

# IMPLICATIONS D'UNE ANALYSE CLADISTIQUE DANS L'HISTOIRE GÉOGRAPHIQUE DES ANNONACEAE :, FAMILLE D'ANGIOSPERMES PRIMITIVES

A. LE THOMAS\* et J. A. DOYLE\*\*

\*Ecole pratique des hautes études, Muséum national d'histoire naturelle,  
16, rue Buffon, 75005 Paris, France ;

\*\*Section of Evolution and Ecology, University of California, Davis, CA 95616, USA.

**Résumé :** Alors que SMITH et TAKHTAJAN situaient l'origine des Angiospermes entre le Sud-Est asiatique et l'Australie, WALKER et LE THOMAS ont souligné la concentration des types polliniques primitifs d'Annonaceae en Amérique du Sud et en Afrique, suggérant plutôt une origine nord-gondwanienne pour cette famille d'Angiospermes primitives. Une analyse cladistique des Annonaceae révèle une division basale de la famille en deux lignées, l'une comportant uniquement *Anaxagorea*, seul genre de répartition à la fois asiatique et néotropicale, l'autre fondamentalement africaine et néotropicalisée comprenant tous les autres genres de la famille. A l'intérieur de cette dernière, plusieurs lignées dérivées sont partagées entre l'Afrique et l'Asie, l'une d'entre elles atteignant l'Australie. Ce schéma pourrait traduire l'histoire suivante : (1) l'origine et la disjonction des lignées laurasienne (*Anaxagorea*) et nord-gondwanienne au Crétacé inférieur, alors que les échanges à travers la Téthys étaient encore faciles et que les grandes lignées de Magnoliidae sont établies par la paléobotanique ; (2) la radiation plus active de la lignée nord-gondwanienne pendant le Crétacé supérieur, lorsque la Téthys et l'Atlantique du Sud s'élargissaient ; (3) des échanges entre Afrique et l'Asie liés au rapprochement de l'Afrique et de l'Eurasie au début du Tertiaire, attestés par la présence de graines fossiles d'Annonaceae en Europe ; (4) enfin, des échanges entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud pendant le Tertiaire.

**Mots-clés :** Annonaceae, Angiospermes primitives, biogéographie, analyse cladistique.

**Abstract:** Whereas SMITH and TAKHTAJAN situated the origin of angiosperms between Southeast Asia and Australia, WALKER and LE THOMAS emphasized the concentration of primitive pollen types of Annonaceae in South America and Africa, suggesting instead a Northern Gondwanan origin for this family of primitive angiosperms. A cladistic analysis of Annonaceae shows a basal division of the family into *Anaxagorea*, the only genus with an Asian and Neotropical distribution, and a basically African and Neotropical line that includes all other genera of the family. Within the latter, several derived lines occur in both Africa and Asia, one of which reaches Australia. This pattern may reflect the following history: (1) origin and disjunction of Laurasian (*Anaxagorea*) and Northern Gondwanan lines in the Early Cretaceous, when interchange across the Tethys was still easy and the major lines of Magnoliidae are documented by paleobotany; (2) more active radiation of the Northern Gondwanan line during the Late Cretaceous, when the Tethys and the South Atlantic were widening; (3) interchanges between Africa and Asia linked to the coming together of Africa and Eurasia in the Early Tertiary, attested by the presence of fossil seeds of Annonaceae in Europe; (4) finally, interchanges between North and South America during the Tertiary.

**Keywords:** Annonaceae, primitive angiosperius, biogeography, cladistic analysis.



## Introduction

Avec environ 200 genres et 2 500 espèces, la famille des Annonaceae est la plus représentative et la plus diversifiée parmi les Angiospermes primitives. Aussi a-t-elle joué un rôle important dans les discussions qui concernent le type pollinique primitif des Angiospermes, leur origine géographique et leur dispersion.

