



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

FILOGENIA MOLECULAR Y CLASIFICACIÓN DE ARACEAE
Y LEMNACEAE (MONOCOTILEDÓNEAS: ALISMATALES)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

LIDIA IRENE CABRERA MARTÍNEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA.

MÉXICO, D. F.

Octubre, 2008



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de Junio de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **LIDIA IRENE CABRERA MARTÍNEZ** con número de cuenta **82131036** con la tesis titulada: "**Filogenia Molecular y Clasificación de Araceae y Lemnaceae (Monocotiledóneas: Alismatales)**", realizada bajo la dirección de la **DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA:**

Presidente:	DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA
Vocal:	DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS
Vocal:	DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO
Vocal:	DRA. SUSANA AURORA MAGALLÓN PUEBLA
Secretario:	DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA
Suplente:	DRA. ROSAURA GREYHER GONZÁLEZ
Suplente	DR. RAFAEL LIRA SAADE

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 5 de Septiembre de 2008.


Dr. Juan Nuñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

RECONOCIMIENTOS

Agradezco al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la **Universidad Nacional Autónoma de México** (UNAM) la oportunidad otorgada para cursar mis estudios de Doctorado.

Dichos estudios y el desarrollo del presente manuscrito fueron posibles gracias al apoyo financiero que me otorgó (No. 133137) el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACyT).

De la misma forma, agradezco de manera especial, por su apoyo, disposición y orientación durante el desarrollo de esta tesis a los miembros del Comité Tutorial: Dra. **Patricia Dolores Dávila Aranda** (Directora de Tesis), Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM; Dra. **Susana Aurora Magallón Puebla**, Instituto de Biología, UNAM; Dr. **Rafael Lira Saade**, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM; Dr. **Mark W. Chase** (Tutor Invitado) Royal Botanic Gardens, Kew.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Patricia Dávila por su dirección, apoyo y sugerencias en el desarrollo de este estudio.

Así mismo, quiero agradecer de forma especial al Dr. Mark W. Chase, por el generoso y amplio apoyo que me otorgó durante todo el tiempo que estuve en su laboratorio, debido a que, sin su ayuda no se podría haber concretado este trabajo. Muchas gracias Mark.

A la Dra. Susana Magallón y el Dr. Rafael Lira, por formar parte de mi comité tutorial, sus preguntas y sugerencias, enriquecieron de forma sustancial este trabajo.

A los miembros del jurado, Dra. Patricia Dávila, Dra. Hilda Flores, Dra. Rosaura Grether, Dra. Susana Magallón, Dra. Tereza Terrazas, los Dr. Rafael Lira y Dr. Oswaldo Téllez, por revisar minuciosamente el manuscrito de tesis, el cual fue mejorado con sus sugerencias.

A Dr. Joseff Bogner, Peter Boyce, Dr. Tom Croat Dr. Michel Fay, Dr. Félix Forest, Dr. Elias Landolt y Dra. Susanne Renner y Dra. S.-M. Tam, que me brindaron muestras de material herborizado, fresco o ADN de aráceas. Así mismo, a los jardines botánicos, Leiden Botanic Gardens, Munich Botanic Gardens, Singapore Botanic Gardens y Royal Botanic Gardens, Kew, por el material fresco o en silica gel, que me donaron.

A los amigos y personal del Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew.

A la M. en C. Laura Márquez Valdelamar por su apoyo y gentil hospitalidad en el Laboratorio de Biología Molecular del Instituto de Biología (UNAM). A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias por su ayuda en la preparación y procesamiento de las muestras trabajadas en el Microscopio electrónico de barrido del Instituto de Biología (UNAM).

A todos los amigos y compañeros del Instituto de Biología y otras instituciones, por su ayuda y amistad durante todo este tiempo.

Por último, a mi madre, hermanos y especialmente a mi esposo y colega, Gerardo, quien durante todo este tiempo me brindó en todo momento su incondicional apoyo.

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS	VII
TABLA Y APÉNDICE	VIII
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
OBJETIVOS	8
ESTRUCTURA DE LOS CAPÍTULOS	8
CAPÍTULO I. PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF AROIDS AND DUCKWEEDS (ARACEAE) INFERRED FROM CODING AND NONCODING PLASTID DNA	9
ACKNOWLEDGEMENTS	9
ABSTRACT	9
INTRODUCTION	10
MATERIALS AND METHODS	13
Taxonomic sample	13
DNA extraction, amplification, and sequencing	13
Phylogenetic analysis	14
RESULTS	15
Maximum parsimony analyses	15
Bayesian analyses	16
DISCUSSION	17
Familial, subfamilial, and tribal limits and relationships	17
‘Proto-Araceae’: Gymnostachydoideae and Orontioideae	17
Duckweeds (Lemnoideae)	19
Pothoideae and Monsteroideae	20
Lasioideae	21
Expanded Zamioculcadoideae, including <i>Stylochaeton</i>	21
Aroideae, including <i>Calla</i> (formely Calloideae)	22
Evolution of the aquatic habit in Araceae	26
CONCLUDING REMARKS	27
LITERATURE CITED	28
CAPÍTULO II. EVOLUCIÓN DE SEIS CARACTERES ANATÓMICOS, VEGETATIVOS Y REPRODUCTIVOS, Y ASPECTOS DE LA DIVERSIFICACIÓN DE LA FAMILIA ARACEAE	46

RESUMEN	46
INTRODUCCIÓN	46
OBJETIVOS	50
MATERIALES Y MÉTODOS	50
Análisis filogenético	50
Optimización.....	50
Caracteres.....	50
RESULTADOS.....	51
Caracteres y sus estados.....	51
<u>Tipo de colénquima</u>	51
<u>Tipo de laticíferos</u>	51
<u>Tipo de tallo</u>	51
<u>Flores bisexuales y unisexuales</u>	51
<u>Distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice</u>	52
<u>Tipo de espata</u>	52
Reconstrucción de la evolución de los caracteres	54
<u>Tipo de colénquima</u>	54
<u>Tipo de laticíferos</u>	55
<u>Tipo de tallo</u>	55
<u>Flores bisexuales y unisexuales</u>	57
<u>Distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice</u>	57
<u>Tipo de espata</u>	57
DISCUSIÓN	65
<u>Tipo de colénquima</u>	65
<u>Tipo de laticíferos</u>	67
<u>Tipo de tallo</u>	68
<u>Flores bisexuales y unisexuales</u>	70
<u>Distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice</u>	71
<u>Tipo de espata</u>	72
DIVERSIFICACIÓN DEL GRUPO	77
CONSIDERACIONES GENERALES	81
LITERATURA CITADA	82
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES	85

LITERATURA CITADA	86
--------------------------------	----

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Strict consensus of 1105 trees from the combined parsimony analysis.....	39
Fig. 2. Bayesian summary tree from analysis of all regions combined	40
Fig. 3. Data supplement S1, <i>rbcL</i>	41
Fig. 4. Data supplement S2, <i>matK</i>	42
Fig. 5. Data supplement S3, 3' portion of the <i>trnK</i>	43
Fig. 6. Data supplement S4, <i>trnL</i> intron.....	44
Fig. 7. Data supplement S5, <i>trnL-trnF</i> IGS	45
Fig. 8. Tipo de colénquima en Araceae	52
Fig. 9. Tipo de laticíferos en Araceae	52
Fig. 10. Tipo de tallo en Araceae (con respecto al suelo).....	53
Fig. 11. Tipo de inflorescencia en Araceae.....	53
Fig. 12. Tipo de espata en Araceae	54
Fig. 13. Reconstrucción de la evolución del tipo de colénquima en Araceae.....	59
Fig. 14. Reconstrucción de la evolución del tipo de laticíferos en Araceae	60
Fig. 15. Reconstrucción de la evolución del tipo de tallo en Araceae	61
Fig. 16. Reconstrucción de la evolución de las flores bisexuales y unisexuales en Araceae.....	62
Fig. 17. Reconstrucción de la evolución de la distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice en Araceae.....	63
Fig. 18. Reconstrucción de la evolución del tipo de espata en Araceae	64
Fig. 19. Frondas y estructuras reproductivas de <i>Lemna ecuadoriensis</i>	73
Fig. 20. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución del tipo de colénquima en Araceae.....	74
Fig. 21. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución del tipo de laticíferos en Araceae	74
Fig. 22. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución del tipo de tallo en Araceae	75
Fig. 23. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución de las flores bisexuales y unisexuales y su disposición en el espádice en Araceae.....	75
Fig. 24. . Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución del tipo de espata en Araceae	76

TABLA Y APÉNDICE

Appendix 1. Voucher information and GenBank accesión numbers for taxa used	34
Table 1. Sumary of characteristics for the dataset analyzed	38

RESUMEN

La familia Araceae incluye 105 géneros y 3300 especies que presentan una notable variedad de hábitos y se distribuyen principalmente en las zonas tropicales y subtropicales del mundo. La familia es definida principalmente con base en caracteres de la inflorescencia (espádice) y la presencia de la bráctea que la rodea (espata). La clasificación de la familia es complicada debido a la gran diversidad morfológica vegetativa y a la uniformidad de las estructuras reproductivas. Por su parte, Lemnaceae cuenta con cinco géneros y 38 especies distribuidas mundialmente (excepto en las regiones polares). Debido a su extrema reducción, la taxonomía del grupo ha sido complicada pero históricamente ha sido asociado a las aráceas; sin embargo, la relación precisa entre ambos grupos no era clara. Por tanto, la monofilia y relaciones familiares, subfamiliares y tribales de aráceas y lemnáceas fueron evaluadas mediante análisis cladísticos de parsimonia e inferencia Bayesiana de secuencias de cinco regiones de ADN de plastidio codificante (genes *rbcL*, *matK*) y no codificante (parte del intrón de *trnK*, intrón de *trnL* y espaciador intergénico entre *trnL* y *trnF*) de representantes de la mayoría de géneros de aráceas y de todos los de lemnáceas. Con este trabajo, se confirma la posición de *Lemna* y sus aliados (anteriormente Lemnaceae) dentro de Araceae, siendo fuertemente apoyado como el grupo hermano de todas las otras aráceas, excepto Gymnostachydoideae y Orontioideae que resultaron ser el clado hermano del resto de la familia. Se apoya la monofilia de las subfamilias Orontioideae, Pothoideae, Monsteroideae y Lasioideae, sin embargo, Aroideae es parafilética si *Calla* es mantenida en una subfamilia aparte (Calloideae). Los resultados sugieren la expansión de la subfamilia Zamiculcadoideae (*Zamioculcas*, *Gonatopus*) con la inclusión de *Stylochaeton*. También se identifican problemas en la delimitación actual de las tribus Anadendreae, Heteropsidae y Monstereae (Monsteroideae), Caladieae/Zomicarpeae y Colocasieae (Aroideae). Los árboles filogenéticos fueron usados para investigar la evolución de seis caracteres estructurales (colénquima, laticíferos, tallo, espata, presencia de flores unisexuales o bisexuales y su distribución en el espádice), con el fin de evaluar su relevancia biológica. Los resultados sugieren que los cambios en estos atributos propiciaron la colonización de diferentes hábitats y una especialización de las estructuras reproductivas.

ABSTRACT

Araceae (aroids) include 105 genera and 3300 species displaying a wide variety of habits and predominantly distributed in the tropical and subtropical regions of the world. The family is defined mainly by characters of the inflorescence (spadix) and the presence of a bract that surrounds it (spathe). The classification of this family is complex due to its great morphological diversity of vegetative structures and the homogeneity of its reproductive structures. With respect to the Lemnaceae (duckweeds), the family includes five genera and 38 species widely distributed (excepting in the Polar Regions). Due to its extreme morphological reduction, the taxonomy of the Lemnaceae has been difficult, although they have been historically associated to the Araceae. However, the precise relationship between these two groups has remained unclear. Accordingly, the familial, subfamilial, and tribal monophyly and relationships of aroids and duckweeds were assessed by parsimony and Bayesian phylogenetic analyses of five regions of coding (*rbcL*, *matK*) and noncoding plastid DNA (partial *trnK* intron, *trnL* intron, *trnL-trnF* spacer), by including exemplars of nearly all the aroid genera and all the duckweed ones. In this work, both analyses confirm the position of *Lemna* and its allies (formerly Lemnaceae) within the Araceae, as a well-supported sister group of all aroids, except for Gymnostachydoideae and Orontioideae that resulted as a sister clade of the rest of the family. Monophyly of the Orontioideae, Pothoideae, Monsteroideae, and Lasioideae subfamilies is supported. However, the Aroideae are paraphyletic if *Calla* is maintained in its own subfamily (Calloideae). The results suggest the expansion of the recently proposed subfamily Zamioculcadoideae (*Zamioculcas*, *Gonatopus*) to include *Stylochaeton*. They also highlighted problems in the current delimitation of tribes Anadendreae, Heteropsidae, and Monstereae (Monsteroideae), Caladieae/Zomicarpeae, and Colocasieae (Aroideae). The phylogenetic trees were used to investigate the evolution of six structural characters (colenchyma, laticifers, stem, spathe, presence of unisexual or bisexual flowers and their distribution on the spadix), with the aim of assessing their biological relevance. The results also suggest that the changes in these attributes enabled the colonization of different habitats and a specialization of their pollination biology.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Según Kubitzki (1998), las Alismatanae están compuestas por los órdenes Alismatales y Arales. Las primeras incluyen 14 familias (Alismataceae, Aponogetonaceae, Butomaceae, Cymodoceaceae, Hydrocharitaceae, Juncaginaceae, Limnocharitaceae, Najadaceae, Posidoniaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Scheuchzeriaceae, Zannichelliaceae y Zosteraceae) y las Arales dos familias (Araceae y Lemnaceae).

En particular la familia Araceae está conformada por siete subfamilias, 32 tribus, 105 géneros y 3300 especies (Mayo et al., 1997). Estos taxa están distribuidos en la mayoría de los continentes (excepto la Antártida). Se estima que cerca del 90% de los géneros y el 95 % de las especies están concentradas en las regiones tropicales del mundo (Boyce, 1995). Las aráceas presentan una notable variedad de hábitos, ya que existen plantas geófitas, hemiepífitas, epífitas, litófitas, reófitas, helófitas, acuáticas sumergidas y acuáticas libres flotadoras. Las estructuras vegetativas son igualmente variadas, pues presentan rizomas, estolones, tallos aéreos con raíces en los nudos o sin ellas, tubérculos, hojas simples a pinnadas, con diferentes formas, colores y patrones de colores, entre otras características (Grayum, 1990). Lo anterior contrasta con la relativa uniformidad y homogeneidad de las flores.

Las aráceas contribuyen significativamente a la fisonomía y biomasa de algunas comunidades vegetales en los trópicos húmedos, especialmente en el bosque tropical lluvioso y el bosque de niebla (Mayo et al., 1997; Bown, 2000). En menor abundancia se desarrollan en lugares sometidos a regímenes estacionalmente marcados, como zonas templadas con marcados inviernos o sitios con prolongados períodos de sequía y calor intenso (Mayo et al., 1997; Bown, 2000). Se distribuyen desde el nivel del mar hasta los 4500 msnm (Mayo et al., 1997). Algunos de los miembros de esta familia tienen cierta importancia económica como plantas de ornato ya sea por su follaje o sus inflorescencias (e.g., los géneros *Alocasia*, *Anthurium*, *Anubias*, *Dieffenbachia*, *Monstera*, *Philodendron* y *Zantedeschia*) o como fuente de alimento (varios tipos de “taro,” *Colocasia esculenta*, *Alocasia macrorrhizos* y *Amorphophallus paeoniifolius*)(Mayo et al., 1997; Bown, 2000).

La familia Araceae ha sido definida taxonómicamente con base en sus caracteres reproductivos. Sus flores son pequeñas, dispuestas en espiral y están insertas en un eje carnoso (espádice). Este está rodeado por una bráctea (espata) que es considerada parte de la inflorescencia (Mayo et al., 1997). Las características de las flores, y en especial su sexualidad,

han jugado un papel importante en las diferentes clasificaciones de la familia (Shoot, 1860; Engler, 1876, 1920; Mayo et al., 1997). Croat (1998) publicó la revisión más completa sobre la historia y sistemas de clasificación de las Araceae. En esta obra, el autor destacó los estudios de Shoot (1860) y Engler (1876, 1920), que son considerados como los trabajos que han tenido mayor repercusión en las subsiguientes clasificaciones de la familia. El sistema de clasificación de Shoot (1860), se basa principalmente en características morfológicas de la inflorescencia, flores y frutos (Mayo et al., 1997). El autor dividió a la familia en dos grupos, el primero lo caracterizó por la presencia de flores unisexuales, sin perigonio (diclinas) y el segundo lo definió con base en las flores bisexuales con perigonio (monoclinas)(Mayo et al., 1997). Su propuesta es considerada como la primera clasificación que agrupa a las aráceas en una unidad taxonómica, similar a la delimitación de la familia reconocida en la actualidad (Grayum, 1990; Mayo et al., 1997). Posteriormente, Engler (1876, 1920), con una visión diferente a la de Shoot, definió a las subfamilias con base en las características de flores e inflorescencias y enfatizó el uso de atributos vegetativos y anatómicos, tales como la presencia y ausencia de laticíferos y tricoesclereidas, forma de vida, organización del vástago, venación de la hoja y filotaxia (Nicolson, 1987; Mayo et al., 1997). A partir de los trabajos de Shoot y Engler se derivaron dos líneas de clasificación de la familia. Así, algunos autores como Hooker (1883) y Hutchinson (1973) siguieron el esquema de clasificación de Shoot para la familia, mientras que otros como Hotta (1970), Bogner y Nicolson (1991) se basaron en los trabajos de Engler, (Grayum, 1990; Mayo et al., 1997). Posteriormente Mayo et al. (1997) propusieron su clasificación utilizando 63 caracteres morfológicos y anatómicos, que sometieron a un análisis cladístico y más tarde incorporaron los resultados de un estudio de sitios de restricción del genoma de plastidios (French et al., 1995). De acuerdo con sus resultados, estos autores dividieron a la familia en dos grandes grupos que corresponden a dos clados: Proto-Araceae y aráceas verdaderas. Las Proto-Araceae están constituidas por las subfamilias Gymnostachydoideae (*Gymnostachys*) y Orontioideae (*Orontium*, *Symplocarpus*, *Lysichiton*) las cuales son consideradas por los autores como los grupos basales de la familia. Las Araceae verdaderas están integradas por las subfamilias Pothoideae, Monsteroideae, Lasioideae, Calloideae y Aroideae, que concentran 101 de los 105 géneros que integran a la familia. El mayor número de tribus (26 de 32) están ubicadas en la subfamilia Aroideae. Sin embargo, estos autores enfatizaron la naturaleza preliminar de sus conclusiones y la necesidad de efectuar más estudios para definir claramente

los límites y las relaciones de las subfamilias y tribus. Un elemento que sorprende de su estudio es el uso exclusivo de un solo grupo externo (*Acorus*, Acoraceae). También discutieron los límites familiares y la posición sistemática controversial de *Lemna* y sus aliados, considerados por algunos autores como miembros de la familia Araceae (e.g., Chase et al., 1993, 2000, 2006; Duvall et al., 1993; French et al., 1995; Stockey et al., 1997; APG, 1998, 2003), mientras que otros los ubican en una familia distinta (Lemnaceae), aunque cercanamente relacionada (Cronquist, 1981; Dahlgren et al., 1985; Mayo et al., 1997; Takhtajan, 1997; Thorne 2000).

Por otra parte, la familia Lemnaceae S. F. Gray está constituida por dos subfamilias, con cinco géneros y 38 especies, que se distribuyen ampliamente en el mundo (Les et al., 2002), con excepción de las regiones desérticas y el ártico (Landolt, 1998). Las lemnáceas son hierbas libres, flotadoras y pequeñas, razón por la cual, se les ha considerado como las angiospermas más pequeñas, (*Wolffiella angusta* y *W. globosa*, 0.8 mm de longitud)(Landolt, 1998). Morfológicamente, estas plantas se caracterizan por tener una estructura vegetativa poco diferenciada, que se reduce a un talo denominado fronda. Asociados a la fronda se encuentran los órganos reproductivos que están sumamente reducidos (Landolt, 1998; Les et al., 2002). El principal tipo de reproducción de estas plantas es vegetativo, lo que les permite, en condiciones óptimas, doblar el número de frondas iniciales en tan solo 24 horas (Landolt, 1998).

La floración y la producción de semillas se presentan cuando las condiciones ambientales son desfavorables (alta o muy baja concentración de nutrientes en el agua o temperaturas cercanas a los 30° C)(Landolt, 1986). Sus flores pueden ser bisexuales o unisexuales. En general, presentan una rápida reproducción, una alta capacidad de absorción de nutrientes del medio y un alto nivel protéico, por lo que son una fuente importante de alimento para diversos grupos de animales en el medio acuático.

A estas plantas se les cultiva para alimentar principalmente a patos, pollos y peces. En la industria se utilizan para remover metales pesados del agua, como fertilizantes e indicadores de sustancias tóxicas del agua y en estudios experimentales (Landolt, 1998; Les et al., 2002).

Los estudios sistemáticos de Lemnaceae se han enfrentado a la problemática del entendimiento de las reducidas estructuras morfológicas de las especies, lo que ha repercutido en la búsqueda de información adicional que pueda ayudar a resolver sus relaciones intrafamiliares (Les et al., 1997). En la literatura destacan estudios sobresalientes como el trabajo de Landolt (1986), quien preparó la monografía más completa de las Lemnaceae que existe (Les y

Crawford, 1999). En su trabajo Landolt abordó aspectos morfológicos vegetativos y reproductivos, anatómicos, números cromosómicos, aspectos ecológicos y geográficos, entre otros (Landolt, 1986). Sin embargo, no incluyó un análisis cladístico, razón por la cual, posteriormente Les et al. (1997), realizaron este tipo de estudio con base en 41 caracteres morfológicos y 39 tipos de flavonoides, para 37 especies de Lemnaceae. En este trabajo no se incluyó ningún grupo externo, solamente utilizaron una especie de la familia (*Spirodela intermedia*) para enraizar el árbol. Los autores concluyeron que sus resultados son congruentes con la clasificación de Landolt de 1986. Cinco años más tarde, Les et al. (2002), retomaron la información que generaron previamente y secuenciaron cuatro regiones del cloroplasto (genes *rbcl* y *matK*, intrones 3' y 5' de *trnK* y *rpL16*), para las 38 especies de Lemnaceae y para *Pistia stratiotes* (Araceae) como grupo externo. Sus resultados indican que la subfamilia Wolffioideae es monofilética y Lemnoideae parafilética.

Las relaciones filogenéticas y la delimitación taxonómica de Araceae y Lemnaceae no han podido ser resueltas satisfactoriamente con base solamente en caracteres morfológicos (Grayum, 1990; Mayo et al., 1997). Lo anterior se debe, por una parte, a la uniformidad estructural de las flores y en algunos casos a la porción vegetativa de las plantas, y por otra parte, a que existen estados de carácter similares en distintos grupos taxonómicos. El caso de Lemnaceae es particularmente ilustrativo, ya que la reducción extrema de las plantas (y por tanto sus estructuras), hace muy difícil su identificación y la determinación de homologías morfológicas entre especies y géneros, así como su comparación con otras familias (Les et al., 1997). Esto ha dado por resultado que haya posiciones controvertidas con respecto a sus relaciones con otros taxa. Por ejemplo, el género *Pistia* (Araceae), que incluye una sola especie de hábito acuático flotante, que ha sido considerado por algunos autores como cercanamente relacionado a *Lemna* (cf. Mayo et al., 1997; Thillich, 1995; Stockey et al., 1997). Sin embargo, algunos análisis moleculares (e.g., French et al., 1995; Barabé et al., 2002) y estudios ontogenéticos recientes (Lemon y Posluszny, 2000a, 2000b) indicaron que la similitud entre *Pistia* y las Lemnaceae, probablemente representa una convergencia debido a su preferencia por hábitats similares.

Los taxa dentro de Araceae y Lemnaceae se diferencian mediante combinaciones de caracteres morfológicos, y no por caracteres diagnósticos. Una situación similar se presenta cuando se utilizan los caracteres anatómicos, fitoquímicos y citológicos (e.g., Mayo et al., 1997;

Takhtajan, 1997; Barabé et al., 2002). Así, la falta de consistencia de los caracteres morfológicos, ha obstaculizado la reconstrucción de las relaciones filogenéticas en estos grupos y ha resultado en desacuerdos en cuanto a la delimitación de los taxa.

Por otra parte, aunque el análisis de los sitios de restricción de French et al. (1995) incluyó representantes de ca. 80% de los géneros de Araceae y una especie de *Lemna* (Lemnaceae), la elección implícita de la única especie adicional incluida en el estudio (*Acorus calamus*, Acoraceae) como grupo externo, no puso realmente a prueba la hipótesis de monofilia de las Araceae, sino que automáticamente se dió por hecho la monofilia del grupo interno (Araceae + *Lemna*). El análisis cladístico de Barabé et al. (2002), a partir de secuencias de nucleótidos del intrón del gen *trnL* y el espaciador intergénico entre *trnL* y *trnF* de 33 géneros de Araceae (ca. de un tercio de la familia) y algunas especies de *Lemna* y *Acorus*, fue enfocado específicamente a examinar la evolución de flores bisexuales atípicas en la subfamilia Aroideae *sensu* Mayo et al. (1997). Posteriormente, Rothwell et al. (2004), realizaron un análisis filogenético con base en las secuencias de nucleótidos de la región del espaciador intergénico entre *trnL* y *trnF*, incluyendo 21 géneros de aráceas, cinco géneros de lemnoideas y *Aponogeton* (Aponogetonaceae) como grupo externo. En sus resultados, las lemnoideas forman un clado inmerso en una politomía que incluye la mayoría de los géneros utilizados (excepto *Gymnostachys*, *Symplocarpus*, *Callopsis* y *Asterostigma*). En síntesis, hasta ahora, la monofilia de Araceae y Lemnaceae no ha podido ser claramente establecida en los diferentes trabajos filogenéticos publicados sobre estos grupos. Los análisis filogenéticos realizados hasta ahora, han incluido una muestra muy amplia de monocotiledóneas, pero un número pequeño de representantes de Araceae y Lemnaceae (Duvall et al., 1993). Asimismo, existen otros trabajos que han estado enfocados al reconocimiento de las relaciones, ya sea dentro de Araceae o Lemnaceae (Les et al. 1997; French et al., 1995; Barabé et al., 2002; Les et al., 2002), o bien, otros han tratado de abordar la problemática entre ambas familias, con una muestra reducida de géneros de Araceae y un solo grupo externo (Rothwell et al., 2004). En estos estudios, se muestran indicios de que estas dos familias podrían formar un grupo monofilético, donde Lemnaceae estaría anidada dentro de Araceae. Con base en estos estudios el presente trabajo hipotetiza que las familias Lemnaceae y Araceae forman un grupo monofilético. Así, se propone poner a prueba la monofilia de ambas familias y la relación filogenética entre ellas mediante un análisis cladístico basado en caracteres generados a partir de secuencias de nucleótidos del ADN

de plastidios, de representantes de todos los géneros de Araceae y Lemnaceae, así como por la inclusión de grupos externos relevantes (miembros de Alismatales, Acorales, y representantes de otros linajes mayores de angiospermas).

Para abordar este estudio se plantearon los siguientes objetivos:

OBJETIVOS

- A) Reconstruir las relaciones filogenéticas de Araceae y Lemnaceae, a partir del análisis cladístico de secuencias de nucleótidos de varios genes o regiones del ADN de plastidios: (genes *rbcL*, *matK*, intrones *trnK*, *trnL*, espaciador intergénico *trnL-trnF*).
- B) Evaluar la clasificación familiar, subfamiliar y tribal de Araceae (*sensu* Mayo et al, 1997) y Lemnaceae (*sensu* Les et al., 2002), a partir de las relaciones inferidas.
- C) Evaluar los patrones de evolución de los caracteres anatómicos (tipo de colénquima, tipo de laticíferos) vegetativos (tipo de tallo) y reproductivos (tipo de flores bisexuales y unisexuales, distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice y tipo de espata) de la familia Araceae, a partir de las relaciones filogenéticas moleculares inferidas y discutir las posibles implicaciones evolutivas de cada uno de estos caracteres.
- D) Evaluar la influencia de estos caracteres en la diversificación de la familia Araceae.

ESTRUCTURA DE LOS CAPÍTULOS

Los resultados de este trabajo se presentan en dos capítulos. El primero incluye la estimación de las relaciones filogenéticas de Araceae y Lemnaceae, con base en la información de las secuencias de plastidios (genes *rbcL* y *matK*, intrones 3' de *trnK*, *trnL* y el espaciador intergénico *trnL-trnF*), bajo el criterio de máxima parsimonia y análisis bayesiano. En el segundo capítulo se presenta una propuesta sobre la evolución de seis caracteres anatómicos (tipo de colénquima, tipo de laticíferos), vegetativos (tipo de tallo) y reproductivos (flores bisexuales y unisexuales, distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice, y tipo de espata), que se han utilizado tradicionalmente en la clasificación de las Araceae, en el marco de la reconstrucción filogenética molecular obtenida. También se discuten algunos aspectos fundamentales sobre la diversificación de la familia.

CAPÍTULO I.

***PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF AROIDS AND DUCKWEEDS (ARACEAE) INFERRED FROM CODING AND NONCODING PLASTID DNA¹**

LIDIA I. CABRERA,^{2,6} GERARDO A. SALAZAR,² MARK W. CHASE,³ SIMON J. MAYO,³ JOSEF BOGNER,⁴ AND PATRICIA DÁVILA⁵

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-367 04510 México, D.F., Mexico; ³Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3DS, UK; ⁴Augsburger Str. 43a, D-86368, Gersthofen, Germany; and ⁵Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Facultad de Estudios Superiores, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Avenida de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala 54090 Tlalnepantla, Estado de México, Mexico

¹Manuscript received 25 February 2008; revision accepted 11 June 2008.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank P. C. Boyce, M. Fay, F. Forest, E. Landolt, S. Renner, S.-M. Tam, T. Croat, and the staff of the botanical gardens of Leiden, Munich, and Singapore for providing material of various taxa; M. Hesse for discussion and literature; the staff of the Molecular Systematics Section, Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew, and L. Márquez Valdelamar (Laboratorio de Biología Molecular, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México) for assistance with DNA sequencing; and S. Magallón and R. Lira for useful criticisms of earlier drafts of the manuscript. This study was supported in part by the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) awarded to L.I.C. (No. 133137) and the Royal Botanic Gardens, Kew.

⁶Author for correspondence (e-mail: licabreram@yahoo.com.mx)

ABSTRACT

Familial, subfamilial, and tribal monophyly and relationships of aroids and duckweeds were assessed by parsimony and Bayesian phylogenetic analyses of five regions of coding (*rbcL*, *matK*) and noncoding plastid DNA (partial *trnK* intron, *trnL* intron, *trnL-trnF* spacer) for exemplars of nearly all aroid and duckweed genera. Our analyses confirm the position of *Lemna* and its allies (formerly Lemnaceae) within Araceae as the well-supported sister group of all aroids except Gymnostachydoideae and Orontioideae. The last two subfamilies form the sister clade of the rest of the family. Monophyly of subfamilies Orontioideae, Pothoideae, Monsteroideae, and Lasioideae is supported, but Aroideae are paraphyletic if *Calla* is maintained in its own subfamily

*L. I. Cabrera, G. A. Salazar, M. W. Chase, S. J. Mayo, J. Bogner y P. Dávila. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA. American Journal of Botany 95: 1153-1165.

(Calloideae). Our results suggest expansion of the recently proposed subfamily Zamiculcadoideae (*Zamioculcas*, *Gonatopus*) to include *Stylochaeton* and identify problems in the current delimitation of tribes Anadendreae, Heteropsidae, and Monstereae (Monsteroideae), Caladieae/Zomicarpeae, and Colocasieae (Aroideae). Canalization of traits of the spathe and spadix considered typical of Araceae evolved after the split of Gymnostachydoideae, Orontioideae, and Lemnoideae. An association with aquatic habitats is a plesiomorphic attribute in Araceae, occurring in the helophytic Orontioideae and free-floating Lemnoideae, but evolving independently in various derived aroid lineages including free-floating *Pistia* (Aroideae).

Key words: Araceae; Lemnaceae; molecular phylogenetics; plastid DNA; *rbcL*; subfamilial and tribal classification; *trnK-matK*; *trnL-trnF*.

INTRODUCTION

Over the last decade, DNA sequence data have contributed greatly to improve our understanding of the phylogenetic relationships of flowering plants (reviews in Soltis and Soltis, 2004; Soltis et al., 2005), permitting for the first time independent testing of earlier classifications constructed on the basis of similarities and differences in morphological attributes (e.g., Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997). DNA studies have also allowed the systematic placement of groups problematic because of their highly modified vegetative or reproductive organs, such as aquatic family Podostemaceae (Soltis et al., 1999 and references therein) and many parasitic plants (Nickrent et al., 1998). Furthermore, molecular phylogenetic trees provide explicit evolutionary frameworks for assessments of character evolution, biogeography, and many other biological comparative studies (e.g., Brooks and McLennan, 1991; Harvey and Pagel, 1991; Harvey et al., 1996; Givnish and Systma, 1997; Bateman, 1999; Futuyma, 2004). In this work, we use DNA sequence data to assess the phylogenetic relationships of Araceae (aroids) and Lemnaceae (duckweeds), which in spite of obvious morphological differences have long been suspected to be closely related, and to gain insights into evolution of the aquatic habit in these groups.

