

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
RIBEIRÃO PRETO-SP

Título do Livro Didático:
Sistemática e Evolução das Plantas Terrestres
(texto original)

Autores: Prof. Dr. Milton Groppo
(Departamento de Biologia, FFCLRP-USP)

Prof. Dr. Vinícius Castro Souza
(Departamento de Ciências Biológicas, ESALQ-USP)

Ribeirão Preto, 2022

ÍNDICE:

	Página
Apresentação	3
Capítulo 1: As plantas e a Sistemática	6
Capítulo 2: A ocupação do ambiente terrestre pelas plantas	35
Capítulo 3: Os grupos avasculares de plantas terrestres (Briófitas)	52
Capítulo 4: As plantas vasculares (Traqueófitas)	69
Capítulo 5: Licófitas e Monilófitas (“Pteridófitas”)	102
Capítulo 6: Evolução das plantas com lenho e sementes: Lignófitas e seu clado interno, Espermatófitas	149
Capítulo 7: Gimnospermas	175
Capítulo 8: As Angiospermas: diversidade, origem e caracterização	210
Capítulo 9: Angiospermas: Grado ANA, Magnoliídeas e Chloranthales	250
Capítulo 10: Angiospermas: Monocotiledôneas	277
Capítulo 11: Angiospermas: Ceratophyllales e Eudicotiledôneas	354
Apêndice: Tabela Geológica	522

APRESENTAÇÃO

O livro *Sistemática e Evolução das Plantas Terrestres* pode ser considerado uma introdução ao estudo das plantas nos campos da morfologia, classificação e evolução, aqui restrito aos grupos chamados de “plantas terrestres” tradicionalmente tratados como Briófitas, Pteridófitas, Gimnospermas e Angiospermas. O objetivo é sumarizar as informações sobre o conhecimento atual das relações deste grupo de organismos bem como apresentar de maneira breve e concisa as evidências utilizadas para se chegar a este conhecimento.

Como um texto introdutório, este livro é voltado primariamente para o estudante que já possui algum interesse em botânica, tanto em cursos de graduação como em pós-graduação nas áreas de Ciências Biológicas, Ecologia, Agronomia, Engenharia Florestal, ou mesmo áreas onde a identificação de plantas e noções básicas sobre filogenia e evolução das plantas façam parte da sua formação profissional, incluindo cursos de Ciências Farmacêuticas e Química, nas áreas voltadas para a química de produtos naturais e indústria de fármacos. Este livro pretende fornecer as noções básicas, necessárias para o aprofundamento nos assuntos de maior interesse pessoal ou profissional na sistemática de plantas terrestres. Também foi construído de forma a servir de apoio para professores de Biologia que busquem uma atualização sobre as principais novidades no campo da Botânica Sistemática, Classificação e Evolução dos Vegetais, já que muitos conceitos mudaram nas últimas duas ou três décadas.

Com o desenvolvimento atual da Sistemática, impulsionado pela simplificação do acesso aos dados moleculares, em especial o DNA, na inferência de filogenias, bem como pelo desenvolvimento de ferramentas mais refinadas para o estudo desses dados, houve uma revolução no entendimento da Sistemática Biológica como um todo e da Botânica em particular. O tripé dados moleculares, ferramentas analíticas e computadores capazes de processar muitas informações em pouco tempo, levaram a uma completa revitalização do campo da Sistemática, com a proposta de novos agrupamentos e a reinterpretção dos dados morfológicos, químicos e biogeográficos à luz das novas filogenias propostas. O entendimento da evolução de caracteres morfológicos também sofreu um profundo impacto, com uma reavaliação das características morfológicas que se pensava serem adequadas para a delimitação dos grupos.

Um aspecto interessante deste livro é o foco em grupos que ocorrem nos neotrópicos, notadamente no Brasil. Apesar de existirem ótimos livros didáticos tratando da sistemática de plantas, há ainda uma lacuna de títulos que tenham foco em plantas neotropicais. A maioria das publicações é focada em grupos temperados, o que é natural, pois os autores destas obras são muitas vezes destas regiões e privilegiam as suas floras. Ademais, apesar do atual uso do inglês como língua franca da ciência, há uma necessidade de livros introdutórios em português que atraiam as pessoas para o campo da sistemática de plantas e da botânica em geral. Mesmo no caso das traduções de obras de outros países para a nossa língua persiste o problema do uso da flora temperada na maioria dos exemplos botânicos.

As “plantas terrestres” (Embriófitas), a linhagem de organismos clorofilados mais conspícua no ambiente terrestre na nossa era é o foco desta obra. O Capítulo 1 apresenta aspectos das plantas e do campo da sistemática. Os Capítulo 2 mostra quais são as características principais das plantas terrestres que possibilitaram a ocupação deste tipo de ambiente. A partir do Capítulo 3 começa a apresentação dos grupos de plantas terrestres, começando pelos Musgos, Antóceros e Hepáticas (Briófitas), seguidas das Traqueófitas (introduzidas no Capítulo 4), com seus grupos tratados nos capítulos subsequentes: Licófitas e Monifólitas (ambos “Pteridófitas”) no Capítulo 5, Lignófitas e a evolução das plantas com sementes (Espermatófitas, Capítulo 6), e as Gimnospermas (Capítulo 7).

Sendo hoje o grupo mais diversificado de plantas terrestres, as plantas com flores (Angiospermas) são tratadas no Capítulo 8 e Capítulos subsequentes em maior detalhe, estando o grupo subdividido em grandes grupos e ordens, conforme o sistema de classificação mais recente e amplamente utilizado hoje, o do Angiosperm Phylogeny Group (APG). Dentre as Angiospermas, as mais amostradas são as Eudicotiledôneas (ou Tricolpadas), o grupo mais diversificado. As famílias estão agrupadas em grandes táxons, como Monocotiledôneas, Eudicotiledôneas, Superasterídeas, Fabídeas e outros grupos, apresentando-se as prováveis sinapomorfias dos grupos e a evolução de caracteres nas grandes linhagens, bem como chaves de identificação para as famílias com ocorrência no Brasil, dentro de cada ordem tratada. Fotos das plantas e desenhos esquemáticos (incluindo cladogramas) ilustram os Capítulos, com um esforço maior para mostrar características diagnósticas e/ou sinapomorfias dos diferentes grupos. Não é a intenção deste livro, entretanto, ser um compêndio de informações sobre todas as famílias de Angiospermas - já existem excelentes livros-textos com este propósito -

mas ao invés, mostrar um panorama das ordens e famílias mais representativas da flora da Região Neotropical, notadamente no Brasil. No final da publicação, como um apêndice, é fornecida uma Tabela Geológica com a idade das Eras, Períodos e Épocas da história geológica da Terra, com alguns dados geológicos e biológicos relevantes, com ênfase nos grupos de plantas terrestres.

Um aspecto importante que deve ser frisado é que, embora os grandes grupos de plantas tratados neste livro sejam definidos principalmente por dados moleculares, os dados morfológicos seguem sendo – e serão por um bom tempo – os mais utilizados no reconhecimento e identificação dos grupos de plantas terrestres, tanto por botânicos quanto pelo público geral. A busca de sinapomorfias morfológicas para ancorar os agrupamentos obtidos com dados moleculares é constante atualmente; deste modo, o estudo da morfologia ainda é importante para a formação de um bom sistemata no campo da botânica. Acrescente-se a isso um fator estético primordial: a maioria das pessoas se interessa pelas plantas pela sua beleza, e a curiosidade científica é despertada depois, ou é uma consequência da primeira.

O campo da Sistemática tem se desenvolvido rapidamente, graças a novos paradigmas, metodologias e fontes de dados e com as plantas não é diferente, com uma renovação do interesse científico pelas plantas e a abertura de novos campos de estudo. Entretanto, e deixando de lado o interesse acadêmico, como dito acima a maioria das pessoas se interessa pelas plantas porque enxerga beleza na diversidade destes seres e reconhece a sua utilidade para a nossa vida. E o fascínio gerado por essa beleza leva à curiosidade do conhecimento. Nós como autores também fomos atraídos pela beleza das plantas e pela curiosidade científica e temos o privilégio de poder estudá-las. Esperamos que o livro *Sistemática e Evolução das Plantas Terrestres* seja útil para aqueles que se interessam pelo estudo e pela beleza das plantas e desejam saber mais sobre estes seres, com uma leitura tão prazerosa e estimulante como foi para nós, autores, escrevê-lo.

AS PLANTAS E A SISTEMÁTICA



Figura 1.1. Floresta Atlântica em Paranapiacaba, município de Santo André, Brasil (foto: Fátima Otavina de Souza Buturi)

Embora possa parecer uma tarefa fácil, conceituar o que seria uma “planta” não é tão simples assim. Para a maioria das pessoas, esta palavra levará à associação a um ser vivo que não se move (pelo menos em termos do olho humano), que é clorofilado (verde), e que se reproduz com a formação de sementes ou esporos. A associação destas características com as plantas terrestres é inevitável, por serem os organismos com que a maioria das pessoas tem maior contato no cotidiano. Entretanto, há uma grande variedade de seres que aparentemente também não se movimentam, clorofilados, mas nos quais a diferença mais marcante, na maioria das suas linhagens, é ser aquático: as algas. Podemos chamar as algas de plantas também?

A resposta para a pergunta é: depende. Se observarmos o que foi reunido como sendo o Reino das Plantas (Plantae) por Carl von Linné no Século XVIII, há uma maior aproximação com o conceito mais “popular” do que é uma planta, englobando também

os fungos. Por outro lado, a divisão em cinco reinos, apresentada por Whittaker (1969) é mais restrita e foi por muito tempo amplamente adotada pelos cientistas. De acordo com esse autor, o Reino Plantae seria formado apenas por seres multicelulares e fotossintetizantes, ou seja, capazes de converter energia solar em energia armazenada em compostos químicos (como a glicose), por meio de reações químicas que converteriam compostos inorgânicos simples (gás carbônico e água) em açúcar. Os organismos unicelulares fotossintetizantes e clorofilados, por outro lado, estariam em outros reinos: protista (se eucariontes, como as *Euglena*) e monera (se procariontes, como as Cianofíceas).