C'est une famille presque entièrement tropicale, à l'exception de deux genres nord-américains étroitement apparentés (*Asimina*, *Deeringothamnus*). Un seul genre est pantropical (*Xylopia*). Géographiquement, les Annonaceae sont caractérisées par un endémisme générique continental très important : *Guatteria*, *Malmea*, *Cymbopetalum* et genres voisins en Amérique tropicale ; *Piptostigma*, *Toussaintia*, *Hexalobus* et *Monodora* en Afrique ; *Cananga* et *Millettia* en Asie. Parmi les genres néotropicaux, seul *Annona* détache quelques espèces en Afrique, dont une seule (*A. senegalensis*) atteint Madagascar. En revanche, les liens génériques entre l'Afrique et l'Asie sont plus nombreux (*Polyalthia*, *Artabotrys*, *Uvaria*). Seul, le genre *Anaxagorea* présente une disjonction entre l'Amérique tropicale et l'Asie, alors qu'il est totalement absent du continent africain.

Les hypothèses émises pour expliquer cette répartition ainsi que l'origine de la famille ont été étroitement liées à celles concernant l'origine des Angiospermes en général. L'idée qui a prévalu pendant longtemps est celle de TAKHTAJAN (1969) et de SMITH (1970, 1973) qui plaçaient le « berceau » des Angiospermes entre « l'Assam et les Fidji ». Cette conclusion était fondée sur le fait que le nombre de familles d'Angiospermes primitives, c'est-à-dire les Magnoliidae au sens de CRONQUIST et de TAKHTAJAN, est beaucoup plus important dans la région comprenant l'Asie tropicale et l'Australasie que dans les régions tropicales américaines et africaines. En raison de leur très grande diversité spécifique en Asie, SINCLAIR (1955) soutient cette même hypothèse pour l'origine des Annonaceae.

Pourtant, presque à la même époque, la théorie de la tectonique des plaques commence à être acceptée et fait naître, chez certains botanistes, des doutes sur cette hypothèse (SCHUSTER, 1972, 1976 ; RAVEN et AXELROD, 1974). Elle montre en effet que la région, considérée par TAKHTAJAN et SMITH comme berceau des Angiospermes, était en réalité constituée de deux régions nettement séparées au Crétacé inférieur, époque de l'apparition des Angiospermes, l'une faisant partie de la Laurasie, l'autre du Gondwana. SCHUSTER, (1976) en particulier, montre qu'une partie des familles d'Angiospermes primitives, comme les Magnoliaceae, est limitée presque exclusivement au Sud-Est asiatique et à l'Amérique du Nord, donc laurasienne, tandis que l'autre partie, comme les Winteraceae, est plutôt australasienne, sud-américaine et afro-malgache, donc gondwanienne. La concentration des familles d'Angiospermes primitives entre l'Assam et les Fidji pourrait donc s'expliquer par la juxtaposition postérieure de deux flores contenant chacune des Angiospermes primitives, ce qui ouvre la voie à toute autre conception pour l'origine des Angiospermes.

Les études palynologiques concernant les Annonaceae ont permis d'apporter de nouvelles données importantes appuyant l'hypothèse générale de SCHUSTER (1976). WALKER (1971) montre, à partir de son étude générale sur la morphologie pollinique de la famille, que les types primitifs monosulqués sont concentrés en Amérique du Sud où presque toutes les principales lignées polliniques d'Annonaceae existent, alors que les types polliniques asiatiques, échinulés, inaperturés, disulculés sont tous dérivés. Il en déduit une origine gondwanienne de la famille située plutôt en Amérique du Sud. L'étude ultrastructurale de LE THOMAS (1980-1981) a précisé la définition du type pollinique primitif, monosulqué à structure exinique grenue. La grande concentration de ce type en Afrique, à l'exception d'*Anaxagorea*, tend à soutenir l'idée que l'origine de la famille se situerait dans la région Afrique-Amérique du Sud lorsqu'elle faisait partie du Gondwana. WALKER (1971) et RAVEN et AXELROD (1974) suggèrent une origine également afro/sud-américaine, ou « ouest-gondwanienne », pour les familles des Canellaceae et Myristicaceae.

Des conclusions comparables ont été tirées des pollens fossiles d'Angiospermes. En effet, à l'époque où l'on retrouve les premières traces d'Angiospermes (Crétacé inférieur, étages Barrémien et Aptien), c'est dans la région africaine et sud-américaine, appelée province du Nord-Gondwana par

BRENNER (1976), que l'on trouve la plus grande diversité de pollens d'Angiospermes (BRENNER, 1976 ; DOYLE *et al.*, 1977, 1982 ; DOYLE, 1984), bien qu'à présent les différences interrégionales paraissent moins absolues qu'autrefois (DOYLE, 1992).