According to Mayo et al. (1997), Araceae include 105 genera and 3300 species occurring on all continents except Antarctica. About 90% of genera and 95% of species are found in the tropics. Aroids are one of the most ecologically and structurally diverse groups of monocots. They occupy a wide variety of habitats and display a notable diversity of life forms, including geophytes, climbers, epiphytes, helophytes, and free-floating aquatics (Croat, 1988; Grayum,

1990; Boyce, 1995; Mayo et al., 1997; Bown, 2000; Keating, 2002). Their vegetative parts are extremely varied; for instance, stems can be creeping or climbing and form rhizomes or distinct tubers; leaves range from simple to complexly divided, and some such as those of *Amorphophallus titanum* are among the largest produced by a herb (Bown, 2000). The most distinctive features of Araceae are found in their inflorescences, which characteristically consist of a fleshy axis, the spadix, bearing small flowers usually arranged in spirals and subtended by a conspicuous leaf-like or petal-like bract—the spathe. Flowers may be bisexual or unisexual, and a perigone is present in some groups. Unisexual flowers usually are borne in separate female and male zones of the spadix, which often has a sterile apical appendix (Boyce, 1995; Mayo et al., 1997, 1998; Judd et al., 2002; Soltis et al., 2005).

Historically, several major classifications of Araceae have been proposed (reviews in Nicolson, 1960, 1987; Croat, 1990, 1998; Grayum, 1990; Mayo et al., 1995a, 1997). The earliest modern classification encompassing Araceae was that proposed by Schott (1860), who based his groupings mainly on floral morphology (e.g., he divided the family into two major groups, one with bisexual flowers and the other with unisexual flowers). On the other hand, Engler (e.g., 1876, 1920) relied on a broader spectrum of information sources, including vegetative morphology and anatomy, in addition to floral morphology, and his system explicitly incorporated an evolutionary perspective (Grayum, 1990; Mayo et al., 1997; Govaerts et al., 2002). Hooker (1883) modified Schott's classification and incorporated many of Engler's generic concepts, and subsequently Hutchinson (1973) elaborated on Hooker's system. Most contemporary aroid taxonomists (Bogner, 1979; Bogner and Nicolson, 1991; Mayo et al., 1997, 1998) have been strongly influenced by the Englerian views, and some of them have discussed and modified previous systems by incorporating diverse types of information into classifications on cladistic grounds (Grayum, 1990; Mayo et al., 1997). Recently, several molecular phylogenetic studies have been published that provide independent frameworks for evaluating earlier proposals of relationship among aroids (French et al., 1995; Renner and Zhang, 2004; Renner et al., 2004; Tam et al., 2004; Gonçalves et al., 2007) or evolution of specific traits (e.g., atypical bisexual flowers; Barabé et al., 2002, 2004).

For over 250 years, botanists have been perplexed by the systematic position of duckweeds, a group of five genera and about 35 species of diminutive, specialized free-floating aquatics consisting of minute fronds or thalli that bear only a few roots (*Landoltia*, *Lemna*, *Spirodela*) or

none at all (*Wolffia*, *Wolffiella*) and multiply predominantly by asexual means (Hillman, 1961; Landolt, 1986, 1998; Les and Crawford, 1999). A link to aroids has long been suspected (Engler, 1876; Beille, 1935, cited in Lawalrée, 1945; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1997), but the extreme morphological reduction in the duckweeds made it difficult to carry out meaningful comparisons for many structural traits routinely used in ascertaining taxonomic limits and relationships among aroids (e.g., Lawalrée, 1945; Landolt, 1986, 1998; Mayo et al., 1995b, 1997; Les et al., 1997, 2002). However, recently published molecular phylogenetic studies have consistently placed the duckweeds among Araceae (French et al., 1995; Barabé et al., 2002; Rothwell et al., 2004), and most contemporary aroid taxonomists now consider the duckweeds to be members of the latter (e.g., Mayo et al., 1995b; Govaerts et al., 2002; Les et al., 2002; Keating, 2002; Renner and Zhang, 2004; Bogner and Petersen, 2007). Phylogenetic classifications such as APG (1998, 2003) also do not recognize Lemnaceae as distinct from Araceae. Nevertheless, evidence for the precise phylogenetic position of the duckweeds within Araceae has remained inconclusive. For instance, in the plastid DNA restriction site analysis of French et al. (1995), *Lemna* is nested in subfamily Aroideae, but the *trnL-trnF* DNA sequence analysis conducted by Barabé et al. (2002) placed *Lemna* as sister to all Araceae sampled except *Lysichiton* and *Symplocarpus*. More recently, Rothwell et al. (2004) obtained a similar result. They analyzed sequences of the *trnL-trnF* IGS of 22 exemplars of Araceae and six species that represented all extant genera of Lemnaceae and found that the duckweeds formed a polytomy with various groups of “true Araceae.”

In this study, we assess relationships of aroids and duckweeds using DNA sequence and indel data from coding and noncoding plastid DNA. The regions analyzed include the exons of *rbcL* and *matK* plus the 3' portion of the *trnK* intron (downstream *matK*) and the *trnL-trnF* region, which consists mostly of the *trnL* intron and the IGS between *trnL* and *trnF*. These plastid regions have been broadly used for phylogenetic estimation in angiosperms, including previous assessments of various aroid lineages (Barabé et al., 2002; Les et al., 2002; Rothwell et al., 2004; Tam et al., 2004; Renner and Zhang, 2004; Renner et al., 2004; Gonçalves et al., 2007). Our study is aimed at attaining a clearer picture of duckweed relationships to other clades of Araceae and evaluating monophyly and relationships for aroid subfamilies and tribes recognized in the classification of Mayo et al. (1997, 1998). We are also interested in the evolution of the

aquatic habit in Araceae. Throughout this paper, genera and suprageneric groups follow Mayo et al. (1997) unless otherwise specified.

MATERIALS AND METHODS

Taxonomic sample—

Exemplars representing 97 of 105 aroid genera accepted in Mayo et al. (1997) and all five genera of duckweeds recognized by Les et al. (2002) were studied. Representatives of other families of Alismatales, including *Alisma* (Alismataceae), *Tofieldia* (Tofieldiaceae), *Triglochin* (Juncaginaceae), as well as of Acorales (*Acorus*), Chloranthaceae (*Hedyosmum*), Magnoliales (*Magnolia*), and Piperales (*Piper*), were used as outgroups. A list of taxa with voucher information and GenBank accessions is given in Appendix 1; the aligned data matrix was deposited in TreeBase (<http://TreeBASE.org>; matrix accession number M3914).

DNA extraction, amplification, and sequencing—

Genomic DNA was usually extracted from fresh or silica-gel-dried material, but in some instances leaf fragments from herbarium specimens were used. Genomic DNA was extracted using a modified 2× cetyltrimethylammonium bromide (CTAB) procedure based on Doyle and Doyle (1987); DNA extracts were purified with QIAquick minicolumns (Qiagen, Crawley, West Sussex, UK) following the manufacturer's protocol for cleaning PCR products or precipitated with 100% ethanol at –20°C and purified on a cesium chloride/ethidium bromide density gradient (1.55 g/mL).

Amplification of DNA was performed using commercial kits, including PCR Master Mix (Advanced Biotechnologies, Epsom, Surrey, UK) and *Taq* PCR Core Kit (Qiagen), according to the manufacturers' protocols. To each PCR reaction tube were added 1% of each primer (100 ng/μL) and 2–4% of a 0.4% aqueous solution of bovine serum albumin (BSA) to neutralize phenolic compounds and other potential inhibitors (Kreader, 1996).

The *rbcL* exon was amplified with primers 1F and 1460R (Asmussen and Chase, 2001) or, in the case of degraded DNA from herbarium specimens, using as well internal primers 636F and 724R (Muasya et al., 1998). The PCR program was: 2 min initial denaturation at 94°C; 28–30 cycles of 1 min at 94°C, 30 s at 48°C, and 1 min at 72°C; 7 min final extension at 72°C. When amplification did not yield enough DNA for sequencing, 0.3–0.5 μL of PCR product was used directly as template for a second PCR with the same parameters as before but performing only 14 cycles.

The *trnK-matK* region, including the *matK* gene and the 3' portion of the *trnK* intron, was usually amplified as a single segment with primers –19F (Molvray et al., 2000) and *trnK2R* (Steele and Vilgalys, 1994), and the following PCR parameters: 2 min 30 s at 94°C; 28–32 cycles of 1 min at 94°C, 45 s at 52°C, and an initial 2.5-min extension at 72°C, increasing the time by 8 s on each consecutive cycle with a 7 min final extension at 72°C.

However, degraded DNA had to be amplified in smaller fragments using additional primers, including 390F (Sun et al., 2001), 731F (Molvray et al., 2000), 1309F (Civeyrel and Rowe, 2001), and 1326R (Sun et al., 2001).

The *trnL-trnF* region, consisting of the intron in *trnL* and the *trnL-trnF* IGS, was amplified either as a single piece with primers c and f or as two fragments with primer combinations c–d and e–f (all from Taberlet et al., 1991). The PCR program was: 2 min at 94°C; 28–35 cycles of 30 s at 94°C; 30 s at 52°C; 2 min at 72°C; final extension of 7 min at 72°C. In some instances, this region could not be reliably amplified using primer c, and in such cases we used instead primer c2 of Bellstedt et al. (2001). Some samples required reamplification, which was conducted as in the first round of PCR but only for 16 cycles, using 0.5 µL of the product of the first PCR directly as template.

PCR products were purified with QIAquick (Qiagen) or CONCERT (Life Technologies, Paisley, UK) minicolumns following the manufacturers' protocols. The cleaned products were used in cycle-sequencing reactions with the Big Dye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction kit version 3 or 3.1 (Applied Biosystems, ABI, Warrington, Cheshire, UK). Cycle sequencing was carried out in 5.25 µL reactions including 2 µL Big Dye, 0.25 µL primer at the same concentration as for PCR, and 3 µL PCR product. Products of cycle-sequencing were purified by ethanol precipitation or with Centri-Sep Sephadex columns (Princeton Separations, Adelphia, New Jersey, USA). Both DNA strands were sequenced in an ABI 377 automated sequencer or a 3100 Genetic Analyzer. The chromatograms were edited and assembled with Sequencher versions 3.1–4.1 (GeneCodes Corp., Ann Arbor, Michigan, USA).

Sequences of both coding regions (*rbcL* and *matK*) were aligned visually trying to maximize similarity (Simmons, 2004). The *trnK* intron and the *trnL-trnF* region were initially aligned with Clustal W (Thompson et al., 1994) and subsequently adjusted visually following the recommendations of Kelchner (2000). A 233-bp segment of the *trnL* intron could not be aligned unambiguously and was excluded from the analyses; the excluded portion amounts to about 4.3% of the data cells of the combined data set.

Phylogenetic analyses—

Previous phylogenetic analyses of aroids (Gonçalves et al., 2007) and duckweeds (Les et al., 2002) based on plastid DNA sequences, including those studied here, have shown that both resolution and overall bootstrap support for clades improve when multiple DNA regions are analyzed in combination. Analyses of the separate and combined plastid data sets performed using the program PAUP* version 4.0b10 for Macintosh (Swofford, 2002) and consisted of heuristic searches with 1000 replicates of random sequence addition with the MulTrees option (keeping multiple trees) activated and tree-bisection-reconnection (TBR) branch swapping, saving up to 20 trees per replicate to reduce the time spent in swapping large islands of trees (Maddison, 1991). All characters were unordered and equally weighted. Individual gap positions were treated as missing data, but all nonautapomorphic indels were coded using the simple method of Simmons and Ochoterena (2000) and appended to the sequence matrices as presence/absence characters. Internal support for clades was evaluated by nonparametric bootstrapping (Felsenstein,

1985), performing 500 bootstrap replicates, each with five heuristic replicates and TBR branch swapping, saving up to 20 shortest trees per replicate.

We also conducted a model-based analysis of the combined data set, excluding the indels, using Bayesian Markov chain Monte Carlo (MCMC) inference (Yang and Rannala, 1997) as implemented in the computer program MrBayes version 3.1.2 (Ronquist et al., 2005). A six-parameter model of molecular evolution with gamma distribution (Yang, 1993) and a proportion of invariant characters (Reeves, 1992) fit best each of the three separate data sets (*rbcL*, *trnK-matK*, and *trnL-trnF*) in the program Modeltest 3.7 (Posada and Crandall, 1998) using both the likelihood ratio test (Goldman, 1993) and the Akaike information criterion (Akaike, 1974). Accordingly, the GTR + I + G model was set in MrBayes. Two independent analyses, each running four Markov chains and starting with a random tree, were run simultaneously for 3200000 generations, sampling trees every hundredth generation. The temperature of the heated Markov chains was set to 0.2. Values for the rate matrix and proportion of each nucleotide were estimated from the data as part of the analyses. Stationarity of log likelihoods was reached around generation 100000, and the first 800000 generations (25% of the trees) of each analysis were discarded as the burn-in (Ronquist et al., 2005). Majority-rule consensus trees of the pooled 48000 remaining trees (24000 from each run) were calculated using PAUP*, and inferences about relationships and posterior probabilities (PP) were based on these trees.

RESULTS

Maximum parsimony analyses—

Data and statistics for each region analyzed separately (Appendices S1–S5; see Supplemental Data with the online version of this article) and the combined data set are summarized in Table 1. The combined matrix of all five regions consisted of 5188 characters, 1683 (32.4%) of which were parsimony informative. The heuristic search found 1105 shortest trees with a length of 7144 steps, an ensemble consistency index (CI, including parsimony uninformative characters; Kluge and Farris, 1969) = 0.50, and an ensemble retention index (RI; Farris, 1989) = 0.71. Figure 1 shows the strict consensus of the 1105 most parsimonious trees (MPTs), which is more resolved than any of the consensus trees from the three separate analyses (not shown). Likewise, overall clade support is higher than for any of the separate analyses, with 81 clades receiving BPs greater than 50, and 70.4% of them attaining a BP greater than 85. *Acorus* is sister (BP 100) to Alismatales (BP 100), the latter consisting of a clade with *Tofieldia* moderately supported (BP 82) as sister to *Triglochin-Alisma* (BP 100). Araceae are strongly supported (BP 100) and within them diverge successively the following: Gymnostachydoideae/Orontioideae (BP 91), Lemnoideae (BP 100), Pothoideae/Monsteroideae (BP 100), Lasioideae (BP 100), and

paraphyletic Aroideae including *Calla* (Calloideae) (BP 72). Pothoideae (BP 100) comprise Potheae, including *Pothos*, *Pothodium*, and *Pedicellarum* (BP 100), and monogeneric Anthurieae. Monsteroideae (BP 100) include a trichotomy with strongly supported Spathiphyllae (BP 100) and two further clades in which monotypic tribes Heteropsidae (*Heteropsis*) and Anadendreae (*Anadendrum*) are intermingled with genera of Monstereae. Internal relationships in Lasioideae (BP 100) obtained little support; *Urospatha* is sister to the rest, with *Dracontium*, *Dracontioides*, and *Anaphyllopsis* forming a trichotomy (BP 84) sister to a polytomy consisting of *Lasimorpha* through *Lasia* (BP 57). The group consisting of *Stylochaeton* sister to *Zamioculcas*/*Gonatopus* (BP 92) is sister to the rest of Aroideae (including *Calla* of Calloideae) (BP 84). The next clade to diverge within Aroideae includes *Calla* (Calloideae) as sister (BP < 50) to Cryptocoryneae/Schismatoglottideae (BP 100). Farther up the tree, *Anubias* and *Calloopsis* diverge successively, followed by a clade in which Culcasieae are sister to Homolameneae/Philodendreae are sister (BP < 50), and all these are sister to another clade in which Aglaonemateae/Nepthytideae (BP 96) are collective sisters of a weakly supported group (BP < 50) consisting of *Zantedeschia* and a polytomy comprising Dieffenbachieae/Spathicarpeae (BP 100). Culcasieae through Spathicarpeae is sister to a clade in which *Montrichardia* is sister (BP < 50) to Thomsonieae (BP 89) plus Caladieae (including Zomicarpeae) and the core aroid clade (BP 100) within which the group comprising Ambrosineae through Arophyteae (BP 97) is sister to a colocasioid grade (BP 100) that includes Pistieae and Arisaemateae/Areae.

Bayesian analysis—

The summary Bayesian tree is shown in Fig. 2. In most respects, the relationships recovered by the Bayesian analysis mirror those depicted in the strict consensus of the combined parsimony analysis (Fig. 1). The major differences between them are in the positions of *Stylochaeton*/Zamioculcadeae and *Calla*. Whereas in the parsimony tree *Stylochaeton*/Zamioculcadeae are moderately supported as sister to Aroideae (including *Calla*; BP 72), in the Bayesian results *Stylochaeton*/Zamioculcadeae are sister to a weakly supported clade (PP 0.55) formed by Lasioideae and Aroideae. As in the parsimony results, the Bayesian analysis has *Calla* nested among members of Aroideae sensu Mayo et al. (1997). However, in the parsimony analysis, *Calla* is recovered as sister to Cryptocoryneae/Schismatoglottideae,

whereas in the Bayesian analysis, *Calla* is sister to the core Aroideae including *Pseudodracontium* through *Arum* (PP 0.76; Fig. 2). Cryptocoryneae/Schismatoglottideae in turn are sister to the *Calla*/core Aroideae clade with strong support (PP 0.95). Other differences with respect to the parsimony analysis include the positions of *Montrichardia* and *Zantedeschia*, but these alternatives obtained only weak support.

DISCUSSION

Familial, subfamilial, and tribal limits and relationships—

Mayo et al. (1997) recognized seven subfamilies in Araceae, namely Gymnostachydoideae, Orontioideae, Pothoideae, Monsteroideae, Lasioideae, Aroideae, and Calloideae. Our results support the recognition of the first five subfamilies, but *Calla palustris*, the sole member of Calloideae, is nested in Aroideae (Figs. 1, 2; see later), whereas the association of *Stylochaeton* and its sister group, Zamioculcadeae, to other Aroideae is only weakly supported by parsimony and was not recovered by the Bayesian analysis. On the other hand, this study provides evidence supporting inclusion of the duckweeds in Araceae, showing that they are sister to the true Araceae of Mayo et al. (1997). In the following paragraphs, we discuss each of the major clades recovered by our analyses and argue for recognition of eight subfamilies within Araceae. Our proposal differs from the system of Mayo et al. (1997) in that the duckweeds are included in Araceae as subfamily Lemnoideae, *Calla* is included in Aroideae, and subfamily Zamioculcadoideae are accepted, but their original circumscription (Bogner and Hesse, 2005) is broadened to include also *Stylochaeton*. We also consider issues related to monophyly and delimitation of the tribes recognized by Mayo et al. (1997).

“Proto-Araceae”: Gymnostachydoideae and Orontioideae—

A close relationship between *Gymnostachys*, the sole member of subfamily Gymnostachydoideae, and Orontioideae was unsuspected until the 1990s. Instead, *Gymnostachys* was often associated with *Acorus*, either within Araceae (e.g., Schott, 1860; Engler, 1905, 1920; Hotta, 1970) or as a distinct family (Engler, 1876). Early molecular studies based on plastid DNA restriction site variation and sequence data yielded conflicting hypotheses concerning *Gymnostachys*. On the one hand, Duvall et al.’s (1993a, b) analyses of *rbcL* sequences placed *Gymnostachys* as sister to the other aroids (with *Lemna* nested among them) and identified

Acorus as the sister of the rest of the monocots, whereas the plastid DNA restriction site analysis of Davis (1995) grouped *Gymnostachys* with *Acorus* as sister to the rest of the monocot clade, with the two other aroids studied by them (*Arisaema* and *Symplocarpus*) either being sister to one another and then to the alismatids or forming a polytomy with the alismatids. Grayum (1987) and Rudall and Furness (1997) provided ample morphological evidence supporting the removal of *Acorus* from Araceae, and their observations have been corroborated by several molecular analyses (e.g., Duvall et al., 1993a, b; Chase et al., 1993, 1995a, b, 2000, 2006; this study).

In recent classifications, *Gymnostachys* has been included in Araceae either as a member of subfamily Pothoideae (Grayum, 1990) or as a subfamily on its own (Bogner and Nicolson, 1991; Mayo et al., 1997, 1998). Our study strongly supports *Gymnostachys* being sister to Orontioideae, in agreement with the plastid DNA restriction site analysis of French et al. (1995), the morphology-based analysis of Mayo et al. (1997), and a cladistic analysis of DNA sequences of plastid *trnL-trnF* by Tam et al. (2004). On morphological grounds, *Gymnostachys* differs greatly from Orontioideae, and from all other Araceae, in having linear, somewhat plicate leaves with serrate margins, undivided into blade and petiole, as well as an inconspicuous spathe and a monopodial synflorescence consisting of several floral sympodia borne on an upright scape (Mayo et al., 1997; Buzgo, 2001). However, Buzgo (2001) noted several structural and developmental similarities between *Gymnostachys* and both *Symplocarpus* and *Lysichiton* (Orontioideae), including perigone tetramery, unidirectional development of the inner whorls of tepals and stamens, and orthotropous, pendant ovules. Therefore, reproductive morphology mirrors our molecular data in pointing to a close relationship between *Gymnostachys* and Orontioideae. Tam et al. (2004) suggested combining *Gymnostachys* and the orontiods in a single subfamily, but in the view of most of us (except MWC), the unique habit and inflorescence morphology of *Gymnostachys* justifies its maintenance as a distinct subfamily (Bogner and Nicolson, 1991; Mayo et al., 1997, 1998; Buzgo, 2001).

Placements of *Orontium*, *Symplocarpus*, and *Lysichiton* have varied among the various aroid classifications. For instance, Engler (1876) placed all these genera in Symplocarpeae (= Orontieae) within subfamily Pothoideae but later (1920) transferred Symplocarpeae to subfamily Calloideae. Hutchinson (1973), largely based on previous proposals by Schott (1860) and Hooker (1883), accommodated *Orontium* and *Lysichiton* in tribe Orontieae but included *Symplocarpus* in tribe Dracontieae. Grayum (1990) considered all these genera as members of

Lasioideae, placing *Symplocarpus* and *Lysichiton* in tribe Symplocarpeae but *Orontium* in tribe Orontieae. Bogner and Nicolson (1991) resurrected Engler's (1876) concept of Orontieae to include *Lysichiton*, *Orontium*, and *Symplocarpus* but assigned them to subfamily Lasioideae. Recently, Mayo et al. (1997) raised Orontieae sensu Bogner and Nicolson (1991) to subfamilial rank (as Orontioideae). This group is strongly supported in our analyses (Figs. 1, 2). All three genera consist of helophytes (*Orontium* often immersed), but there are no unambiguous morphological features that diagnose them as a group. Mayo et al. (1997, 1998) listed a set of characters as distinctive of this group: a nonlinear, expanded leaf blade, anatropous or hemianatropous ovules, and sparse or absent endosperm. However, an expanded leaf blade occurs throughout the aroids except in the highly modified Gymnostachydoideae and Lemnoideae and is also present in many alismatids. Buzgo (2001) found that the ovule in *Lysichiton* is orthotropous, whereas that of *Orontium* is hemianatropous, and in addition he cited differences in gynoecium development. Nevertheless, and in spite of the lack of clear structural diagnostic features, Orontioideae are consistently recovered as monophyletic by plastid DNA sequences, in agreement with their current subfamilial status.

***Duckweeds (Lemnoideae)*—**

The duckweeds have long been believed to be closely related to Araceae, but their precise relationships have remained unclear (e.g., Mayo et al. 1997 and references therein). Recently published molecular phylogenetic studies have placed *Lemna* and its allies in Araceae, although the phylogenetic position of the former varied among these studies or was unresolved. As noted earlier, French et al.'s (1995) plastid DNA restriction site analysis of Araceae placed *Lemna* among representatives of Aroideae, but in the *trnL-trnF* analysis of Barabé et al. (2002) *Lemna* is sister to the “true Araceae” of Mayo et al. (1997). However, in the analysis of the *trnL-trnF* IGS by Rothwell et al. (2004), the duckweeds formed a polytomy with various groups of “true Araceae.”

Our data place the duckweeds as the strongly supported sister group of the “true Araceae,” in agreement with the findings of Barabé et al. (2002) and with palynological evidence (Hesse, 2006). Therefore, the inclusion of *Lemna* and its allies in Araceae, as suggested by several workers (e.g., Engler, 1876; Mayo et al., 1995b; Govaerts et al., 2002; Keating, 2002; Hesse, 2006; Bogner and Petersen, 2007), is fully justified from a phylogenetic standpoint. Maintaining

Lemnaceae as a distinct family results in paraphyly of Araceae. Araceae sensu Mayo et al. (1997) could be split to maintain Lemnaceae, creating a new family for the “proto-aroids” or a new family each for *Gymnostachys* and the orontiods. In this way, Araceae would contain only the “true Araceae” of Mayo et al. (1997). However, we see no advantage in dismembering this natural group, with the ensuing loss of phylogenetic information and inflation of nomenclature.

Pothoideae and Monsteroideae—

Both these subfamilies are strongly supported as monophyletic by our data, as is their sister-group relationship (Figs. 1, 2). Within Pothoideae, monogeneric tribe Anthurieae (*Anthurium*) is sister to Potheae. All three genera of Potheae (*Pothos*, *Pedicellarum*, and *Pothoidium*) possess main axes with monopodial growth (a feature only otherwise found among the aroids in the monsteroid genus *Heteropsis*) and flowering shoots always with axillary inflorescences. Potheae are restricted to Southeast Asia, Madagascar, and eastern Australia, whereas *Anthurium*, with sympodial growth, is restricted to the Neotropics (Mayo et al., 1997). In all these genera, the secondary and tertiary veins are reticulate, and the spathe does not enclose the spadix. Although Pothoideae have long been recognized as a subfamily (e.g., Engler, 1876, 1920; Grayum, 1990), some authors have included *Anthurium* in Lasioideae (Bogner and Nicolson, 1991).

Within Monsteroideae, tribe Monstereae are paraphyletic with monogeneric tribe Heteropsidae nested in a strongly supported clade consisting of *Stenospermation*, *Heteropsis*, *Alloschemone*, and *Rhodospatha* (all these belonging in Monstereae sensu Mayo et al., 1997). This result is in agreement with the analysis of Tam et al. (2004) based on sequences of *trnL-trnF*. *Anadendrum* (Anadendreae) is placed in another strongly supported clade in which it forms a trichotomy with *Rhaphidophora* and (*Scindapsus*-(*Monstera*-(*Epipremnum*-*Amydrium*))). Tribal monophyly would be achieved by expanding Heteropsidae to also include *Stenospermation*, *Alloschemone*, and *Rhodospatha*, as suggested by Tam et al. (2004). All these genera have a basic chromosome number $x = 14$ and are exclusively neotropical. On the other hand, Monstereae might be redefined to include *Anadendrum*, *Rhaphidophora*, *Scindapsus*, *Monstera*, *Epipremnum*, and *Amydrium*, all with a basic chromosome number of $x = 15$ and an Old World tropical distribution, except for neotropical *Monstera*. These two monsteroid clades form a trichotomy with Spathiphyllae, which consist of *Spathiphyllum* and *Holochlamys*. The last two genera share with Monstereae, as defined before, a basic chromosome number $x = 15$

(Mayo et al., 1997; Bogner and Petersen, 2007), which may be an indication of a closer relation of Spathiphyllaeae with Monsterae than with Heteropsidaeae.

Lasioideae—

Bogner and Nicolson (1991) proposed tribe Lasieae to include 10 genera, and Mayo et al. (1997) recognized this group at subfamilial rank. We analyzed nine of the 10 genera accepted by Mayo et al. (1997), and these form a strongly supported group (BP 100, PP 1). Members of this group share some distinctive features such as no starch in the pollen grains, well-developed basal ribs of primary leaf veins, dracontoid leaf-margin development, basipetal flowering sequence, anthers dehiscing by oblique pore-like slits, and a basic chromosome number of $x = 13$. Relationships within this group are only weakly supported, except for a clade formed by the neotropical genera *Dracontium*, *Dracontoides*, and *Anaphyllopsis* (BP 84, PP 1.00). Another clade consists of the Old World tropical genera (*Lasimorpha*, *Podolasia*, *Pycnospatha*, *Cyrtosperma*, and *Lasia*), but this obtained only weak support (BP 57). On the other hand, *Urospatha* is placed by parsimony as sister to a clade encompassing the two aforementioned monophyletic groups, but in the Bayesian analysis it is sister to the *Dracontium* clade (Fig. 2).

Expanded Zamiculcadoideae, including Stylochaeton—

Recently, Bogner and Hesse (2005) proposed a new subfamily, Zamiculcadoideae, to include the distinctive genera *Zamioculcas* and *Gonatopus*. These have been placed in recent classifications either in Pothoideae (Grayum, 1990), Lasioideae (Bogner and Nicolson, 1991), or Aroideae (Mayo et al., 1997, 1998). The new subfamily was diagnosed by the possession of a unique type of pinnatisect or trisect leaves, absence of laticifers and biforines, perigone with four free tepals, zona-aperturate pollen grains with a double tectum, and the capacity to propagate from fallen leaflets (Hesse et al., 2001; Bogner and Hesse, 2005). Bogner and Hesse (2005) also discussed the systematic position of *Stylochaeton*, the only other aroid genus with unisexual flowers that also has perigoniate flowers, but because it lacks the distinctive leaf and pollen features of *Zamioculcas* and *Gonatopus*, those authors concluded that it does not fit into their concept of Zamiculcadoideae. Grayum (1990) considered *Stylochaeton* an isolated and primitive genus without any clear link to Zamiculcadeae (including *Zamioculcas* and *Gonatopus*), placing it in subfamily Lasioideae. On the other hand, in the morphological

cladogram of Araceae in Mayo et al. (1997), Zamioiculcadeae and monotypic Stylochaetoneae branch off successively at the basal nodes of Aroideae. In our study, *Stylochaeton* is strongly supported (BP 92, PP 1.00) as sister to *Zamioiculas-Gonatopus*. Recognizing Zamioiculcadoideae but leaving out *Stylochaeton* breaks up this relationship and results in paraphyly of Aroideae, unless a further subfamily is created for *Stylochaeton*. We find this last option unappealing and argue here for the expansion of Zamioiculcadoideae to include also *Stylochaeton*. Thus redelimited, Zamioiculcadoideae consist of geophytic plants restricted to sub-Saharan Africa, lacking laticifers and having perigoniate, unisexual flowers.

Aroideae, including Calla (formerly Calloideae)—

Calla palustris, the only member of subfamily Calloideae sensu Bogner and Nicolson (1991; Mayo et al., 1997, 1998), has been referred to as a highly autapomorphic taxon of obscure affinities (Mayo et al., 1997). Indeed, *Calla* is puzzling because of its peculiar combination of features, including bisexual flowers with some staminate flowers at the apex of the spadix (a condition reminiscent of *Orontium*, Orontioideae) and absence of a perigone—which seems to link it to Aroideae but is also typical of many Monsteroideae. In the cladogram of Mayo et al. (1997), *Calla* is the earliest member of the “true Araceae” to diverge, being sister to all the other Araceae except the protoaroids, but the plastid DNA restriction site analysis of French et al. (1995) placed *Calla* as sister to a clade matching subfamily Aroideae sensu Mayo et al. (1997). Our combined parsimony analysis (Fig. 1) places *Calla* within the clade that is sister to the rest of subfamily Aroideae (excluding *Stylochaeton*, *Zamioiculas*, and *Gonatopus*, here placed in an expanded subfamily Zamioiculcadoideae; discussed before), with bootstrap support <50; its sister clade is strongly supported and composed of Cryptocoryneae/Schismatoglottideae. Our Bayesian analysis (Fig. 2) also places *Calla* within Aroideae but in a strongly supported clade (PP 0.95) containing Cryptocoryneae and Schismatoglottideae as collective sisters to a weakly supported (PP 0.76) group in which *Calla* is in turn sister to a clade containing various tribes of derived Aroideae (*Pseudodracontium* through *Arum* in Fig. 2; PP 1.00). It is worth noting that in both analyses, *Calla*, a helophyte, is located near tribes Cryptocoryneae and Schismatoglottideae, which consist predominantly of helophytic and rheophytic species. Given its embedded position within Aroideae, *Calla* must be included in that subfamily, and tribal status (as Calleeae Schott) seems advisable in view of its peculiar morphology.

Aroideae as understood here (i.e., including *Calla* but excluding *Stylochaeton*, *Zamioculcas*, and *Gonatopus*) obtained strong support (BP 84, PP 1.00) and morphologically is distinguished by several features, such as the aperigoniata, unisexual flowers (except *Calla*) and laticifers (except *Pistia*). Both aperigoniata flowers and laticifers represent putative synapomorphies of Aroideae, but unisexual flowers are symplesiomorphic (they are also present in Zamioculcadoideae). The clade including Schismatoglottideae-Cryptocoryneae (and *Calla*, in the combined parsimony analysis) is sister to the rest. Monogeneric Anubiadeae (*Anubias*) and Calloposideae (*Calloposis*) diverge successively, and the last is weakly supported as sister to the rest of Aroideae (BP < 50, PP 1.00). In the Bayesian analysis, *Montrichardia* (Montrichardiaceae) formed a polytomy with two strongly supported clades of Aroideae, but in the parsimony strict consensus it was recovered as sister to one of them with a BP < 50.