Atualmente há várias evidências que os cloroplastos - organelas celulares envolvidas na fotossíntese e presentes em várias linhagens de seres vivos não relacionadas – são descendentes de organismos unicelulares procariontes fotossintetizantes da mesma linhagem das atuais Cianofíceas, que em algum momento

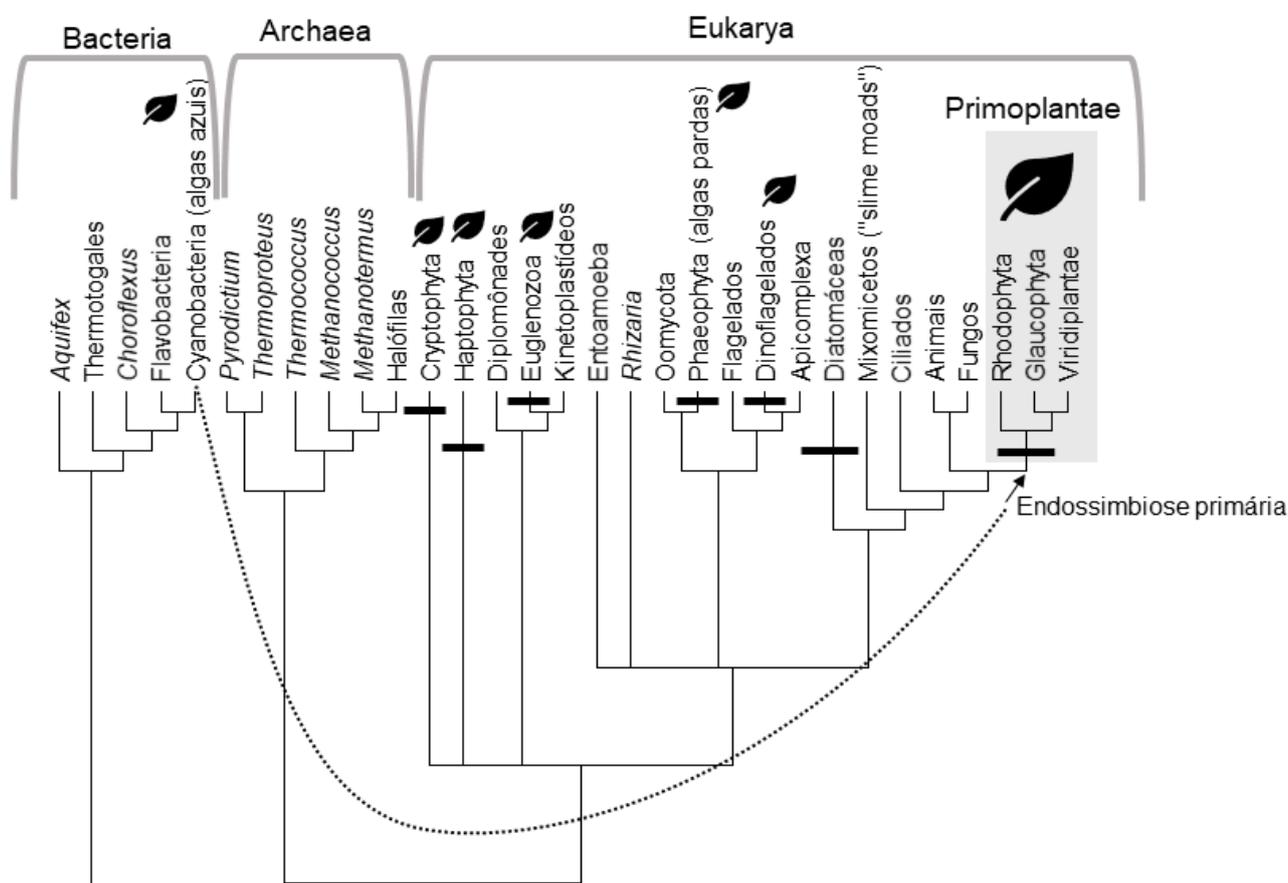


Figura 1.2 Os três domínios (Bacteria, Archaea e Eukarya) com ênfase nos grupos fotossintetizantes (marcados com um traço e uma folha). A linhagem das Primoplantae destacada, com o evento de endossimbiose primária (incorporação de cianobactéria).

do passado foram englobadas por organismos unicelulares eucarióticos, em um evento de endossimbiose chamado de endossimbiose primária (Figura 1.2), anunciado por Margulis (1967). Estes organismos unicelulares, agora fotossintetizantes, se diversificaram, constituindo a linhagem das Primoplantae, ou “Linhagem Plantae” no esquema de três domínios de Woese et al. (1990, Figura 1.3), correspondendo às plantas no sentido mais abrangente, incluindo as algas vermelhas (Rhodophyta) algas “brancas” (Glaucophyta, um grupo de apenas 13 espécies), as “algas verdes” (um grupo não monofilético) e as plantas terrestres (Figura 1.4). Eventos de endossimbiose secundária, isto é, organismos unicelulares fotossintetizantes (com cloroplastos) sendo englobados por organismos que não pertenceriam à linhagem das Primoplantae explicariam a presença de organismos fotossintetizantes em outras linhagens não relacionadas, como nas *Euglena* citadas acima, ou nos sargaços (*Sargassum*, algas pardas, Figura 1.5) .

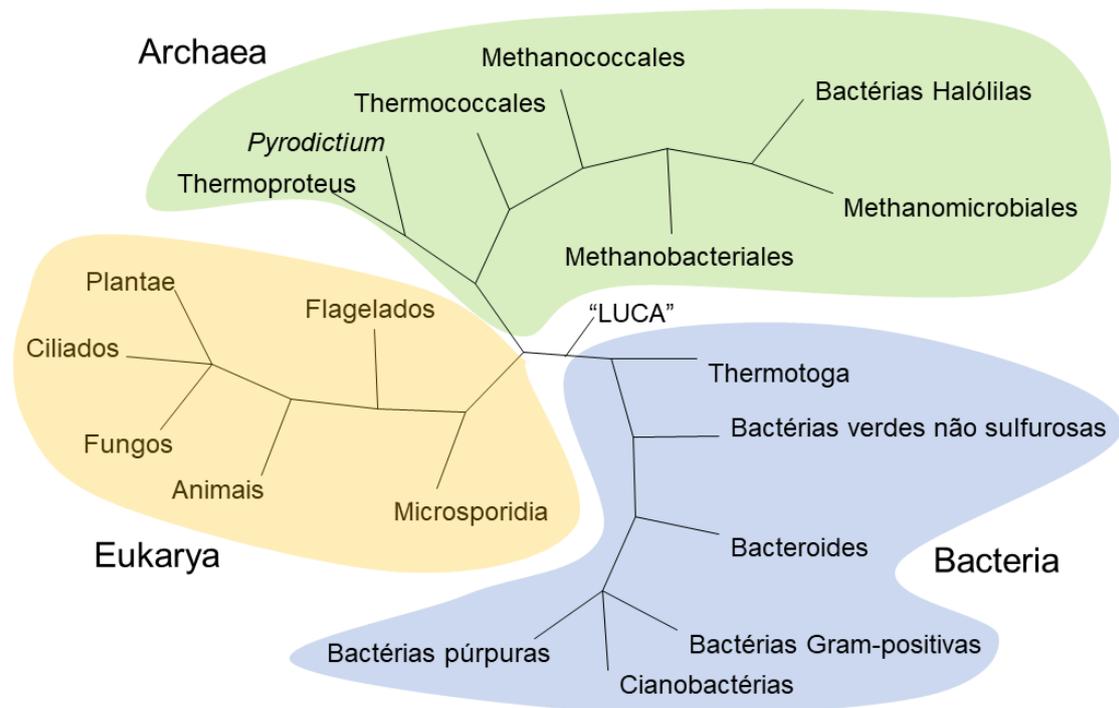


Figura 1.3.. Esquema de três domínios dos seres vivos, Archaea, Bacteria e Eukarya. A linhagem Plantae (Primoplantae) está entre os Eukarya. "LUCA" é a abreviatura em inglês de "Last Universal Common Ancestor" (Ancestral Comum Universal mais recente).



Figura 1.4. Diversidade das Primoplantae. A. Glaucophyta. B. *Gracilaria* (Rhodophyta). C. *Chara globularis* (alga verde). D. Cacto (Embriófita, uma Angiosperma). C e D são da linhagem interna das Viridiplantae.

Uma das linhagens das Primoplantae são as chamadas Viridiplantae (Figura 1.4, 1.6), ou plantas verdes, que englobam grupos de “algas verdes” unicelulares e organismos multicelulares como as plantas terrestres. Finalmente, uma linhagem das Viridiplantae constitui a linhagem das plantas terrestres, ou Embriófitas, caracterizadas por serem organismos fotossintéticos multicelulares com embriões que se desenvolvem protegidos por estruturas de células estéreis. A Tabela 1.1 traz um detalhamento dos grupos que podem ser chamados de plantas, com a abrangência de cada grupo e dados com as estimativas de idade das linhagens. Neste sentido, os possíveis registros fósseis

mais antigos das Primoplantae são microfósseis australianos, seres unicelulares semelhantes a algas verdes, datados de 1,5-1,3 bilhões de anos (Mesoproterozoico, Pré-Cambriano, Jayaux et al. 2014). A idade destes fósseis é compatível com datações com dados moleculares (ca. 1,5 bilhão de anos, Yoon et al. 2004). O registro fóssil mais antigo que pode ser atribuído a uma Primoplantae moderna é de *Bangiomorpha pubescens*, uma alga vermelha, datada de 1,2 bilhão de anos (Butterfield et al. 2000). Já as estimativas de aparecimento da linhagem das Viridiplantae (plantas verdes) são de 972-669,9 m.a. e 506-460,5 m.a. para as plantas terrestres (Morris et al. 2018).