## Résultats d'analyses cladistiques

Les études cladistiques réalisées par DONOGHUE et DOYLE (1989) ont permis de préciser les rapports phylogénétiques entre les lignées basales d'Angiospermes. Dans tous les cladogrammes les plus parcimonieux, le groupe de base est constitué par quatre à sept familles de Magnoliales qui gardent le type pollinique primitif et dans lequel les Annonaceae occupent une place centrale. Les cladogrammes basés sur les séquences de l'ARN ribosomique (HAMBY et ZIMMER, 1992) enracinent les Angiospermes parmi les Magnoliidae herbacées (Nymphaeales, Piperales ou « Paléocherbes » de DONOGHUE et DOYLE, 1989) plutôt que les Magnoliidae ligneuses, mais ils montrent également la relation étroite entre les Annonaceae et les Magnoliaceae.

Ces résultats nous ont conduits à faire une analyse des Annonaceae (DOYLE et LE THOMAS, 1993), en prenant les autres Magnoliales comme extra-groupes (sauf les Canellaceae, associées soit avec les Magnoliales, soit avec les Winteraceae dans les cladogrammes de DONOGHUE et DOYLE), pour reconstituer les grandes lignées de l'évolution à l'intérieur de la famille. Parmi les 79 caractères macro- et micromorphologiques utilisés, les 11 caractères polliniques se sont révélés être parmi les plus significatifs. Cette analyse confirme globalement les tendances proposées par WALKER (1971) et LE THOMAS (1980-1981), avec, à la base, le type monosulqué de structure grenue, qui évolue vers des monosulqués columellaires (Malmeoïdes), des tétrades genres (Xylopioïdes) et columellaires (Annonoïdes), et les types inaperturés (Uvarioïdes, etc.), échinulés (groupe *Monanthonotaxis*, *Pachypodanthium*) et disulculés (groupe *Gutteria*, *Sapranthus*, groupe *Ancana* à *Milium*).