The remaining Aroideae form a weakly supported major clade that in turn contains two groups. The first of them includes, on the one hand, members of Culcasieae, Philodendreae, Homalomeneae, Aglaonemateae, and Nephthytideae, and on the other Zantedeschieae, Dieffenbachieae, and Spathicarpeae. Philodendreae (*Philodendron*) and Homalomeneae (*Homalomena*) form a strongly supported sister to Culcasieae (*Culcasia* and *Cercestis*). The last relationship is weakly supported by the bootstrap (BP < 50) but obtained a high posterior probability (PP 0.97). These three groups—Philodendreae, Homalomeneae, and Culcasieae—consist mainly of climbing hemiepiphytes that possess resin canals in roots, stems, and leaves and sclerotic hypodermis in the roots. Given their close relationship and great morphological similarity, these three tribes might be merged in a more inclusive concept of Philodendreae. Tribe Aglaonemateae, consisting of *Aglaonema* and *Aglaodorum*, are sister to Nephthytideae (*Nephthytis*, *Anchomanes*, and *Pseudohydrosme*). Both of these strongly supported tribes share adjacent male and female flower zones, free stamens, and collenchyma arranged in threads peripheral to the vascular strands of leaf blades and petioles (with the exception of *Nephthytis*, in which collenchyma can form interrupted bands; Keating, 2002). Aglaonemateae and Nephthytideae jointly are sisters to a clade in which *Zantedeschia* is weakly supported as sister to a strongly supported group containing all members of Dieffenbachieae and Spathicarpeae.

Our analyses failed to provide evidence for the monophyly of Dieffenbachieae and Spathicarpeae as classified by Mayo et al. (1997). Both the parsimony and the Bayesian analyses recovered two clades of genera of Spathicarpeae, namely *Synandropadix*, *Spathicarpa*, and

Taccarum (BP 64, PP 1.00) and *Mangonia*, *Asterostigma*, *Spathantheum*, and *Gorgonidium* (BP < 50, PP 0.83). In the parsimony consensus tree these two clades form a polytomy with *Bognera*, *Gearum*, and *Dieffenbachia*, which does not exclude the possibility of monophyly. However, in the Bayesian tree Dieffenbachieae are paraphyletic, with *Bognera* occupying an isolated position and *Dieffenbachia* embedded in Spathicarpeae as sister of the *Mangonia* clade (PP 0.95). Thus, all these closely related genera might best be merged in a single tribe pending further study, with Spathicarpeae having nomenclatural priority. These results are in agreement with a recently published phylogenetic analysis of the genera of Spathicarpeae and Dieffenbachieae by Gonçalves et al. (2007) based on plastid DNA sequences and morphology and a broader taxonomic sample, in which they expand Spathicarpeae to include also *Bognera* and *Dieffenbachia*. The group is nearly exclusively South American, with only *Dieffenbachia* spreading through Central America north to southeastern Mexico.

The last major clade of Aroideae recovered by our analyses is strongly supported (BP 100, PP 1.00) and consists of two groups. In the first group, tribe Thomsonieae (*Amorphophallus* and *Pseudodracontium*) are strongly supported as sister of Caladieae, in which paraphyletic Zomicarpeae are nested. Of the genera included in Zomicarpeae by Mayo et al. (1997), *Ulearum* and *Filarum* are sisters to each other, whereas *Zomicarpella* is strongly supported as sister to *Scaphispatha* (BP 100, PP 1.00) within a weakly supported clade of Caladieae that also includes *Chlorospatha* and *Xanthosoma*. Mayo et al. (1997) grouped tribes Caladieae and Zomicarpeae in their “*Caladium* alliance,” and the mingling of their constituent genera in the molecular trees supports the inclusion of all of them in a more broadly defined Caladieae, as in Keating (2002). Thus redefined, Caladieae are supported by two putative morphological synapomorphies, i.e., anastomosing laticifers and at least a partial adnation of the female part of the spadix to the spathe (Mayo et al., 1997; Keating, 2002). Such adnation is more evident in the genera previously assigned to Zomicarpeae but only because of the smaller number of female flowers they produce. Except for Southeast Asian geophytes of the genus *Hapaline*, the tribe is restricted to the neotropics. In our analyses, *Hapaline* is the weakly supported sister of *Jasarum*, a distinctive genus consisting of a single species that is a submerged aquatic in oligotrophic upland streams (Mayo et al., 1997).

The second group (BP 100, PP 1.00) encompasses a clade with monotypic tribes Ambrosinae (*Ambrosina*) and Arisareae (*Arisarum*) as collective sisters of another clade formed by

Peltandreae and Arophyteae. Both *Ambrosina* and *Arisarum* have reticulate higher order venation, basal placentation, and copious endosperm. The two genera of Peltandreae, *Peltandra* and *Typhonodorum*, do not group with each other in the strict consensus of the parsimony analysis, but they form a clade in the Bayesian tree (PP 0.81). Both genera consist of helophytes inhabiting fresh and brackish water, but they have a bizarre disjunction, with *Peltandra* restricted to eastern North America and *Typhonodorum* found in the Comores, Madagascar, Mauritius, and some islands off the coast of Tanzania (Mayo et al., 1997). The Madagascan endemic tribe Arophyteae obtained moderate and strong support in the parsimony and Bayesian analyses, respectively. The clade formed by Ambrosinae, Arisareae, and Peltandreae is sister to the “*Pistia* clade” as defined by Renner and Zhang (2004), which consists of genera placed by Mayo et al. (1997) in tribes Pistieae, Colocasieae, Arisaemateae, and Areae.

Our results do not support monophyly of Colocasieae, in which a clade formed by Arisaemateae (*Arisaema*, *Pinellia*) and Areae (*Typhonium*, *Eminium*, *Helicodiceros*, *Biarum*, *Dracunculus*, and *Arum*) is nested. *Alocasia* is weakly supported as sister to the Arisaemateae/Areae clade in the parsimony analysis (BP 57) but strongly so in the Bayesian analysis (PP 1.00). The recently published study of the “*Pistia* clade” by Renner and Zhang (2004), based on noncoding plastid and mitochondrial DNA, recovered Colocasieae as paraphyletic to Arisaemateae and Areae, but in their tree the species of *Colocasia* sampled (*C. gigantea*) grouped with two species of *Alocasia* as collective sisters of the Arisaemateae-Areae clade. In our Bayesian tree, *Protarum* (Colocasieae sensu Mayo et al., 1997) is sister to a weakly supported clade (PP 0.66) consisting of *Pistia* (Pistieae) as sister of the remaining Colocasieae plus Arisaemateae and Areae, but in the parsimony strict consensus tree *Protarum* and *Pistia* are sister taxa with BP < 50 (Figs. 1, 2). In the study of Renner and Zhang (2004: Fig. 3), *Protarum* and *Pistia* form a polytomy with a clade that includes other Colocasieae, Areae, and Arisemateae. These results suggest the need to revise the current tribal limits of Colocasieae. Distinctive *Protarum* should be removed from Colocasieae to monotypic Protareae, as proposed by Engler (1920), but resolution of relationships among *Colocasia*, *Alocasia*, and the other Colocasieae requires further study, including more thorough sampling.

Arisaemateae, consisting of *Pinellia* and *Arisaema*, obtained only BP < 50 and PP 0.57, and there are no obvious morphological features permitting diagnosis. On the other hand, *Typhonium*, *Eminium*, *Helicodiceros*, *Biarum*, *Dracunculus*, and *Arum* all belong in the strongly

supported (BP 99, PP 1.00) tribe Areae of Mayo et al. (1997). This tribe is predominantly Mediterranean and Asian (with *Typhonium* reaching Australia) and includes plants from temperate, seasonally dry, cold environments.

Evolution of the aquatic habit in Araceae—

With the exception of the highly autapomorphic *Gymnostachys*, all of the small clades diverging at the basalmost nodes consist of aquatic plants: Orontioideae are helophytes, and Lemnoideae include only free-floating aquatics. Several additional, independent invasions of the aquatic habitat have occurred in subfamilies Lasioideae (nearly all genera) and Aroideae (mainly *Calla*, Cryptocoryneae, Schismatoglottideae, Peltandreae, *Anubias*, *Montrichardia*, *Jasarum*, and *Pistia*). All these are secondarily aquatic in a morphologically canalized aroid clade and have the characteristic aroid features. However, both orontiods and duckweeds are much simpler and diverged from the main aroid line before morphology became canalized in the manner now considered to be the hallmark of the family. Thus, the early evolution of the aroid lineage, estimated to have occurred more than 120 million years ago as indicated by early Cretaceous pollen assigned to tribe Spathyphylleae (Friis et al., 2004), appears to have involved “experimentation” with a wide range of habits and inflorescence architectures, which were later canalized in the main aroid clade into the typical highly stereotyped syndrome of spathe and spadix. This group then underwent a major radiation in the tropics, more recently evolving again into tropical aquatic habitats (e.g., *Pistia*, *Cryptocoryne*) and temperate environments (Areae). Both protoaroids and duckweeds, lacking the canalized development typical of the family, have not undergone a comparable radiation of taxa. This same pattern—a few, relatively species-poor, morphologically atypical lineages diverging prior to a major morphological canalization—is found in most other large plant families as well, including orchids, grasses, sedges, legumes, and composites (cf. Chase, 2004). Many of these atypical lineages have also been proposed as separate families, as in the case of the duckweeds.

Several earlier workers have pointed to the morphological and ecological similarities between the duckweeds and *Pistia* as evidence of a close relationship (reviewed in Landolt, 1986, 1998; Mayo et al., 1995b, 1997; Stockey et al., 1997; Lemon and Posluszny, 2000b; Les et al., 2002), but both DNA sequence data (Barabé et al., 2002; Rothwell et al., 2004; this paper) and structural studies (Mayo et al., 1997 and references therein; Hesse, 2006) have shown that

these two groups are only distantly related. The duckweeds are an early offshoot of the aroid lineage and are represented in the fossil record since the late Cretaceous by the genus *Limnobiophyllum* (Kvaček, 1995; Stockey et al., 1997), whereas the oldest fossils attributable to *Pistia* date back only to late Oligocene/early Miocene (Renner and Zhang, 2004; Wilde et al., 2005). Their similarities are best interpreted as independent evolutionary acquisitions resulting from adaptation to the aquatic environment (Landolt, 1986, 1998; Rothwell et al., 2004; cf. Grace, 1993). However, the notable likeness of *Pistia* in habit and development to the duckweeds (Lemon and Posluszny, 2000a, b) makes *Pistia* a useful living model of the sort of modifications that may have led to the extreme reduction and specialization of the duckweeds.

CONCLUDING REMARKS

This is the first molecular phylogenetic study that includes a nearly complete generic sample of aroids and all extant genera of duckweeds, as well as representatives of other alismatids and nonmonocot outgroups, to assess monophyly and relationships of the major lineages of Araceae. The position of the duckweeds (subfamily Lemnoideae) as sister of all other Araceae except the “proto-aroids” is strongly supported. The delimitation of most subfamilies, tribes, and informal alliances proposed by Mayo et al. (1997) is consistent with the phylogenetic trees, with the notable exception of Aroideae, which is paraphyletic unless *Calla*, placed in its own subfamily (Calloideae), is included. The recently proposed subfamily Zamiculcadoideae is supported by our data but should also include *Stylochaeton* because retaining it in Aroideae, as proposed by Bogner and Hesse (2005), renders the latter nonmonophyletic. The following eight subfamilies might then be recognized in Araceae (in ascending order of their branching in the phylogenetic trees): Gymnostachydoideae, Orontioideae, Lemnoideae, Pothoideae, Monsteroideae, Lasioideae, Zamiculcadoideae, and Aroideae. Our phylogenetic hypotheses are derived from DNA sequence data from a single compartment of the plant genome (plastid DNA), and it would be desirable to compare them with results from other sources of evidence, including, for instance, nuclear markers and structural characters. We hope that the ideas presented here stimulate further research focused on producing a better understanding of the evolution of this highly diverse group of monocots.

LITERATURE CITED

- AKAIKE, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716–723.
- APG [ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP]. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531–553.
- APG [ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP]. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- ASMUSSEN, C. B., AND M. W. CHASE. 2001. Coding and noncoding plastid DNA in palm systematics. *American Journal of Botany* 88: 1103–1117.
- BARABÉ, D., A. BRUNEAU, F. FOREST, AND C. LACROIX. 2002. The correlation between development of atypical bisexual flowers and phylogeny in the Aroideae (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 232: 1–19.
- BARABÉ, D., C. LACROIX, A. BRUNEAU, A. ARCHAMBAULT, AND M. GIBERNAU. 2004. Floral development and phylogenetic position of *Schismatoglottis* (Araceae). *International Journal of Plant Sciences* 165: 173–189.
- BATEMAN, R. M. 1999. Integrating molecular and morphological evidence of evolutionary radiations. In P. M. Hollingsworth, R. M. Bateman, and R. J. Gornall [eds.], *Molecular systematics and plant evolution*, 432–471. Taylor & Francis, London, UK.
- BEILLE, L. 1935. *Précis de botanique pharmaceutique*, éd. 2, II: 193–194.
- BELLSTEDT, D. U., H. P. LINDER, AND E. HARLEY. 2001. Phylogenetic relationships in *Disa* based on non-coding *trnL-trnF* chloroplast sequences: evidence of numerous repeat regions. *American Journal of Botany* 88: 2088–2100.
- BOGNER, J. 1979. A critical list of the aroid genera. *Aroideana* 1: 63–73.
- BOGNER, J., AND D. H. NICOLSON. 1991. A revised classification of Araceae with dichotomous keys. *Willdenowia* 21: 35–50.
- BOGNER, J., AND M. HESSE. 2005. Zamioculcadoideae, a new subfamily of Araceae. *Aroideana* 28: 3–20.
- BOGNER, J., AND G. PETERSEN. 2007. The chromosome numbers of the aroid genera. *Aroideana* 30: 82–90.
- BOWN, D. 2000. *Aroids: Plants of the Arum family*, 2nd ed. Timber Press, Portland, Oregon, USA.
- BOYCE, P. C. 1995. Introduction to the family Araceae. *Curtis's Botanical Magazine* 12: 122–125.
- BROOKS, D. R., AND D. A. MCLENNAN. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- BUZGO, M. 2001. Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 136: 393–425.

- CHASE, M. W. 2004. Monocot relationships: An overview. *American Journal of Botany* 91: 1645–1655.
- CHASE, M. W., D. E. SOLTIS, R. G. OLMSTEAD, D. MORGAN, D. H. LES, B. D. MISHLER, M. R. DUVALL, ET AL. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528–580.
- CHASE, M. W., M. R. DUVALL, H. G. HILLIS, J. G. CONRAN, A. V. COX, L. E. EGUIARTE, H. HARTWELL, M. F. FAY, L. R. CADDICK, K. M. CAMERON, AND S. HOOT. 1995a. Molecular phylogenetics of Liliales. In P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries [eds.]. *Monocotyledons: Systematics and evolution, vol. 1*, 109–137. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- CHASE, M. W., D. W. STEVENSON, P. WILKIN, AND P. J. RUDALL. 1995b. Monocot systematics: A combined analysis. In P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries [eds.]. *Monocotyledons: Systematics and evolution, vol. 2*, 685–730. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- CIVEYREL, L., AND N. ROWE. 2001. Relationships of Secomonoideae based on the plastid gene *matK*, morphology and biomechanics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 583–602.
- CROAT, T. B. 1988. Ecology and life-forms of Araceae. *Aroideana* 11: 4–56.
- CROAT, T. B. 1990. A comparison of aroid classification systems. *Aroideana* 13: 44–63.
- CROAT, T. B. 1998. History and current status on systematic research with Araceae. *Aroideana* 21: 26–145.
- CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- DAVIS, J. I. 1995. A phylogenetic structure for monocotyledons, as inferred from chloroplast restriction site variation, and a comparison of measures of clade support. *Systematic Botany* 20: 503–527. Doyle, J. J., and J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure from small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- DUVALL, M. R., M. T. CLEGG, M. W. CHASE, W. D. CLARK, W. J. KRESS, H. G. HILLS, L. E. EGUIARTE, J. F. SMITH, B. S. GAUT, E. A. ZIMMER, AND G. H. LEARN Jr. 1993a. Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 607–619.
- DUVALL, M. R., G. H. LEARN, L. E. EGUIARTE, AND M. T. CLEGG. 1993b. Phylogenetic analysis of *rbcL* sequences identifies *Acorus calamus* as the primal extant monocotyledon. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 90: 4641–4644.
- ENGLER, A. 1876. Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae. I. Natürliches System der Araceae. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopino–Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 39: 133–155.
- ENGLER, A. 1905. Araceae–Pothoideae. In A. Engler [ed.], *Das Pflanzenreich* 21 (IV.23B), 1–330.

- ENGLER, A. 1920. Araceae—Pars generalis et index familiae generalis. In A. Engler [ed.], *Das Pflanzenreich* 74 (IV.23A), 1–71
- FARRIS, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417–419.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 39: 783–791.
- FRENCH, J. C., M. G. CHUNG, AND Y. K. HUR. 1995. Chloroplast DNA phylogeny of the Ariflorae. In P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries [eds.], *Monocotyledons: Systematics and evolution*, vol. 1, 255–275. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- FRIIS, E. M., K. R. PEDERSEN, AND P. R. CRANE. 2004. Araceae from the early Cretaceous of Portugal: Evidence on the emergence of monocotyledons. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101: 16565–16570.
- FUTUYMA, D. J. 2004. The fruit of the tree of life. In J. Cracraft and M. J. Donoghue [eds.], *Assembling the tree of life*, 25–39. Oxford University Press, Oxford, UK.
- GIVNISH, T. J., AND K. J. SYSTMA. [EDS.]. 1997. *Molecular evolution and adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- GOLDMAN, N. 1993. Statistical tests of models of DNA substitution. *Journal of Molecular Evolution* 36: 182–198.
- GONÇALVES, E. G., S. J. MAYO, M.-A. VAN SLUYS, AND A. SALATINO. 2007. Combined genotypic–phenotypic phylogeny of the tribe *Spathicarpeae* (Araceae) with reference to independent events of invasion to Andean regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1023–1039
- GOVAERTS, R., D. G. FRODIN, J. BOGNER, J. BOOS, P. BOYCE, B. COSGRIFF, T. B. CROAT, E. G. GONÇALVES, M. H. GRAYUM, A. HAY, W. HETTERSCHIED, E. LANDOLT, S. J. MAYO, J. MURATA, N. VAN DU, C. M. SAKURAGUI, Y. SINGH, S. THOMPSON, AND G. ZHU. 2002. *World checklist and bibliography of Araceae and Acoraceae*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- GRACE, J. B. 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: An aquatic perspective. *Aquatic Botany* 44: 159–180.
- GRAYUM, M. H. 1987. A summary of evidence and arguments supporting the removal of *Acorus* from Araceae. *Taxon* 36: 723–729.
- GRAYUM, M. H. 1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 628–697.
- HARVEY, P. H., A. J. LEIGH BROWN, J. MAYNARD SMITH, AND S. NEE. 1996. *New uses for new phylogenies*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- HARVEY, P. H., AND M. D. PAGEL. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, UK.

- HESSE, M. 2006. Pollen wall ultrastructure of Araceae and Lemnaceae in relation to molecular classifications. *Aliso* 22: 204–208.
- HESSE, M., J. BOGNER, H. HALBRITTER, AND M. WEBER. 2001. Palynology of the perigoniata Aroideae: *Zamioculcas*, *Gonatopus* and *Stylochaeton* (Araceae). *Grana* 40: 26–34.
- HILLMAN, W. S. 1961. The Lemnaceae, or duckweeds: A review of the descriptive and experimental literature. *Botanical Review* 27: 221–287.
- HOOKER, J. F. 1883. Aroideae. In G. Bentham and J. D. Hooker. *Genera Plantarum*, vol. 3, 995–1000. Reeve, London, UK.
- HOTTA, M. 1970. A system of the family Araceae in Japan and adjacent areas. Memoirs of the Faculty of Science of Kyoto Imperial University. *Series for Biology* 4: 72–96.
- HUTCHINSON, J. 1973. *The families of flowering plants*. Clarendon Press, Oxford. UK.
- JUDD, W. S., C. S. CAMBELL, E. A. KELLOGG, P. F. STEVENS, AND M. J. DONOGHUE. 2002. *Plant systematics: A phylogenetic approach*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- KEATING, R. C. 2002. Acoraceae and Araceae. In M. Gregory and D. F. Cutler [eds.], *Anatomy of the monocotyledons*, vol. 9, 1–327. Oxford University Press, Oxford, UK.
- KELCHNER, S. A. 2000. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87: 482–498.
- KLUGE, A. G., AND J. S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18: 1–32
- KREADER, C. A. 1996. Relief of amplification inhibition in PCR with bovine serum albumin or T4 gene 32 protein. *Applied and Environmental Microbiology* 62: 1102–1106.
- KVAČEK, Z. 1995. *Limnobiophyllum* Krassilov—A fossil link between the Araceae and the Lemnaceae. *Aquatic Botany* 50: 49–61.
- LANDOLT, E. 1986. *Biosystematic investigations in the family of duckweeds (Lemnaceae)*, vol. 2, *The family of Lemnaceae—A monographic study*, vol. 1. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung, Rübel, Zürich, Heft 71. Zürich, Switzerland.
- LANDOLT, E. 1998. Lemnaceae. In K. KUBITZKI [ED.], *The families and genera of vascular plants*, vol. 4, 264–269. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- LAWALRÉE, A. 1945. La position systématique des Lemnaceae et leur classification. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* 77: 27–38.
- LEMON, G. D., AND U. POSLUSZNY. 2000a. Shoot development in *Pistia stratiotes* (Araceae). *International Journal of Plant Sciences* 161: 721–732.

- LEMON, G. D., AND U. POSLUSZNY. 2000b. Comparative shoot development and evolution in the Lemnaceae. *International Journal of Plant Sciences* 161: 733–748.
- LES, D. H., AND D. J. CRAWFORD. 1999. *Landoltia* (Lemnaceae), a new genus of duckweeds. *Novon* 9: 530–533.
- LES, D. H., D. J. CRAWFORD, E. LANDOLT, J. D. GABEL, AND R. T. KIMBALL. 2002. Phylogeny and systematics of Lemnaceae, the duckweed family. *Systematic Botany* 27: 221–240.
- LES, D. H., E. LANDOLT, AND D. J. CRAWFORD. 1997. Systematics of the Lemnaceae (duckweeds): Inferences from micromolecular and morphological data. *Plant Systematics and Evolution* 204: 161–177.
- MADDISON, R. D. 1991. The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. *Systematic Zoology* 40: 315–328.
- MAYO, S. J., J. BOGNER, AND P. C. BOYCE. 1995a. The acolytes of the Araceae. *Curtis's Botanical Magazine* 12: 153–168.
- MAYO, S. J., J. BOGNER, AND P. C. BOYCE. 1995b. The Arales. In P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler, and C. J. Humphries [eds.], *Monocotyledons: Systematics and evolution, vol. 1*, 277–286. Royal Botanic Gardens, Kew, London, UK.
- MAYO, S. J., J. BOGNER, AND P. C. BOYCE. 1997. *The genera of Araceae*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- MAYO, S. J., J. BOGNER, AND P. C. BOYCE. 1998. Araceae. In K. Kubitzki [ed.], *The families and genera of vascular plants, vol. 4*, 26–74. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- MOLVRAY, M. P., P. J. KORES, AND M. W. CHASE. 2000. Polyphyly of mycoheterotrophic orchids and functional influences on floral and molecular characters. In K. L. Wilson and D. A. Morrison [eds.], *Monocots: Systematics and evolution*, 441–448. CSIRO, Collingwood, Australia.
- MUASYA, A. M., D. A. SIMPSON, M. W. CHASE, AND A. CULHAM. 1998. An assessment of suprageneric phylogeny in Cyperaceae using *rbcL* DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* 211: 257–271.
- NICKRENT, D. L., R. J. DUFF, A. E. COLWELL, A. D. WOLFE, N. D. YOUNG, K. E. STEINER, AND C. W. DEPAMPHILIS. 1998. Molecular phylogenetic and evolutionary studies of parasitic plants. In D. E. Soltis, P. S. Soltis, and J. J. Doyle [eds.], *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing*, 211–241. Kluwer, Boston, Massachusetts, USA.
- NICOLSON, D. H. 1960. A brief review of classifications in the Araceae. *Baileya* 8: 62–67.
- NICOLSON, D. H. 1987. History of aroid systematics. *Aroideana* 10: 23–30.
- POSADA, D., AND K. A. CRANDALL. 1998. Modeltest: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics (Oxford, England)* 14: 817–818.
- REEVES, J. H. 1992. Heterogeneity in the substitution process of amino acid sites of proteins coded for by mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution* 35: 17–31.

- RENNER, S. S., AND L.-B. ZHANG. 2004. Biogeography of the *Pistia* clade (Araceae): Based on chloroplast and mitochondrial DNA sequences and Bayesian divergence time inference. *Systematic Biology* 53: 422–432.
- RENNER, S. S., L.-B. ZHANG, AND J. MURATA. 2004. A chloroplast phylogeny of *Arisaema* (Araceae) illustrates Tertiary floristic links between Asia, North America, and East Africa. *American Journal of Botany* 91: 881–888.
- RONQUIST, F., J. P. HUELSENBECK, AND P. VAN DER MARK. 2005. MrBayes 3.1 manual, draft 5/17/2005. Program documentation and manual. Website <http://morphbank.ebc.uu.se/mrbayes/> [accessed 17 May 2005].
- ROTHWELL, G. W., M. R. VAN ATTA, H. W. BALLARD JR., AND R. A. STOCKEY. 2004. Molecular phylogenetic relationships among Lemnaceae and Araceae using the chloroplast *trnL-trnF* spacer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 378–385.
- RUDALL, P. J., AND C. A. FURNESS. 1997. Systematics of *Acorus*: Ovule and anther. *International Journal of Plant Sciences* 158: 640–651.
- SCHOTT, H. W. 1860. *Prodromus systematis aroidearum*. Congregationis Mechitharisticae, Vienna, Austria.
- SIMMONS, M. P. 2004. Independence of alignment and tree search. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 874–879.
- SIMMONS, M. P., AND H. OCHOTERENA. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49: 369–381.
- SOLTIS, D. E., M. W. MORT, P. S. SOLTIS, C. HIBSCH-JETTER, E. A. ZIMMER, AND D. MORGAN. 1999. Phylogenetic relationships of the enigmatic angiosperm family Podostemaceae inferred from 18S rDNA and *rbcL* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11: 261–272.
- SOLTIS, D. E., AND P. S. SOLTIS. 2004. The origin and diversification of angiosperms. *American Journal of Botany* 91: 1614–1626
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS, M. W. CHASE, M. W. MORT, D. C. ALBACH, M. ZANIS, V. SAVOLAINEN, W. H. HAHN, S. B. HOOT, M. F. FAY, M. AXTELL, S. M. SWENSEN, L. M. PRICE, M. J. KRESS, K. C. NIXON, AND J. A. FARRIS. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381–461.
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS, P. K. ENDRESS, AND M. W. CHASE. 2005. *Phylogeny and evolution of angiosperms*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- STEELE, K. P., AND R. VILGALYS. 1994. Phylogenetic analysis of Polemoniaceae using nucleotide sequences of the plastid gene *matK*. *Systematic Botany* 19: 126–142.
- STOCKEY, R. A., G. L. HOFFMAN, AND G. W. ROTHWELL. 1997. The fossil monocot *Limnobiophyllum scutatum*: Resolving the phylogeny of Lemnaceae. *American Journal of Botany* 84: 355–368.

- SUN, H., W. MCLEWIN, AND M. F. FAY. 2001. Molecular phylogeny of *Helleborus* (Ranunculaceae), with an emphasis on the east Asian–Mediterranean disjunction. *Taxon* 50: 1001–1018
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*: *Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)*, version 4.0b. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- TABERLET, P., L. GIELLY, G. PAUTOU, AND J. BOUVET. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109.
- TAKHTAJAN, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York, USA.
- TAM, S.-M., P. C. BOYCE, T. M. UPSON, D. BARABÉ, A. BRUNEAU, F. FOREST, AND J. S. PARKER. 2004. Intergeneric and infrafamilial phylogeny of subfamily Monsteroideae (Araceae) revealed by chloroplast *trnL-trnF* sequences. *American Journal of Botany* 91: 490–498.
- THOMPSON, J. D., D. G. HIGGINS, AND R. J. GIBSON. 1994. Clustal W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673–4680.
- WILDE, V., Z. KVAČEK, AND J. BOGNER. 2005. Fossil leaves of the Araceae from the European Eocene and notes on other aroid fossils. *International Journal of Plant Sciences* 166: 157–183.
- YANG, Z. 1993. Maximum-likelihood estimation of phylogeny from DNA sequences when substitution rates differ over sites. *Molecular Biology and Evolution* 10: 1396–1401.
- YANG, Z., AND B. RANNALA. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: A Markov chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution* 14: 717–724.

Appendix 1. Voucher information and GenBank accession numbers for taxa used in this study. Herbarium acronyms or botanical gardens: Bot. Gard. Osaka City Univ. = Botanical Garden Osaka City University, Osaka, Japan; CHRB = Rutgers University-Cook College, New Brunswick, New Jersey, USA; CONN = University of Connecticut, Storrs, Connecticut, USA; K = Royal Botanic Gardens, Kew, UK; L = Herbarium Nederland, Leiden University branch, Leiden, Netherlands; M = Botanische Staatssammlung München, Munich, Germany; MEXU = Herbario Nacional de México, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Distrito Federal, Mexico; MO = Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri, USA; MT = Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada; NCU = University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina, USA; SING = Singapore Botanic Gardens, Singapore, Singapore; UPS = Uppsala University, Uppsala, Sweden; — = not available.

FAMILY. *Species*, *Voucher* (Herbarium), GenBank accessions (+ = sequenced as two separate fragments): *rbcL*, *matK-trnK*, *trnL-F*.

ACORACEAE. *Acorus calamus* L., *French 232* (CHRB), M91625, —, —; *A. calamus*, L. *Tamura & Yamshita 6008* (Bot. Gard. Osaka City Univ.), —, AB040154, —; *A. calamus* L., *Joly 226* (MT), —, —, AY054741.

ALISMATACEAE. *Alisma canaliculatum* A. Braun & C. D. Bouché, *Tamura & Fuse 10018* (Bot. Gard. Osaka City Univ.), —, AB040179, —; *A. plantago-aquatica* L., *Les s.n.* (CONN), L08759, —, —; *A. plantago aquatica* L., *Chase 11275* (K), —, —, AM932372 + AM933368,

ARACEAE. *Aglaodorum griffithii* (Schott) Schott, *Bogner 1767* (M), AM905758, AM920580, AM932318 + AM933314. *Aglaonema modestum* Schott ex Engl., *Chase 10671* (K), AM905757, AM920579, —; *A. modestum* Schott ex Engl., *Barabé & Chantha 86* (MT), —, —, AY054700. *Alloschemone occidentalis* (Poepp.) Engl. & K.Krause, *Chase 9996* (K), AM905744, AM920566, AM932310 + AM933306. *Alocasia odora* (Roxb.) K.Koch., *Chase 10674* (K), AM905802, AM920624, —; *A. odora* (Roxb.) K.Koch., *Barabé & Chantha 93* (MT), —, —, AY054705. *Ambrosina basii* L., *Chase 12339* (K), AM905798, AM920620, AM932348 + AM933344. *Amorphophallus hottae* Bogner & Hett., *Lam s.n.* (L), AM905785, AM920607, —; *A. paeoniifolius* (Dennst.) Nicolson, *Barabé & Chantha 98* (MT), —, —, AY054703. *Amydrium humile* Schott, *Chase 9974* (K), AM905745, AM920567, —; *A. zippelianum* (Schott) Nicolson, *Barabé & Chantha 99* (MT), —, —, AY054735. *Anadendrum* sp., *Chase 9985* (K), AM905740, AM920547, AM932308 + AM933304. *Anaphyllopsis americana* (Engl.) A.Hay, *Chase 11914* (K), AM905753, AM920575, —; *A. americana* (Engl.) A.Hay, *Barabé 83* (MT), —, —, AY054726. *Anchomanes difformis* (Blume) Engl., *Chase 10687* (K), AM905761, AM920583, —; *A. difformis* (Blume) Engl., *Barabé 155* (MT), —, —, AY054711. *Anthurium acaule* (Jacq.) Shott, *Chase 10884* (K), AM905735, AM920557, —; *A. jenmanii* Engl., *Barabé & Chantha 92* (MT), —, —, AY054730. *Anubias barteri* Schott, *Chase 10997* (K), AM905756, AM920578, —; *A. barteri* Schott, *Barabé & Chantha 90* (MT), —, —, AY054710. *Aridarum nicholsonii* Bogner, *Bogner 2835* (M), AM905784, AM920606, AM932337 + AM933334. *Ariopsis peltata* J.Grah., *Chase 11913* (K), AM905804, AM920626, AM932352 + AM933348. *Arisaema franchetianum* Engl., *Chase 10478* (K), AM905806, AM920628, AM932354 + AM933350. *Arisarum vulgare* O.Targ-Tozz, *Chase 10992* (K), AM905797, AM920619, AM932347 + AM933343. *Arophyton buchettii* Bogner, *Bogner 207* (M), AM905820, AM920642, AM932367 + AF521870. *Arum hygrophilum* Boiss., *Chase 10990* (K), AM905809, AM920631, AM932296 + AM933353. *Asterostigma pavonii* Schott, *Sizemore 95-062B* (L), AM905768, AM920590, AM932325 + AM933321.

Biarum tenuifolium (L.) Schott, *Chase 282* (K), AM905810, AM920632, AM932357 + AM933354. *Bognera recondita* (Madison) Mayo & Nicolson, *Bogner 1995* (M), AM905765, AM920587, AM932322 + AM933318. *Bucephalandra motleyana* Schott, *Tomey s.n.* (M), AM905822, AM920644, AM932369 + AM933365.