Tabela 1.1 Características dos diferentes níveis de abrangência do que conceitualmente seria uma planta. Idade aproximada dos clados segundo Yoon (2004) e Morris et al. (2018). Estimativas de número de espécies segundo Keeling (2004), Guiry (2012) e Christenhurz & Byng (2016).

Clado e idade aproximada	Abrangência	Principais características
Primoplantae, Archaeplastida ou Plastida (a linhagem “Plantae”, as plantas no senso mais abrangente) 1,5-1,3 bilhão de anos	Viridiplantae (plantas verdes, as “algas verdes” + as plantas terrestres 339.000), Rhodophyta (algas vermelhas 7.000 spp.) + Glaucophyta, 13 spp. ~346.000 espécies	Cloroplastos advindos diretamente de cianobactérias ancestrais (endossimbiose primária)
Viridiplantae, Viridiphyta ou Chlorobionta (as plantas verdes) 972-669,9 milhões de anos	Algas verdes da linhagem Chlorophyta e da linhagem Streptophyta (que inclui ainda as Embriófitas, ou plantas terrestres). ca. 339.000 espécies	Posse de clorofila a e b, plastídios envolvidos por membrana dupla, amido como tecido de reserva (com modificações em alguns grupos), parede celular composta de celulose e hemicelulose.
Embriófitas (as plantas terrestres, a definição mais estrita do termo planta) 506-460,5 milhões de anos	Briófitas, “Pteridófitas”, Gimnospermas e Angiospermas. ca. 330.000 espécies	Multicelulares, estruturas reprodutivas protegidas por um tecido formado por células estéreis (gametângios e esporângios), embrião (estrutura multicelular).

Em resumo:

Primoplantae: Neste conceito, planta seriam todos os organismos fotossintetizantes que descendem de ancestrais que sofreram uma endossimbiose primária, englobando uma cianobactéria e passando, assim, a fotossintetizantes.

Viridiplantae ou Plantas Verdes: Mais restrito do que o conceito anterior, este grupo teria como importantes novidades evolutivas a presença de clorofila b (que ocorre juntamente com a do tipo “a”, a ancestral), os tilacoides nos cloroplastos e o armazenamento de energia através do amido.

Embriófitas ou Plantas Terrestres: Considera como sendo planta todos os organismos referidos no item anterior, excluindo as linhagens das “algas verdes”. Assim, aqui estariam incluídos apenas os organismos tradicionalmente referidos como plantas terrestres, Briófitas, “Pteridófitas”, Gimnospermas e Angiospermas, não incluindo nenhum tipo de alga. Importante: alguns grupos de plantas terrestres são aquáticos, alguns deles até marinhos (como as Ruppiales, Angiospermas), mas estes eventos são considerados como um “retorno” ao ambiente aquático de grupos com ancestrais terrestres.

Neste livro serão tratadas como plantas apenas a linhagem das chamadas plantas terrestres, ou Embriófitas, o que é o termo mais estrito para plantas. A diversidade atual de plantas terrestres chega a cerca de 330.000 espécies, sendo quase 22.000 de plantas terrestres avasculares (Briófitas) e cerca de 308.000 espécies vasculares (Traqueófitas) (ver Tabela 1.2. abaixo). Nic Lughadha et al. (2016) chegaram a estimar 403.911 espécies de plantas terrestres, destas quase 370.000 seriam de Angiospermas.



Figura 1.5. *Sargassum* sp. Apesar do aspecto, as algas pardas não pertencem às Primoplantae, com cloroplastos provavelmente adquiridos por endossimbiose secundária

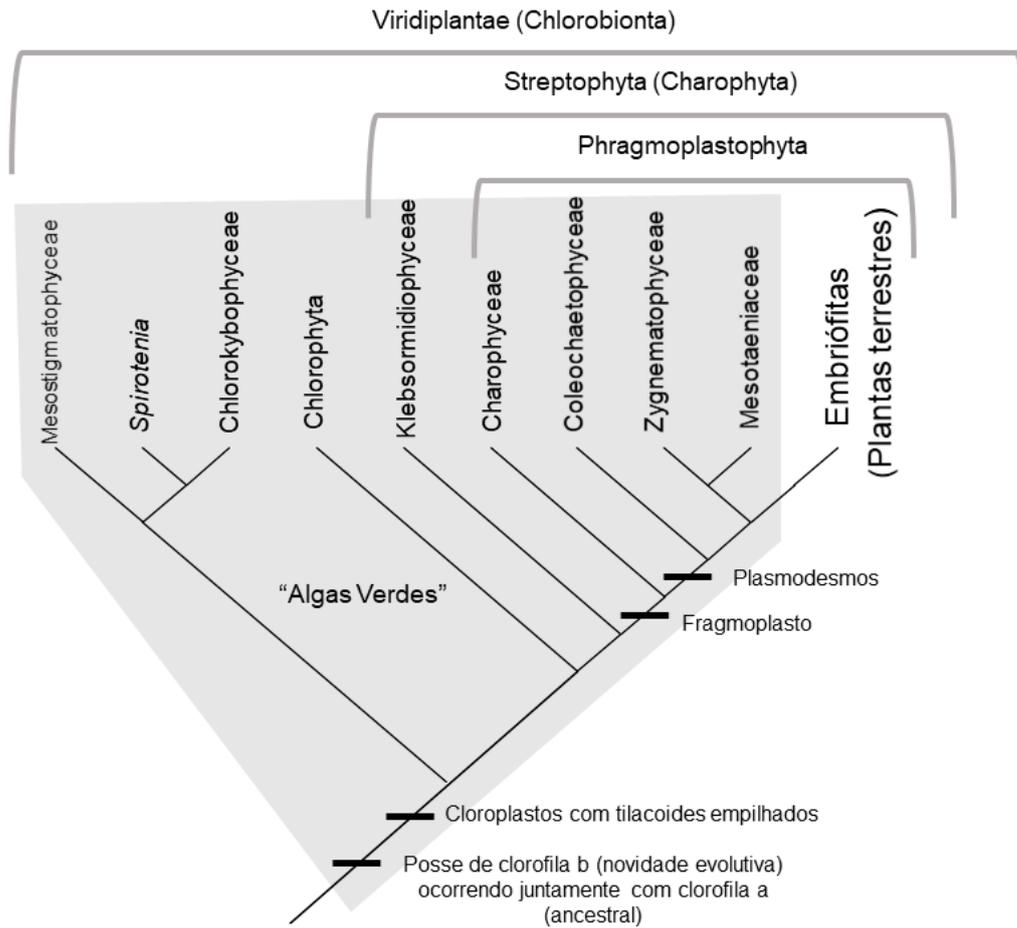


Figura 1.6. Cladograma simplificado das Viridiplantae (plantas verdes) mostrando os grupos de "algas verdes" (em cinza) e sua relação com as plantas terrestres (Embriófitas). Algumas sinapomorfias selecionadas.

Tabela 1.2. Número aproximado de espécies viventes de plantas terrestres, segundo Christenhurz & Byng (2016).

Táxon	No aproximado de espécies
Plantas avasculares (Briófitas):	21.925
Hepáticas	9.000
Antóceros	225
Musgos	12.700
Plantas vasculares (Traqueófitas):	308.312
Licófitas	1.290
Monilófitas	10.560
Gimnospermas	1.079
Angiospermas	295.383
Total de Plantas Terrestres:	330.237

A importância de se estudar as plantas

A importância das plantas no nosso mundo é tão vasta que ainda não a compreendemos de maneira definitiva. O processo de fotossíntese, que ocorre não só na Linhagem das Plantas, mas também em grupo não relacionados filogeneticamente (como nas cianobactérias), interfere diretamente na atmosfera terrestre ao longo de milhões de anos, fazendo com que as taxas de oxigênio aumentem e que o gás carbônico seja fixado em forma de biomassa. O surgimento da fotossíntese na Terra (há cerca de 1,5 bilhão de anos), realizada pelas cianobactérias e depois também pelos cloroplastos incorporados às linhagens de eucariontes (Eukarya) foi crucial para a facilitação do desenvolvimento de seres que realizam a respiração utilizando O₂ pela fosforização oxidativa que ocorre nas mitocôndrias. No início da vida no planeta, provavelmente as

bactérias que realizavam respiração com o conseqüente consumo de O_2 , que antes provavelmente eram menos comuns por conta da baixa concentração deste gás, passaram a ter uma vantagem adaptativa com o aumento da concentração de O_2 na atmosfera via fotossíntese. Além disso, com o aumento da concentração do O_2 atmosférico por conta da fotossíntese pôde ser gradativamente formada a camada de ozônio (O_3), presente na estratosfera terrestre e produzida pela ação de raios ultravioleta (UV) sobre o O_2 atmosférico. A espessura da camada de ozônio é de cerca de 10 km e oferece proteção contra os raios UV desde o começo da sua formação, há cerca de 400 milhões de anos, mantendo-se relativamente constante ao longo dos anos. A proteção da camada de ozônio permitiu a ocupação efetiva do ambiente terrestre, com o resfriamento da crosta e menos agressividade dos raios solares para os seres vivos. Deve-se isso também aos organismos fotossintetizantes.

O oxigênio que as plantas e os outros organismos liberam para a atmosfera é, como vimos acima, um subproduto da fotossíntese. O “principal” produto é a glicose, armazenada na forma de carboidratos mais complexos, como o amido ou outros compostos similares. Organismos capazes de sintetizar esses compostos são chamados de autótrofos. Os organismos que não são capazes de realizar a síntese própria de carboidratos, os heterótrofos, dependem de uma maneira ou de outra dos autótrofos. Essa diversidade dependente dos organismos fotossintetizantes inclui todos os animais, fungos e organismos unicelulares não fotossintetizantes, perfazendo milhões de espécies. A importância dos seres fotossintéticos na manutenção dos diferentes ecossistemas, tamponamento da temperatura nas camadas mais baixas e habitáveis da atmosfera e na manutenção do ciclo da água e de micronutrientes já está bem estabelecida.