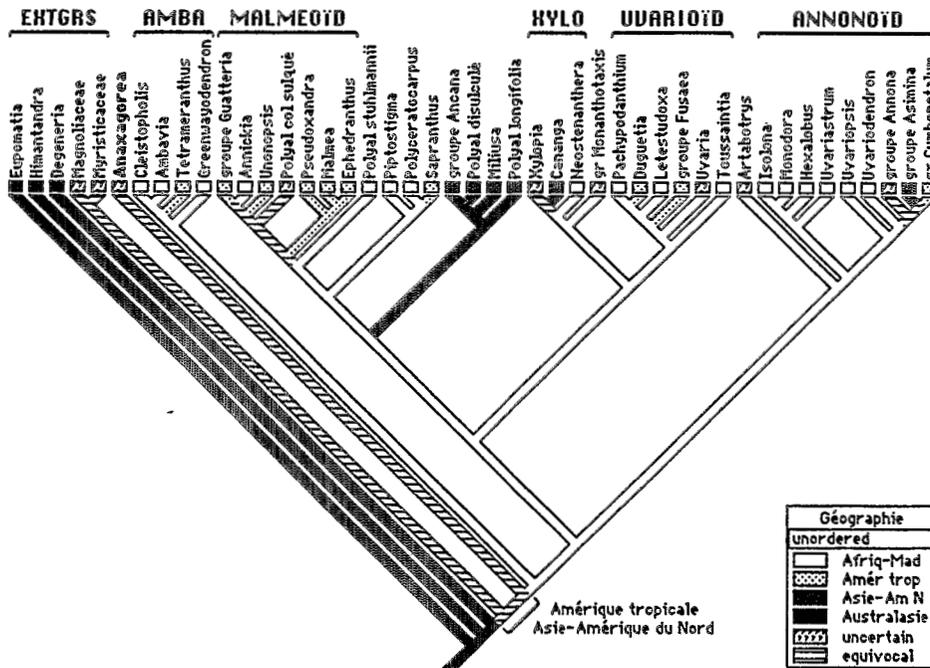


Figure 1

Phylogénie des *Annonaceae* et des familles voisines basée sur les caractères morphologiques (DOYLE et LE THOMAS, 1993), avec les répartitions géographiques tracées *a posteriori* sur le cladogramme. Les répartitions des taxons existant dans deux ou trois régions ont été codées comme « incertain » : Myristicaceae et *Xylopia* en Afrique-Madagascar, Amérique tropicale et Asie-Amérique du Nord ; Magnoliaceae et *Anaxagorea* en Amérique tropicale et Asie-Amérique du Nord ; *Polyalthia* sulqués-columellaires, groupe *Monanthonotaxis*, *Uvaria* et *Artabotrys* en Afrique-Madagascar et Asie-Amérique du Nord ; groupe *Annona* en Afrique-Madagascar et Amérique tropicale.

Les implications phytogéographiques de ces résultats peuvent être considérées en traitant la répartition géographique comme un caractère à états multiples non ordonnés et en traçant ce caractère *a posteriori* sur le cladogramme de DOYLE et LE THOMAS (1993) avec le logiciel Mac Clade (MADDISON et MADDISON, 1992) (Fig. 1). A l'extrémité des branches, les carrés représentent la répartition actuelle de chacun des taxons inclus dans l'analyse. La région nord-américaine a été assimilée à l'Asie ; elle ne comporte qu'un seul taxon d'Annonaceae, le groupe *Asimina*, qui est associé à d'autres Angiospermes dont la répartition géographique présente une disjonction classique entre l'Amérique du Nord et l'Asie tempérée. Lorsque les taxons sont répartis dans deux ou trois régions, ils sont codés comme incertains. Par exemple, *Anaxagorea* est codé comme asiatique/nord-américain ou néotropical (1/2) puisqu'il est présent en Asie et en Amérique tropicale. Seul, le groupe *Ancana*, endémique de la région australasienne, est codé comme tel ; il existe quelques autres Annonaceae en Australasie (MORAWETZ, 1988), mais elles appartiennent à des groupes concentrés en Malaisie.

Les trois taxons situés à la base des Magnoliales (*Eupomatia*, Himantandraceae, *Degeneria*) sont actuellement australasiens. A partir de là, les Magnoliaceae sont principalement asiatiques et nord-américaines (donc laurasiennes) mais s'étendent en Amérique tropicale. Les Myristicaceae sont partagées entre l'Amérique du Sud, l'Afrique, Madagascar, et l'Asie mais la diversité générique la plus importante se situe en Amérique du Sud et en Afrique avec les taxons les plus primitifs à Madagascar, ce qui suggère une origine plutôt nord-gondwanienne (WALKER, 1971 ; WALKER et WALKER, 1981). Le logiciel Mac Clade reconstitue « l'état primitif » du caractère « géographie » pour le clade comprenant les Magnoliaceae, les Myristicaceae et les Annonaceae comme laurasien ou néotropical mais, si les Myristicaceae avaient été codées comme afro-malgaches, il n'aurait pas été possible d'établir l'état de base du clade parmi les trois régions tropicales.

Les Annonaceae se divisent alors en deux lignées : (1) une lignée asiatique et néotropicale comprenant seulement le genre *Anaxagorea*, qui a retenu le plus grand nombre de caractères primitifs (étamines laminaires, fruits déhiscents, pollen monosulqué à structure grenue) ; et (2) une lignée qui comprend tous les autres genres de la famille, dans laquelle toutes les lignées de base sont afro-malgaches, parsemées de lignées néotropicales. Les lignées asiatiques sont moins nombreuses et restreintes à des clades plus limités, comme le genre *Cananga* et le groupe qui comprend *Milium* et deux groupes de *Polyalthia* ou encore les taxons partagés entre l'Afrique et l'Asie (*Polyalthia* sulqués-columellaires, *Xylopi*, groupe *Monanthotaxis*, *Uvaria*, *Artabotrys*). La seule lignée australasienne, le groupe *Ancana*, apparaît à l'intérieur du clade *Polyalthia-Milium* fondamentalement asiatique.