Caladium bicolor (Aiton) Vent., *Barabé & Chantha 96* (MT), —, —, AY054708; *C. lindenii* (André) Madison, *Chase 10670* (K), AM905788, AM920610, —. *Calla palustris* L., *Chase 11802* (K), AM905819, AM920641, AM932366 + AM933363. *Calloopsis volkensii* Engl., *Chase 10668* (K), AM905773, AM920595, AM932330 + AM933325. *Carlephyton glaucophyllum* Bogner, *Mangelsdorff 124* (M), AM905821, AM920643, AM932368 + AM933364. *Cercestis mirabilis* (N.E.Br.) Bogner, *Chase 11772* (K), AM905817, AM920639, AM932364 + AM933361. *Chlorospatha* sp., *Chase 11912* (K), AM905791, AM920613, AM932341 + AM933339. *Colletogyne perrieri* Buchet, *Pronk s.n.* (M), AM905823, AM920645, AM932370 + AM933366. *Colocasia esculenta* (L.) Schott, *Chase 10669* (K), AM905800, AM920622, AM932349 + AM933345. *Cryptocoryne lingua* Becc. ex Engl., *Chase 10998* (K), AM905779, AM920601, — + AM933329. *Culcasia liberica* N.E.Br., *Chase 11777* (K), AM905816, AM920638, AM932363 + AM933360. *Cyrtosperma macrotum* Engl. *Chase 11771* (K), AM905750, AM920572, AM932313 + AM933309.

Dieffenbachia aglaonemifolia Engl., *Chase 10678* (K), AM905764, AM920586, —; *D. pittieri* Engl. & K.Krause, *Barabé & Chantha 88* (MT), —, —, AY054714. *Dracontium polyphyllum* L., *Chase 10688* (K), AM905747, AM920569, —; *D. polyphyllum* L., *Barabé 50* (MT), —, —, AY054727. *Dracontioides desciscens* Engl., *Chase 11916* (K), AM905754, AM920576, AM932316 + AM933312. *Dracunulus vulgaris* Schott, *Chase 11760* (K), AM905812, AM920634, AM932359 + AM933356.

Epipremnum falcifolium Engl., *Barabé & Turcotte 100* (MT), —, —, AY054732; *E. pinnatum* (L.) Engl., *Chase 9977* (K), AM905746, AM920568, —. *Eminium spiculatum* (Blume) Kuntze, *Chase 11806* (K), AM905813, AM920635, AM932360 + AM933357.

Filarum manserichense Nicolson, *Sizemore 1996-001* (L), AM905795, AM920617, AM932345 + AM933342.

Gearum brasiliense N.E.Br., *Chase 10693* (K), AM905763, AM920585, AM932321 + AM933317. *Gonatopus angustus* N.E.Br., *Chase 10675* (K), AM905777, AM920599, AM932333 + AM933328. *Gorgonidium* sp., *Cultivated* (L), AM905767, AM920589, AM932324 + AM933320. *Gymnostachys anceps* R.Brown, *Chase 9473* (K), AM905727, AM920548, AM932297 + AM933293.

Hapaline benthamiana Schott, *Chase 10676* (K), AM905787, AM920609, AM932339 + AM933336. *Helicodiceros muscivorus* (L. f.) Engl., *Chase 11759* (K), AM905811, AM920633, AM932358 + AM933355. *Heteropsis oblongifolia* Kunth, *Ramírez 11848* (L), AM905737, AM920560, —; *Heteropsis* sp., *Barabé, Forest & Gibernau 147* (MT), —, —, AY054739. *Homalomena magna* A. Hay, *Chase 10691* (K), AM905774, AM920596, —; *Homalomena* sp., *Barabé 151* (MT), —, —, AY054724. *Holochlamys beccarii* (Engl.) Engl., *Chase 10677* (K), AM905736, AM920558, AM932306 + AM933302.

Jasarum steyermarkii G.S.Buting, *Berry 5531* (MO), AM905792, AM920614, AM932342 + AM933339.

Lagenandra ovata Thwaites, *Chase 10991* (K), AM905780, AM920602, — + AM933330. *Landoltia punctata* (G. Mey) Les & D.J.Crawford, *Landolt 7248* (—), AY034223, AY034185 + AY034301, —; *L. punctata* (G. Mey) Les & D.J.Crawford, *Chase 14451* (K), —, —, AM932301 + AM933297. *Lasia spinosa* (L.) Thwaites, *Chase 11779* (K), AM905749, AM920571, AM932312 + AM933308. *Lasimorpha senegalensis* Shott, *Bogner s.n.* (M), AM905755, AM920577, AM932317 + AM933313. *Lemna minor* L., *Chase 11761* (K), AM905730, AM920552, AM932299 + AM933295. *Lysichiton americanus* Hultén & H.St.John, *Chase 11748* (K), AM905728, AM920549, —; *L. camtschatcense* (L.) Schoott, *Barabé 153* (MT), —, —, AY054740.

Mangonia tweediana Schott, *Bogner 2376* (L), AM905766, AM920588, AM932323 + AM933319. *Monstera adansonii* Schott, *Chase 9980* (K), AM905743, AM920565, —; *M. adansonii* Schott, *Barabé & Chantha 94* (MT), —, —, AY054734. *Montrichardia arborescens* (L.), Schott, *Cultivated* (SING), AM905818, AM920640, AM932365 + AM933362.

Nephtytis afzellii Schott, *Chase 10689* (K), AM905759, AM920581, —; *N. afzellii* Schott, *Barabé & Chantha 95* (MT), —, —, AY054702.

Orontium aquaticum L., *Qui* 97112 (NCU), AM905729, AM920550, AM932298 + AM933294.

Pedicellarum paiei M.Hotta, *Bogner* 2196 (M), AM905733, AM920555, AM932304 + AM933300. *Peltandra virginica* (L.) Raf., *Chase* 11770 (K), AM905815, AM920637, AM932362 + AM933359. *Philodendron deltoideum* Poepp. & Endl., *Chase* 10891 (K), AM905775, AM920597, AM932331 + AM933326. *Phymatarum borneense* M.Hotta, *Chase* 10979 (K), AM905783, AM920605, AM932336 + AM933333. *Pinellia pedatisecta* Schott, *Chase* 11752 (K), AM905807, AM920629, AM932355 + AM933351. *Piptospatha ridleyi* N.E.Br., *Chase* 10680 (K), AM905781, AM920603, AM932334 + AM933331. *Pistia stratiotes* L., *Chase* 10996 (K), AM905799, AM920621, —; *P. stratiotes* L., *Barabé* 153 (MT), —, —, AY054706. *Podolasia stipitata* N.E.Br., *Chase* 11915 (K), AM905752, AM920574, AM932315 + AM933311. *Pothoidium lobbianum* Schott, *Bogner* 1272 (M), AM905734, AM920556, AM932305 + AM933301. *Pothos scandens* D.Don, *Chase* 9989 (K), AM905732, AM920554, —; *P. scandens* D.Don, *Barabé & Lavoie* 157, —, —, AY054731. *Protarum sechellarum* Engl., *Bogner s.n.* (M), AM905805, AM920627, AM932353 + AM933349. *Pseudodracontium lacourii* (Linden & Andre) N.E.Br., *Chase* 10681 (K), AM905786, AM920608, AM932338 + AM933335. *Pseudohydrosme gabunensis* Engl., *Wieringa* 3308 (L), AM905760, AM920582, AM932319 + AM933315. *Pycnospatha arietina* Thorel ex Gagnep., *Sizemore s n.* (L), AM905751, AM920573, AM932314 + AM933310.

Raphidophora africana N.E.Br., *Barabé & Turcotte* 110 (MT), —, —, AY054736; *R. crassifolia* Aldewer., *Chase* 7398 (K), AM905741, AM920563, —. *Remusatia vivipara* (Roxb.) Schott, *Chase* 11775 (K), AM905803, AM920625, AM932351 + AM933347. *Rhodospatha oblongata* Poepp. & Endl., *Croat* 53888 (MO), AM905739, AM920562, AM932307 + AM933303.

Scaphispatha gracilis Brongn. ex Shott, *Gonçalves* 172 (MO), AM905793, AM920615, AM932343 + AM933340. *Schismatoglottis trifasiata* Engl., *Chase* 10692 (K), AM905782, AM920604, AM932335 + AM933332. *Scindapsus heredaceus* Schott, *Chase* 9986 (K), AM905742, AM920564, AM932309 + AM933305. *Spathantheum intermedium* Bogner, *Chase* 11776 (K), AM905769, AM920591, AM932326 + AM933322. *Spathicarpa hastifolia* Hook, *Chase* 10995 (K), AM905772, AM920594, AM932329 + AM933324. *Spathiphyllum wallisii* Hort, *Chase* 210 (NCU), AJ235807, AM920559, —; *S. wallisii* Hort, *Barabé & Turcotte* 105 (MT), —, —, AY054738. *Spirodela polirhiza* (L.) Schleid., *Chase* 11096 (K), AM905731, AM920553, AM932300 + AM933296. *Stenospermation popayanense* Schott, *Barabé & Lavoie* 159 (MT), —, —, AY054737; *S. ulei* K.Krause, *Chase* 9987 (K), AM905738, AM920561, —. *Stuednera colocasiifolia* K.Koch, *Chase* 10682 (K), AM905801, AM920623, AM932350 + AM933346. *Stylochaeton bogneri* Mayo, *Chase* 10685 (K), AM905776, AM920598, AM932332 + AM933327. *Symplocarpus foetidus* (L.) Nuttall, *French* 219 (CHRB), L10247, —, —; *S. foetidus* (L.) Nuttall, *Chase* 11749 (K), —, AM920551, —; *S. foetidus* (L.) Nuttall, *Barabé* 154 (MT), —, —, AY054741. *Synandropadix vermitoxicus* (Griseb.) Engl., *Chase* 11774 (K), AM905771, AM920593, AM932328 + AM933292. *Syngonium auritum* (L.) Schott, *Chase* 10994 (K), AM905789, AM920611, AM932340 + AM933337.

Taccarum weddelianum Brongn. ex Schott, *Hennipman* 8315 (L), AM905770, AM920592, AM932327 + AM933323. *Thyphonium blumei* Nicolson & Sivad., *Chase* 10694 (K), AM905808, AM920630, —; *T. giganteum*

Engl., *Chase 11803* (K), —, —, AM932356 + AM933352. *Thyphonodorum lindleyanum* Schott, *Chase 11780* (K), AM905814, AM920636, AM932361 + AM933358.

Ulearum sagittatum Engl., *Chase 10695* (K), AM905794, AM920616, AM932344 + AM933341. *Urospatha saggitifolia* (Rudge) Schott, *Chase 11773* (K), AM905748, AM920570, AM932311 + AM933307.

Wolffia columbiana H.Karts, *Landolt 7467* (—), AY034255, AY034217 + AY034333, —; *W. columbiana* H.Karts, *Chase 14447* (K), —, —, AM932303 + AM933299. *Wolffiella oblonga* Hegelm., *Landolt 8984* (—), AY034242, AY034204 + AY034320, —; *W. oblonga* Hegelm., *Chase 14359* (K), —, —, AM932302 + AM933298.

Xanthosoma helleborifolium (Jacq.) Schott, *Chase 10683* (K), AM905790, AM920612, —; *Xanthosoma* sp., *Barabé & Turcotte 107* (MT), —, —, AY054709.

Zamioculcas zamiifolia (Lodd.) Engl., *Chase 10686* (K), AM905778, AM920600, —; *Z. zamiifolia* (Lodd.) Engl., *Barabé & Chantha 84* (MT), —, —, AY054725. *Zantheschia albomaculata* (Hook. f.) Bail, *Chase 11758* (K), AM905762, AM920584, AM932320 + AM933316. *Zomicarpella amazonica* Bogner, *Bogner 1985* (M), AM905796, AM920618, AM932346 + —.

CHLORANTHACEAE. *Hedyosmum mexicanum* C.Cordem., *Salazar s.n.* (MEXU), AM905824, AM920646, AM932371 + AM933367.

JUNCAGINACEAE. *Triglochin maritima* L., *Less s.n.* (CONN), U80714, —, —; *T. maritima* L., *Chase 8279* (K), —, AM920647, AM932373 + AM933369.

MAGNOLIACEAE. *Magnolia macrophylla* Michx., BG 790346 (MO), —, —, AF040680; *M. pseudokobus* Abe & Akasawa, *Tamura 10015* (Bot. Gard. Osaka City Univ.), —, AB040152, —; *M. umbrella* L., — (—), AF206791, —, —.

PIPERACEAE. *Piper mullesua* Buch.-Ham., — (—), —, —, AY032651; *P. nigrum* L., *Tamura & Fuse s.n.* (Bot. Gard. Osaka City Univ.), —, AB040153, —; *P. betle* L., *Qiu 91048* (NCU), L12660, —, —.

TOFIELDIACEAE. *Tofieldia pusilla* Pers., *Lundqvist 12935* (UPS), AJ286562, —, —; *T. pusilla* Pers., *Chase 1851* (K), —, AM920648, AM932374 + AM933370

TABLE 1. Summary of characteristics for the data sets analyzed in this study (separate analyses not discussed in the text are available as Appendices S1–S5; see Supplemental Data with the online version of this article).

Data set	No. of aligned characters	No. (%) of variable /informative characters	No. of shortest trees	Tree length	CI/RI
<i>rbcL</i>	1391	467 (33.6)/328 (23.6)	360	1465	0.42/0.69
<i>matK</i>	1706	1021 (59.9)/717 (42.3)	11 c 460	3009	0.51/0.71
3' portion of the <i>trnK</i> intron	296	173 (58.5)/115 (38.9)	8260	431	0.60/0.79
<i>trnL</i> intron	1006	371 (36.9)/219 (21.8)	17 c 760	869	0.61/0.73
<i>trnL-trnF</i> IGS	745	431 (57.9)/298 (40.0)	4180	1155	0.55/0.77
All data sets combined	5188	2480 (47.8)/1683 (32.4)	1105	7144	0.50/0.71

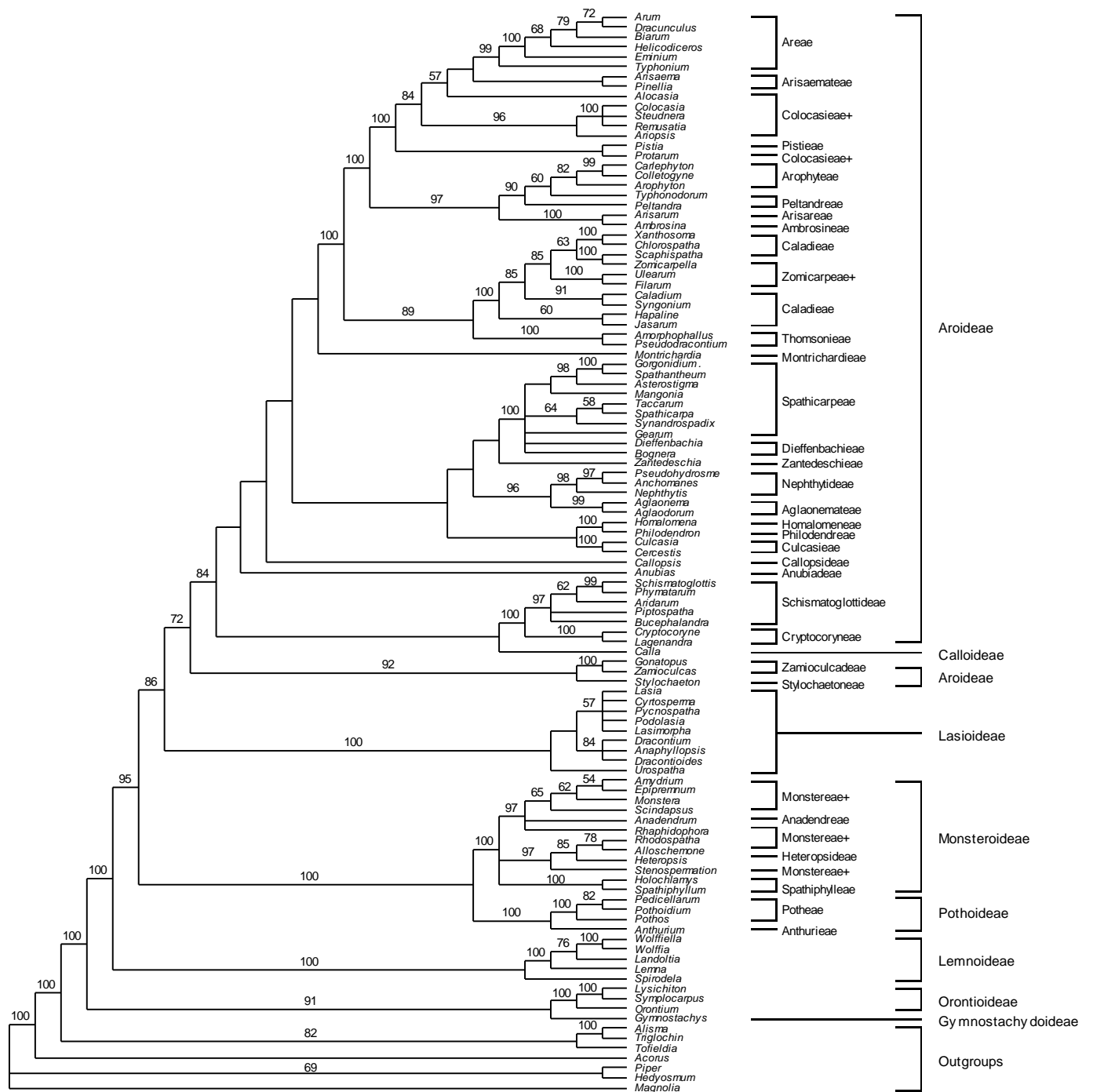


Fig. 1. Strict consensus of 1105 trees from the combined parsimony analysis (length = 7144 steps, CI = 0.50, RI = 0.71). Bootstrap percentages >50 are indicated above the branches. Bars indicate the subfamilies and tribes recognized by Mayo et al. (1997). + = non-monophyletic tribes in the classification of Mayo et al. (1997).

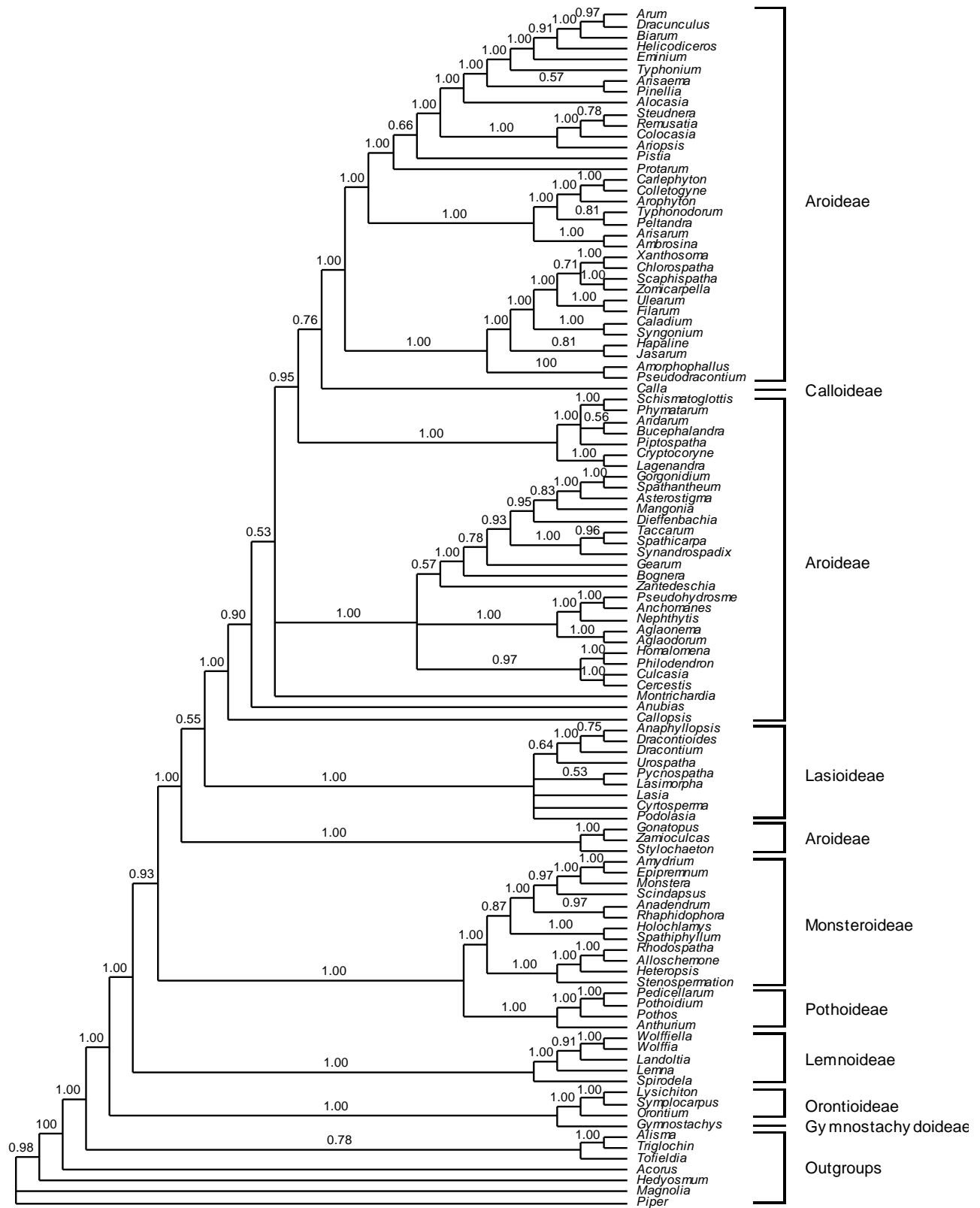


Fig. 2. Bayesian summary tree from analysis of all regions combined. Numbers above branches are posterior probabilities. Bars indicate subfamilies recognized by Mayo et al. (1997)

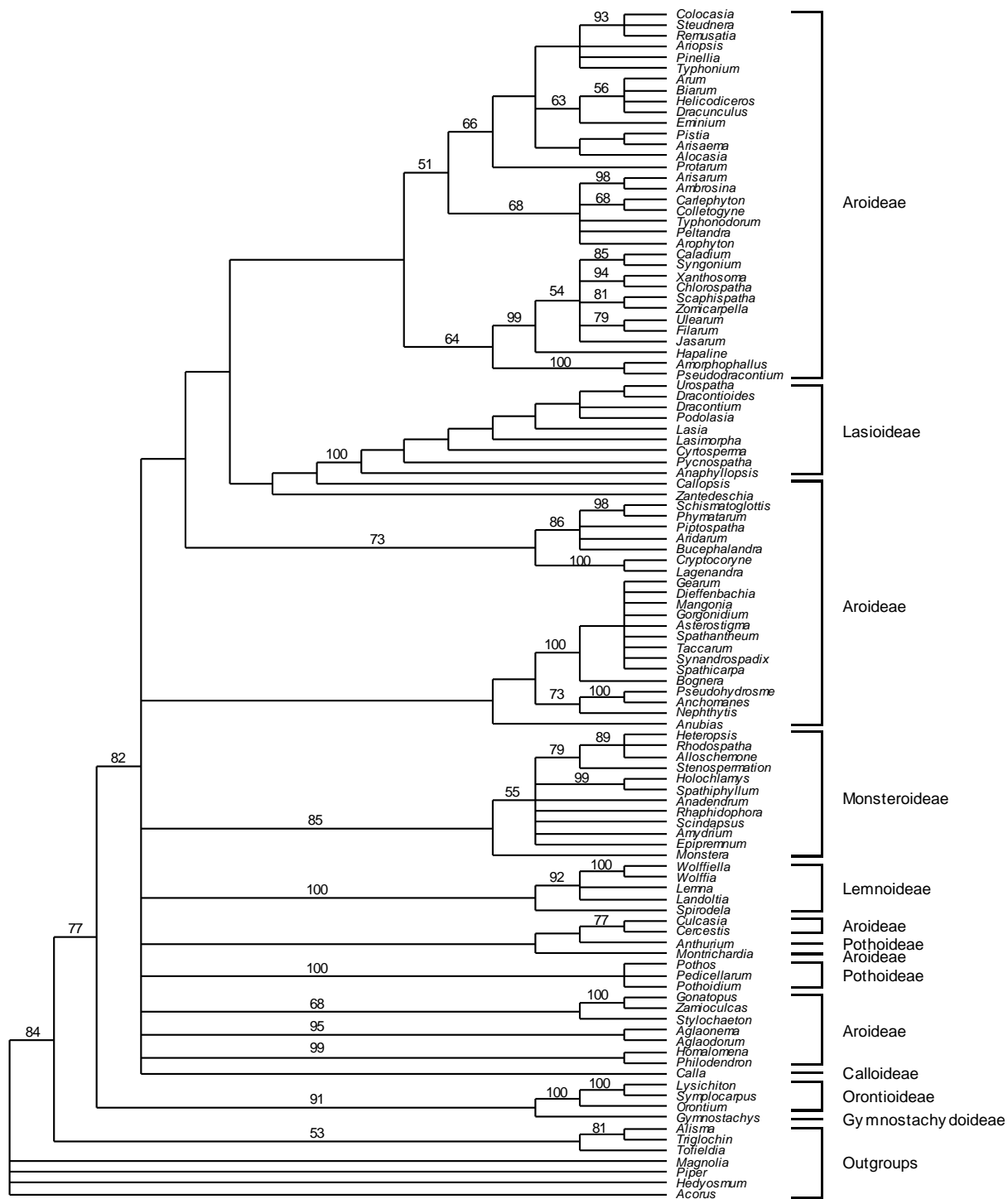


Fig. 3. CABRERA, LIDIA I., GERARDO A. SALAZAR, MARK W. CHASE, SIMON J. MAYO, JOSEF BOGNER, AND PATRICIA DÁVILA. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA. *American Journal of Botany* 95(9): 1053-1165. Data supplement S1 –Page 1. Strict consensus of 360 trees from the parsimony analysis of *rbcL* (length = 1495 steps, CI = 0.42, RI = 0.69). Bootstrap percentages >50 are indicated above the branches. Bars indicate the subfamilies recognized by Mayo et al. (1997).

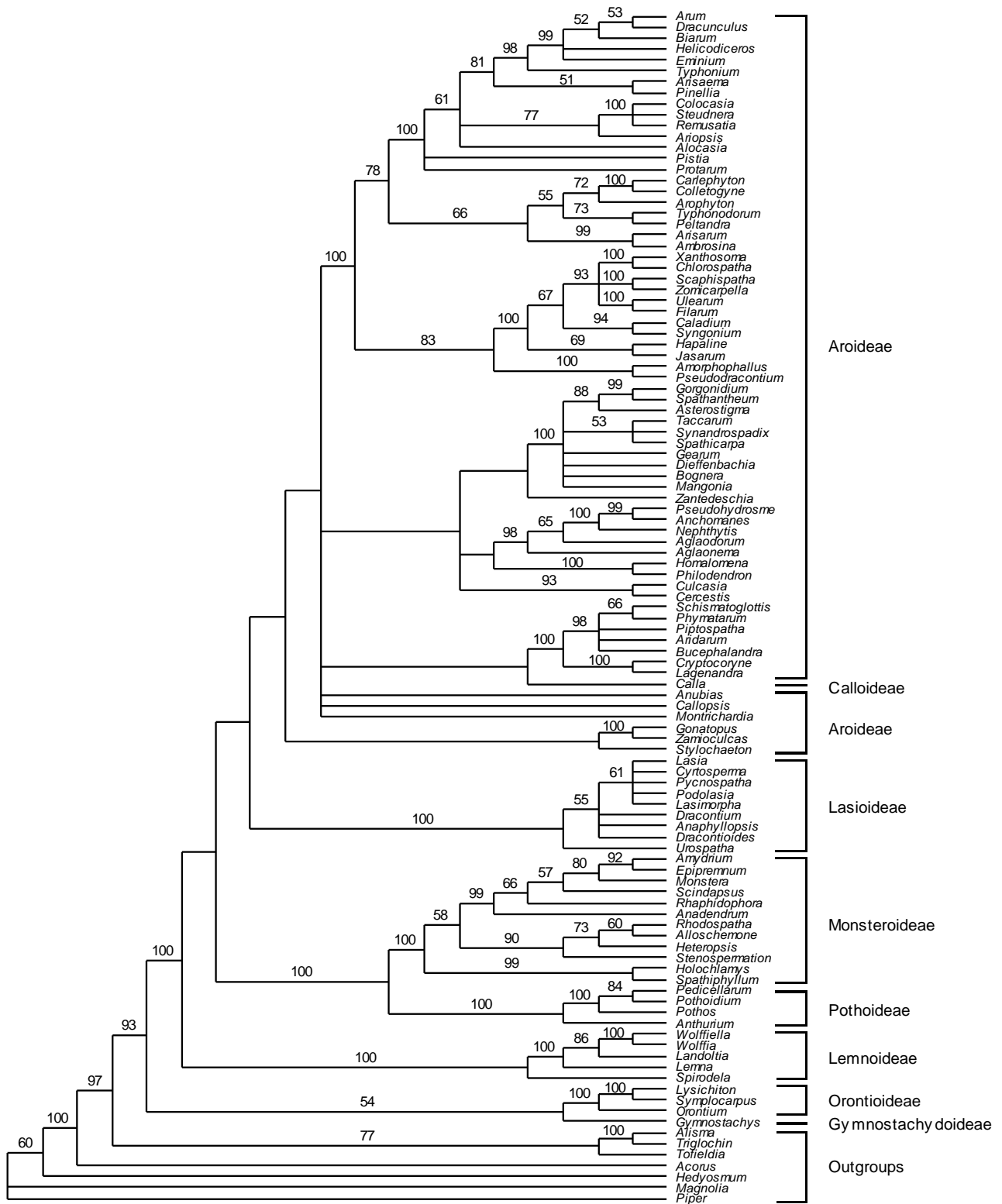


Fig. 4. CABRERA, LIDIA I., GERARDO A. SALAZAR, MARK W. CHASE, SIMON J. MAYO, JOSEF BOGNER, AND PATRICIA DÁVILA. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA. *American Journal of Botany* 95(9): 1053-1165. Data supplement S2 –Page 1. Strict consensus of 11 460 trees from the parsimony analysis of *matK* (length = 3009 steps, CI = 0.51, RI = 0.71). Bootstrap percentages >50 are indicated above the branches. Bars indicate the subfamilies recognized by Mayo et al. (1997).

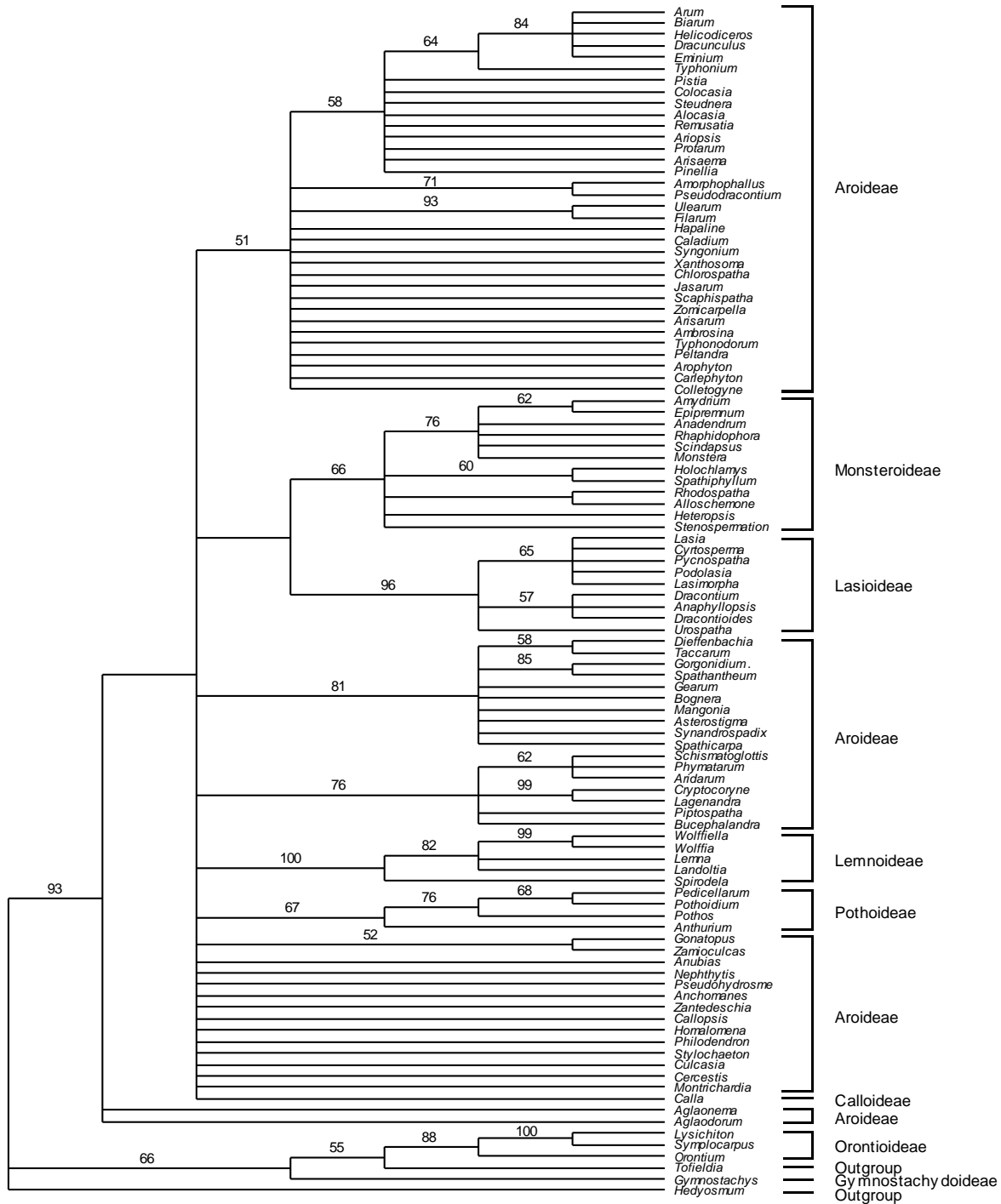


Fig. 5. CABRERA, LIDIA I., GERARDO A. SALAZAR, MARK W. CHASE, SIMON J. MAYO, JOSEF BOGNER, AND PATRICIA DÁVILA. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA. *American Journal of Botany* 95(9): 1053-1165. Data supplement S3 –Page 1. Strict consensus of 8260 trees from the parsimony analysis of the 3' portion of the *trnK* intron (length = 431 steps, CI = 0.60, RI = 0.79). Bootstrap percentages >50 are indicated above the branches. Bars indicate the subfamilies recognized by Mayo et al. (1997). *Magnolia*, *Piper*, *Acorus*, *Alisma*, and *Triglochin* excluded because of unavailability of sequences for this region.