A espécie humana está incluída nesta multidão de seres heterotróficos dependentes dos fotossintetizantes e, ao longo de sua história evolutiva mais recente, desenvolveu o cultivo de plantas para a sua alimentação direta e para a criação de animais para consumo. Caules, raízes, folhas, frutos e até flores ou inflorescências (couve-flor, alcachofras, alcachofras) são cultivadas pelos humanos para consumo direto. Dependendo da planta usada como fonte de amido em determinada região da terra foram estabelecidas culturas humanas diferentes: mandioca (índios na América do Sul), batata e milho (Andes), trigo (Europa e Oriente Médio) e arroz (Extremo Oriente e Sudeste Asiático).



Figura 1.7. Arroz, batata mandioca milho são fontes de amido de várias civilizações humanas

Além deste uso básico das plantas na alimentação e criação de animais, as plantas têm sido cultivadas como temperos, com numerosas espécies aromáticas e picantes (as pimentas, as raízes-fortes da cultura oriental), na produção de açúcar (cana-de-açúcar, beterraba no hemisfério norte, milho) para realçar o sabor dos alimentos, na produção de bebidas, tanto alcoólicas (cachaça, cerveja, vinho) com não alcoólicas (café, chá, vários tipos de infusões, sucos e refrigerantes). O cacau é fonte do chocolate, produto usado também em bebidas ou fabricado sólido. Plantas também são usadas na produção de óleo comestível (milho, girassol, soja, dendê, coco) ou óleos e graxas de uso industrial (carnaúba, mamona), ou largamente utilizadas na produção de energia na forma de álcool (cana-de-açúcar, milho) ou biodiesel (mamona), atuando, assim, na substituição de combustíveis fósseis não renováveis como o petróleo. Plantas também são fonte de madeira para móveis, habitações, barcos, instrumentos musicais, construção de habitações e outros usos. Bambus podem ser usados em construções e em cercas, enquanto as folhas de diversas espécies de palmeiras são muito utilizadas em

regiões tropicais para revestir habitações e como cobertura (teto). As fibras das folhas de palmeiras também são utilizadas na manufatura de cestos, redes e em artesanato, bem como as fibras do sisal. Na indústria têxtil as fibras de algodão são fonte primária para fabricação de tecido e fibras de cânhamo e sisal são usadas na cordoaria. A madeira de muitas espécies pode ser usada também como fonte de carvão vegetal ou como matéria prima para a fabricação de celulose (eucalipto e pinheiros). Restos de plantas são utilizados em fertilização, como adubo verde ou para nitrificar o solo (como as leguminosas). Uma importante parte da utilização das plantas é o uso de espécies na recuperação de áreas degradadas e recomposição florestal, visando a recuperação da paisagem, evitar a erosão do solo e proteger mananciais e cursos d'água.



Figura 1.8. Plantas economicamente úteis para a espécie humana, do ponto de vista farmacológico ou de saúde pública, ou como fontes de drogas. A Tabaco (*Nicotiana tabacum*) . B Coca (*Erythroxylon novogranadensis*) C. Digitária (*Digitalis purpurea*) D. Papoula (*Papaver somniferum*) E. Maconha (*Cannabis sativa*)

As plantas também são usadas em cerimônias religiosas e como alucinógenos ou estimulantes. Derivadas deste tipo são as plantas usadas com uso recreativo, como o fumo, a maconha, a coca (fonte da cocaína), o ópio (derivado de uma espécie de papoula), hoje problemas de saúde pública. Plantas são usadas há milênios para tratar uma variedade de doenças, como cosméticos ou perfumes, essências e xampus. Derivada diretamente do uso tradicional das plantas, desenvolveu-se uma indústria farmacêutica que utiliza os princípios ativos presentes nos vegetais, como o jaborandi (utilizado no tratamento de glaucoma), e a digitalina (utilizada em doenças cardíacas). Plantas podem ser usadas também como suplementos alimentares ou em “chás depurativos”. Muitas vezes os princípios ativos das plantas servem como base para novos compostos sintéticos similares, que barateiam o custo da obtenção destes princípios. A produção e o comércio de plantas ornamentais é também importante atividade econômica, movimentando expressivo mercado nacional e internacional. Orquídeas, lírios, forrageiras para gramados em uma infinidade de espécies são cultivadas e melhoradas geneticamente através de cruzamentos e comercializadas.

Para cada uma das atividades e usos das plantas citadas acima há campos específicos do estudo dos vegetais, desde aqueles ligados à ciência básica (fisiologia vegetal, ecologia, sistemática) até os que possuem aplicação econômica/prática direta (horticultura, engenharia florestal, agronomia). Em inglês é comum o uso do termo *Plant Science*, que agrupa todos os campos do conhecimento que lidam com espécies vegetais (geralmente restrito às plantas terrestres ou às plantas verdes). Em português o termo mais utilizado é *Biologia Vegetal*. O termo *Botânica* (do grego antigo *botané* – erva, pasto, forragem) é usado muitas vezes no mesmo sentido de *Biologia Vegetal*, assim como *Fitologia* (do grego *phyton* – planta).



Figura 1.9. As plantas são fonte primária de obtenção de glicose para todos os seres heterótrofos

O texto acima procura demonstrar que as plantas são imprescindíveis para a manutenção da nossa espécie e da vida no nosso planeta do modo que a conhecemos. Mesmo assim, há muitas vezes há um grande desinteresse e/ou desconhecimento do público não especializado no aprendizado da importância das plantas ou mesmo em aspectos mais básicos, como no reconhecimento ou identificação de grupos familiares. Esse desconhecimento ou desinteresse nas plantas já foi detectado pela comunidade acadêmica e demais educadores e tem sido chamado de “cegueira botânica” (“*botany blindness*’ no original em inglês), gerando um esforço atual no incremento do ensino de botânica nos diferentes níveis educacionais.

Definindo Sistemática

A Sistemática é uma ciência cujos limites não são tão precisos. Uma das suas partes centrais envolve a *Taxonomia*, que busca identificar, descrever e classificar os seres vivos, além de conter também a *Nomenclatura* que contempla o conjunto de regras que norteiam a aplicação dos nomes científicos. Hoje há um certo consenso de que os sistemas de classificação devem de alguma forma incorporar a informação da *história evolutiva* dos grupos tratados. Em outras palavras, a Taxonomia deve refletir a

filogenia dos grupos. Com isso temos a junção da Taxonomia com o conceito de evolução das espécies, e podemos enunciar modernamente a Sistemática como *a Ciência que estuda a biodiversidade, englobando a identificação, descrição e classificação dos organismos, bem como as suas relações de parentesco*. Alguns autores equivalem a Taxonomia à Sistemática, entretanto, no desenvolvimento histórico das práticas em Taxonomia, a adesão de ideias vindas do pensamento evolutivo ocorreu apenas recentemente, no século XX. Deste modo, tratamos a Taxonomia e Sistemática como termos diferentes, o segundo englobando o primeiro. Com o enfoque ampliado e englobando a Taxonomia, a Sistemática pretende descobrir e catalogar todas as espécies que ocorrem (e já ocorreram!) em nosso planeta, organizando-as em grupos mais amplos e entender as mudanças evolutivas que ocorreram ao longo do tempo nas diferentes linhagens de seres vivos. Uma tarefa e tanto, se considerarmos que existem milhões de espécies de organismos vivos descritos, sem contar aqueles já extintos. Apenas de plantas terrestres são mais de 330.000 viventes descritas, e o número aumenta todos os anos com descrições de novas espécies para a ciência (cf. Christenhrz & Byng 2016).

A Sistemática é uma disciplina integradora e multidisciplinar, que usa evidências de várias fontes para chegar às hipóteses de parentescos entre os organismos vivos. Dados de Morfologia, Anatomia, Palinologia, Química de Metabólitos Secundários, Citologia, Biogeografia e outros campos de estudo são utilizados comumente em estudos sistemáticos e, por conseguinte, nas classificações biológicas. Em adição, muitas disciplinas interagem ou se beneficiam das hipóteses de parentesco e das classificações que são produzidas por estudos sistemáticos.



Figura 1.10. A Sistemática é uma ciência interdisciplinar, envolvendo diversas áreas

A importância da Sistemática

O processo de descoberta, descrição, catalogação, organização da informação e classificação da biodiversidade, tarefas que a Sistemática se propõe, serve de base para estudos no campo da Biologia, mas também extrapola este campo e reflete em várias atividades humanas. Nomear espécies e classificá-las de acordo com um determinado critério são atividades realizadas há milhares de anos, que buscam lidar com a imensa quantidade de informações do mundo biológico. Atribuir um nome a um organismo (ou grupo de organismos) é atrelar informações a este nome, informações que podem ser guardadas e resgatadas quando necessário. Se pensamos na palavra “maçã” lembraremos de fruto, algo saboroso, nutritivo; por outro lado, se pensamos em “mamona” podemos associar a palavra com “óleo”, “biodiesel”, “veneno” ou “praga”. Este mesmo processo associativo é feito com objetos fora do mundo biológico. Entretanto, para a ciência é necessária uma maior precisão dos termos e os nomes, já que “maçã” e “mamona” são palavras que apenas os entendedores da língua portuguesa compreenderão. Assim, a adoção de nomes científicos e o uso de binômios foram essenciais neste processo de resgate das informações que os nomes biológicos guardam.

A coleta de material biológico e o depósito deste material em coleções científicas atividade que começou há centenas de anos atrás, é o primeiro passo para o nosso entendimento da biodiversidade. Identificar um organismo é atribuir um nome científico a ele, comparando-o com outros já conhecidos, ou descrevendo-o como novo. Classificar este organismo é posicioná-lo em um sistema de classificação que tenha algum critério de agrupamento.