## Interprétation

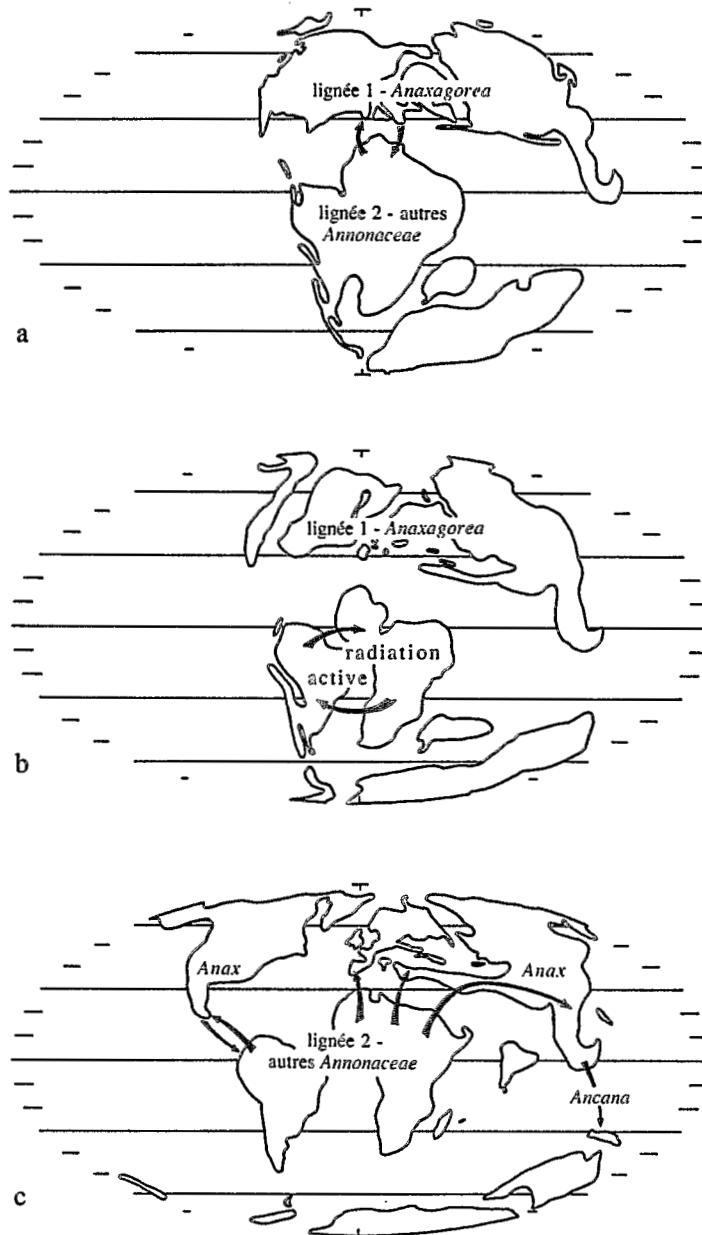
Pour expliquer ce schéma, nous proposons le scénario suivant, en utilisant les cartes paléogéographiques de PARRISH (1987) (Fig. 2).

(1) L'origine de la famille se situerait à l'époque où les échanges entre la Laurasie et le Nord-Gondwana était encore relativement faciles. Elle serait suivie d'une division entre une lignée laurasienne (*Anaxagorea*) et une lignée nord-gondwanienne qui a donné naissance au reste de la famille. Cette division remonterait au Crétacé inférieur lorsque la distance entre la Laurasie et le Gondwana était encore mineure. A cette époque, malgré des gradients latitudinaux importants, les flores fossiles montrent une quasi-continuité entre les deux continents (DOYLE, 1984, 1992).

L'existence de la lignée conduisant aux Annonaceae est rendue plausible si l'on considère le niveau de différenciation des Angiospermes à cette époque (DOYLE et HOTTON, 1991 ; DOYLE et DONOGHUE, 1993). Dès la limite Barrémien-Aptien, les cinq grandes lignées d'Angiospermes reconnues par DONOGHUE et DOYLE (1989) étaient déjà reconnaissables, à savoir Magnoliales, Laurales, Wintéroïdes (Winteraceae, Illiciales, Canellaceae), Paléohérbes, et Eudicotylédones (à pollens tricolpés). Les Magnoliales sont représentées par *Lethomasites*, pollen monosulqué à structure grenue de la partie inférieure de la série du Potomac (Aptien) (WARD *et al.*, 1989). C'est également dans ces sédiments qu'on trouve des feuilles qui peuvent être attribuées aux Magnoliales ou aux Wintéroïdes

(*Ficophyllum*, *Rogersia*, *Proteaephyllum* p.p. : WOLFE *et al.*, 1975 ; DOYLE et HICKEY, 1976 ; HICKEY et DOYLE, 1977).

