permiten sugerirlas como las más cercanamente relacionadas con las monocotiledóneas. Por lo tanto, si los criterios de delimitación de las monocotiledóneas se amplían más allá de la presencia de un único cotiledón, las Aristolochiaceae bien podrían ser parte de este grupo monofilético.

En consecuencia, los sistemas de clasificación más empleados durante la segunda mitad del siglo XX, basados en las subclases propuestas por Cronquist, Dahlgren, Takhtajan y Thorne quedan seriamente revaluados. Las hipótesis alternativas son, sin embargo, inciertas, debido a que existe incongruencia de caracteres morfológicos y moleculares, y a que estas nuevas hipótesis son susceptibles a ser falseadas con la inclusión de nuevos taxones o nuevos caracteres, o con estudios más detallados de caracteres incompletamente analizados. Por lo tanto, nuestro conocimiento, en el final del siglo, regresa a un estado en el cual las relaciones fundamentales de las angiospermas permanecen ambiguas.

Si bien es cierto que para efectos prácticos y pedagógicos, el sistema mono- vs. dicotiledóneas es funcional y de uso común, también es cierto que no refleja las relaciones naturales de las angiospermas, que resulta obsoleto a la luz de los nuevos datos, y que conduce a una visión estática y simplista de una de las preguntas fundamentales en la sistemática botánica: La diversificación temprana de las angiospermas.

Literatura citada

The Angiosperm Phylogeny Group (APG). 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann Missouri Bot. Gard.* **85**:531-553.

Arber, A. 1925. *Monocotyledons: a morphological study.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.

_____. 1957. The manifold and the one. The Theosophical Publishing House, Madras, India.

Beccari, A. 1870. Nota sul *Trichopodium zeylanicum* Thw. *Nuovo G. Bot. Ital.* **2**:13-19.

Behnke, H.D. 1971a. Sieve-tube plastids of Magnoliidae and Ranunculidae in relation to systematics. *Taxon* **20**:723-730.

_____. 1971b. Zum Feinbau der Siebröhren-Plastidien von *Aristolochia* und *Asarum*. *Planta* **97**:62-69.

_____. 1981. Siebelement-Plastidien, Phloem-Protein und Evolution der Blütenpflanzen: Monocotyledonen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **94**:647-662.

_____. 1988. Sieve-element plastids, phloem protein, and evolution of flowering plants: III. Magnoliidae. *Taxon* **37**:699-732.

_____. 1991. Distribution and evolution of forms and types of sieve-element plastids in the dicotyledons. *Aliso* **13**:167-182.

_____. & W. Barthlott. 1983. New evidence from the ultrastructural and micromorphological fields in angiosperm classification. *Nord. J. Bot.* **3**:1-155.

Bharathan, G. & E. Zimmer. 1995. Early branching events in Monocotyledons. Partial 18S ribosomal DNA sequence analysis. *In*: P.J. Rudall et al. (eds.), *Monocotyledons: systematics and Evolution*. 1:81-107. Royal Botanic Gardens, Kew.

Brown, R. 1810. *Dioscoreae. Prodromus Florae Novae Hollandiae*, pp. 294-295. London.

Burger, W. 1977. The Piperales and the monocots; alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers. *Bot. Rev.* **43**:345-393.

_____. 1981. Heresy revived: the monocot theory of angiosperm origin. *Evol. Theory* **5**:189-225.

_____. (in prep.). The question of cotyledon homology in angiosperms.

Chase, M.W., D.W. Stevenson, P. Wilkin & P.J. Rudall. 1995. Monocot systematics: a combined analysis. *In*: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler & C.J. Humphries (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*, 2:685-730. Royal Botanic Gardens, Kew.

Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia Univ. Press, New York.

_____. 1988. *The evolution and classification of flowering plants.* 2nd edition. The New York Botanical Garden, Bronx.

Dahlgren, R.T.M. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. J. Bot.* **3**:119-149.

_____. & **Bremer, K.** 1985. Major clades of angiosperms. *Cladistics* **1**:349-368.

_____. & **H.T. Clifford.** 1981. Some conclusions from a comparative study of the monocotyledons and related dicotyledonous orders. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **94(1981)**:203-227.

_____. & _____. 1982. *The monocotyledons: A comparative study.* Academic Press, London.

_____. **H.T. Clifford & P.F. Yeo.** 1985. *The families of monocotyledons.* Springer-Verlag, Berlin.

_____. & **F.N. Rasmussen.** 1983. Monocotyledon evolution. Characters and phylogenetic estimation. *Evol. Biol.* **16**: 255-395.

Davis, G.L. 1966. *Systematic embryology of the angiosperms.* New York.

Davis, J.I. 1995. A phylogenetic structure of the monocotyledons, as inferred from chloroplast DNA restriction site variation, and a comparison of measures of clade support. *Syst. Bot.* **20**:503-527.

Dickson, W.C. 1992. Morphology and anatomy of the flower and pollen of *Saruma henryi* Oliv., a phylogenetic relict of the Aristolochiaceae. *Bull. Torrey Bot. Club* **119**:392-400.

Donoghue, M.J. & J.A. Doyle. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. *In*: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.), *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, 1:17-45. Clarendon Press, Oxford.