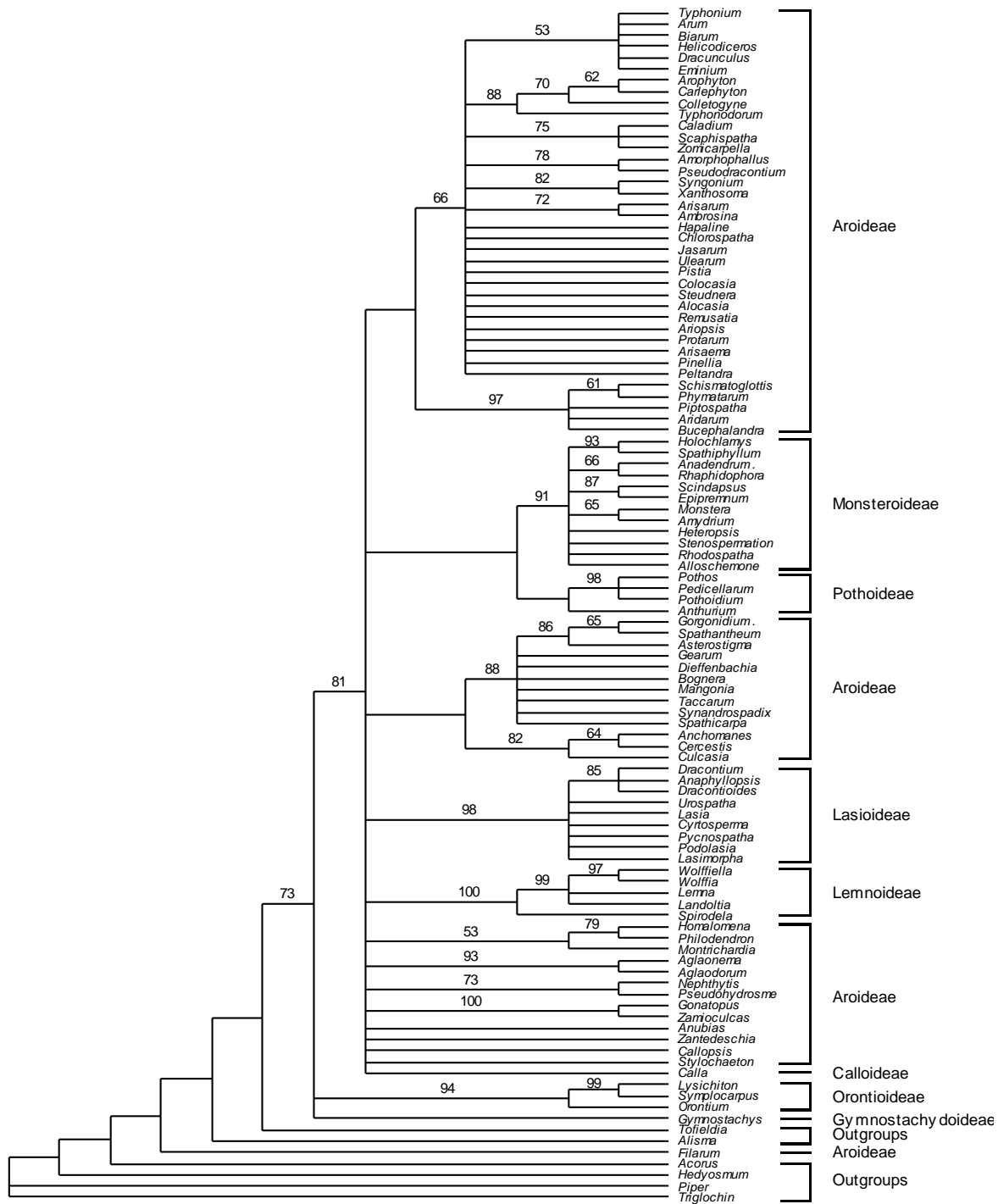


Fig. 6 CABRERA, LIDIA I., GERARDO A. SALAZAR, MARK W. CHASE, SIMON J. MAYO, JOSEF BOGNER, AND PATRICIA DÁVILA. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA. *American Journal of Botany* 95(9): 1053-1165. Data supplement S4 –Page 1. Strict consensus of 17 760 trees from the parsimony analysis of the *trnL* intron (length = 869 steps, CI = 0.61, RI = 0.73). Bootstrap percentages >50 are indicated above the branches. Bars indicate the subfamilies recognized by Mayo et al. (1997). *Magnolia*, *Lagenandra*, and *Cryptocoryne* excluded because of unavailability of sequences for this region.

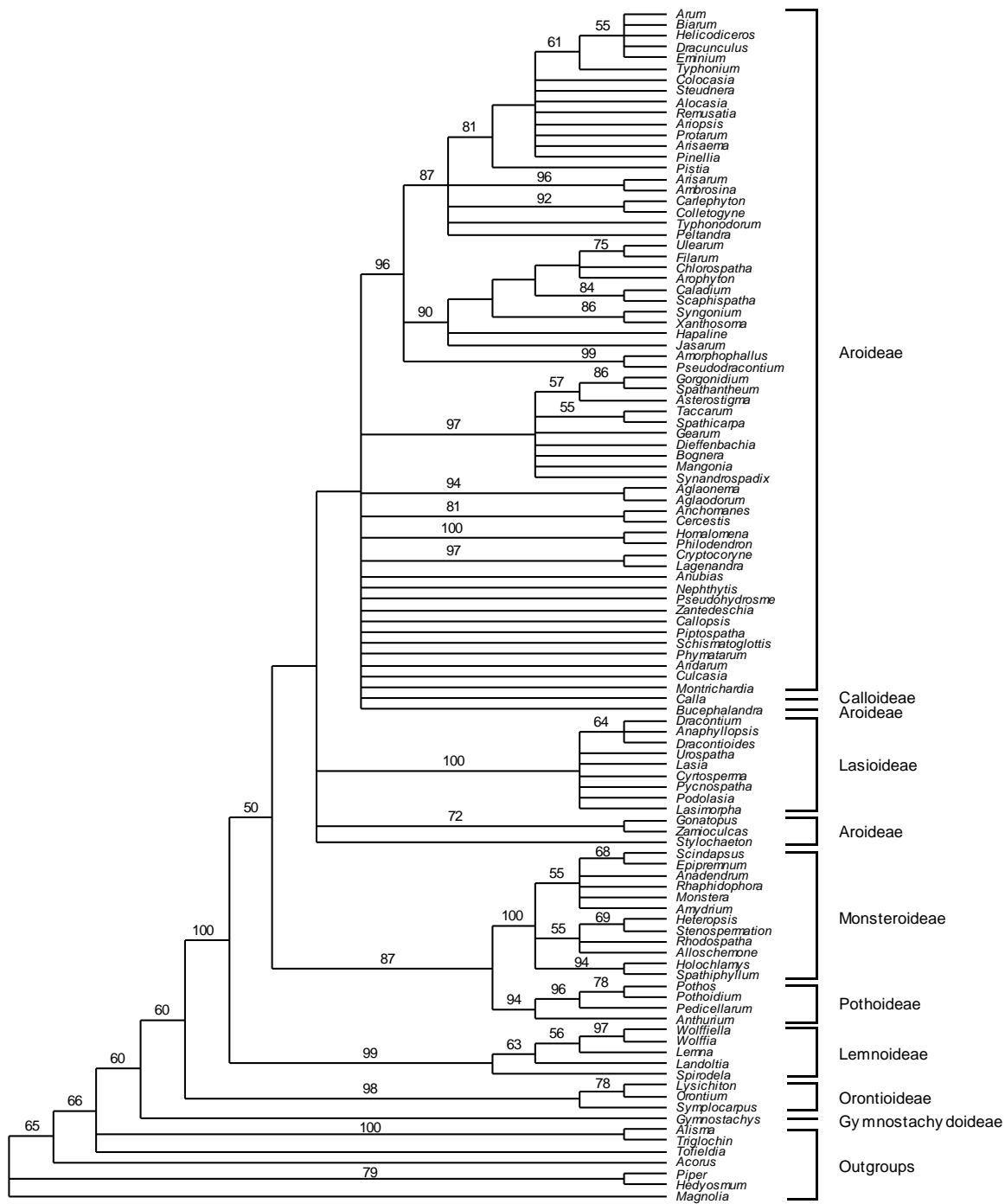


Fig. 7. CABRERA, LIDIA I., GERARDO A. SALAZAR, MARK W. CHASE, SIMON J. MAYO, JOSEF BOGNER, AND PATRICIA DÁVILA. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA. *American Journal of Botany* 95(9): 1053-1165. Data supplement S5 –Page 1. Strict consensus of 4180 trees from the parsimony analysis of *trnL-trnF* IGS (length = 1155 steps, CI = 0.55, RI = 0.77). Bootstrap percentages >50 are indicated above the branches. Bars indicate the subfamilies recognized by Mayo et al. (1997). *Zomicarpella* excluded because of unavailability of sequences for this region.

CAPÍTULO II

EVOLUCIÓN DE SEIS CARACTERES ANATÓMICOS, VEGETATIVOS Y REPRODUCTIVOS, Y ASPECTOS DE LA DIVERSIFICACIÓN DE LA FAMILIA ARACEAE

RESUMEN

Las Araceae son un grupo de plantas con una gran diversidad morfológica y de hábitos. Con base en los resultados del análisis filogenético bajo máxima parsimonia de las regiones de plastidios (genes *matK*, *rbcL*, intrónes de 3' *trnK*, *trnL* y espaciador intergénico entre *trnL-trnF*), se incluyeron 109 taxa (102 aráceas y siete grupos externos) y se trazaron los caracteres anatómicos (tipo de colénquima y tipo de laticíferos), vegetativos (tipo de tallo) y reproductivos (flores bisexuales y unisexuales, distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice y tipo de espata), con el propósito de entender la evolución y trascendencia biológica de los mismos. La evidencia anatómica, vegetativa y reproductiva sugiere que en las Araceae se han presentado diversos episodios en su evolución que les han permitido colonizar diferentes hábitats, lo cual se ve reflejado en los diferentes estados de carácter del tallo, colénquima y laticíferos, así como en la especialización de las estructuras reproductivas relacionada con la biología de la polinización.

INTRODUCCIÓN

La mayor diversidad de especies de aráceas se encuentra en las zonas tropicales (Boyce, 1995), especialmente en el trópico americano (Croat, 1992; Bown, 2000). Estas especies habitan principalmente en los bosques tropicales húmedos (e.g. *Monstera*, *Pothos*), donde existe una gran disponibilidad de agua y alta humedad atmosférica. Sin embargo, también se les encuentra en las regiones frías y secas (e.g. *Arisaema*), aunque ahí son escasas (Mayo et al., 1997; Bown 2000). Se desarrollan desde el nivel del mar (e.g. *Orontium aquaticum*), hasta los 4400-4500 msnm (e.g. *Arisaema flavum*, *A. jacquemontii*, *A. lobatum*).

Este grupo de plantas presenta la mayor diversidad de hábitos dentro de las monocotiledóneas, y se concentra en las especies que habitan el trópico (Mayo et al., 1997). Dentro de la variedad de hábitos que poseen, se incluyen a las epífitas (e.g. *Anthurium*), hemiepífitas (e.g. *Philodendron*), geofítas (e.g. *Arum*), litofítas (e.g. *Anthurium*), helófitas (e.g. *Mangonia*), reofítas (e.g. *Anubias*), acuáticas sumergidas (e.g. *Jasarum*) y acuáticas libres flotadoras (e.g. *Pistia*).

También presentan una gran diversidad morfológica y estructural. En particular, destacan las diferentes expresiones del colénquima, laticíferos, tallos, flores y espatas.

El colénquima es un tejido vivo constituido por un sólo tipo celular, cuyas células son más o menos alargadas, con una pared primaria gruesa, no uniforme, no lignificada y plástica (Esau, 1965; Mauseth, 1988). El colénquima es considerado como un tejido mecánico especializado (Mauseth, 1988; Dickison, 2000). La estructura y arreglo de las células del colénquima parece indicar que su función primaria es de apoyo (Esau, 1965). Las células del colénquima se localizan, en la mayoría de las especies de Araceae, en la subepidermis o a unas pocas capas de distancia de la epidermis tanto en el tallo, como en la hoja (pecíolo y lámina). De acuerdo con Keating (2002) (Fig. 8), este tejido puede formar una banda (Fig. 8B) interrumpida en ocasiones por células corticales (Fig. 8Bi). También puede formar cordones que se ubican entre los haces vasculares (Fig. 8Sb) o estar asociado a estos haces (Fig. 8Sv).

Por otra parte, los laticíferos son células o grupos de células fusionadas, que forman un sistema que se encuentra en los diferentes tejidos de la planta. En su interior se presenta un líquido lechoso o de color amarillo, naranja, rojo, verde o azul, que es denominado látex (Esau, 1965; Judd et al., 2002). El látex está constituido por una gran variedad de compuestos, tales como ácidos orgánicos, alcaloides, carbohidratos, esteroides, grasas, taninos, sales y mucílagos, que pueden estar en solución o en suspensión (Esau, 1965; Judd et al., 2002). En corte transversal de la lámina de la hoja de las aráceas, los laticíferos se encuentran en posición lateral a los haces vasculares, frecuentemente están dispuestos en pares y comúnmente están asociados al floema (Mayo et al., 1997; Keating, 2002). También se les puede localizar en las raíces y los tallos, (Mayo et al., 1997). Su función aún no se conoce claramente, sin embargo, se ha sugerido que los laticíferos y el látex funcionan como un sistema excretor o de protección química para las plantas (Esau, 1965; Judd et al., 2002). Los laticíferos en aráceas son articulados (Fig. 9), tanto de tipo anastomosado (Fig. 9B), como no anastomosado (Fig. 9A).

Con respecto al tallo, el cual se define como el eje de la planta que está constituido por nudos (zona de yemas e inserción de hojas) y entrenudos (Bell y Bryan, 1991; Judd et al., 2002), éste tiene, entre sus funciones, la transportación de agua y nutrientes a larga distancia en el interior de la planta y la producción de hojas y estructuras reproductivas (Mauseth, 1988). También expone las hojas a la luz del sol, las flores a los polinizadores y los frutos a los agentes que los dispersan (Mauseth, 1988; Judd et al., 2002). En las aráceas, los tallos (Fig. 10) pueden

presentarse en forma de rizomas (Fig. 10E), tubérculos (Fig. 10B), tallos trepadores con raíces en los nudos (Fig. 10C), tallos sin raíces en los nudos (Fig. 10A) o estolones (Fig. 10D).

Por su parte una flor es un eje de crecimiento determinado, que termina en megasporangios, rodeados por microsporangios. Estos órganos reproductivos están subyacidos colectivamente por al menos un órgano laminar estéril (Bateman et al., 2006). Su función es la reproducción sexual de las angiospermas y existen diferentes variantes al modelo básico de una flor (Soltis et al., 2005). En las aráceas, las flores son pequeñas y numerosas, están dispuestas en espiral sobre un eje carnoso, y en su conjunto forman una espiga denominada espádice, en donde las flores individuales no están subyacidas por brácteas florales (Mayo et al., 1997). En este grupo vegetal se observan flores bisexuales (Fig. 11A) en las subfamilias Gynostachydoideae y Orontioideae (excepto *Orontium*, en la que las flores apicales son masculinas). También se presentan en las subfamilias Pothoideae (excepto *Pothoidium*, en la que las flores unisexuales se presentan con mayor frecuencia que las bisexuales), Monsteroideae (excepto *Epipremnum* y *Heteropsis*, que pueden llegar a presentar flores unisexuales femeninas hacia la base de la inflorescencia) y Lasioideae. Por otro lado, en Zamioculcadeae y Aroideae, las flores unisexuales (Fig. 11B) femeninas se sitúan en la base y las masculinas hacia el ápice (excepto en *Calla*, que presenta principalmente flores bisexuales y sólo las apicales son masculinas). En ocasiones se presentan flores estériles (e.g. *Phymatarum*), bisexuales (e.g. *Taccarum*) o de ambos tipos (*Synandropadix*), las cuales están localizadas entre las zonas de las flores femeninas y las masculinas. Adicionalmente, en *Arisaema* se presentan en ocasiones inflorescencias exclusivamente femeninas o masculinas (*A. consaguineum*, *A. speciosum*).

En lo que respecta a la espata, ésta corresponde a la última hoja de cada artículo floral y es considerada como una parte de la inflorescencia (Mayo et al., 1998). Por su posición y desarrollo, la espata parece tener como función la protección del espádice durante su crecimiento y maduración (Grayum, 1990; Bown, 2000). También puede fotosintetizar después de la floración o estar involucrada directamente en la polinización (Grayum, 1990; Bown, 2000). En las aráceas (Fig. 12), se observa que la espata puede estar a veces ausente (e.g. *Wolffia*) o ser pequeña e inconspicua (e.g. *Orontium*), expandida con o sin color (Fig. 12A, B), en forma de lancha (Fig. 12C, D), tubo (Fig. 12E, F) o tubo con una constricción y una lámina (Fig. 12G, H).

Todos estos atributos han sido utilizados como elementos taxonómicamente diagnósticos en diferentes sistemas de clasificación de la familia. Por ejemplo, el tallo tuberoso y rizomatoso,

los laticíferos anastomosados o no anastomosados, el colénquima en cordones asociados a los haces vasculares, las flores unisexuales (incluyendo su distribución sobre el espádice) y la espata que forma tubo con constricción y lámina se han utilizado para definir a la subfamilia Aroideae (Schoot, 1860; Engler, 1876, 1920; Grayum, 1990; Bogner y Nicolson, 1991; French et al., 1995; Mayo et al., 1997; Keating, 2002).

Además de su valor diagnóstico, en este trabajo se reconoce que los estudios acerca de la evolución de los caracteres morfológicos basados en hipótesis filogenéticas explícitas y robustas, generadas a partir de datos moleculares (Soltis et al., 1999; Brooks y MacLennan, 2002), son frecuentemente una fuente de información independiente y útil, que consolida y evita un pensamiento circular, en el entendimiento de la evolución de los grupos (Givnish y Sytsma, 2000). Por esta razón, las inferencias filogenéticas basadas en datos moleculares sirven como marco de referencia para evaluar los patrones de evolución de los caracteres morfológicos (Donoghue, 1989; Brooks y McLennan, 2002), la reconstrucción de estados ancestrales (Cunningham et al., 1998) y el avance hacia el entendimiento sobre su origen y diversificación (Brooks y McLennan, 2002).

Recientemente Cabrera et al. (2008) condujeron un análisis filogenético basado en secuencias de cinco regiones del ADN del cloroplasto que codifican y no codifican para proteína. El muestreo incluyó la mayor parte de los géneros de aráceas (ca. 95 %) y todos los de lemnoideas. También se incorporaron géneros de Alismatales, Acorales y otros grupos mayores de angiospermas (Chlorantaceae, Magnoliales y Piperales) como grupos externos. El objetivo del trabajo fue evaluar las relaciones filogenéticas entre aráceas y lemnoideas y la monofilia de las Araceae, incluyendo sus subfamilias y tribus (en el sentido de Mayo et al., 1997). Los resultados con fuerte apoyo (bootstrap del 100% y proababilidades posteriores de 1.0) confirmaron la posición de las lemnoideas como hermanas de las aráceas, con excepción de las subfamilias Gymnostachydoideae y Orontioideae, que representan el grupo hermano del resto de los miembros de la familia. La monofilia de las subfamilias Orontioideae, Pothoideae, Monsteroideae y Lasioideae fue apoyada, no así el de las Aroideae que resultó parafilética si se reconocía la subfamilia monotípica Calloideae. Los resultados apoyaron la expansión de la subfamilia Zamiculcadoideae con la inclusión del género *Stylochaeton*. En cuanto a la mayoría de las tribus, éstas se recobraron como monofiléticas, con excepción de Anadendreae, Heteropsidae, Monstereae, Caladiae/Zomicarpeae y Colocasieae.

Por tanto, con base al análisis filogenético de Cabrera et al. (2008) para la familia Araceae y con el fin de indagar sobre la evolución de seis caracteres de tipo anatómico (tipo de colénquima, tipo de laticíferos), vegetativo (tipo de tallo) y reproductivo (flores bisexuales y unisexuales, distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice, y tipo de espata), se proponen los siguientes objetivos.

OBJETIVOS

- A) Evaluar los patrones de evolución de los caracteres anatómicos (tipo de colénquima, tipo de laticíferos) vegetativos (tipo de tallo) y reproductivos (tipo de flores bisexuales y unisexuales, distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice y tipo de espata) de la familia Araceae, a partir de las relaciones filogenéticas moleculares inferidas y discutir las posibles implicaciones evolutivas de cada uno de estos caracteres.
- B) Evaluar la influencia de estos caracteres en la diversificación de la familia Araceae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis filogenético—

Para el análisis de los patrones de los caracteres evolutivos se tomó al azar uno de los 1105 árboles más parsimoniosos generados por el análisis filogenético (máxima parsimonia), los cuales se obtuvieron a partir de los datos combinados de cinco regiones de plastidio (gen *matK*, gen *rbcL*, intrón del extremo 3' de *trnK*, intrón de *trnL* y el espaciador intergénico entre *trnL-trnF*) y 109 taxa (de aráceas y grupos externos)(Cabrera et al., 2008).

Optimización—

El programa MacClade versión 4.06 (Maddison y Maddison, 2003), fue utilizado para la optimización de los caracteres bajo el criterio de máxima parsimonia, debido a que es un método robusto, que produce un mapeo razonable de los caracteres sobre un amplio rango de circunstancias evolutivas (Felsenstein, 1978). Los seis caracteres seleccionados fueron de tipo cualitativo, tratados como no ordenados y a todos los estados se les asignó el mismo peso. Así mismo, cada uno de los seis caracteres se le examinó bajo las optimizaciones ACCTRAN y DELTRAN. Debido a la complejidad del tamaño del muestreo, cada atributo fue graficado en Mesquite versión 1.12 (Madisaon & Madison, 2006), bajo el criterio de máxima parsimonia.

Caracteres—

Con base en la información y términos, generados en los trabajos de Landolt (1986, 1998), Grayum (1990), Mayo et al. (1997, 1998), Keating (2002) para Araceae, seis caracteres de tipo anatómico (tipo de colénquima, tipo de laticíferos), vegetativo (tipo de tallo) y reproductivo (flores bisexuales y unisexuales, distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice y tipo de espata) fueron seleccionados, debido a que han sido utilizados

como marcadores para diferentes grupos taxónomicos de Araceae (Shott, 1860; Engler, 1876, 1920; Grayum, 1990; Bogner y Nicolson, 1991; Mayo et al., 1997, 1998; Keating, 2002). Para cada carácter se identificaron sus diferentes estados, así como su distribución en los diferentes grupos.

RESULTADOS

Caracteres y sus estados—

Tipo de colénquima: De acuerdo con Keating (2002), en las aráceas este tejido puede o no estar presente (Fig. 8). Cuando se presenta, se le localiza en los tallos, las costillas y los pecíolos de las hojas. Existen cuatro diferentes tipos de arreglos del colénquima en aráceas: 1) en banda (Fig. 8B); 2) en banda interrumpida por células corticales (Fig. 8Bi); 3) en cordones alternos a los haces vasculares (Fig. 8Sb); 4) en cordones asociados a los haces vasculares (Fig. 8Sv).

Tipo de laticíferos: En aráceas pueden o no estar presentes. Cuando se presentan, estos son articulados (unidos). Asimismo, los laticíferos articulados pueden ser (Fig. 9): 1) anastomosados (tubos formando redes o retículos) (Fig. 9B); 2) no anastomosados (células que forman cadenas o tubos que no están conectados lateralmente) (Fig. 9A)(Mayo et al., 1997; Keating, 2002).

Tipo de tallo: En Araceae se reconocen cinco tipos de tallos, considerando su posición con respecto al sustrato (Fig. 10): 1) erecto, sin raíces en los nudos (Fig. 10A); 2) trepador, aéreo, escalador de superficies, desarrollando raíces en los nudos o entrenudos, para la absorción de agua, nutrientes y fijación al sustrato (Fig. 10C); 3) rizoma generalmente plagiotrópico, subterráneo, con hojas tipo follaje o catáfilas y con entrenudos siempre presentes (Fig. 10E); 4) estolón plagiotrópico, subterráneo o superficial, con hojas tipo follaje o catáfilas (ocasionales), con entrenudos que se pueden perder durante la vida de la planta (Fig. 10D); 5) tubérculo con la porción caular engrosada, generalmente subterráneo, portando catáfilas que abrazan una o más yemas, rico en sustancias de reserva tales como carbohidratos (Fig. 10B) (Font Quer, 1982; Moreno, 1984; Landolt 1986, 1998; Bell y Bryan, 1991; Mayo et al., 1997, 1998; Bown, 2000; Judd et al., 2002).

Flores bisexuales y unisexuales: En la familia se reconocen dos tipos de flores fértiles (Fig. 11): 1) bisexuales, con gineceo y androceo funcionales (Fig. 11A); 2) unisexuales, con gineceo o androceo funcionales (Fig. 11B) (Mayo et al., 1997 y 1998; Judd et al., 2002).

Distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice: En Araceae, las flores bisexuales y unisexuales se distribuyen de forma diferente sobre el eje de la inflorescencia (Fig. 11): 1) Las flores bisexuales se presentan uniformemente dispuestas a lo largo del espádice (Fig. 11A); 2) las unisexuales femeninas se distribuyen hacia la porción basal del espádice y las masculinas hacia el ápice (Fig. 11B) (Mayo et al., 1997, 1998).

Tipo de espata: La espata presenta un amplio intervalo de formas. Estas formas se pueden agrupar en cuatro grandes tipos (Fig. 12): 1) expandida (Fig. 12A, B); 2) en forma de lancha (Fig. 12C, D); 3) en tubo (Fig. 12E, F); 4) en tubo con constricción y lámina (Fig. 12G, H) (Grayum, 1990, Mayo et al., 1997).

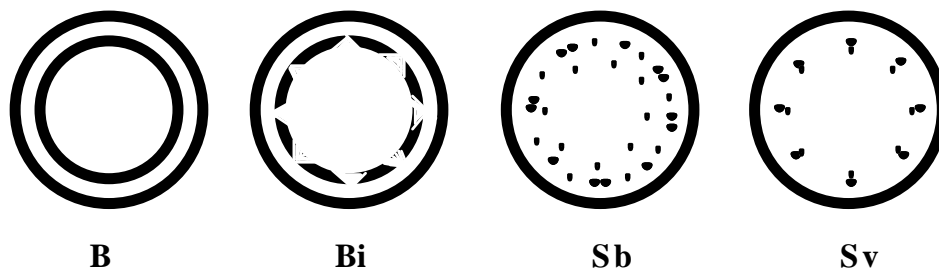


Fig. 8. Tipo de colénquima en Araceae, de acuerdo con Keating (2002). **B)** El círculo negro interno representa al colénquima en banda; **Bi)** el círculo negro interrumpido representa el colénquima interrumpido por células corticales; **Sb)** los puntos blancos representan los haces vasculares y los puntos negros los cordones de colénquima entre los haces vasculares; **Sv)** los puntos blancos representan a los haces vasculares y los puntos negros los cordones de colénquima asociados los haces vasculares.

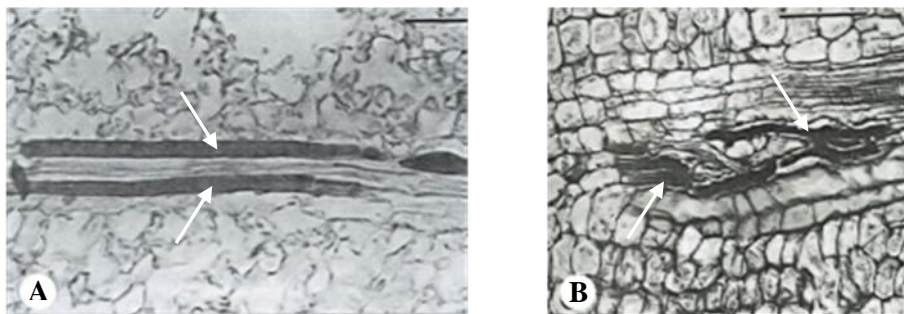


Fig. 9. Tipo de laticíferos articulados en Araceae (tomado de Keating, 2002): **A)** no anastomosados; **B)** anastomosados.



Fig. 10. Tipo de tallo en Araceae (según su posición con respecto al sustrato): **A)** aéreo sin raíces en los nudos (la flecha indica el tallo); **B)** tubérculo; **C)** aéreo con raíces en los nudos; **D)** estolón ; **E)** rizoma.

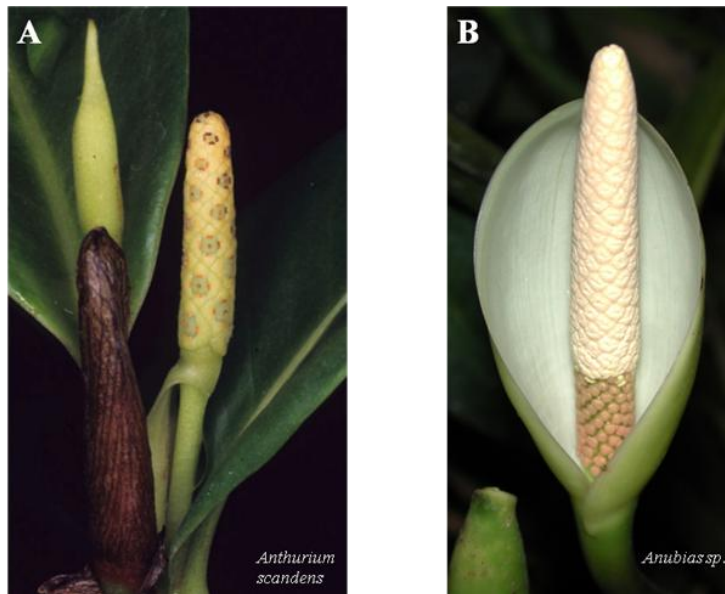


Fig. 11. Tipo de inflorescencia en Araceae: **A)** flores bisexuales dispuestas uniformemente en el espádice; **B)** flores unisexuales distribuidas en zona femenina (hacia la base del espádice) y masculina (hacia el ápice del espádice).

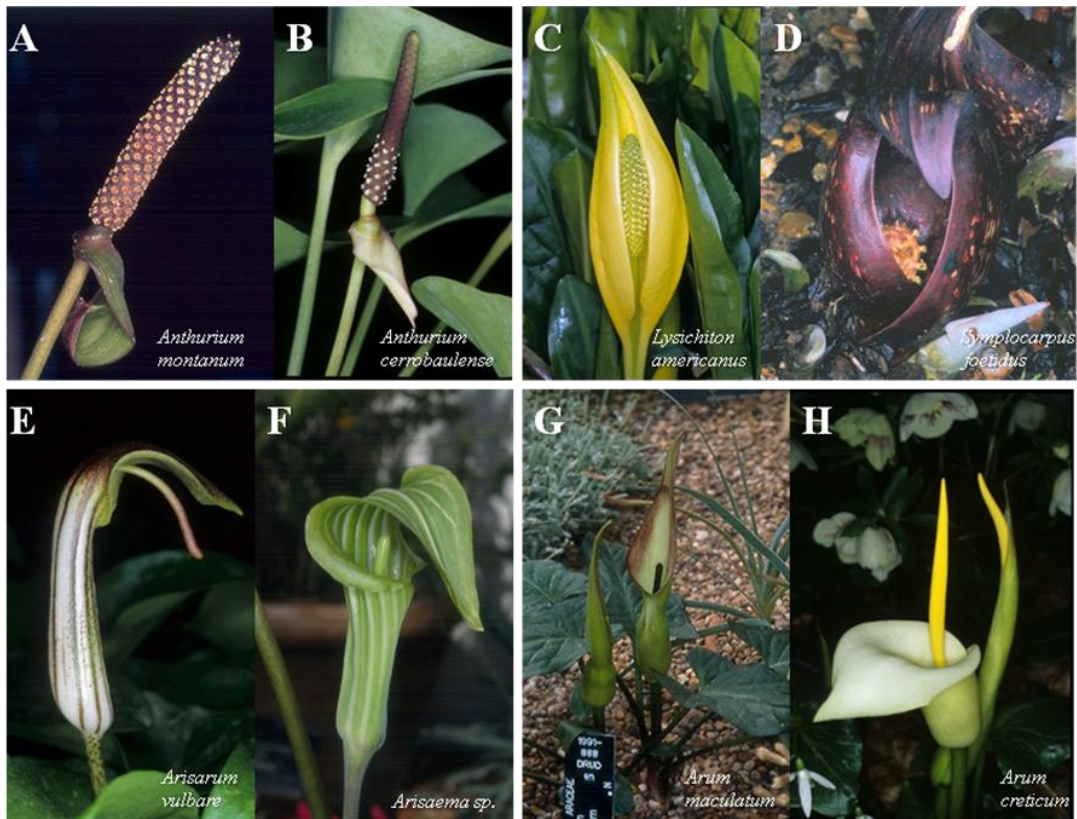


Fig. 12. Tipo de espata en Araceae: **A, B)** expandida; **C, D)** forma de lancha; **E, F)** forma de tubo; **G, H)** forma de tubo con constricción y lámina.