Deux étages plus tard, au Cénomanién inférieur, DILCHER et CRANE (1984) ont décrit des fructifications fossiles (*Archaeanthus*) qui peuvent être rattachées avec précision à la famille des Magnoliaceae. Des fossiles apparentés à des familles de Laurales sont également connus du même niveau stratigraphique (DRINNAN *et al.*, 1990 ; PEDERSEN *et al.*, 1992). Si les Magnoliaceae et les Myristicaceae constituent le groupe frère des Annonaceae, la présence de Magnoliaceae à cette époque implique l'existence de la lignée conduisant aux Annonaceae.



**Figure 2**

Trois étapes proposées dans l'histoire géographique des Annonaceae : (a) Crétacé inférieur, (b) Crétacé supérieur, (c) Tertiaire inférieur. Paléogéographie d'après PARRISH (1987) (cartes des niveaux Barrémien, Cénomanién et Eocène).

(2) Après la séparation des deux lignées d'Annonaceae, la lignée comprenant la presque totalité des genres actuels se serait diversifiée pendant le Crétacé supérieur dans la région nord-gondwaniennne alors plus isolée de la Laurasia par l'ouverture progressive de la Téthys et les transgressions marines inondant une grande partie des continents.

L'existence des Annonaceae et leur présence au Nord-Gondwana vers la fin du Crétacé supérieur sont confirmées par les données paléobotaniques. C'est à cette époque (Maastrichtien) que CHESTERS (1955) trouve au Nigeria les premiers restes attribuables avec certitude aux Annonaceae, à savoir des graines qui montrent l'endosperme ruminé et l'anneau périchalazien caractéristiques de la famille. Des pollens monosulqués et finement réticulés, rappelant ceux des Malmeoïdes, ont été également décrits du Maastrichtien de la Colombie (SOLE DE PORTA, 1971). En revanche, en dehors de quelques feuilles sans caractère diagnostique provenant d'Amérique du Nord (HOLLICK, 1906), aucun reste d'Annonaceae n'a été signalé dans les flores du Crétacé en Laurasia, malgré le nombre croissant de fleurs et de fructifications fossiles connues (FRIIS et CREPET, 1987).

(3) L'étape suivante de l'histoire des Annonaceae serait liée au rapprochement de l'Afrique et de l'Asie qui s'est fait progressivement vers la fin du Crétacé supérieur et le début du Tertiaire. La Téthys devient plus étroite, l'Inde se rapproche de l'Asie, tandis que l'Eurasie se sépare progressivement de l'Amérique du Nord à cause de l'ouverture de l'Atlantique du Nord. C'est à cette époque que les lignées actuellement partagées entre l'Afrique et l'Asie auraient pu franchir la Téthys et s'établir au long de la côte sud de l'Eurasie, qui jouissait d'un climat tropical à l'époque.

Cette hypothèse est appuyée par la présence de graines assez diverses d'Annonaceae dans la flore de l'Argile de Londres (REID et CHANDLER, 1933), flore qui montre de nombreuses affinités avec les régions tropicales actuelles de l'Asie. Outre l'anneau périchalazien, ces graines présentent presque tous les types de ruminations observés dans la famille, y compris le type spiniforme principalement associé aux Malmeoïdes (*Anonasperrum punctatum*). Avec le refroidissement de l'Europe après l'Eocène, ces Annonaceae et le reste de cette flore tropicale auraient été restreints au sud-est de l'Asie.

Au cours du Tertiaire, l'Australasie se rapproche de l'Asie, et à cette époque on peut envisager l'origine d'une lignée issue du groupe des *Polyalthia* asiatiques qui donne naissance à l'unique clade australasien (groupe *Ancana*).