- Duchartre, P.** 1854. Sur les prétendues stipules des *Aristoloches*. Bull. Soc. Bot. France 1:56-60.
- Endress, P.K.** 1995. Major evolutionary traits of monocot flowers. In: P.J. Rudall et al. (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*, 1:43-79. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Erdtman, G.** 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Almqvist & Wiksell, Stockholm.
- Gandolfo, M.A., K. Nixon, W.L. Crepet, D.W. Stevenson & E.M. Friis.** 1998. Oldest known fossils of monocotyledons. *Nature* 394: 532-533.
- González, F.** 1999a. A phylogenetic analysis of the Aristolochioideae (Aristolochiaceae). Ph. D. dissertation. The City University of New York.
- _____. 1999b. Inflorescence morphology and systematics of the Aristolochiaceae. *Syst. Geogr. Pl.* 68: 159-172.
- Huber, H.** 1977. The treatment of Monocotyledons in an evolutionary scheme of classification. *Pl. Syst. Evol. Suppl.* 1: 285-298.
- _____. 1985. Samenmerkmale und Gliederung der Aristolochiaceen. *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 277-320.
- _____. 1993. Aristolochiaceae. In: K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants*, 2:129-137.
- Hutchinson, J.** 1959. The families of flowering plants. Second edition. Oxford at Clarendon Press. Vols. 1-2.
- Lawrence, G.H.M.** 1970. Taxonomy of vascular plants. 11th printing. The Macmillan Co., New York.
- Leins, P. & C. Erbar.** 1985. Ein Beitrag zur Blütenentwicklung der Aristolochiaceen, einer Vermittlergruppe zu den Monokotylen. *Bot. Jahrb. Syst.* 107: 343-368.
- _____. 1995. Das frühe Differenzierungsmuster in den Blüten von *Saruma henryi* Oliv. (Aristolochiaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 117: 365-376.
- _____. & **W.A. van Heel.** 1988. Note on the floral development of *Thottea* (Aristolochiaceae). *Blumea* 33: 357-370.
- Lindley, J.** 1831. *Introductio in Systema Botanica*. New York, G. & C. & H. Carvill.
- Loconte, H. & D.W. Stevenson.** 1991. Cladistics of the Magnoliidae. *Cladistics* 7: 267-296.
- Meeuse, A.D.J.** 1975. Aspects of the evolution of the monocotyledons. *Acta Bot. Neerl.* 24: 421-436.
- Nandi, O.I., M.W. Chase & P.K. Endress.** 1998. A combined cladistic analysis of angiosperms using *rbcL* and non-molecular data sets. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 137-212.
- Qiu, Y.L., M.W. Chase, D.H. Les & C.R. Parks.** 1993. Molecular phylogenetics of the Magnoliidae: Cladistic analyses of nucleotide sequences of the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 587-606.
- Ray, J.** 1703. *Methodus Plantarum emendata et aucta*. S. Smith and B. Walford, London.
- Rudall, P.J., P.J. Cribb, D.F. Cutler & C.J. Humphries** (eds.). 1995. *Monocotyledons: systematics and evolution*. 2 vols. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Smets, E.** 1988. La présence des "nectaria persistentia" chez les Magnoliophytina (angiospermes). *Candollea* 43: 353-360.
- Soltis, D.E., C. Hibsich-Jetter, P.S. Soltis, M.W. Chase & J.S. Farris.** 1997. Molecular phylogenetic relationships among angiosperms: an overview based on *rbcL* and 18S rDNA sequences. In: K. Iwatsuki & P.H. Raven (eds.), *Evolution and diversification of Land Plants*, pp. 157-178. Springer-Verlag, Tokyo.
- Sprague, T.A.** 1933a. LIV. Plant morphology in Albertus Magnus. *Kew Bull.* 1933: 431-440.
- _____. 1933b. LV. Botanical terms in Albertus Magnus. *Kew Bull.* 1933: 440-459.
- Stevenson, D.W. & H. Loconte.** 1995. Cladistic analysis of monocot families. In: P.J. Rudall et al. (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*, pp. 543-578. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Suessenguth, K.** 1921. Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotylen. *Beih. Bot. Centralbl.* 38: 1-79.
- Sun, D., D.L. Dilcher, S. Zheng & Z. Zhou.** 1998. In search of the first flower: A jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. *Science* 282: 1693-1695.
- Takhtajan, A.L.** 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225-359.
- _____. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New York.
- Taylor, T.N. & E.L. Taylor.** 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, New Jersey.
- Thorne, R.F.** 1992. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 13: 365-389.
- Tomlinson, P.B.** 1970. Monocotyledons – Towards an understanding of their morphology and anatomy. *Adv. Bot. Res.* 3: 207-309.
- _____. 1995. Non-homology of vascular organization in monocotyledons and dicotyledons. In: P.J. Rudall et al. (eds.), *Monocotyledons: systematics and evolution*, pp. 589-622. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Tucker, S. & A.W. Douglas.** 1996. Floral structure, development, and relationships of paleoherbs: *Saruma*, *Cabomba*, *Lactoris*, and selected Piperales. In: D.W. Taylor & L.J. Hickey (eds.), *Flowering plant origin, evolution and phylogeny*, pp. 141-175. Chapman & Hall.
- Walker, J.W.** 1974. Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. *Amer. J. Bot.* 61: 1112-1137.
- _____. 1976. Comparative pollen morphology and phylogeny of the ranalean complex. In: C.B. Beck (Ed.), *Origin and early evolution of angiosperms*, pp. 241-299. Columbia Univ. Press, New York.
- Yeo, P.F.** 1989. What is happening to the monocotyledons? *Pl. Syst. Evol.* 167: 75-86.
- Zimmermann, M.H. & P.B. Tomlinson.** 1972. The vascular system of monocotyledons stems. *Bot. Gaz.* 133: 141-155.