Classificações que refletem melhor a história evolutiva dos grupos de organismos tende a ser mais acuradas no quesito poder de previsibilidade ou predição. O poder de previsão de uma classificação é muito desejável, sob vários aspectos, desde aqueles aplicados à ciência básica como nas ciências aplicadas. Se encontramos uma espécie de planta com flores de corola gamopétala, cinco pétalas e quatro estames, é muito provável que o ovário tenha apenas dois carpelos, mesmo que ainda não tenhamos seccionado a flor para saber. Plantas com corola gamopétala e menor número de estames que os elementos da corola pertencem ao grupo das Asterídeas, um clado interno das Angiospermas. Do mesmo modo, se identificamos uma planta da família Magnoliaceae, como *Magnolia champaca* (a magnólia-amarela, Figura 1.11) mesmo que não tenhamos feito nenhuma análise química podemos prever que ela apresentará uma classe de alcaloides, os alcaloides benzilisoquinolínicos, tipo de composto secundário encontrado não só na família Magnoliaceae, mas também em um clado mais amplo das Angiospermas chamada de Magnoliídeas. Também quando nos deparamos com sementes de plantas da família Euphorbiaceae, devemos considerar que há grande probabilidade de que estas sejam venenosas, visto que há grande diversidade de compostos tóxicos nesta família. Por outro lado, o oposto ocorre com as Myrtaceae e, mesmo uma espécie desconhecida, pode ter seus frutos consumidos, pois a possibilidade de haver algum tipo de intoxicação é quase desprezível. Isso se chama predição.



Figura 1.11. A Magnólia amarela, *Magnolia champaca* (Magnoliaceae). Mesmo sem um estudo químico é possível prever que esta planta apresente alcaloides benzilisoquinolínicos, compostos encontrados entre as Magnolídeas

Estes exemplos mostram que podemos ter uma aplicação econômica direta na busca de compostos químicos interessantes do ponto de vista farmacológico e na indústria de medicamentos e outras drogas ou mesmo na busca de novas alternativas para a alimentação. Compostos secundários como limonoides, alcaloides (mas não isoquinolínicos) e outros de interesse farmacológico ocorrem em abundância na família Rutaceae (a família da laranja e da arruda), por isso, a família é muito estudada do ponto de vista químico. Recursos voltados à procura de novos fármacos podem ser então concentrados em Rutaceae ou ainda espécies de outras famílias diversas em compostos secundários, como as Asteraceae (a família do girassol), otimizando recursos. Sem o aporte da Sistemática em fornecer classificações mais acuradas ao longo de várias gerações de pesquisadores, tal busca por fármacos seria mais errática e quase aleatória. O mesmo raciocínio utilizado acima pode ser usado na busca por compostos de origem vegetal usado nas indústrias alimentícia, de papel, fibras, ferramentas, corantes, madeira e outras finalidades.

Em todos esses usos há a preocupação no aumento de produtividade das espécies vegetais utilizadas, alcançado por fatores como o incremento nas técnicas de fabricação

dos materiais, mas também no aprimoramento das linhagens das plantas cultivadas. Muito do aprimoramento das linhagens é devido às técnicas de melhoramento genético, onde são feitos cruzamentos de linhagens de plantas que possuam características mais interessantes para a atividade econômica alvo. Hoje com técnicas de engenharia genética é possível realizar a transferência de genes ou conjuntos de genes entre linhagens para aumentar a produtividade da espécie. Neste processo de melhoramento é comum a busca de espécies que não são cultivadas nem melhoradas (chamadas de *selvagens*), mas que são próximas de espécies cultivadas, como milho, soja, tomate ou outras espécies. Esta transferência de genes favorece ou uma maior produção ou pode conferir à espécie cultivada resistência maior a pragas (muitas vezes prejudicada depois do cultivo de linhagens muito homogêneas geneticamente) ou uma maior resistência a agrotóxicos e herbicidas. Esta transferência de genes é mais facilitada quanto maior for a proximidade filogenética, e por consequência genética, das espécies envolvidas.

A Sistemática também é relevante em campos como a Etnobotânica, que pode ser conceituada como o estudo do uso tradicional de espécies de plantas pelos leigos (notadamente povos indígenas, quilombolas ou outros agrupamentos tradicionais), como medicinais, alimentícias ou fontes de fibras. Estudos sistemáticos podem direcionar a descoberta de variedades menos domesticadas para cruzamento ou troca de genes para melhoramento genético (como visto acima) e de espécies com uso medicinal. A Ecologia e a Biologia da Conservação também são áreas que utilizam a Sistemática em seus estudos. Hoje discute-se também a importância da manutenção das linhagens filogenéticas nas decisões sobre áreas prioritárias para conservação.

Estudos ligados a aspectos evolutivos também usam a Sistemática como base para a construção de hipóteses de evolução de caracteres ou direcionar trabalhos em ontogenia (o processo de formação de órgãos ou estruturas). Processos de especiação ou diversificação de linhagens, estudos de co-evolução entre polinizadores e plantas ou parasitas e seus hospedeiros são mais bem entendidos se embasados em uma filogenia. Do mesmo modo, hipóteses biogeográficas são muito mais robustas se ancoradas em filogenias bem realizadas, do mesmo modo que a Paleontologia.

Como qualquer ciência, as pesquisas ligadas à Sistemática incorporam novos paradigmas e metodologias, que podem substituir aqueles que estavam em vigência ou que são incorporados ao arcabouço teórico-metodológico da disciplina. Uma particularidade da Sistemática é ser uma disciplina fortemente histórica, por isso muitas vezes metodologias que possuem mais de trezentos anos, como o processo de descrição

de novos organismos ou o processo de construções de chaves de identificação são os mesmos, mas modernizados pelo uso de computação hoje em dia, além de interferir em quase todos os ramos das ciências biológicas, afinal os nomes das espécies são dependentes dos sistemas de classificação.

O funcionamento da Sistemática atual e alguns termos importantes

A tarefa de se descobrir espécies novas e encaixá-las junto a outras descritas previamente é tarefa da parte taxonômica da Sistemática. As premissas básicas são sempre as mesmas: uma espécie é mais relacionada com outra do que com uma terceira.

Tomemos como exemplo a família de plantas Myrtaceae, muito bem representada na flora neotropical e que inclui as goiabas, uvaías, jabuticabas e araçás. Myrtaceae também está presente em outros continentes, como na Oceania, com várias espécies de eucaliptos (hoje cultivados em todo o mundo) e grupos relacionados. Digamos que tentemos elaborar uma hipótese de parentesco envolvendo três espécies desta família: goiaba, jabuticaba e eucalipto. Há várias características que poderíamos comparar entre estas três espécies, mas vamos a princípio analisar apenas algumas dos frutos. Goiabas e jabuticabas possuem frutos carnosos (tanto que os comemos), enquanto os eucaliptos possuem frutos secos que se abrem, e não são comestíveis (pelo menos para humanos). De posse destas informações simples podemos especular que goiabas e jabuticabas são mais próximas entre si do que os eucaliptos. Esta hipótese inicial pode ser confrontada com outros dados: além do fruto carnosos, goiabas e jabuticabas possuem folhas de filotaxia oposta (ie, com duas folhas saindo de cada nó dos ramos), enquanto que os eucaliptos possuem folhas alternas (uma folha apenas saindo de cada nó do ramo). Podemos lançar mão também da biogeografia (estudo da distribuição geográfica dos seres vivos): goiabas e jabuticabas ocorrem na América tropical, enquanto os eucaliptos são da Oceania.

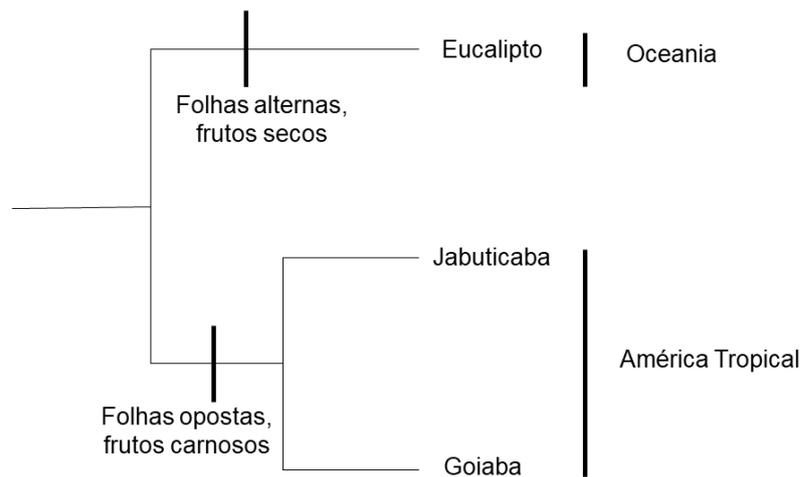


Figura 1.12. Hipótese de parentesco entre três plantas da família Myrtaceae por semelhanças morfológicas e biogeografia

Poderíamos então classificar, com base nas evidências acima, as goiabas e jabuticabas em um grupo e os eucaliptos em outro, em diferentes *táxons* (do grego *táxon* – agrupamento). Mesmo o conjunto das goiabas é um *táxon* (pois é um agrupamento), o mesmo valendo para as jabuticabas e eucaliptos. Percebemos então que temos uma *hierarquia* de *táxons*, com alguns mais restritos sendo englobados por outros mais abrangentes. *Classificar* um organismo é posicioná-lo em um arranjo de entidades (os *táxons*) que denotam alguma ordem ou nível hierárquico (ver exemplo abaixo, na Tabela 1.2). Organizar estes diferentes níveis hierárquicos é parte da taxonomia, mas notem que ainda não invocamos a evolução para realizar os agrupamentos: apenas fizemos hipóteses sobre similaridades e podemos considerar mesmo as espécies como fixas.