(4) Vers la fin du Tertiaire, l'Amérique du Sud se rapproche également de l'Amérique du Nord, ce qui a pu faciliter la dispersion des taxons sud-américains (*Guatteria*, *Malmea*, *Unonopsis*, *Annona*, etc.) vers l'Amérique centrale et celle d'*Anaxagorea* (d'origine laurasienne selon notre hypothèse) vers l'Amérique du Sud. Les Annonaceae néotropicales seraient donc un mélange très inégal d'éléments gondwaniens et laurasien. La prépondérance d'éléments gondwaniens en Amérique centrale, malgré la présence de flores tropicales de caractère plus asiatique en Amérique du Nord au début du Tertiaire, a été soulignée par WOLFE (1975). Un cas critique pourrait être celui du genre *Sapranthus*, endémique d'Amérique centrale. Selon nos résultats, il est lié aux genres africains *Piptostigma* et *Polyceratocarpus*, mais son pollen disulculé et d'autres caractères ont conduit MORAWETZ (1988) à proposer des rapports avec le groupe de *Polyalthia* disulculés, ce qui suggérerait plutôt une origine laurasienne (au Tertiaire inférieur ?).

Les rapports évolutifs mis en évidence par cette analyse cladistique des Annonaceae permettent donc de suggérer, en liaison avec les données géologiques, une hypothèse plus détaillée de l'histoire géographique de la famille. Elle s'avère être plus complexe que celles qui ont été proposées jusqu'à présent mais permet d'apporter une explication à des cas particuliers, comme celui d'*Anaxagorea*, qui apparaissaient antérieurement être des anomalies.