Reconstrucción de la evolución de los caracteres—

Tipo de colénquima: De acuerdo con la hipótesis de reconstrucción de la evolución del colénquima (Fig. 13), se observa que el estado ancestral en las aráceas es la ausencia de este tejido. Por tanto, su presencia (en banda y en cordones asociados a los haces vasculares) en el clado *Lysichiton/Symplocarpus* (14), podría representar un origen independiente. Con respecto al resto de las aráceas ubicadas en el clado *Pothos/Zamioculcas* (16), el colénquima en banda es el estado ancestral. Sin embargo, en los clados *Pothos/Pothoidium* (2), *Heteropsis* (3), *Anaphyllopsis/Dracontium* (4) y *Calla* (13), el colénquima parece haberse perdido de forma independiente. Al interior del clado *Pothos/Zamioculcas* (16), se observan diferentes eventos que involucran a los restantes tipos de colénquima. El colénquima en cordones alternos a los haces vasculares, se encuentra en el grupo de *Aglaonema/Anchomanes* (15). Por su parte el colénquima

en cordones asociados a los haces vasculares, se localiza en los clados *Lysichiton* (polimórfico con el colénquima en banda) (1), *Amorphophallus/Eminium* (9) y *Cryptocoryne/Lagenandra* (11). Por último el colénquima en banda interrumpida por células corticales, se presenta independientemente en *Zantedeschia* (6), *Dieffenbachia* (7), *Calloopsis* (10), o como estado polimórfico en *Nephtytis* (5), *Spathicarpa* (8) y *Schismatoglottis/Phymatarum* (12).

Tipo de laticíferos: De acuerdo con la hipótesis de reconstrucción de la evolución de los laticíferos (Fig. 14), se observa que la condición ancestral en Araceae es la ausencia de laticíferos, y la adquisición de estos es la condición derivada. La reconstrucción indica que los laticíferos se han presentado en varias ocasiones. Inicialmente surgieron los laticíferos no anastomosados en *Orontium* (1), *Rhodspatha* (3), *Stenospermatum* (4) y en estado polimórfico en *Scindapsus* (2). Por su parte, en el clado *Anubias/Calla* (12), representan la condición ancestral del grupo. Al interior de este clado se observa que *Culcasia* (5) y *Pistia* (7) no presentan laticíferos, por lo que su ausencia podría representar dos eventos independientes. La reconstrucción indica que los laticíferos anastomosados son un estado derivado de los no anastomosados. Sin embargo, la interpretación sobre la evolución de los laticíferos anastomosados depende de la opción de optimización que se seleccione, dado que la condición ancestral del subclado *Pistia/Eminium* (11) es ambigua. Bajo la optimización ACCTRAN, los laticíferos anastomosados se presentan en los subclados *Hapaline/Filarum* (6) y *Pistia/Eminium* (11), representando la condición ancestral para cada subclado. Sin embargo, bajo la optimización DELTRAN, la situación es diferente, ya que los laticíferos anastomosados se presentan en los clados *Hapaline/Filarum* (6), *Protarum* (8), *Colocasia/Steudnera* (9) y *Alocasia* (10), siendo los laticíferos no anastomosados en el clado *Pistia/Eminium* (11), la condición ancestral.

Tipo de tallo: De acuerdo a la reconstrucción de este carácter (Fig. 15), el rizoma es el estado ancestral en la familia. Sin embargo, su presencia representa reversiones en *Jassarum* (21), *Zomicarpella* (24), *Ullearum* (25), *Typhonodorum* (27), *Peltandra* (30) y *Steudnera* (32). Adicionalmente, se presenta en estado polimórfico en *Anthurium* (2), *Spathyphyllum* (4), *Rhaphidophora* (5), *Amydrium* (6), *Stenospermatum* (7), *Zantedeschia* (13), *Dieffenbachia* (14), *Spathicarpa* (15), *Homalomena* (16), *Philodendron* (17), *Culcasia* (18), *Amorphophallus* (20), *Arisarum/Ambrosina* (26), *Arophyton* (28), *Arisaema* (34), *Typhonium* (35), *Arum* (36), *Montrichardia* (38) y *Gonatopus* (40).

A partir del rizoma se derivan los otros tipos de tallos como el estolón, el tallo aéreo con raíces en los nudos o trepador, el tallo aéreo sin raíces en los nudos y el tubérculo.

De acuerdo con la hipótesis de reconstrucción del tallo, el estolón deriva independiente en lemnoides (1), *Lasia* (9) y *Pistia* (31). En tanto que el estado polimórfico se observa en *Spathiphyllum* (4), *Amorphophallus* (20), *Alocasia* (33), *Arisaema* (34), *Typhonium* (35) y *Dracunculus* (37).

Por su parte, el tallo aéreo con raíces en los nudos o trepador, deriva independientemente en *Pothos/Stenospermation* (41), *Cercestis* (19) *Syngonium* (22) y *Phymatarum*, (39). En estado polimórfico se presenta en *Anthurium* (2), *Spathiphyllum* (4), *Raphidophora* (5), *Amydrium* (6), *Stenospermation* (7), *Philodendron* (17) y *Culcasia* (18).

En referencia al tallo aéreo sin raíces en los nudos, éste deriva en *Holochlamys* (3), *Aglaonema* (11), *Chlorospatha* (23) y se le observa en estado polimórfico en *Anthurium* (2), *Dieffenbachia* (14), *Homalomena/Philodendron* (43), *Culcasia* (18), *Alocasia* (33) y *Montrichardia* (38).

Por otra parte, el tubérculo se ha desarrollado al menos en seis eventos independientes; sin embargo, la interpretación de su evolución depende de la opción de optimización que se seleccione, debido a que la condición ancestral del clado *Arisarum/Eminium* (45) es ambigua. Por tanto bajo, la optimización ACCTAN, el tubérculo se presenta en *Dracontium* (8), *Pycnospatha* (10), *Pseudohydrosme/Anchomanes* (12), *Gearum/Synandropadix* (42), *Amorphophallus/Eminium* (49) y *Arophyton/Colletogyne* (46). En cambio, bajo la optimización DELTRAN, dicho tubérculo se presenta en siete eventos independientes, que incluyen a *Dracontium* (8), *Pycnospatha* (10), *Pseudohydrosme/Anchomanes* (12), *Gearum/Synandropadix* (42), *Amorphophallus/Filarum* (44), *Carlephyton/Colletogyne* (29) y *Pistia/Eminium* (48). En estado polimórfico se presenta en *Zantedeschia* (13), *Spathicarpa* (15), *Amorphophallus* (20), *Arisarum/Ambrosina* (26), *Arophyton* (28), *Arisaema* (34), *Thyphonium* (35), *Arum/Dracunculus* (47) y *Gonatopus* (40).

Por último, en el caso particular de *Dieffenbachia* (14), *Culcasia* (18) y *Alocasia* (33), nuevamente es necesario evaluar cada uno de ellos bajo ambas opciones de optimización, debido a que presentan una condición polimórfica ancestral. Bajo la optimización ACCTAN, *Dieffenbachia* (14) y *Alocasia* (33) mantienen una condición ambigua, mientras que, el tallo aéreo con raíces en los nudos es la condición para *Culcasia* (18). Por otra parte, bajo la

optimización DELTRAN, *Dieffenbachia* (14) y *Alocasia* (33) presentan la condición de tubérculo y *Culcacia* (18) la de rizoma.

Flores bisexuales y unisexuales: De acuerdo con la hipótesis de reconstrucción de este carácter (Fig. 16), las flores bisexuales son la condición ancestral y las unisexuales son el estado derivado (clado *Anubia/Zamioculcas*, 11). Sin embargo, observamos ambas condiciones en *Orontium* (1), *Pothoidium* (2), *Epipremnum* (3), *Heteropsis* (4), *Calla* (9), *Stylochaeton* (10), *Taccarum* (6), *Synandropadix* (7), *Anubias* (5) y *Carlephyton* (8).

Distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice: De acuerdo con la hipótesis de reconstrucción (Fig. 17), el estado ancestral en aráceas son las flores bisexuales dispuestas a lo largo de la inflorescencia y la condición derivada son las flores unisexuales dispuestas en zonas femenina y masculina (clado *Anubias/Zamioculcas*, 11). En estado polimórfico se observan en *Orontium* (1), *Pothoidium* (2), *Epipremnum* (3), *Heteropsis* (4), *Calla* (9), *Stylochaeton* (10), *Taccarum* (6), *Synandropadix* (7), *Anubias* (5) y *Carlephyton* (8).

Tipo de espata: De acuerdo con la hipótesis de reconstrucción (Fig. 18), la espata expandida es la condición ancestral en aráceas. Esta condición se observa en *Gymnostachys* (1), *Orontium* (2), *Lemna* (3), *Landoltia* (4), *Spirodela* (6), *Pothos/Anthium* (7), *Holochlamys/Spathiphyllum* (8), *Amydrium* (10), *Anaphyllopsis* (12), *Lasia* (14), *Cyrtosperma/Podolasia* (15), *Urospatha* (16), *Nephtytis* (19), *Spathicarpa* (27), *Zomicarpella* (33), *Ulearum/Filarum* (34), *Carlephyton/Colletogyne* (38), *Steudnera* (43), *Calloopsis* (46) y *Calla* (52). En condición polimórfica se presenta en *Anadendrum* (9), *Anchomanes* (21) y *Homalomena* (29).

A partir de la condición de la espata expandida, se derivan los otros estados: la pérdida de la espata, la espata en forma de lancha, de tubo o un tubo con constricción y lámina. Específicamente en el clado *Wolffia/Wolffiella* (5), la ausencia de espata puede interpretarse como un evento derivado.

En el caso particular de la espata en forma de lancha, se observa que podría haberse originado al menos, en ocho eventos independientes (Fig. 18). Sin embargo, de acuerdo con la opción de optimización que se seleccione, el número de episodios puede cambiar, debido a que la reconstrucción de los estados ancestrales de los clados *Holochlamys/Stenospermatum* (58) y *Aglaonema/Cercestis* (59), es ambigua. Bajo la optimización ACCTAN, para el clado *Holochlamys/Stenospermatum* (58), el estado ancestral es la espata en forma de lancha y por

consecuencia su aparición es única. En cambio, bajo la optimización DELTRAN, la espata expandida es la condición ancestral y la espata en forma de lancha deriva independientemente en los clados *Anadendrum/Epipremnum* (54) y *Heteropsis/Stenospermation* (11). Por otra parte bajo la optimización ACCTTRAN, la espata en forma de lancha representa el estado ancestral del clado *Aglaonema/Cercestis* (59) y al interior de éste, de forma independiente se presenta en los subclados *Gorgonidium/Spathantheum* (25) y *Synandropadix* (28); en tanto que, bajo la optimización DELTRAN, la espata en forma de tubo con constricción y lámina es el estado ancestral del clado y por consecuencia, la espata en forma de lancha deriva en los subclados *Aglaonema/Aglaodorum* (18), *Gorgonidium/Spathantheum* (25), *Synandropadix* (28) y *Culcasia/Cercestis* (31).

En el caso de la espata en forma de tubo, se observa que evolucionó en seis eventos independientes (*Dracontioides*, 13; *Zantedeschia/Bognera*, 55; *Arisarum*, 35; *Pistia*, 40; *Arisaema*, 44; *Piptospatha*, 48).

Por último, la espata que forma un tubo con constricción y lámina es el estado ancestral del clado *Anubias/Zamioculcas* (60). Su presencia se observa en *Anubias* (17), *Pseudohydrosme* (20), *Gearum* (23), *Dieffenbachia* (24), *Philodendron* (30), *Hapaline/Scaphispatha* (excepto *Zomicarpella*, 33; *Ulearum/Filarum*; 56), *Thyphonodorum* (36), *Arophyton* (37), *Peltandra* (39), *Protarum* (41), *Colocasia/Remusatia* (42), *Alocasia/Eminium* (excepto *Arisaema*; 57), *Montrichardia* (45), *Chytocoryne/Lagenandra* (47), *Bucephalandra* (49), *Schismatoglottis/Phymatarum* (50) y *Stylochaeton/Zamioculcas* (53); en tanto que el estado polimórfico se presenta en *Homalomena* (29), *Amorphophallus* (32) y *Aridarum* (51). Sin embargo, a partir de la espata que forma tubo con constricción y lámina se derivan independientemente la espata en forma de lancha (e.g. *Aglaonema/Aglaodorum*, 18; *Gorgonidium/Spathantheum*, 25; *Culcasia/Cercestis*, 31), en forma de tubo (e.g. *Zantedeschia*, 22; *Asterostigma*, 26; *Pistia*, 40) o la expandida (e.g. *Nephtytis*, 19; *Zomicarpella*, 33; *Calla*, 52).

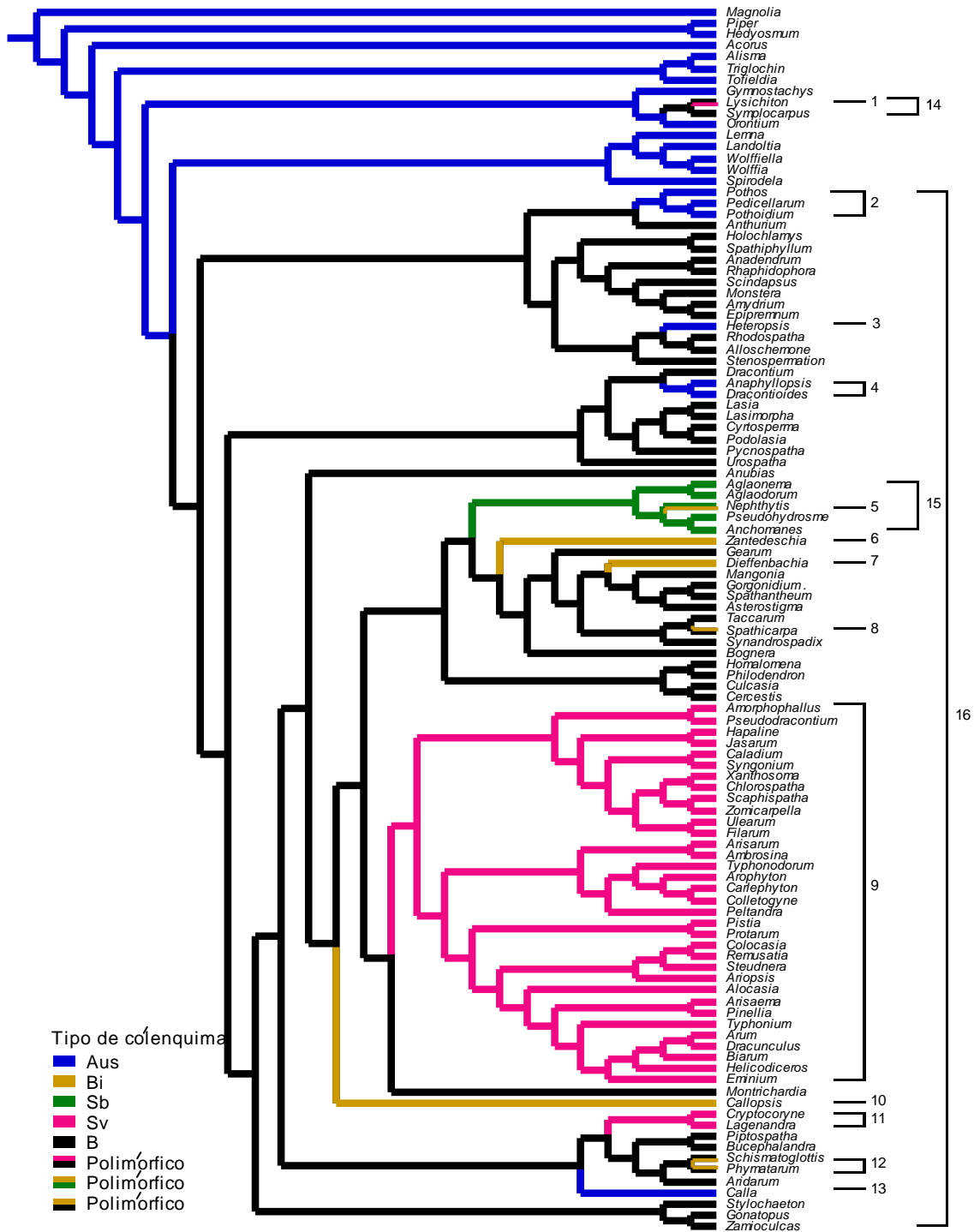


Fig. 13. Reconstrucción de la evolución del tipo de colénquima en Araceae y grupos externos, usando el criterio de máxima parsimonia y el programa Mesquite 1.12 (Maddison and Maddison, 2006). Inferencia apoyada sobre uno de los 1105 árboles más parsimoniosos generados por la reconstrucción filogenética de Araceae, basada en cinco regiones del cloroplasto (Cabrera et al., 2008). Las barras y corchetes (con números a la derecha) indican clados discutidos en el texto. **Aus**) Ausente; **Bi**) en banda interrumpida por células corticales; **Sb**) en cordones alternos a los haces vasculares; **Sv**) en cordones asociados a los haces vasculares; **B**) en banda; **Polimórfico**) presentando más de dos estados.



Fig. 14. Reconstrucción de la evolución del tipo de laticíferos en Araceae y grupos externos, usando el criterio de máxima parsimonia y el programa Mesquite 1.12 (Maddison and Maddison, 2006). Inferencia apoyada sobre uno de los 1105 árboles más parsimoniosos generados por la reconstrucción filogenética de Araceae, basada en cinco regiones del cloroplasto (Cabrera et al., 2008). Las barras y corchetes (con números a la derecha) indican clados discutidos en el texto. **Aus)** Ausentes; **Sim)** no anastomosados; **Ana)** anastomosados; **Polimórfico)** presentando más de dos estados.

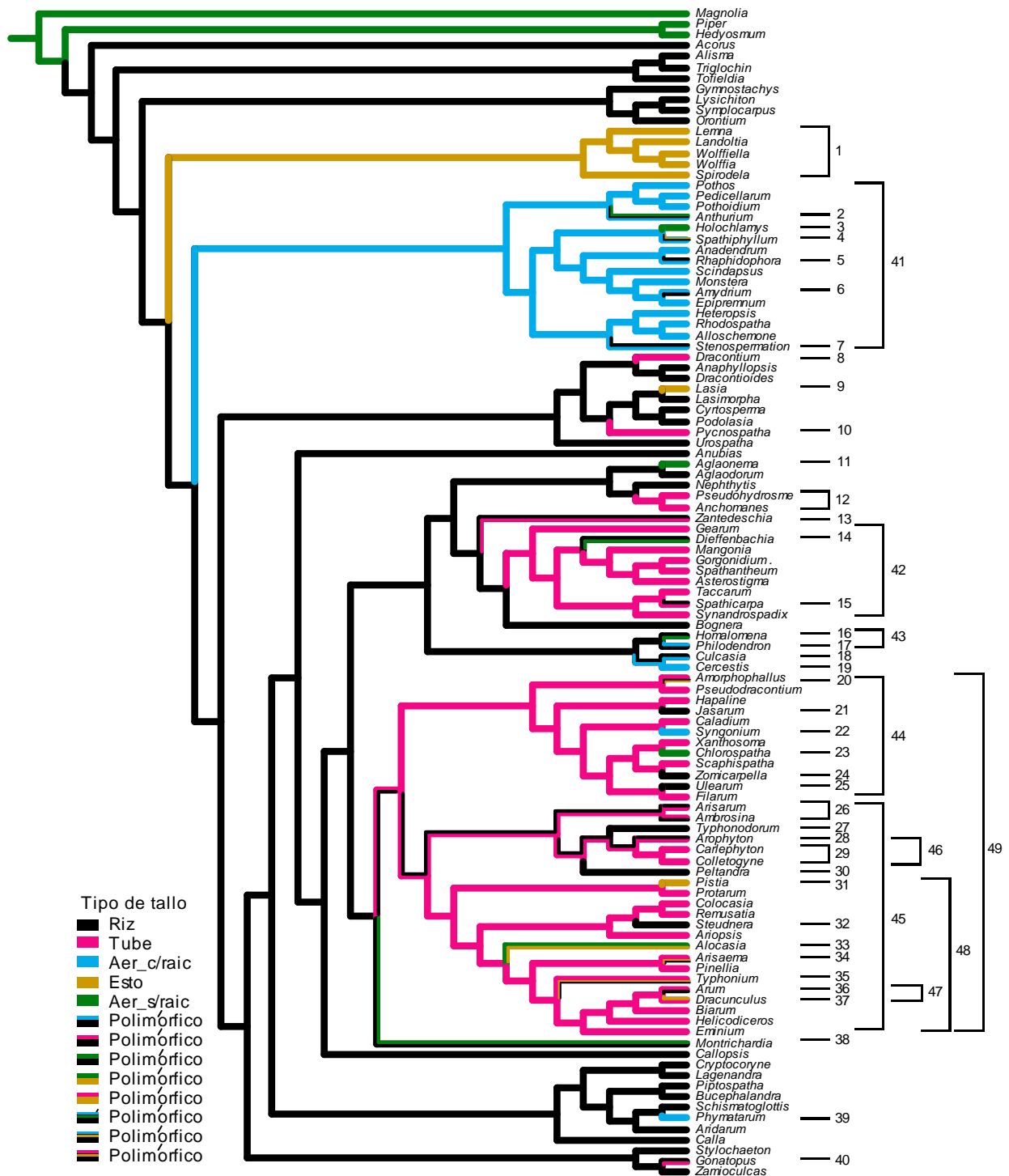


Fig. 15. Reconstrucción de la evolución del tipo de tallo en Araceae y grupos externos, usando el criterio de máxima parsimonia y el programa Mesquite 1.12 (Maddison and Maddison, 2006). Inferencia apoyada sobre uno de los 1105 árboles más parsimoniosos generados por la reconstrucción filogenética de Araceae, basada en cinco regiones del cloroplasto (Cabrera et al., 2008). Las barras y corchetes (con números a la derecha) indican clados discutidos en el texto. **Riz**) Rizoma; **Tube**) tubérculo; **Aer_c/raic**) aéreo con raíces en los nudos; **Esto**) estolón; **Aer_s/raic**) aéreo sin raíces en los nudos; **Polimórfico**) presentando más de dos estado.

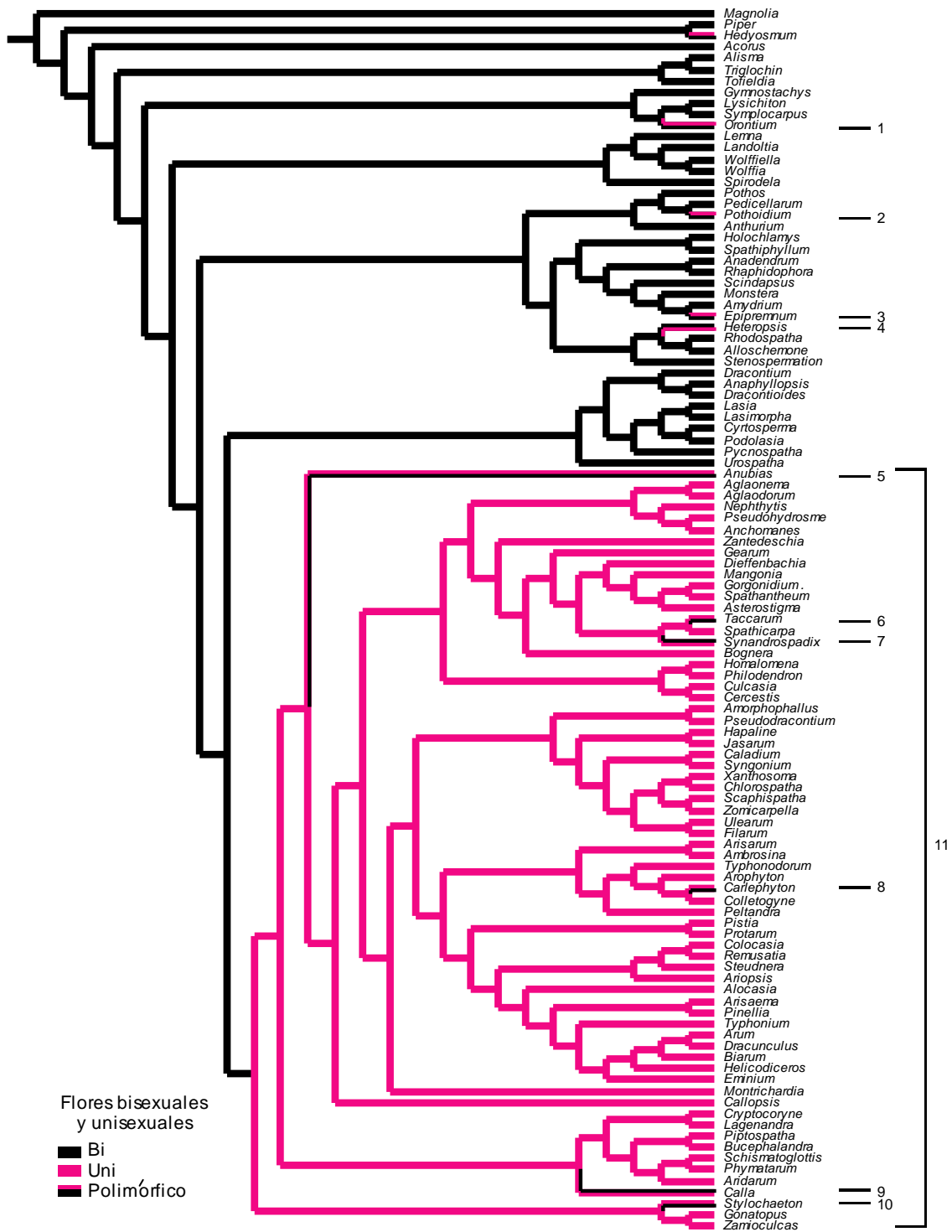


Fig. 16. Reconstrucción de la evolución de las flores bisexuales y unisexuales en Araceae y grupos externos, usando el criterio de máxima parsimonia y el programa Mesquite 1.12 (Maddison and Maddison, 2006). Inferencia apoyada sobre uno de los 1105 árboles más parsimoniosos generados por la reconstrucción filogenética de Araceae, basada en cinco regiones del cloroplasto (Cabrera et al., 2008). Las barras y corchetes (con números a la derecha) indican clados discutidos en el texto. **Bi**) Bisexuales; **Uni**) unisexuales; **Polimórfico**) presentando más de dos estados.



Fig. 17. Reconstrucción de la evolución de la distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice en Araceae y grupos externos, usando el criterio de máxima parsimonia y el programa Mesquite 1.12 (Maddison and Maddison, 2006). Inferencia apoyada sobre uno de los 1105 árboles más parsimoniosos generados por la reconstrucción filogenética de Araceae, basada en cinco regiones del cloroplasto (Cabrera et al., 2008). Las barras y corchetes (con números a la derecha) indican clados discutidos en el texto. **Bid**) Flores bisexuales distribuidas uniformemente en el espádice; **Unidz**) flores unisexuales femeninas distribuidas hacia la base del espádice y las masculinas hacia el ápice; **Polimórfico**) presentando más de dos estados.

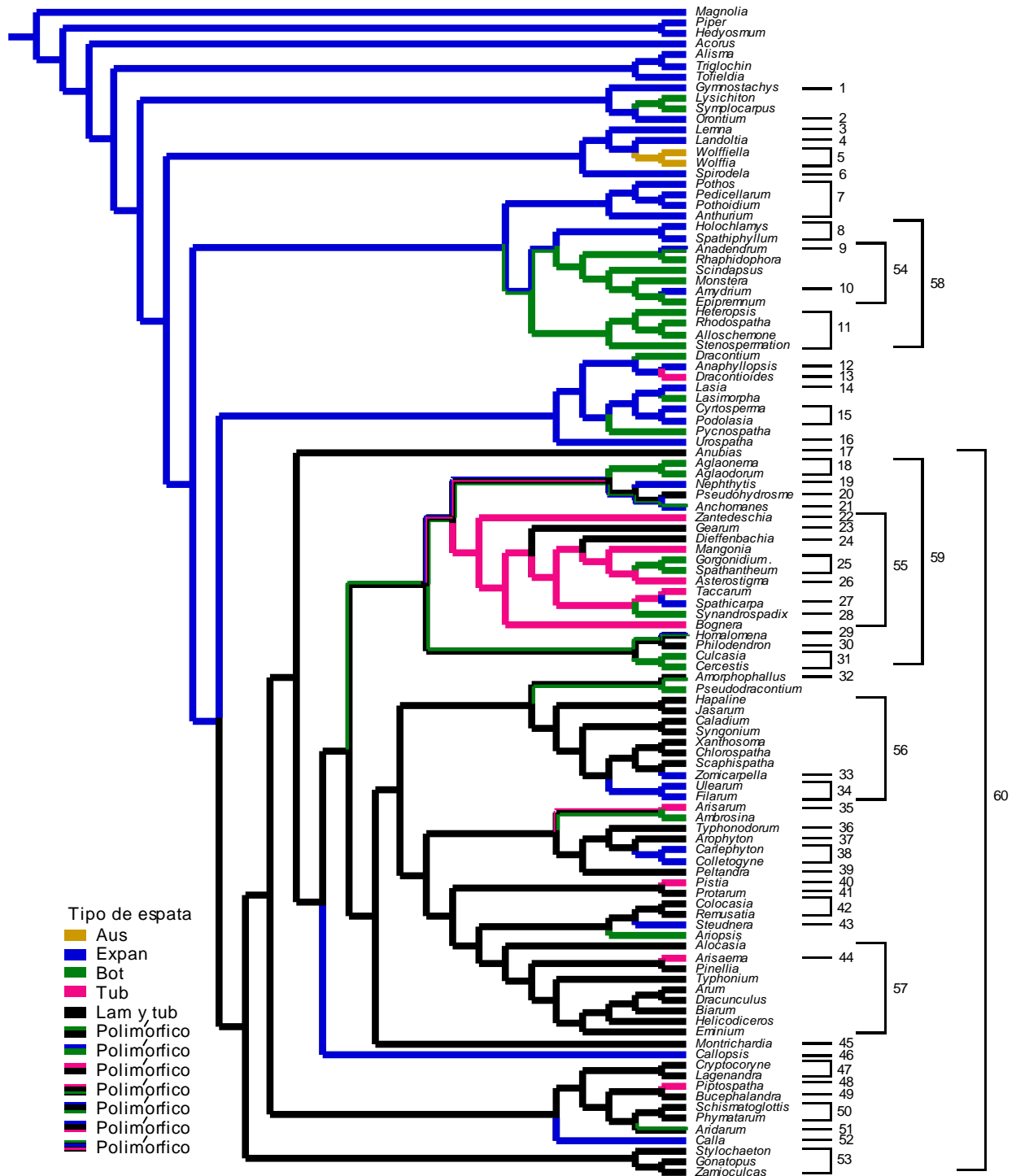


Fig. 18. Reconstrucción de la evolución del tipo de espata en Araceae y grupos externos, usando el criterio de máxima parsimonia y el programa Mesquite 1.12 (Maddison and Maddison, 2006). Inferencia apoyada sobre uno de los 1105 árboles más parsimoniosos generados por la reconstrucción filogenética de Araceae, basada en cinco regiones del cloroplasto (Cabrera et al., 2008). Las barras y corchetes (con números a la derecha) indican clados discutidos en el texto. **Aus)** Ausente; **Expan)** expandida; **Bot)** en forma de lancha; **Tub)** tubo; **Lam y tub)** en tubo con constricción y lámina; **Polimórfico)** presentando más de dos estados.

DISCUSIÓN

Los atributos anatómicos (tipo de colénquima, tipo de laticíferos), vegetativos (tipo de tallo) y reproductivos (flores bisexuales y unisexuales, distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice y tipos de espata) estudiados revelan patrones que, en algunos casos, son muy similares (sexualidad y distribución de las flores en el espádice) y en otros presentan una evolución diferencial (tipo de tallo o tipo de espata). Sin embargo, en su conjunto, estos caracteres aportan información a diferentes niveles sobre la evolución de un grupo que muestra una compleja diversidad morfológica.

Tipo de colénquima—

Los resultados indican que en una etapa temprana de la evolución de las Araceae se desarrolló el colénquima en banda continua (Figs. 13 y 20), el cual en etapas posteriores se fragmentó dando origen a los otros tipos de colénquima (Figs. 13 y 20). La adquisición del colénquima se puede asociar con la mejora en el sistema de apoyo, sostén y flexibilidad del tallo, pecíolo y lámina de la hoja (Mauseth, 1988; Dickinson, 2000). Adicionalmente, a las características mencionadas anteriormente, el colénquima es un tejido que en estado maduro se puede regenerar velozmente. En la mayoría de las plantas en estado joven puede crecer rápidamente y ser fotosintético (Mauseth, 1988). También, si se le presiona este puede adoptar una nueva forma, pero si se retira la presión puede recuperar su forma original (Mauseth, 1988), por lo que es un tejido con gran plastidad (Mauseth, 1988). La plasticidad del colénquima es una propiedad esencial de los órganos en los que se desarrolla, debido a que, estos órganos constantemente están alterando su forma durante su desarrollo, mientras llegan a su forma madura (Mauseth, 1988). Todos estos atributos del colénquima, le otorgan una serie de ventajas a las estructuras (tallo, pecíolo y lámina de la hoja) de las aráceas que lo presentan, durante su expansión y supervivencia, en los diferentes ambientes donde se les puede encontrar. Sin embargo, el colénquima puede lignificarse y disminuir o perder su flexibilidad, pero su función de apoyo la continua realizando (Mauseth, 1988; Niklas, 1991; Dickison, 2000).