Tabela 1.2. Principais níveis taxonômicos admitidos para na taxonomia vegetal, de plantas, de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Botânica. Exemplo de uma das propostas de classificação, utilizando o café, de acordo com Chase & Reveal (2009), com a substituição do nome de subclasse Equisetopsida por Embryopsida (de acordo com Pirani & Prado 2012).

Nível taxonômico	Exemplo de táxon
Reino	Plantae
Classe	Embryopsida (plantas terrestres)
Subclasse	Magnoliidae (as angiospermas)
Ordem	Gentianales
Família	Rubiaceae
Gênero	<i>Coffea</i>
Espécie	<i>Coffea arabica</i>



Figura 1.13 *Coffea arabica* (Rubiaceae), o café (Foto: Ágatha Prieto)

A ideia de espécies fixas não necessita que pensemos em mudanças nos grupos analisados ao longo do tempo. Mas e se agora considerarmos que existiu um processo evolutivo que, em determinado momento, fez com que a linhagem das goiabas e jabuticabas divergissem da linhagem dos eucaliptos? Poderíamos assumir que havia um *ancestral comum*, uma linhagem única no passado, que deu origem à linhagem dos eucaliptos e a linhagem goiabas+jabuticabas, e que posteriormente, esta última linhagem divergiu novamente, formando as duas linhagens finais. Assim, temos linhagens-irmãs, ou *grupos irmãos*, derivados de um ancestral comum, sendo que o ancestral comum das goiabas e jabuticabas é mais recente que aquele comum aos três grupos envolvidos no exemplo acima. Percebe-se que temos também uma hierarquia de ancestrais dos diferentes grupos, baseados no tempo de divergência das linhagens.

As divergências das linhagens ao longo do tempo em um determinado grupo estudado são comumente ilustradas em figuras chamadas de *cladogramas* (do grego *klados* – ramo), ou *árvores filogenéticas*. Assim, os cladogramas mostram as relações

entre as linhagens ancestrais e as linhagens descendentes destes ancestrais, que tomam rumos particulares em cada linhagem. Podemos inferir a quebra das linhagens ancestrais (eventos chamados de *cladogenéticos* ou *cladogênese*) através de pistas que a evolução deixa: variações morfológicas em populações ou grupos que estudamos, frequências de alelos diferentes em determinados grupos, mutações que são detectadas em segmentos do DNA ou mesmo com o estudo de um genoma inteiro. A cladogênese pode então ser repetida nas linhagens irmãs, levando a um diagrama ramificado que mostra a quebra das linhagens (os eventos cladogenéticos) e os terminais (as pontas dos ramos).

Existem alguns pontos importantes a serem considerados: uma árvore filogenética é sempre uma *hipótese evolutiva ou de diversificação das linhagens*: não sabemos realmente como a diferenciação das linhagens ocorreu, pois estes eventos ocorreram no passado e não os testemunhamos. Do mesmo modo, os ancestrais em um cladograma são sempre hipotéticos, pois também não sabemos qual ou como era a linhagem que deu origem às linhagens filhas. Isso não significa que não poderemos encontrar um fóssil que possa ser representante de uma linhagem ancestral a duas outras linhagens: apenas não teremos certeza que aquele fóssil foi o ancestral de uma linhagem. O segundo ponto é que nos cladogramas as ramificações são sempre *dicotômicas*: interpretamos os eventos cladogenéticos como sempre dando origem a duas linhagens-irmãs. Quando nos cladogramas temos mais de um ramo se originando de um mesmo ponto a interpretação é de que não temos dados suficientes para saber qual das linhagens filhas é mais aparentada com a outra. Temos então uma *politomia*.

No exemplo da família Myrtaceae acima, utilizamos o tipo de fruto (carnoso ou seco) como base para uma hipótese de filogenia entre os três táxons. O tipo de fruto é chamado neste caso de *caráter*. No nosso exemplo, para o tipo de fruto temos duas variáveis: carnosos ou secos. Estas duas variáveis são os *estados de caráter*. Do mesmo modo, para o caráter filotaxia temos dois estados: folhas alternas ou opostas. A disposição (ou ocorrência) dos estados de caráter nos táxons são utilizados, então, para inferir as relações de parentesco. Entretanto, para sabermos como a evolução aconteceu, temos de saber em cada caso qual dos estados de caráter apareceu primeiro: os frutos carnosos são anteriores aos frutos secos? Ou é o contrário? Se estabelecemos que os frutos carnosos são anteriores dizemos que este estado de caráter é *plesiomórfico* (ou *primitivo*) em relação à posse de frutos secos, que seria uma novidade evolutiva, ou *apomorfia* ou ainda um *estado de caráter derivado* do fruto carnosos primitivo. Em estudos filogenéticos apenas as novidades evolutivas (apomorfias) são informativas para

traçarmos as filogenias e dão pistas sobre os agrupamentos. Note-se ainda que o termo primitivo não pode ser tomado como algo malfeito, ou imperfeito, ou mais simples, mas apenas que surgiu ANTES na história evolutiva do grupo.

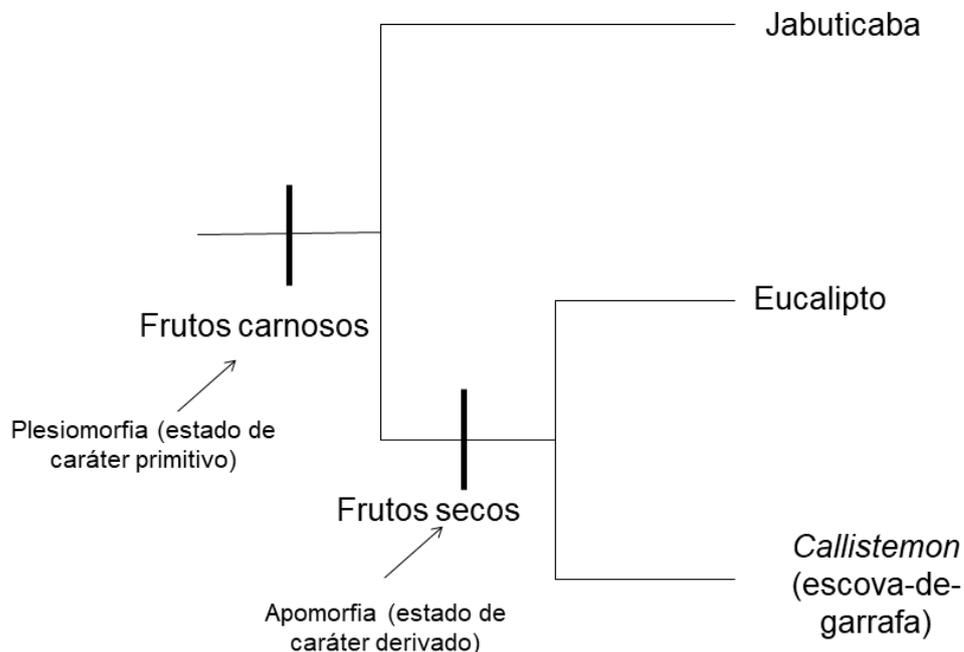


Figura 1.14. Hipótese filogenética de três grupos de Myrtaceae construída com o caráter tipo de fruto. Aqui os táxons *Callistemon* e Eucalipto foram agrupados por compartilhar uma apomorfia (novidade evolutiva)

A ênfase da Sistemática atual em resgatar a história evolutiva dos grupos é resultado do que se convencionou chamar hoje de *Sistemática Filogenética*, ou ainda *Cladística* (de klados – ramo), um conjunto de preceitos e metodologias desenvolvidas depois do trabalho do entomólogo alemão Willi Hennig nas décadas de 1950 e 1960, mas depois aprimorada por outros pesquisadores. Estes preceitos incluem o uso exclusivo das apomorfias (novidades evolutivas) na obtenção de filogenias e o estabelecimento de que apenas grupos monofiléticos devem ser reconhecidos ou, se for o caso, nomeados formalmente. Por esta razão não se admite mais o Reino Plantae como delimitado por Lineu, pois abarca linhagens, como os fungos, que são mais

proximamente relacionadas aos animais (Metazoa) do que com as plantas, sendo um grupo *polifilético*. Outros casos envolvem grupos formados por apenas *parte* dos descendentes de um ancestral e são definidos por *simplesiomorfias* (plesiomorfias compartilhadas), como no caso dos répteis (que deveriam englobar outros grupos, como as aves). Grupos parafiléticos e polifiléticos são muito comuns nas classificações mais tradicionais, mas devem ser abandonados, pois não contribuem para o nosso entendimento da história evolutiva de um grupo.

Ao longo deste livro serão apresentados os grupos de plantas, já limitadas às plantas terrestres (Embriófitas), começando por aspectos evolutivos do grupo que propiciaram que esta linhagem ocupasse gradativamente o ambiente terrestre a partir de ancestrais aquáticos. As hipóteses filogenéticas apresentadas no livro foram construídas com base em dados moleculares, notadamente em sequências de DNA, que, junto com os paradigmas da Sistemática Filogenética, possibilitou muitas vezes a reinterpretação de dados morfológicos, anatômicos, químicos e de fósseis dos diferentes grupos e tem revigorado o campo da Sistemática Vegetal (e da Sistemática Biológica como um todo) nas últimas décadas.

Referências:

- Butterfield, N.J. 2000. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology*. 26 (3): 386–404.
- Chase, M & Reveal, J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 122-127.
- Christenhusz, M.J.M. & Byng, J.W. 2016. The number of known species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261(3): 201-217.
- Guiry, M.D. How many species of algae are there? *Journal of Phycology* 48(5): 1057-1063.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Keeling, P.J. (2004). Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *American Journal of Botany* 91(10): 1481-1493.
- Javaux, E.J; Knoll, A.H., & Walter, M.R. 2004. TEM evidence for eukaryotic diversity in mid-Proterozoic oceans. *Geobiology*. 2 (3): 121-132.