## BIBLIOGRAPHIE

- CHESTERS K.I.M. - 1955 - Some plant remains from the Upper Cretaceous and Tertiary of West Africa. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 12, 8: 498-504.
- CRONQUIST A. - 1981 - An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- DILCHER D.L. & CRANE P.R. - 1984 - *Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 351-383.
- DONOGHUE M.J. & DOYLE J.A. - 1989 - Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. In: CRANE, P. R. & BLACKMORE, S., eds., Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae, vol. 1, 17-45, Clarendon Press, Oxford.
- DOYLE J.A. - 1984 - Evolutionary, geographic, and ecological aspects of the rise of angiosperms. Proc. 27<sup>th</sup> Internat. Geol. Congr. (Moscow, 1984), vol. 2, 23-33, VNU Science Press, Utrecht.
- DOYLE J.A. - 1992 - Revised palynological correlations of the lower Potomac Group (USA) and the Cocobeach sequence of Gabon (Barremian-Aptian). *Cretaceous Res.* 13: 337-349.
- DOYLE J.A. & DONOGHUE M.J. - 1993 - Phylogenies and angiosperm diversification. *Paleobiology* 19: 141-167.
- DOYLE J.A. & HICKEY L.J. - 1976 - Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. In: BECK, C. B., ed., Origin and early evolution of angiosperms, 139-206, Columbia University Press, New York.
- DOYLE J.A. & HOTTON C.L. - 1991 - Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context. In: BLACKMORE, S. et BARNES, S. H., eds., Pollen and spores: patterns of diversification, 169-195, Clarendon Press, Oxford.
- DOYLE J.A. et LE THOMAS A. - 1993 - Cladistic analysis and pollen evolution in Annonaceae. *Acta Bot. Gallica* (sous presse).
- DOYLE J.A., BIENS P., DOERENKAMP A. & JARDINE, S. - 1977 - Angiosperm pollen from the pre-Albian Cretaceous of Equatorial Africa. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine* 1: 451-473.
- DOYLE J.A., JARDINE S. & DOERENKAMP A. - 1982 - *Afropollis*, a new genus of early angiosperm pollen, with notes on the Cretaceous palynostratigraphy and paleoenvironments of Northern Gondwana. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine* 6: 39-117.
- DRINNAN A.N., CRANE P.R., FRIIS E.M. & PEDERSEN K.R. - 1990 - Lauraceous flowers from the Potomac Group (mid-Cretaceous) of eastern North America. *Bot. Gaz.* 151: 370-384.
- FRIES R.E. - 1959 - Annonaceae. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage (H. Melchior, ed.) 17all: 1-171.
- FRIIS E.M., CREPET W.L. - 1987 - Time of appearance of floral features. In: FRIIS E. M., CHALONER W. G. & CRANE P. R., eds., The origins of angiosperms and their biological consequences, 145-179, Cambridge University Press, Cambridge.
- HAMBY R.K. & ZIMMER E.A. - 1992 - Ribosomal RNA as a phylogenetic tool in plant systematics. In: SOLTIS P. S. SOLTIS D. E. et DOYLE J.J., eds., Molecular systematics of plants, 50-91, Chapman and Hall, New York.
- HICKEY L.J. & DOYLE J.A. - 1977 - Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Bot. Rev.* 43: 1-104.
- HOLLICK A. - 1906 - The Cretaceous flora of southern New York and New England. *U. S. Geol. Surv. Monograph* 50: 1-219.
- LE THOMAS A. - 1980-1981 - Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive angiosperms. *Pollen et Spores* 22: 267-342, 23: 5-36.
- MADDISON W.P. & MADDISON D.R. - 1992 - MacClade: analysis of phylogeny and character evolution, version 3, Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- MORAWETZ W. - 1988 - Karyosystematics and evolution of Australian *Annonaceae* as compared with *Eupomatiaceae*, *Himantandraceae*, and *Austrobaileyaceae*. *Plant Syst. Evol.* 159: 49-79.
- MULLER J. - 1981 - Fossil pollen records of extant angiosperms. *Bot. Rev.* 47: 1-142.
- PARRISH J.T. - 1987 - Global palaeogeography and palaeoclimate of the Late Cretaceous and Early Tertiary. In: FRIIS, E. M., CHALONER W.G. et CRANE P.R., eds., The origins of angiosperms and their biological consequences, 51-73, Cambridge University Press, Cambridge.
- PEDERSEN K.R., CRANE P.R., DRINNAN A.N. & FRIIS E.M. - 1991 - Fruits from the mid-Cretaceous of North America with pollen grains of the *Clavatipollenites* type. *Grana* 30: 577-590.
- RAVEN P.H. & AXELROD D.I. - 1974 - Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- REID E. M. & CHANDLER M.E.J. - 1933 - The London Clay flora. British Museum (Natural History), London.
- SCHUSTER R.M. - 1972 - Continental movements, "Wallace's Line" and Indomalayan-Australasian dispersal of land plants: some eclectic concepts. *Bot. Rev.* 38: 3-86.
- SCHUSTER R.M. - 1976 - Plate tectonics and its bearing on the geographical origin and dispersal of angiosperms. In: BECK, C. B., ed., Origin and early evolution of angiosperms, 48-138, Columbia University Press, New York.
- SMITH A.C. - 1970 - The Pacific as a key to flowering plant history. H. L. Lyon Arboretum Lecture 1: 1-27.
- SMITH A.C. - 1973 - Angiosperm evolution and the relationship of the floras of Africa and South America. In: MEGGERS B. J., AYENSU E. S. & DUCKWORTH, W.D., eds., Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review, 49-61, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- SOLE de PORTA N. - 1971 - Algunos géneros nuevos de polen procedentes de la Formación Guaduas (Maastrichtiense-Paleoceno) de Colombia. *Studia Geol., Salamanca* 2: 133-143.
- TAKHTAJAN A. L. - 1969 - Flowering plants: origin and dispersal. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- WALKER J.W. - 1971 - Pollen morphology, phytogeography, and phylogeny of the Annonaceae. *Contrib. Gray Herb.* 202: 1-131.
- WALKER J.W. - 1976 - Evolutionary significance of the exine in the pollen of primitive angiosperms. In: FERGUSON I. K. et MULLER J., eds., *The evolutionary significance of the exine*, 1112-1137, Academic Press, London.
- WALKER J.W., WALKER A. G. - 1981 - Comparative pollen morphology of the Madagascan genera of Myristicaceae (*Mauloutchia*, *Brochoneura*, and *Haematodendron*). *Grana* 20: 1-17.
- WARD J.V., DOYLE J.A. & HOTTON C.L. - 1988 - Probable granular magnoliid angiosperm pollen from the Early Cretaceous. *Am. J. Bot.* 75(6, Part 2): 118-119.
- WOLFE J.A. - 1975 - Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 264-279.
- WOLFE J.A., DOYLE J.A. & PAGE V.M. - 1975 - The bases of angiosperm phylogeny: paleobotany. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 801-824.