Por su parte, el colénquima en banda continua forma un cilindro que auxilia al sostén de las estructuras en donde se localiza; en tanto que, el colénquima que forma una banda interrumpida por células corticales, asemeja un cilindro interrumpido por huecos, el cual otorga sostén a la estructura donde se localiza, pero simultáneamente los huecos permiten flexibilidad al liberar la presión entre ellos.

En tanto que, el colénquima en cordones alternos a los haces vasculares y el de cordones asociados a los haces vasculares no forman una banda compacta, como el colénquima en banda o en banda interrumpida por células corticales. En estos casos, el colénquima adquiere la forma de varillas que dan soporte y flexibilidad a la estructura en la que se localizan. El colénquima en cordones alternos a los haces vasculares posiblemente apuntala interiormente a la estructura u órgano en el que se desarrolla, mientras que el colénquima en cordones asociados a los haces vasculares, forma varillas individuales que están directamente asociadas a dichos haces, brindándoles apoyo a estos y a las estructuras u órganos donde se localizan.

Un punto interesante de resaltar, es la relación que se observa entre el colénquima y el hábito de las aráceas. En el clado *Pothos/Stenospermation* (Fig. 13), la mayoría de los taxa presentan colénquima en banda (excepto el clado *Pothos/Pothoidium* y *Heteropsis*, que no lo presentan). Al revisar el hábito de los taxa de este clado, resulta que la mayor parte de ellos son de hábito hemiepífita con tallos aéreos y raíces en los nudos (excepto el clado *Holochlamys/Spathiphyllum* y *Stenospermation*, que son plantas reofitas, litofitas, helofitas, epifitas o geofitas) (Fig 17, corchete 41). Lo anterior nos conduce a pensar que existe una relación entre el colénquima en banda y el hábito hemiepífita.

Otro ejemplo, con respecto al colénquima en banda pero relacionado con el hábito helófito, lo observamos en el clado *Dracontium/Urospatha* (Fig.13). En este clado la mayoría de los taxa desarrollan colénquima en banda (excepto el clado *Anaphylopsis/Dracontioides*, que no lo presentan) y son de hábito helófito (excepto *Dracontium* y *Picnospatha*, que son geofitas). Lo anterior parece indicar que el colénquima en banda tiene una relación con el hábito helófito.

En ambos casos el colénquima en banda, parece jugar un papel importante en el apoyo y flexibilidad de las plantas hemiepifitas con tallos y raíces en los nudos y las helófitas, durante su desarrollo y madurez de las plantas.

Con respecto al colénquima asociado a los haces vasculares (Fig. 13, corchete 9) y las aráceas geofitas con tubérculo, del clado *Amorphophallus/Eminium* (Fig. 15, corchete 49), se observa que todos los taxa presentan colénquima asociado a los haces vasculares y la mayoría de ellos son plantas geofitas con tubérculo (excepto *Pista* que es acuática libre flotadora, *Jassarum* acuática sumergida, *Syngonium* hemiepífita, *Peltandra* y *Typhonodorum* helofitas). Sin embargo, algunos taxa de este clado desarrollan rizoma (como *Jassarum*, *Zomicarpella*, *Ulearum*, *Typhonodorum*, *Peltandra*, *Steudnera*) o rizoma y tubérculo (clado *Arisarum/Ambrosina*,

Arophyton, *Arisarum* y *Arum*), por lo que la condición ancestral del clado es recuperada como ambigua (Fig. 15, corchete 49). Por tanto, la relación entre el colénquima asociado a los haces vasculares y las geofítas con túberculo, no necesariamente es directa. Aunque esta situación no es excluyente, es interesante considerarla.

En cuanto al resto de los clados que presentan uno o varios tipos de colénquima y su hábito o hábitos, su relación no parece estar relacionada directamente como en los casos discutidos anteriormente.

Tipo de laticíferos—

Con base en la reconstrucción de este carácter (Fig. 14), se observa que a partir de la adquisición de los laticíferos no anastomosados se derivaron los anastomosados (Figs. 14 y 21). La adquisición de los laticíferos puede ser interpretada como la formación de un sistema excretor o de almacenamiento de látex. Los laticíferos no anastomosados forman tubos paralelos a los haces vasculares (Fig. 9), mientras que los anastomosados (condición derivada) forman redes de células que se ramifican en las células vecinas del sistema vascular (Keating, 2002). Esta derivación incrementa el área de cobertura del sistema de los laticíferos. Esto podría indicar un patrón de cambio gradual de los laticíferos hacia una mayor complejidad y hacia un sistema más eficiente de excreción o de almacenamiento de látex.

Con respecto al látex, Esau (1965) señaló que posiblemente posee más de una función, ya que puede estar compuesto por diferentes sustancias y se presenta en varios grupos de plantas. En la literatura científica existen evidencias de que las plantas han desarrollado sistemas de defensa mecánicos y químicos. El mecánico se ha asociado con la presencia de estructuras duras o gruesas como espinas y tricomas, mientras que el químico incluye sustancias tóxicas, repelentes o no digeribles por los tractos digestivos de los animales (Becerra et al., 2001). Por tanto, cuando una planta es dañada, se inicia la secreción de fluidos provenientes de los tejidos y en muchas especies vegetales estas secreciones presentan sustancias antioxidantes, antibacterianas o tóxicas (Becerra et al., 2001). En el caso de las aráceas de zonas áridas, se sabe que sus hojas al formar un follaje exuberante, son blanco de herbívoros con fuertes paladares y gruesas lenguas. Sin embargo, estos animales no están protegidos contra las toxinas químicas del látex y los cristales de oxalato de calcio, que les causan daño en las membranas de sus gargantas (Bown, 2000). Esto sugiere que posiblemente el látex de las aráceas funciona como un sistema de defensa contra sus posibles depredadores.

Tipo de tallo—

De acuerdo con la hipótesis de reconstrucción de este carácter (Fig. 15), el rizoma es la condición ancestral y a partir de ella derivan el resto de los tipos de tallos reconocidos en la familia (Figs. 15 y 22). En Araceae, el rizoma se desarrolla horizontalmente sobre el nivel del sustrato y puede llegar a presentar una parte subterránea y otra vertical. Esta versatilidad, aunada a un eficiente sistema de anclaje (proporcionado por las raíces), le permite a la planta explorar diferentes lugares del ambiente, expandiéndose horizontalmente o adhiriéndose verticalmente a sitios poco estables como orillas de ríos o sitios fangosos (Bown, 2000).

Las aráceas que presentan exclusivamente estolones están relacionadas al medio acuático. En el caso de las lemnoides y *Pistia*, las plantas son exclusivamente libres flotadoras y presentan estolones a nivel de la superficie del agua (Mayo et al., 1997). En lo que respecta al género *Lasia*, éste habita sitios inundables, por lo que ha desarrollado estolones epígeos o subterráneos (Mayo et al., 1997). La presencia de estolones en ambientes acuáticos, se ha asociado a un sistema eficiente de multiplicación clonal que permite a los clones incrementar rápidamente su número y con ello su diseminación en el medio acuático (Grace, 1993).

Con respecto al tallo aéreo con raíces en los nudos, este estado de carácter se encuentra básicamente en taxa de las subfamilias Pothoideae y Monsteroideae. Es un tipo de tallo trepador con entrenudos largos, cuyo crecimiento se debe a la expansión del vástago (brote, compuesto por tallo y hojas; Mauseth, 1988; Bell y Bryan, 1991) y especialmente al vástago flageliforme (que presenta largos y delgados entrenudos, de rápido crecimiento, con hojas reducidas en tamaño y es colgante; Mayo et al., 1997, 1998; Bown 2000), que le permite explorar diferentes sitios del ambiente, por medio de su plasticidad arquitectónica. De acuerdo con Mayo et al. (1997), este vástago flageliforme es equivalente, por su función, a un estolón aéreo. Algunas especies de aráceas que presentan este tallo pueden desarrollar dos tipos de raíces (anclaje y alimentación; e.g. *Monstera*), lo cual le permite a la planta adquirir una mayor capacidad de fijación y alimentación, así como una eficiente expansión y colonización del medio (Grayum, 1990).

En lo referente al tallo aéreo sin raíces en los nudos, este estado de carácter posiblemente representa la independencia de la planta a algún medio de soporte. De esta forma, la planta está expuesta desde cualquier ángulo al ambiente y a los posibles polinizadores o dispersores de las semillas, que pueden acceder a ella con facilidad.

En cuanto al tubérculo, arquitectónicamente hablando, es un tallo engrosado donde los entrenudos se han reducido al grado de no distinguirse fácilmente. Funcionalmente el tubérculo es considerado como un sistema de almacenamiento de sustancias de reserva. Las aráceas que presentan tubérculos, con excepción de *Dracontium* y *Pycnospatha* (Lasioideae), son miembros de la subfamilia Aroideae. Algunas de las Aroideae se distribuyen en zonas secas (e.g. *Eminium*), por lo que son tolerantes a las condiciones áridas, se ubican bajo árboles, arbustos, bases de rocas o paredes y durante el verano están en un período de latencia (Bown, 2000). Este grupo de Aroideae produce hojas pequeñas con cutícula gruesa (Grayum, 1990; Brown, 2000), y su tubérculo está protegido de la desecación y fuerte calor ambiental de la superficie. Todos estos atributos resultan en estrategias que utilizan las plantas para sobrevivir a condiciones ambientales de alto estrés hídrico y calor, generados en alguna época desfavorable del año.

Desde el punto de vista arquitectónico, no existe gran diferencia entre el rizoma, el tallo aéreo con raíces en los nudos y el estolón, debido a que los entrenudos siempre son conspicuos. En general estos tres tipos de tallos se encuentran concentrados en taxa de distribución tropical o subtropical y en lugares donde existe disponibilidad de agua (sitios inundados estacionalmente o todo el año, riberas de ríos o lugares con alta humedad atmosférica; Grayum, 1990; Mayo et al., 1997). Estos tallos, al fragmentarse pueden dar origen a nuevos individuos (clones), por lo que son un sistema eficiente de propagación vegetativa, representando una estrategia de supervivencia del grupo (Grace, 1993). Un elemento que juega un papel importante en el desarrollo y conformación del tallo durante su expansión y crecimiento, es el vástago o unidad de desarrollo del tallo. El vástago en las aráceas presenta una gran plasticidad que permite a la planta explorar y adaptarse a los diferentes sitios del medio que lo rodea. Gracias a la plasticidad morfológica del vástago, las Araceae han podido establecerse en diferentes hábitats de zonas tropicales y subtropicales.

Con respecto al tubérculo, en términos arquitectónicos, es un tallo subterráneo y engrosado que almacena sustancias de reserva que son utilizadas para la floración y el desarrollo de hojas. Éste parece haber jugado un papel importante en la colonización de las aráceas en sitios estacionales o áridos, donde el agua es una limitante para el desarrollo de las plantas.

En síntesis, las diferentes manifestaciones del tallo en aráceas les han permitido incursionar en distintos hábitats donde escasea el agua o donde existe una alta disponibilidad de

ella, pero también en lugares donde las condiciones limitantes son los espacios o el acceso a la luz solar.

Flores bisexuales y unisexuales—

El paso de las flores bisexuales a unisexuales (Figs. 16 y 23) puede considerarse como una innovación en el grupo, que posiblemente está asociado con la biología de la polinización de las plantas (Mayo et al., 1997). En Araceae la mayoría de los espádices presentan exclusivamente flores bisexuales o unisexuales. En *Orontium*, *Calla*, *Heteropsis* y *Epipremnum*, los espádices están predominantemente constituidos por flores bisexuales. Pero en *Orontium* y *Calla* se presentan solamente algunas flores masculinas en la inflorescencia, mientras que en *Heteropsis* y *Epipremnum* se pueden presentar algunas flores femeninas. En *Pothodium* las flores unisexuales (femeninas o masculinas) se presentan con mayor frecuencia que las bisexuales. En *Stylochaeton*, *Synandropadix*, *Taccarum*, *Anubias* y *Carlephyton*, las flores unisexuales (femeninas y masculinas) son dominantes en el espádice, pero en *Stylochaeton* y *Synandropadix* se presentan escasas flores bisexuales. Por su parte, en el caso de *Taccarum*, *Anubias* y *Carlephyton*, los espádices pueden llegar a desarrollar pocas flores bisexuales. Por lo tanto, la presencia de las flores unisexuales o bisexuales representa eventos independientes en la evolución de este atributo.

Aunado al esclarecimiento de la posición filogenética de lemnoides en Araceae (Cabrera et al., 2008), surge la necesidad de referirse a la interpretación polémica de las estructuras reproductivas de este grupo, que se han interpretado de dos formas diferentes. Por un lado, se ha propuesto que el o los dos estambres y el pistilo que se desarrollan conjuntamente en el interior de una cavidad ubicada en el costado de las frondas de las lemnoides (Fig. 19), constituyen una flor bisexual. Por otro lado, se ha dicho que las lemnoides presentan una inflorescencia integrada por una o dos flores unisexuales masculinas y una femenina (Landolt, 1986, 1998), en donde las masculinas están constituidas solamente por los estambres y las femeninas por el pistilo. La hipótesis sobre la presencia de flores unisexuales surgió al comparar las estructuras reproductivas de *Spirodela* (Lemnoideae) con las de *Pistia* (Aroideae) (Landolt, 1986, 1998), debido a que algunos autores consideraron a *Pistia* como un pariente cercano de las lemnoides (Landolt 1986, 1998; Stockey et al., 1997). De esta forma, al identificar y relacionar directamente el profila (bráctea), los estambres y el pistilo de *Spirodela*, con la espata (bráctea), las flores masculinas (una o dos) y la flor femenina de la inflorescencia de *Pistia*, los proponentes de esta hipótesis

concluyeron que *Spirodela* presenta una inflorescencia. Sin embargo, como se observa en la Fig. 16, la posición de las lemnoides es lejana con respecto a la de *Pistia*. En cuanto a la propuesta de la flor bisexual, los autores (revisado en Landolt, 1986, 1998) consideraron que las estructuras reproductivas de las lemnoides integran una flor bisexual reducida a uno o dos estambres y un pistilo. Estos autores argumentaron que la distancia angular entre los dos estambres de *Spirodela polyrhiza* es de 120° , lo cual sugiere que posiblemente pudo existir un tercer estambre, constituyendo una flor con tres estambres y un pistilo, como se presenta en otras monocotiledoneas.

Por tanto, de acuerdo con la hipótesis de reconstrucción de la evolución de la sexualidad de las flores en Araceae (Fig. 16), el estado ancestral de las lemnoides es la flor bisexual. Ésta puede ser asumida como la condición para este grupo de plantas y no se apoya la hipótesis de la unisexualidad de las flores como condición plesiomórfica.

Distribución de las flores bisexuales y unisexuales en el espádice—

De acuerdo con la hipótesis de reconstrucción de este carácter (Figs.17 y 23), la condición ancestral en aráceas es la presencia de flores bisexuales distribuidas uniformemente a lo largo de la inflorescencia y la derivada está representada por las flores unisexuales dispuestas en las zonas femenina y masculina. Los géneros *Orontium*, *Pothoidium*, *Epipremnum*, *Heteropsis*, *Calla*, *Stylochaeton*, *Taccarum*, *Synandropadix*, *Anubias* y *Carlephyton* presentan una condición polimórfica. En *Orontium*, *Epipremnum*, *Heteropsis* y *Calla*, las flores bisexuales predominan numéricamente sobre las unisexuales. Particularmente en *Orontium* y *Calla*, se desarrollan solo unas cuantas flores masculinas en el ápice del espádice. En contraste, en *Epipremnum* y *Heteropsis*, algunas pocas flores femeninas pueden llegar a desarrollarse en la base del espádice. Con respecto a *Pothoidium*, su espádice generalmente está integrado por flores unisexuales y en raras ocasiones se presentan flores bisexuales. En, *Stylochaeton*, *Taccarum*, *Synandropadix*, *Anubias*, *Carlephyton* y *Arisaema*, los espádices están constituidos típicamente por flores unisexuales, dispuestas en una zona femenina hacia la base y una masculina hacia el ápice. Sin embargo, *Stylochaeton* y *Synandropadix* presentan flores bisexuales entre las zonas femenina y masculina. Igualmente *Taccarum*, *Anubias* y *Carlephyton* pueden llegar a presentar flores bisexuales entre ambas zonas. Un caso diferente es el de *Arisaema*, en donde algunas de sus especies (*A. consaguineum*, *A. speciosum*) presentan inflorescencias exclusivamente femeninas o masculinas.

La disposición de las flores posiblemente está asociada con los diferentes síndromes de polinización (Bown, 2000). Se ha observado que en los espádices con flores unisexuales, las flores femeninas maduran primero y posteriormente las masculinas. Este proceso puede ocurrir en un período de pocos días. En contraste, en aquellas especies que presentan espádices con flores bisexuales, los gineceos de las flores basales maduran inicialmente de forma continua y secuencialmente de la base hacia el apice. Así, los gineceos de las subsecuentes flores prosiguen su maduración y solamente cuando el último gineceo apical ha madurado, los androceos completan su madurez, iniciando por las flores basales y terminando en las flores del ápice del espádice. Este proceso puede durar semanas o meses. A este mecanismo de maduración inicial del gineceo con respecto al androceo, se le conoce como protoginia y se le ha interpretado como una barrera para evitar la autopolinización (Mayo et al., 1997, Bown, 2000; Albre et al., 2003).

Tipo de espata—

La evolución de la espata en Araceae ha sido dinámica (Figs. 18 y 24), pero sin lugar a dudas la forma expandida es la condición ancestral. Sin embargo, de acuerdo con la hipótesis de reconstrucción de este carácter (Fig. 18), la espata expandida también se presenta en clados derivados (*Amydrium*, 10; *Nephtytis*, 19; *Spathicarpa*, 27; *Zomicarpella*, 33; *Ulearum/Filarum*, 34; *Carlephyton/Colletogyne*, 38; *Steudnera*, 43; *Calloopsis*, 46; *Calla*, 52) y puede representar, en cada caso, una reversión al estado ancestral. Se ha propuesto que durante el desarrollo de la inflorescencia, la espata puede proteger al espádice de las condiciones ambientales y de los depredadores. Generalmente la espata expandida es de color verde y puede ser similar a la forma de una hoja. Asimismo, dada su posición paralela o reflexa con respecto al espádice durante la floración, también podría jugar un papel en la polinización de las flores (Grayum, 1990; Bown, 2000).

La ausencia de espata, en *Wolffia* y *Wolffiella* (Fig. 18; clado 5) puede ser considerada como un evento derivado dentro de las lemnoideas, como consecuencia de la reducción de tamaño y número de sus estructuras.

En referencia a la espata en forma de lancha, la reconstrucción filogenética permite observar que esta forma ha evolucionado en varias ocasiones independientes, en diferentes grupos (Figs. 18 y 24). Este tipo de espata puede ser de diferentes colores (blanco, crema, café, verde y vino), los que al combinarse forman patrones llamativos. Por esta razón, la espata parece funcionar como un estandarte para la atracción de los polinizadores.

En lo que concierne a la espata en forma de tubo (Fig. 18), se observa que se ha derivado independientemente en *Dracontioides* (13), *Zantedeschia/Bognera* (55), *Arisarum* (35), *Pistia* (40), *Arisaema* (44) y *Piptospatha* (48). Al igual que la espata en forma de lancha, presenta colores que varían de verde a blanco, pasando por vino. En algunos casos, estos colores se combinan para formar patrones rayados como en *Arisaema* (44). En este caso, el polinizador, al posarse en la parte superior del tubo, resbala cayendo hacia su interior, el cual es liso y estrecho, lo que impide el vuelo del insecto y provoca que intente su salida escalando el espádice (Endress, 1994; Bown, 2000).

La espata que forma un tubo con constricción y una lámina (Fig. 18), es el estado ancestral del clado *Anubias/Zamioculcas* (60). De este estado se han derivado el resto de los tipos de espata, excepto su ausencia. Este tipo de espata forma un sistema morfológicamente complejo, especialmente hacia su interior, ya que en la parte baja forma una cámara estrecha que rodea a las flores. Dentro de la cámara, la única ruta de escape para los polinizadores se localiza hacia la parte apical. Al igual que en el caso de la espata en forma de tubo, sus paredes internas son lisas y resbalosas, por lo cual la única manera que los insectos encuentran para escapar, es escalando el espádice (Bown, 2000).

En resumen, el estado de carácter inicial de la espata en las aráceas parece estar relacionado con la protección del espádice de las condiciones ambientales y los depredadores. Sin embargo, en este trabajo se observó que los diferentes tipos de espata subsiguientes a la expandida (incluyendo los colores y sus diferentes patrones de combinación), parecen estar directamente involucrados en los mecanismos de polinización.

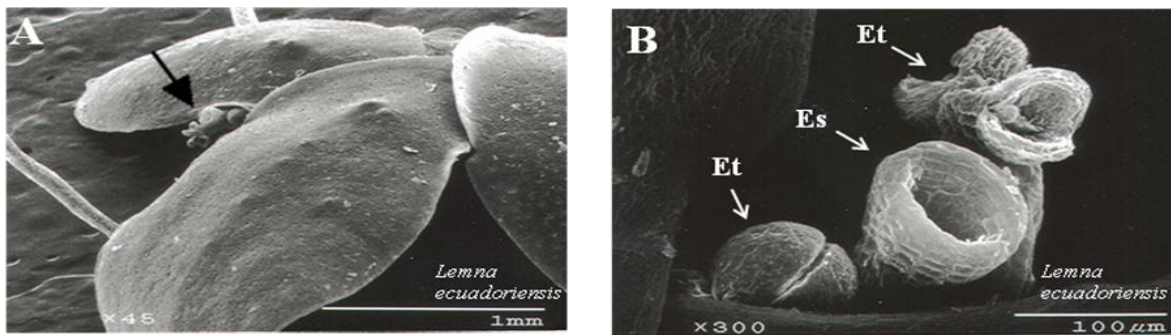


Fig. 19. Frondas y estructuras reproductivas de *Lemna ecuadoriensis*: **A)** La flecha indica las estructuras reproductivas en la fronda; **B)** acercamiento de las estructuras reproductivas. **Es)** Estigma; **Et)** estambre.

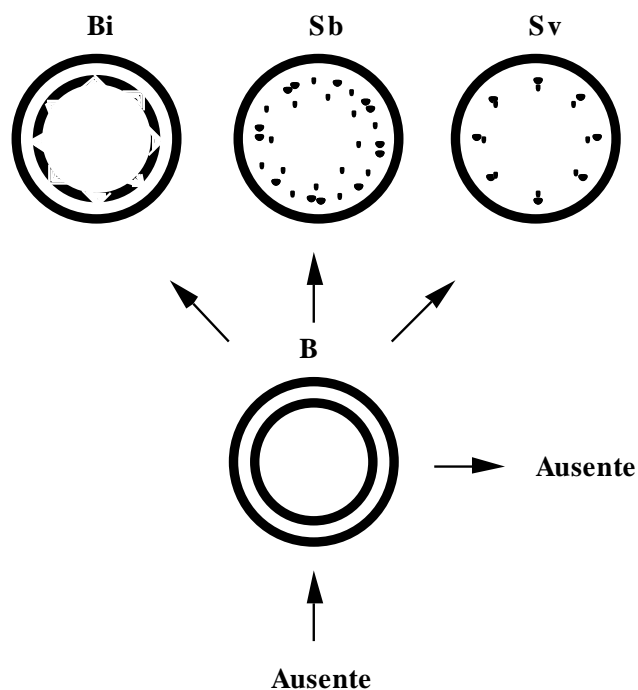


Fig. 20. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución del tipo de colénquima en Araceae (**Fig. 13**): **B**) Colénquima en banda; **Bi**) colénquima en banda interrumpida por células corticales; **Sb**) colénquima en cordones entre los haces vasculares; **Sv**) colénquima en cordones asociados a los haces vasculares.

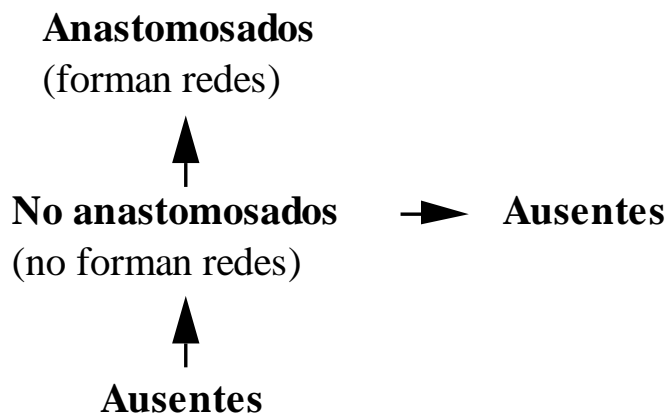


Fig. 21. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución del tipo de laticíferos articulados anastomosados y no anastomosados, en Araceae (**Fig. 14**).

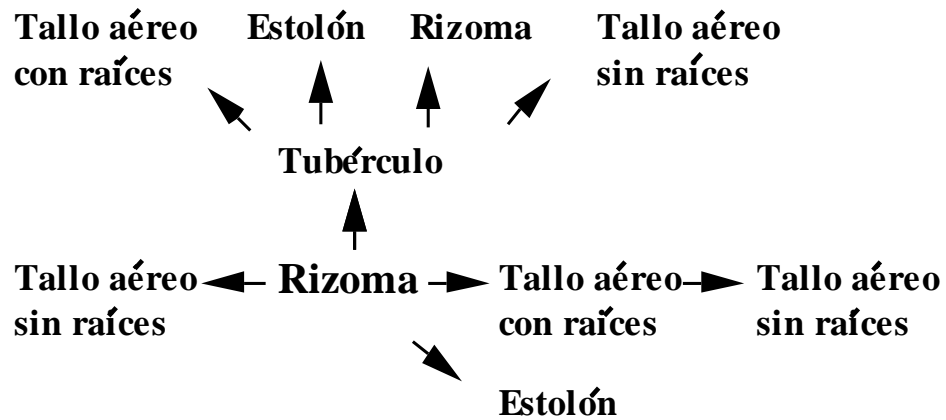


Fig. 22. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución del tipo de tallo (con respecto al sustrato), en Araceae (**Fig. 15**).

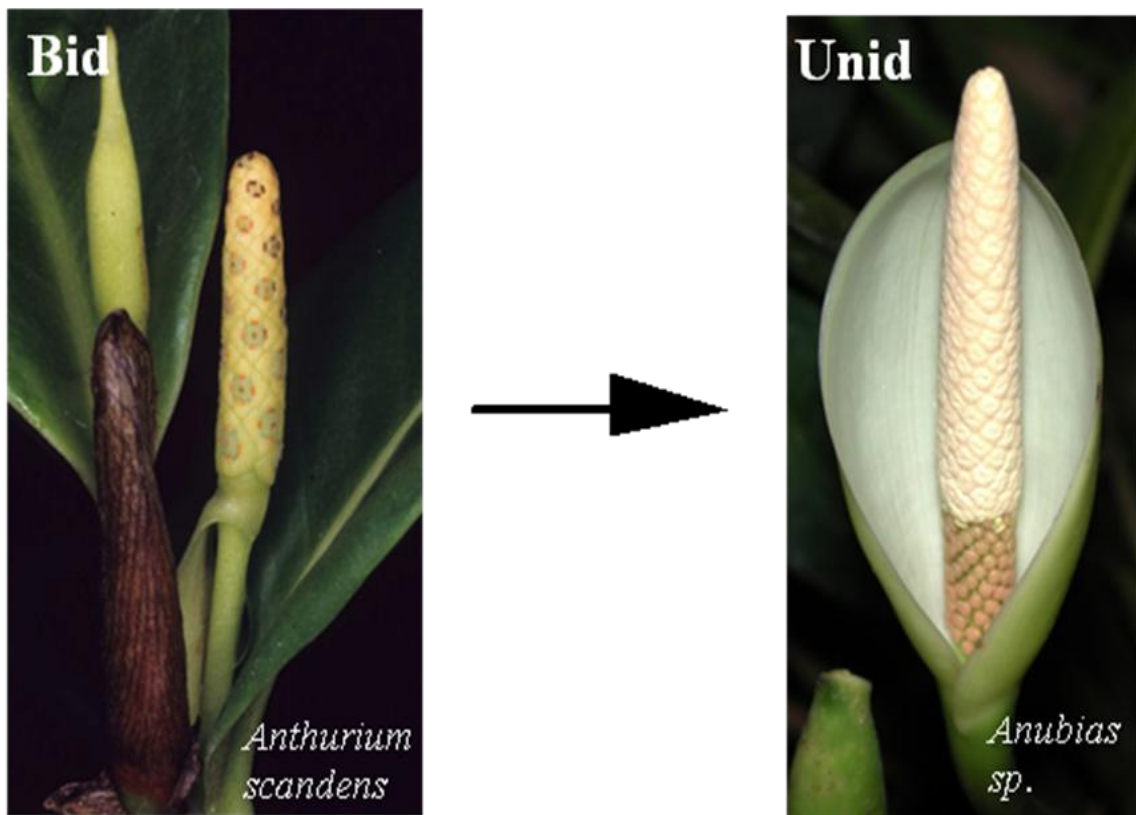


Fig. 23. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución de las flores bisexuales y unisexuales y su distribución en el espádice en Araceae (**Fig. 16 y 17**): **Bid**) bisexuales distribuidas uniformemente en el espádice; **Unid**) unisexuales distribuidas en una zona de flores femeninas hacia la base y flores masculinas hacia el ápice.

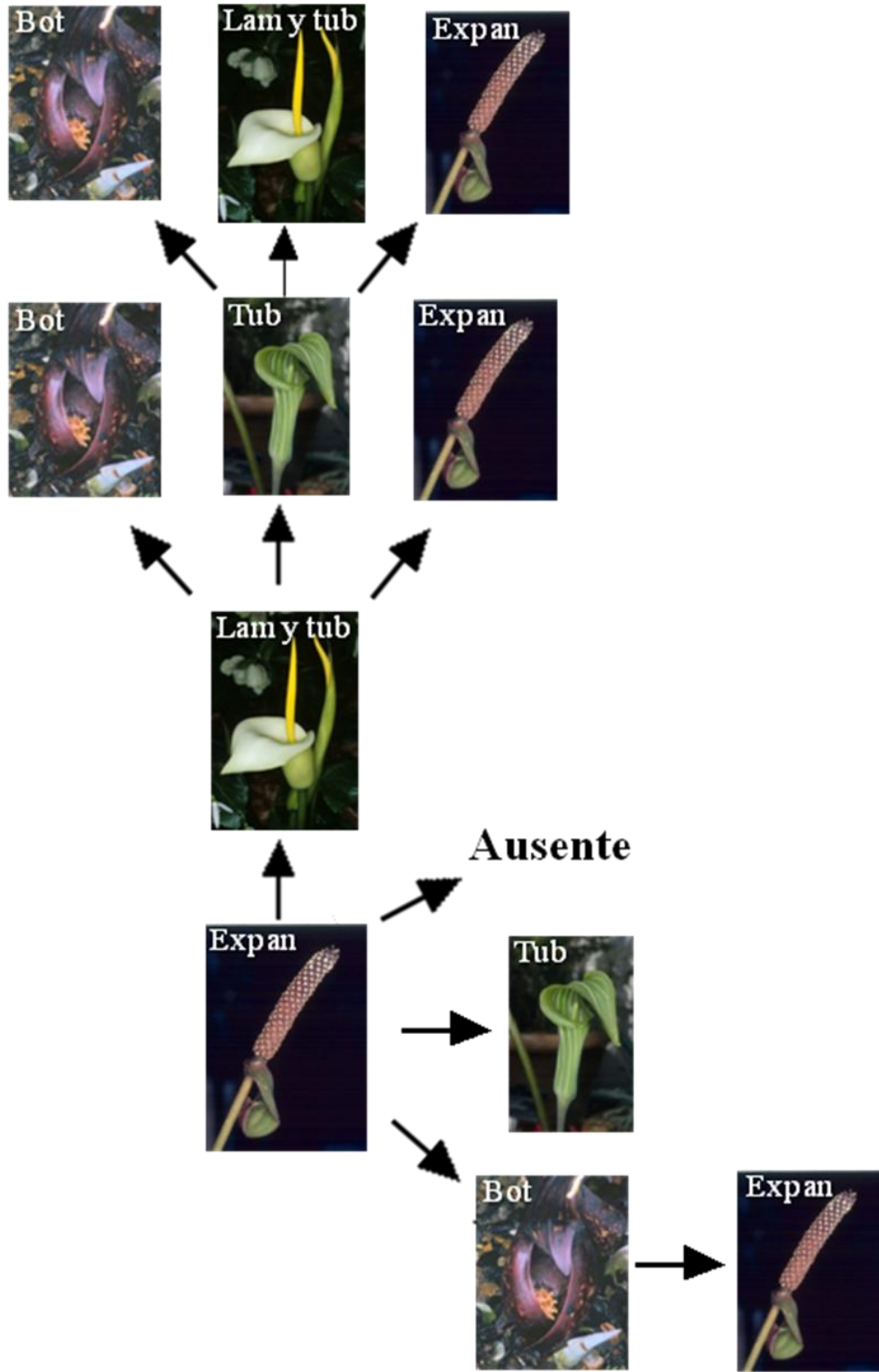


Fig. 24. Representación esquemática basada en la reconstrucción de la evolución del tipo de espata en Araceae (**Fig. 18**): **Expan**) Expandida; **Bot**) lancha; **Tub**) tubo; **Lam y tub**) tubo con constricción y lamina.