- Margulis (Sagan) L. 1967. On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology* 14(3): 225-274.
- Morris, J.L.; Puttick, M.N.; Clark, J.W.W.; Ddwards, D.; Kenrick, P.; Pressel, S.; Wellman, C.H.; Yang, S.; Schneider, H. & Donoghue, P. C.J. 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the Academy of Science of the United States of America* 115(10): e2275.
- Nic Lughadha, E.*; Govaerts, R.; Belyaeva, I.; Black, N.; Lindon, H.; Allkin, R.; Magill, R.E. & Nicolson, N. 2016. Counting counts: Revised estimates of the numbers of accepted species of flowering plants, seed plants, vascular plants and land plants with a review of other recent estimates. *Phytotaxa* 272: 82-88.
- Pirani, J.R. & Prado, J. 2012. Embryopsida, a new name for the class of land plants. *Taxon* 61: 1096-1098.
- Salatino, A. & Buckeridge, M. 2016. Mas de que te serve saber botânica? *Estudos Avançados* 39(87): 177-196.
- Whittaker, R.H. 1969. New concepts of kingdoms or organisms: evolutionary relations are better represented by new classifications than by the traditional two kingdom's in Avantika. *Science* 163: 150-194.
- Woese, C.R.; Kandler, O. & Wheelis, M.L. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the United States of America* 87(12): 4576-5479.
- Yoon, H.S.; Hackett, J.D.; Ciniglia, C.; Pinto, G. & Bhattacharya, D. 2004. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes.. *Molecular Biology & Evolution*. 21 (5): 809-818.

A OCUPAÇÃO DO AMBIENTE TERRESTRE PELAS PLANTAS



Figura 2.2. Uma Hepática (Briófita), *Lunularia cruciata*. É provável que as primeiras plantas terrestres fossem morfologicamente semelhantes a grupos atuais de Briófitas talosas como as Hepáticas

A idade de surgimento das plantas terrestres (Embriófitas, ver diversidade do grupo na Figura 2.3) é de cerca de 506-460,5 milhões de anos (m.a.) quando as primeiras linhagens das Briófitas divergiram, como sugerido por Morris et al. (2018), no Cambriano ou Ordoviciano. Estas primeiras linhagens de plantas eram provavelmente constituídas por organismos que possuíam semelhanças com grupos de algas verdes (um grupo não monofilético). Essas algas e demais grupos possuem uma organização taloide (“talo”) do corpo vegetativo, sendo os talos caracterizados pela ausência de tecidos especializados de sustentação ou na condução de gases e solutos envolvidos na fotossíntese e outros processos metabólicos. Órgãos, como como folhas, raízes ou

caules estão ausentes. Análises moleculares recentes (e.g. Gitzendanner et al. 2018; Ruhfel et al. 2014) tem confirmado a ideia que estoques ancestrais de algas verdes encontradas em ambientes rasos de água doce, poderiam ser os ancestrais das plantas terrestres (Figuras 2,2, 2.4, 2.9). Linhagens de Hepáticas e Antóceros (com muitos grupos talófitos) chamadas, junto com os Musgos, tradicionalmente de Briófitas são exemplos de plantas que poderiam ser semelhantes a estas primeiras plantas (Figura 2.1). Entretanto, não há fósseis preservados destas primeiras plantas: os primeiros fósseis atribuídos a plantas terrestres só aparecerão no Siluriano (período entre 443-419 m.a.) alguns deles já apresentando traços de tecido vascular (*Cooksonia* ver Capítulo 4).

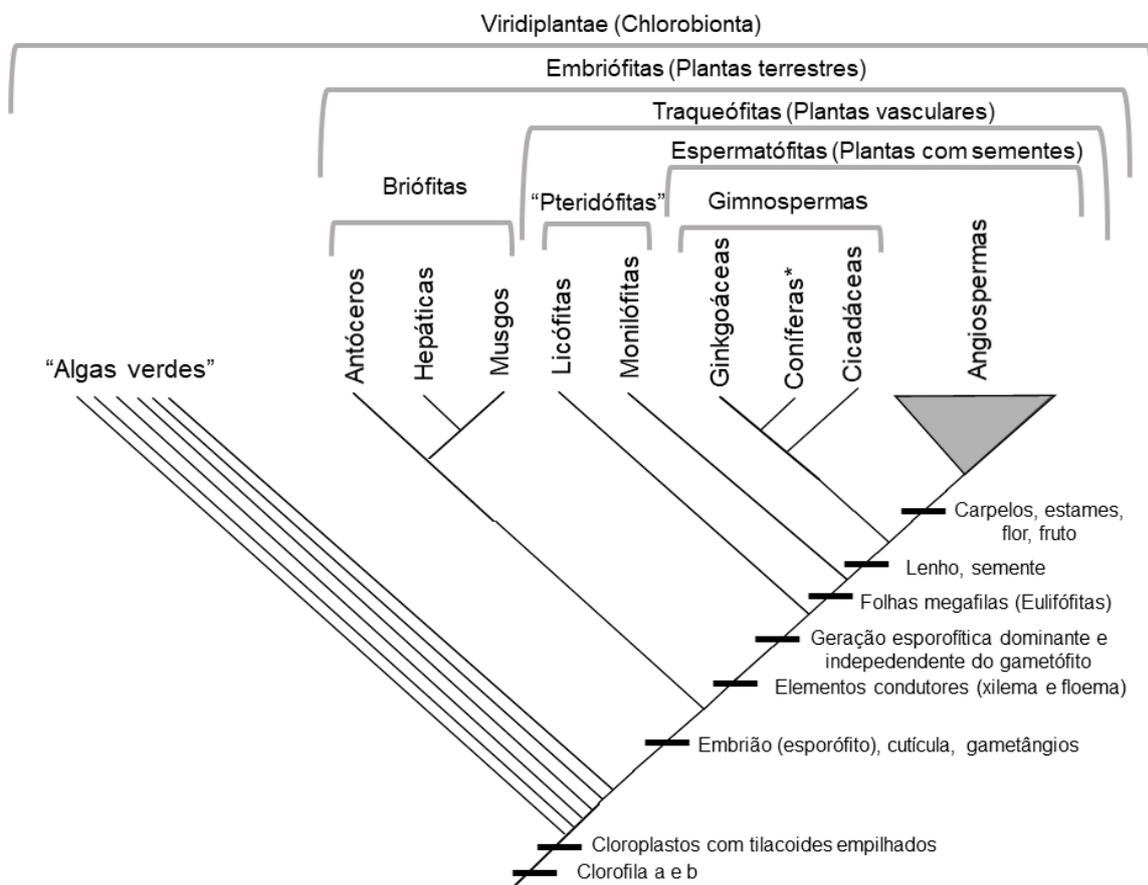


Figura 3.2. Filogenia simplificada dos grupos vivos de Viridiplantae, com ênfase nos grupos de plantas terrestres (Embriófitas). Principais linhagens e sinapomorfias são destacadas. *Coníferas incluem as Gnetales.

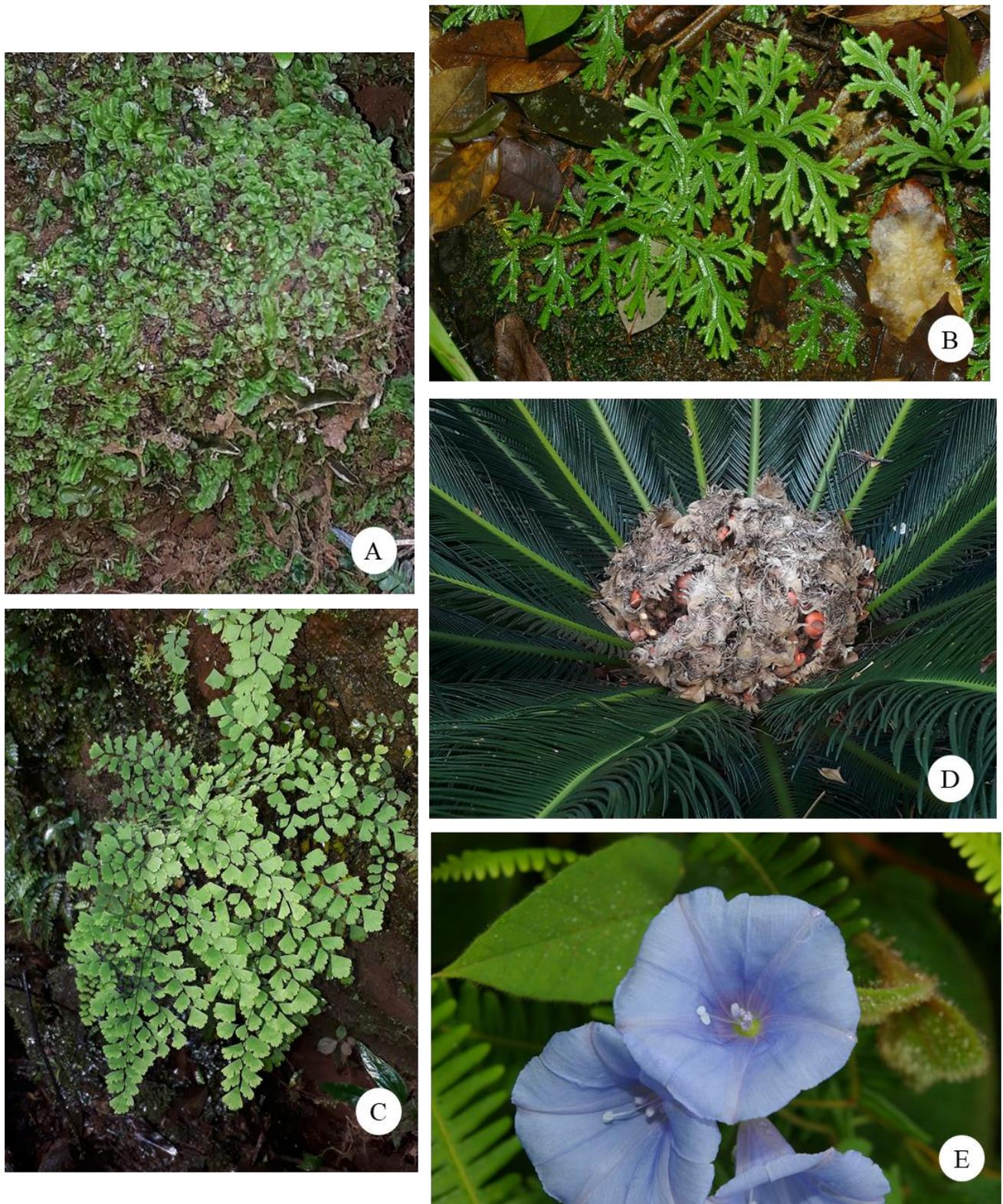


Figura 2.4. Diversidade em Embriófitas. A. Hepáticas (Briófitas) em um barranco úmido. B. *Selaginella* (Licófitas). C. *Adiantum* (Monilófitas). D. *Cycas revoluta* (Gimnospermas). E. Convolvulaceae (Angiospermas)



Figura 2.5. Algas verdes submersas *Chara vulgaris* (Characeae), um grupo filogeneticamente próximo às Embriófitas. As algas submersas não enfrentam alguns dos problemas do ambiente terrestre, como sustentação, proteção contra dessecação e transporte de solutos.