DIVERSIFICACIÓN DEL GRUPO

El tallo presenta una evolución dinámica que le ha permitido a las aráceas establecerse y adaptarse a diferentes hábitats, donde el agua puede o no ser una limitante para el desarrollo de las plantas. Un elemento adicional es la presencia del colénquima, el cual refuerza el sistema de apoyo y flexibilidad del tallo, pecíolo y lámina de la hoja. Por otra parte, la presencia de los laticíferos representa el desarrollo de un sistema excretor o de almacenamiento de sustancias, las cuales en algunos casos pueden ser tóxicas a los animales que las dañan. Los laticíferos se presentan principalmente en Aroideae, aunque también se encuentran en otras subfamilias (Orontioideae y Monsteroideae).

En cuanto a los atributos reproductivos seleccionados, se consideró la espata, que es una estructura reportada en grupos como Acorales (Acoraceae) y Alismatales (Aponogetonaceae, Araceae, Hydrocharitaceae). En Acoraceae la espata es mucho más grande que el espádice, luce como una extensión vertical de un pedúnculo foliáceo linear, de color verde (Mayor et al., 1997) y es muy difícil distinguirla de una hoja. En Aponogetonaceae la espata es membranacea y raramente perenne, principalmente está asociada a la yema de la inflorescencia (van Bruggen, 1998). En Hydrocharitaceae se denomina espata, a la presencia de una o dos brácteas que pueden estar libres o fusionadas, sésiles o pedunculadas, membranaceas a coriáceas y con un ápice generalmente bifido (Cook, 1998; Novelo y Lot, 2001). En Araceae la espata es reconocida como la última hoja de cada artículo floral y es considerada como una parte de la inflorescencia (Mayo et al., 1997). Esta puede lucir como una hoja, o alcanzar niveles relativamente altos de modificación morfológica, teniendo forma de lancha, tubo o tubo con constricción y lámina. Junto con las formas que adopta, puede presentar diferentes colores que, al combinarse, forman patrones vistosos. Este comportamiento parece indicar que la espata funciona como una estructura petaloide que está íntimamente relacionada con la biología de la polinización (Soltis et al., 2005; Bateman et al., 2006). La espata en todos los grupos mencionados anteriormente protege, durante su desarrollo, a los primordios florales de la inflorescencia tanto de las condiciones ambientales, como de los depredadores. Por tanto, en unos casos la espata está constituida por una sola bráctea (Acoraceae, Araceae, Aponogetonaceae) y en otros por un conjunto de brácteas que están libres o fusionadas (Hydrocharitaceae). Ambas variantes son consideradas como espatas (Font Quer, 1982), ya que funcionalmente parecen realizar la misma tarea, aunque morfológicamente lucen diferentes. De acuerdo con APG (2003), Chase et al.

(2006), Soltis et al. (2005), entre muchos otros trabajos sobre filogenia de monocotiledóneas, el grupo de los Acorales (Acoraceae) es el primer clado en divergir, debido a que sus miembros presentan una espata que se puede considerar plesiomórfica en monocotiledóneas. En este mismo sentido filogenético, la espata también se presenta en los subsiguientes clados derivados de las monocotiledóneas. Así, las Alismatales (e.g. Araceae) representan el siguiente clado en divergir y dentro de ellas, las Araceae son el primer subclado de este orden (Chase et al., 2006). Esta situación indica que la espata de Acoraceae y Araceae podría ser homóloga. Sin embargo, la espata también se presenta en otros clados derivados de monocotiledóneas, tales como Asparagales (e.g. Alliaceae), Commelinales (e.g. Pontederiaceae), Pandanales (e.g. Cyclantaceae), Poales (e.g. Poaceae) y Zingiberales (e.g. Heliconiaceae). Por tanto, el designar a una bráctea o un conjunto de brácteas como espata, por su posición con respecto a la inflorescencia, no necesariamente implica que dichas brácteas sean homólogas. De acuerdo con Patterson (1982), un criterio para proponer una hipótesis de homología es la posición de la estructura; sin embargo, para de Pinna (1991) la única forma de poner a prueba una posible homología es la prueba de congruencia entre caracteres en un análisis cladístico. Por tanto, siguiendo lo señalado por el último autor, sería deseable recurrir a un análisis cladístico en el que se incluyera a la espata como carácter, junto con representantes de otras monocotiledóneas, para determinar si esta estructura es homóloga en Acoraceae y Araceae. Adicionalmente, se podría recurrir a ciertos estudios enfocados en la biología del desarrollo, para hacer observaciones morfológicas que pudieran ayudar a esclarecer esta situación. En este mismo sentido, también sería interesante explorar la evolución de la espata en el marco de la filogenia de las monocotiledóneas, para entender su naturaleza y relevancia dentro de este interesante grupo de plantas. En cuanto a las modificaciones morfológicas que ha sufrido la espata de las aráceas (e.g. formas, colores y patrones de colores), éstas permiten identificarla como una nueva entidad morfológica del grupo y por tanto, considerarla como una novedad evolutiva de la familia.

En aráceas la relación espata-espádice es un patrón que se presenta prácticamente en todos los taxa (excepto en *Wolffia* y *Wolffiella*, donde la espata se ha perdido). De esta relación se desprenden diversas combinaciones entre los estados de carácter de la espata y de las flores fértiles, incluyendo su distribución sobre el espádice. De acuerdo con la optimización del tipo de espata (Figs. 18 y 24), se han presentado dos grandes eventos en la familia. En primer término se presenta la espata expandida como la condición ancestral y la espata en forma de tubo con

constricción y lámina, como el estado derivado (Figs. 18 y 24). Sin embargo, a partir de este último estado también se han formado otros tipos de espata en Aroideae, los cuales, en algunos casos, pueden representar estados derivados (espata en forma de tubo) o reversiones a la condición ancestral (espata expandida). Una situación similar a la anterior se presenta en Aroideae y Zamioculcadoideae, con respecto a la sexualidad de las flores y su distribución en el espádice de (Figs. 16 y 17). En este caso, las flores bisexuales que están distribuidas a lo largo del espádice representan el estado ancestral de la familia y el estado derivado está representado por las flores unisexuales ubicadas en una zona femenina en la base y una masculina hacia el ápice.

Estos arreglos permiten considerar la posibilidad de que el ancestro de las aráceas probablemente presentaba una espata expandida y un espádice con flores bisexuales a lo largo de su eje. A partir de esta condición, ambos órganos (espata y espádice) han tenido una evolución conjunta que, en algunos casos, se ve claramente reflejada como en la espata con tubo con constricción y lámina y en las flores unisexuales separadas en dos zonas del espádice. Así mismo, se presentan casos donde la constricción de la espata con tubo y lámina, coincide perfectamente con la zona intermedia de ubicación de las flores femeninas y masculinas del espádice (e.g. *Remusatia*), la cual en algunos grupos puede estar constituida por flores estériles (e.g. *Syngonium*) o simplemente puede carecer de flores (e.g. *Pinellia*). Sin embargo, también existe la situación donde la porción del espádice de las flores femeninas unisexuales está fusionada a la espata (e.g. *Ariopsis*) o bien la condición en la cual el espádice está completamente fusionado a la espata y los dos tipos de flores unisexuales se distribuyen sobre ella formando cuatro hileras. En este caso, las flores masculinas se presentan en las dos hileras centrales y las femeninas en las laterales (e.g. *Spathicarpa*). Con base en lo anterior, se puede interpretar que la espata y el espádice funcionan como una unidad sinorganizada (órganos florales vecinos del mismo origen o diferente que se unifican en una estructura; Endress, 2001). En esta unidad, la espata funciona como un pétalo y las flores de la inflorescencia como las estructuras reproductivas de una flor, especialmente en los grupos donde se presentan las flores unisexuales, que funcionan como gineceos o androceos.

La sinorganización entre la espata y el espádice puede representar en las aráceas un modelo que se estabilizó en las Aroideae y posiblemente fue un factor, entre otros más, que desencadenó el desarrollo de un gran número de géneros (ca. de 67; Mayo et al., 1997). Para

abordar esta problemática se podría recurrir al método propuesto por Brooks y McLeman (2002), para investigar si la diversificación de especies de un clado se debe a un tipo de innovación.

Con respecto a las angiospermas, la sinorganización entre las estructuras reproductivas se ha observado en diferentes grupos, incluyendo las familias Asclepiadaceae, Fabaceae y Orchidaceae, entre muchas otras. Existe una amplia diversidad de modos de sinorganización, e.g. el gineceo sincárpico (unión congénita de todos los carpelos), la simpetalia (unión congénita de los pétalos), la fusión de pétalos y estambres, la sinandria (unión congénita de estambres), la fusión entre estambres y capelos, etc. (Endress, 1990, 2001; Soltis et al., 2005). En general, las estructuras sinorganizadas han sido asociadas con la biología de la polinización (Endress, 1990, 1994, 2001; Soltis et al., 2005). Esta sinorganización entre espata y espádice, donde la espata asemeja a un pétalo (Soltis et al., 2005; Bateman et al., 2006) y la inflorescencia a una flor (pseudanto; Weberling, 1989) parece manifestarse principalmente en el grupo Aroideae, en el que los mecanismos de polinización son los más sofisticados de la familia. En algunos taxa que portan espata con tubo con constricción y lámina y espádice con flores unisexuales dispuestas en dos zonas, se pueden presentar en el ápice de la inflorescencia estructuras que producen olor (osmóforos), los cuales son activados cuando el espádice inicia la producción de calor, por la excitación de las mitocondrias de sus células (Endress, 1994; Mayo et al., 1997; Albre et al., 2003). El aroma, junto con el color o el patrón de colores que la espata muestra, atraen a los polinizadores hacia la inflorescencia (e.g. *Amorphophallus*). Al caer el polinizador al interior del tubo que es estrecho, liso y oscuro, la única manera que éste tiene para salir de esta trampa es escalando las flores femeninas y masculinas del espádice. De esta forma, si el polinizador ha visitado previamente otros individuos de la misma especie, puede portar en su cuerpo granos de polen que pueden ser depositados durante su escape, en las flores femeninas maduras de un nuevo individuo. En otros casos, se sabe que los estaminodios que rodean a los estigmas de las flores femeninas sirven de alimento a los polinizadores. Por tanto, esta recompensa y la temperatura generada por las flores estériles, permiten la supervivencia de los polinizadores hasta su escape de la trampa (Bown, 2000; Albre et al., 2003). Una variante más compleja de este sistema de polinización se observa en las especies que constituyen al género *Arum*. En ellas, cuando las flores femeninas maduran, los osmóforos inician la producción de aroma y los polinizadores son atraídos. Al caer el polinizador dentro de la cámara éste trata de escapar, pero se lo impiden las flores estériles con largos tricomas. Es hasta el momento en que las flores

masculinas han madurado, cuando liberan los granos de polen que caen sobre los polinizadores y las flores estériles pierden sus tricomas, abriendo la entrada de la trampa para que los polinizadores puedan salir (Albre et al., 2003).

CONSIDERACIONES GENERALES

La plasticidad del tallo de las aráceas les ha permitido explorar y tener acceso a diferentes hábitats. En una etapa temprana en la evolución de las aráceas, el rizoma por su versatilidad y características morfológicas, permitió a las plantas trepar diferentes superficies, al grado de transformarse en un tallo aéreo con raíces en los nudos. Por su parte el rizoma, al transformarse en un estolón, permitió a las plantas incursionar en el medio acuático. Al transformarse en un tubérculo, pudo almacenar recursos para ser usados en las épocas desfavorables, en sitios donde las condiciones climáticas de aridez o de alta montaña son drásticas.

Asociado a lo anterior, el colénquima ha jugado un papel de reforzamiento del sistema de apoyo y flexibilidad del tallo, peciolo y lámina de la hoja. Por su parte, la adquisición de los laticíferos representa el desarrollo de un sistema excretor que almacena una serie de sustancias que pueden ser tóxicas para quien daña a estas plantas.

Con lo que respecta a la derivación de flores bisexuales a unisexuales, así como a la zonificación de las flores unisexuales en el espádice, éstos parecen reflejar patrones relacionados con la biología de la polinización. La presencia de la espata en aráceas junto con el espádice representa una novedad evolutiva en el grupo y a lo largo de su evolución se ha consolidado como una unidad sinorganizada, que probablemente favoreció una radiación de géneros que se concentran en las Aroideae, que es la subfamilia más diversa de las Araceae.

En lo concerniente a los factores de evolución y distribución de flores bisexuales y unisexuales en el eje de la inflorescencia, se observa que sus patrones de evolución son muy similares, por lo cual se podría considerar que se están comportando como caracteres que han evolucionado paralelamente y que podrían estar correlacionados. Sin embargo, para poner a prueba esta hipótesis es necesario recurrir a técnicas del método comparativo filogenético, que rebasan los objetivos de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- ALBRE, J., A. QUILICHINI Y M. GIBERNAU. 2003. Pollination ecology of *Arum italicum* (Araceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 205–214.
- APG (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- BATEMAN, R. M., J. HILTON Y P. J. RUDALL. 2006. Morphological and molecular phylogenetic context of the angiosperms: contrasting the “top–down” and “bottom–up” approaches used to infer the likely characteristics of the first flowers. *Journal of Experimental Botany* 57: 3471–3503.
- BECERRA, J. X., D. L. VENABLE, P. H. EVANS Y W. S. BOWERS. 2001. Interactions between chemical and mechanical defense in the plant genus *Bursera* and their implications for herbivores. *American Zoology* 41: 865–876.
- BELL, D. A. Y A. BRYAN. 1991. *Plant Form*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- BOGNER, J. Y D. H. NICOLSON. 1991. A revised classification of Araceae with dichotomous keys. *Willdenowia* 21: 35–50.
- BOWN, D. 2000. *Aroids. Plants of the Arum Family*. 2a ed. Timber Press, Portland, USA.
- BOYCE, P. C. 1995. Introduction to the family Araceae. *Curtis’s Botanical Magazine* 12: 122–125.
- BROOKS, D. R. Y D. A. MCLENNAN. 2002. *The Nature of diversity an evolutionary voyage of discovery*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- CABRERA, L. I., G. A. SALAZAR, M. W. CHASE, S. J. MAYO Y J. BOGNER. 2008. Phylogenetic relationship of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and non–coding plastid DNA. *American Journal of Botany* 95: 1153–1165.
- CHASE, M. W., M. F. FAY, D. S. DEVEY, O. MAURIN, N. RØNDTED, J. DAVIES, Y. PILLON, G. PETERSEN, O. SEBERG, M. N. TAMURA, C. B. ASMUSSEN, K. HILU, T. BORSH, J. I. DAVIS, D. W. STEVENSON, J. C. PIRES, T. J. GIVNISH, K. J. SYTSMA, M. M. MCPHERSON, S. W. GRAHAM, Y H. S. RAI. 2006. MULTI–GENE ANALYSES OF MONOCOT RELATIONSHIPS: A SUMMARY. *ALISO* 22: 63–75.
- COOK, C. D. K. 1998. Hydrocharitaceae. en K. Kubitzki [ed.], *The families and genera of vascular plants, vol 4*, 234–248. Springer–Verlag, Berlin, Germany.
- CROAT, T. B. 1992. Species diversity of Araceae in Colombia: a preliminary survey. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79:17–28.
- CUNNINGHAM, C. W., K. E. OMLAND Y T. H. OAKLEY. 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Tree* 13: 361–366.
- DE PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.
- DICKISON, W. C. 2000. *Integrative plant anatomy*. Harcourt Academic Press, California, USA.
- DONOGHUE, M. J. 1989. Phylogenies and the analysis of evolutionary sequences, with examples from seed plants. *Evolution* 43: 1137–1156.
- ENDRESS, P. K. 1990. Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society* 153–175.

- ENDRESS, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- ENDRESS, P. K. 2001. Origins of flower morphology. *Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.)* 291: 105–115.
- ENGLER, A. 1876. Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae. I. Natürliches System der Araceae. *Nova Acta academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum* 39: 133–155.
- ENGLER, A. 1920. Araceae–Pars generalis et index familiae generalis. en Engler, A. [ed.], *Das Pflanzenreich* 74 (IV.23A): 1–71.
- ESAU, K. 1965. *Plant Anatomy*. 2a ed. Wiley International Edition, New York, USA.
- FELSESTEIN, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology* 27: 401–410.
- FONT QUER, P. 1982. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, Barcelona, España.
- FRENCH, J. C., M. G. CHUNG Y Y. K. HUR. 1995. Chloroplast DNA phylogeny of the Ariflorae. en P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler y C. J. Humphries [eds.], *Monocotyledons: systematics and evolution, vol 1*, 255–275. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- GIVNISH, T. J. Y K. J. SYSTMA [EDS.]. 2000. *Molecular evolution and adaptive radiation*. Cambridge University Press, New York, USA.
- GRACE, J. B. 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany* 44: 159–180.
- GRAYUM, M. H. 1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 628–697.
- JUDD, W. S., C. S. CAMBELL, E. A. KELLOGG, P. F. STEVENS Y M. J. DONOGHUE. 2002. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- KEATING, R. C. 2002. Acoraceae and Araceae. en M. Gregory y D. F. Cutler [eds.]. *Anatomy of the monocotyledons, vol 9*, 1–327. Oxford University Press, Oxford, UK.
- LANDOLT, E. 1986. BIOSYSTEMATIC INVESTIGATIONS IN THE FAMILY OF DUCKWEEDS (LEMNACEAE) (VOL. 2). THE FAMILY OF LEMNACEAE – A MONOGRAPHIC STUDY, VOL. 1. VERÖFFENTLICHUNGEN DES GEOBOTANISCHEN INSTITUTES DER ETH, STIFTUNG, RÜBEL, ZÜRICH, HEFT 71. ZÜRICH, SUIZA.
- LANDOLT, E. 1998. Lemnaceae. en K. Kubitzki [ed.]. *The families and genera of vascular plants, vol. 4*, 264–269. Springer-Verlag, Berlin, Germany
- MADDISON, W. P. Y D. R. MADDISON. 2003. *MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution*. Version 4.06. Sunderland, Massachusetts, USA.
- MADDISON, W. P. Y D. R. MADDISON. 2006. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 1.12 <http://mesquiteproject.org>.
- MAUSETH, J. D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, California, USA.
- MAYO, S. J., J. BOGNER Y P. C. BOYCE. 1997. *The genera of Araceae*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

- MAYO, S. J., J. BOGNER Y P. C. BOYCE. 1998. Araceae. en K. Kubitzki [ed.]. *The families and genera of vascular plants, vol 4*, 26–74. Springer–Verlag, Berlin, Germany.
- MORENO, N. P. 1984. *Glosario Botánico Ilustrado*. Compañía Editorial Continental, D. F. México.
- NIKLAS, K. J. 1991. Effects of tissue volumen and location on the mechanical consequences of dehydration of petioles. *American Journal of Botany* 78: 361-369.
- NOVELO, A. y A. Lot. 2001. Hydrocharitaceae. en G. Calderón y J. Rzedowski [eds.], *Flora fanerogámica del Valle de México*, 996–999. Instituto de Ecología, A.C., Veracruz, México.
- PATTERSON, C. 1982. Morphological characters and homology. en K.A. Joysey y A.E. Friday (eds.). *Problems of phylogenetic reconstructions*, 21–74. Academic Press, Londres.
- SCHOTT, H. W. 1860. *Prodromus systematis Aroidearum. Congregationis Mechitharisticae*. Vienna, Austria.
- SOLTIS, P. S., D. E. SOLTIS Y M. W. CHASE. 1999. Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. *Nature* 402: 402–404.
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS, P. K. ENDRESS Y M. W. CHASE. 2005. *Phylogeny and evolution of Angiosperms*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- STOCKEY, R. A., G. L. HOFFMAN Y G. W. ROTHWELL. 1997. The fossil monocot *Limnobiophyllum scutatum*: resolving the Phylogeny of Lemnaceae. *American Journal of Botany* 84: 355–368.
- VAN BRUGGEN, H. W. E. 1998. Aponogetonaceae. en K. Kubitzki [ed.], *The families and genera of vascular plants, vol 4*, 21–25. Springer–Verlag, Berlin, Germany.
- WEBERLING, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Este estudio tuvo como propósito explorar las relaciones filogenéticas entre las aráceas y las lemnoideas, con base en información de secuencias de cinco regiones del ADN de plastidios. Representa el primer trabajo de filogenia molecular que incluye la mayor parte de los géneros de aráceas y todos los géneros de lemnoideas, así como representantes de las Acorales, Alismatales (monocotiledóneas) y de otros grupos de angiospermas (Chlorantaceae, Magnoliales y Piperales). Los resultados indican que los miembros de Araceae y lemnoideas forman un grupo monofilético. Asimismo, se observa que las lemnoideas integran un subclado (Lemnoideae) ubicado entre las Proto-Araceae y el resto de las aráceas. La mayoría de las subfamilias, tribus y alianzas reconocidas por Mayo et al. (1997) son consistentes con los árboles filogenéticos, con excepción de las Aroideae que resultan parafiléticas, por la presencia del género *Calla* (Calloideae), que está anidado a esta subfamilia. Igualmente, las tribus Monstereae, Zomicarpeae y Colocasieae, no son monofiléticas. Se identifica a la subfamilia Zamioculacadoideae propuesta por Bogner y Hess (2005), aunque sus límites se amplían con la inclusión de *Stylochaeton*. La subfamilia Calloideae (en el sentido de Mayo et al., 1997), es transferida como tribu a la subfamilia Aroideae. Las siguientes subfamilias podrían ser reconocidas (de acuerdo a su aparición en el árbol filogenético) Gymnostachydoideae, Orontioideae, Lemnoideae, Pothoideae, Monsteroideae, Lasioideae, Zamioculcadoideae, y Aroideae. Sin embargo, es de tomarse en cuenta que las hipótesis generadas en este estudio están basadas solamente en marcadores moleculares del ADN de cloroplasto, por lo cual sería deseable incorporar información de otra fuente de evidencia del genoma (e.g. nuclear) y/o morfológica, con el fin de aportar elementos adicionales que pudieran ayudar a mejorar la resolución de aquellas zonas de los árboles que presentan politomías o clados con poco apoyo estadístico (e.g. las relaciones internas en Monsteroideae, Lasioideae y Aroideae).

Las relaciones mostradas por los árboles filogenéticos bajo máxima parsimonia, sirvieron de marco para investigar la evolución de seis atributos anatómicos, vegetativos y reproductivos seleccionados. La plasticidad morfológica del tallo de las aráceas se ha expresado en diferentes formas, tales como rizoma, estolón, tubérculo, tallo aéreo con raíces o sin ellas. Estas manifestaciones se han fijado a través de procesos evolutivos tales como la selección natural, respondiendo a los diferentes hábitats en los que han evolucionado las aráceas, principalmente en los sitios tropicales y subtropicales donde se localiza la mayor diversidad de especies y

expresiones del tallo. Por su parte, el tubérculo también ha sido un elemento importante en la incursión de las aráceas en sitios donde las condiciones climáticas de aridez o de alta montaña son dramáticas. Por otra parte, el colénquima ha jugado un papel de refuerzo del sistema de apoyo y flexibilidad del tallo, pecíolo y lámina de la hoja. A su vez, la presencia de los laticíferos representa el desarrollo de un sistema excretor que almacena una serie de sustancias que pueden ser tóxicas para quien daña a las plantas. En lo que respecta a las flores fértiles, existe una evidente derivación de la bisexualidad hacia la unisexualidad, así como una tendencia hacia la zonificación de las flores unisexuales en el espádice, lo cual aparentemente está relacionado con su biología de la polinización. El patrón presentado por ambos atributos es muy similar, por lo cual podrían estar correlacionados y haber evolucionado paralelamente. Por su parte, la espata representa una novedad evolutiva de la familia Araceae que durante su evolución y junto con el espádice, se han consolidado como una unidad sinorganizada. Esta unidad probablemente está relacionada con el desarrollo de sistemas de polinización complejos, que posiblemente han favorecido la radiación de géneros en Aroideae, la subfamilia más diversa de las Araceae.

LITERATURA CITADA

- APG (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP). 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531–553.
- APG (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- BARABÉ, D., A. BRUNEAU, F. FOREST Y C. LACROIX. 2002. The correlation between development of atypical bisexual flowers and phylogeny in the Aroideae (Araceae). *Plant Systematic and Evolution* 232: 1–19.
- BOGNER, J. Y D. H. NICOLSON. 1991. A REVISED CLASSIFICATION OF ARACEAE WITH DICHOTOMOUS KEYS. *WILLDENOWIA* 21: 35–50.
- BOGNER, J., Y M. HESSE. 2005. ZAMIOCULCADOIDEAE, A NEW SUBFAMILY OF ARACEAE. *AROIDEANA* 28: 3–20.
- BOWN, D. 2000. *Aroids: plants of the Arum family*. 2a ed. Timber Press, Portland, USA.
- BOYCE, P. C. 1995. Introduction to the family Araceae. *Curtis's Botanical Magazine* 12: 122–125.
- CHASE, M. W., D. E. SOLTIS, R. G. OLMSTEAD, D. MORGAN, D. H. LES, B. D. MISHLER, M. R. DUVALL, ET AL. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528–580.
- CHASE, M. W., D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS, P. J. RUDALL, M. F. FAY, W. J. HAHN, S. SULLIVAN, J. JOSEPH, M. MOLVRAY, P. J. KORES, T. J. GIVNISH, K. J. SYSTMA Y J. C. PIRES. 2000. Higher-level systematics of the

expresiones del tallo. Por su parte, el tubérculo también ha sido un elemento importante en la incursión de las aráceas en sitios donde las condiciones climáticas de aridez o de alta montaña son dramáticas. Por otra parte, el colénquima ha jugado un papel de refuerzo del sistema de apoyo y flexibilidad del tallo, pecíolo y lámina de la hoja. A su vez, la presencia de los laticíferos representa el desarrollo de un sistema excretor que almacena una serie de sustancias que pueden ser tóxicas para quien daña a las plantas. En lo que respecta a las flores fértiles, existe una evidente derivación de la bisexualidad hacia la unisexualidad, así como una tendencia hacia la zonificación de las flores unisexuales en el espádice, lo cual aparentemente está relacionado con su biología de la polinización. El patrón presentado por ambos atributos es muy similar, por lo cual podrían estar correlacionados y haber evolucionado paralelamente. Por su parte, la espata representa una novedad evolutiva de la familia Araceae que durante su evolución y junto con el espádice, se han consolidado como una unidad sinorganizada. Esta unidad probablemente está relacionada con el desarrollo de sistemas de polinización complejos, que posiblemente han favorecido la radiación de géneros en Aroideae, la subfamilia más diversa de las Araceae.

LITERATURA CITADA

- APG (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP). 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531–553.
- APG (ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- BARABÉ, D., A. BRUNEAU, F. FOREST Y C. LACROIX. 2002. The correlation between development of atypical bisexual flowers and phylogeny in the Aroideae (Araceae). *Plant Systematic and Evolution* 232: 1–19.
- BOGNER, J. Y D. H. NICOLSON. 1991. A REVISED CLASSIFICATION OF ARACEAE WITH DICHOTOMOUS KEYS. *WILLDENOWIA* 21: 35–50.
- BOGNER, J., Y M. HESSE. 2005. ZAMIOCULCADOIDEAE, A NEW SUBFAMILY OF ARACEAE. *AROIDEANA* 28: 3–20.
- BOWN, D. 2000. *Aroids: plants of the Arum family*. 2a ed. Timber Press, Portland, USA.
- BOYCE, P. C. 1995. Introduction to the family Araceae. *Curtis's Botanical Magazine* 12: 122–125.
- CHASE, M. W., D. E. SOLTIS, R. G. OLMSTEAD, D. MORGAN, D. H. LES, B. D. MISHLER, M. R. DUVALL, ET AL. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528–580.
- CHASE, M. W., D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS, P. J. RUDALL, M. F. FAY, W. J. HAHN, S. SULLIVAN, J. JOSEPH, M. MOLVRAY, P. J. KORES, T. J. GIVNISH, K. J. SYSTMA Y J. C. PIRES. 2000. Higher-level systematics of the

- monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. en K. L. Wilson y D. A. Morrison[eds.]. *Monocots: systematics and evolution*, 3–16, CSIRO, Collinwood, Australia.
- CHASE, M. W., M. F. FAY, D. S. DEVEY, O. MAURIN, N. RØNDTED, J. DAVIES, Y. PILLON, G. PETERSEN, O. SEBERG, M. N. TAMURA, C. B. ASMUSSEN, K. HILU, T. BORSH, J. I. DAVIS, D. W. STEVENSON, J. C. PIRES, T. J. GIVNISH, K. J. SYTSMA, M. M. MCPHERSON, S. W. GRAHAM, Y H. S. RAI. 2006. MULTI-GENE ANALYSES OF MONOCOT RELATIONSHIPS: A SUMMARY. *ALISO* 22: 63–75.
- CROAT, T.B. 1998. History and current status on systematic research with Araceae. *Aroideana* 21: 26–145.
- CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York, USA.
- DAHLGREN, R. M. T., H. T. CLIFFORD Y P. F. YEO. 1985. *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Springer–Verlag, Berlin, Germany.
- DUVALL, M. R., M. T. CLEGG, M. W. CHASE, W. D. CLARK, W. J. KRESS, H. G. HILLS, L. E. EGUIARTE, J. F. SMITH, B. S. GAUT, E. A. ZIMMER Y G. H. LEARN, JR. 1993. Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:607–619.
- ENGLER, A. 1876. VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE MORPHOLOGISCHEN VERHÄLTNISSE DER ARACEAE. I. NATÜRLICHES SYSTEM DER ARACEAE. NOVA ACTA ACADEMIAE CAESAREAE LEOPINO–CAROLINAE GERMANICAE NATURAE CURIOSORUM 39: 133–155.
- ENGLER, A. 1920. ARACEAE – PARS GENERALIS ET INDEX FAMILIAE GENERALIS. IN ENGLER, A. [ED.], *DAS PFLANZENREICH* 74 (IV. 23A): 1–71.
- FRENCH, J. C., M. G. CHUNG Y Y. K. HUR. 1995. Chloroplast DNA phylogeny of the Ariflorae. en P. J. RUDALL, P. J. CRIBB, D. F. CUTLER Y C. J. HUMPHRIES [EDS.], *Monocotyledons: systematics and evolution, vol 1*. 255–275 Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- GRAYUM, M. H. 1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 628–697.
- HOOKE, J. F. 1883. AROIDEAE. IN G. BENTHAM, AND J. D. HOOKER. *GENERA PLANTARUM*, 3: 995–1000. REEVE, LONDON, UK.
- HOTTA, M. 1970. A SYSTEM OF THE FAMILY ARACEAE IN JAPAN AND ADJACENT AREAS. *MEMOIRS OF THE FACULTY OF SCIENCE OF KYOTO IMPERIAL UNIVERSITY, SERIES FOR BIOLOGY* 4: 72–96.
- HUTCHINSON, J. 1973. *THE FAMILIES OF FLOWERING PLANTS*. CLARENDON PRESS, OXFORD. UK.
- KUBITZKI, K. 1998. *The Families and Genera of Vascular Plants, vol 3*. Springer–Verlag, Berlin, Germany.
- LANDOLT, E. 1986. *Biosystematic investigations in the family of duckweeds (Lemnaceae)(vol 2). The family of Lemnaceae—a monographic study, vol 1*. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung, Rübel, Zürich, Heft 71. Zürich, Switzerland.
- LANDOLT, L. 1998. Lemnaceae. en K. Kubitzki [ed.], *The families and genera of vascular plants, vol 4*, 264–269. Springer–Verlag, Berlin, Germany.
- LEMON, G. D. Y U. Posluszny. 2000a. Comparative shoot development and evolution in the Lemnaceae. *International Journal of Plant Sciences* 161: 733–748.

- LEMON, G. D. Y U. POSLUSZNY. 2000b. Shoot development in *Pistia stratiotes* (Araceae). *International Journal of Plant Sciences* 161:721–732.
- LES, D. H., E. LANDOLT Y D. J. CRAWFORD. 1997. Systematics of the Lemnaceae (duckweeds): inferences from micromolecular and morphological data. *Plant Systematics and Evolution* 204: 161–177.
- LES, D. H Y D. J. CRAWFORD. 1999. *Landoltia* (Lemnaceae), a new genus of duckweeds. *Novon* 9: 530–533.
- LES, D. H., D. J. CRAWFORD, E. LANDOLT, J. D. GABEL, Y R. T. KIMBALL. 2002. Phylogeny and systematics of Lemnaceae, the duckweed family. *Systematic Botany* 27: 221–240.
- MAYO, S. J., J. BOGNER Y P. C. BOYCE. 1997. *The genera of Araceae*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- NICOLSON, D. H. 1987. History of aroid systematics. *Aroideana* 10: 23–30.
- ROTHWELL, G. W., M. R. VAN ATTA, H. W. BALLARD JR. Y R. A. STOCKEY. 2004. Molecular phylogenetic relationships among Lemnaceae and Araceae using the chloroplast *trnL-trnF* spacer. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 378–385.
- SCHOTT, H. W. 1860. PRODROMUS SYSTEMATIS AROIDEARUM. CONGREGATIONIS MECHITHARISTICAE, VIENNA, AUSTRIA.
- STOCKEY, R. A., G. L. HOFFMAN Y G. W. ROTHWELL. 1997. The fossil monocot *Limnobiophyllum scutatum*: resolving the phylogeny of Lemnaceae. *American Journal of Botany* 84: 355–368.
- TAKHTAJAN, A. 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York, USA.
- THILLICH, H.–J. 1995. Seedlings and systematics in monocotyledons. en P. J. Rudall, P. J. Cribb, D. F. Cutler y C. J. Humphries [eds.], *Monocotyledons: systematics and evolution, vol 1*, 303–352. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- THORNE, R. F. 2000. The classification and geography of the monocotyledon subclasses Alismatidae, Lillidae and Commelinidae. en B. Nordenstam, G. El-Ghazaly y M. Kassas [eds.]. *Systematics for the 21 st Century*, 75–124. Portland Press, London, UK.