A ocupação do ambiente terrestre pelas plantas que divergiram de grupos de algas verdes de água doce foi possível graças à seleção de características que propiciaram a esta linhagem enfrentar alguns desafios do ambiente terrestre, onde o aporte e condução eficiente de água e solutos, proteção contra o dessecação e a sustentação do corpo vegetativo passam a ser fatores limitantes. Cutícula, estômatos e o embrião multicelular parecem ter surgido antes na evolução das plantas terrestres do que o surgimento de tecidos de condução de água e solutos e produtos da fotossíntese, como o xilema e floema. De fato, xilema e floema estarão presentes apenas na linhagem das Traqueófitas e serão vistas mais adiante.

As principais adaptações que propiciaram à estas plantas o princípio da ocupação do ambiente terrestre foram o desenvolvimento da cutícula e a presença de estômatos, além de características reprodutivas como o desenvolvimento de gametângios (anterídios e arquegônios) o estabelecimento da alternância de gerações e

desenvolvimento de um esporófito. As principais novidades evolutivas destas primeiras Embriófitas são apresentadas abaixo.

- a) Cutícula. A cutícula é uma camada transparente localizada na epiderme das plantas. Ela é formada pela cutina, um polímero de ácidos graxos que forma uma cera, impermeabilizando a superfície de órgãos aéreos, principalmente as folhas. A cutícula previne o dessecamento fora do meio aquático ancestral e tende a ser mais espessa em plantas que habitam ambientes mais secos (Figura 2.5)

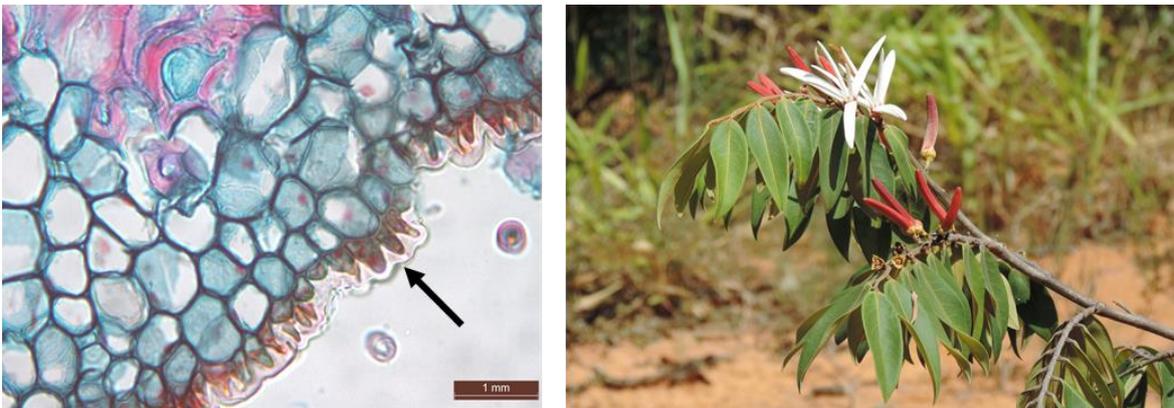


Figura 2.6. Cutícula (seta) sobre a epiderme de folhas em corte transversal de *Xylopia aromatica* (Annonaceae, uma Angiosperma). Ramo com flores à direita.

- b) Estômatos. Em grupos de plantas terrestres avasculares (Briófitas) são encontrados poros na superfície do talo que funcionam como pontos de interrupção da cutícula e que permitem a troca dos gases envolvidos na fotossíntese - gás carbônico (CO_2) e oxigênio (O_2), este último na verdade um subproduto da fotossíntese – com o ambiente aéreo. Plantas como as Hepáticas (do grupo das Briófitas, ver Capítulo seguinte) possuem apenas estes poros e na verdade as trocas gasosas são muitas vezes realizadas por difusão pelas células da epiderme e o ambiente, já que nestes grupos a cutícula é praticamente inexistente (essas plantas vivem em ambientes bem úmidos). Em outros grupos de plantas terrestres avasculares, como nos Musgos e Antóceros e em todas as plantas vasculares (Traqueófitas) ocorrem estômatos, que são células epidérmicas especializadas, as células-guarda, que, por mudanças na pressão do turgor, podem aumentar ou diminuir o tamanho da abertura entre elas. A função dos estômatos é regular as trocas de gasosas de CO_2 e

a transpiração, regulando a perda de água na forma de vapor para o ambiente.

(Figura 2.6)

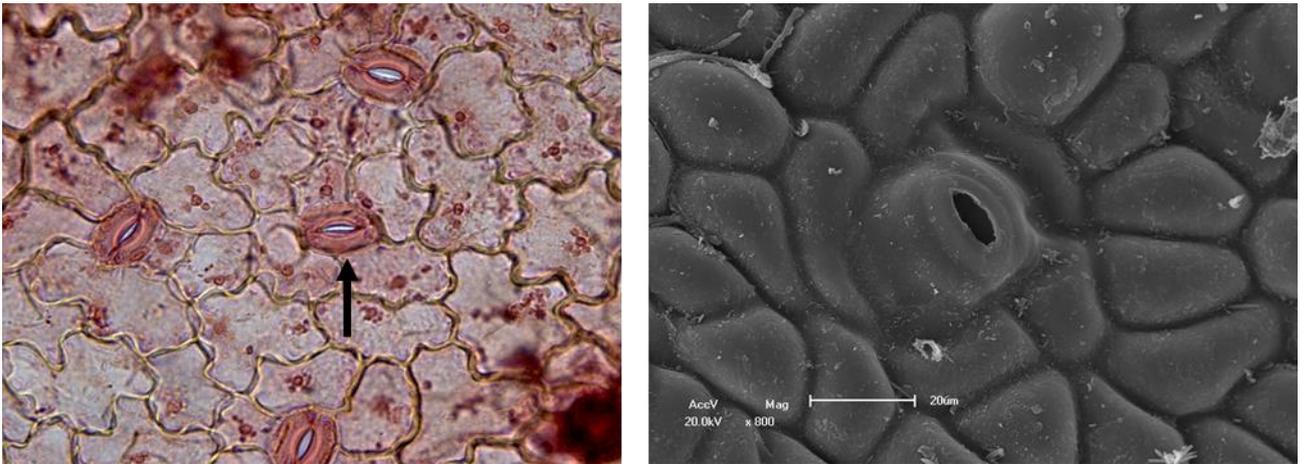


Figura 2.7. Estômatos na epiderme na face adaxial das folhas de duas espécies de *Conchocarpus* (Rutaceae, uma Angiosperma). À esquerda um estômato destacado (seta), ladeado por células epidérmicas. À direita microscopia eletrônica de varredura (MEV). Os estômatos são formados por duas células-guarda, que formam uma abertura, que abre ou fecha regulando a estrada de CO₂ e a perda d'água por transpiração.

- c) Anterídios e arquegônios. Os anterídios e arquegônios são estruturas reprodutivas chamadas de gametângios, formados por células estéreis que se desenvolvem na superfície dos gametófitos (indivíduos n, isto é, haploides, ver adiante em alternância de gerações), geralmente em forma de uma urna (*angio*-urna). Nos anterídios serão formados os anterozoides, gametas móveis chamados de masculinos (por analogia com os dos animais), que depois de formados serão liberados e se dirigirão, via ambiente úmido, até a oosfera, o gameta feminino imóvel, que se desenvolveu no arquegônio (gametângio feminino). Com a fertilização da oosfera por um anterídio forma-se o zigoto (diploide), que se desenvolverá em um esporófito (2n). O arquegônio também servirá de proteção para o embrião, uma outra novidade evolutiva das Embriófitas, nos primeiros estágios de desenvolvimento. Os gametófitos têm este nome por produzirem os gametas (fito – planta, isto é, “planta que porta os gametas”), e estarem envolvidos na fase sexual do histórico de vida das plantas (ver abaixo). Os arquegônios e

anterídios são posteriormente perdidos em grupos internos de Embriófitas, como nas Angiospermas (Figura 2.7)

Apesar dos anterídios e o arquegônio aparecem aqui como uma sinapomorfia das plantas terrestres, grupos de algas verdes próximos como as Charales já possuem estruturas estéreis que portam os gametas, isto é, gametângios (Figura 2.8), como os anterídios e oogônios, que portam vários gametas femininos e não um gameta geralmente solitário (oosfera) como ocorre nas plantas terrestres. Do mesmo modo que nas plantas terrestres, nestas algas os anterozoides flagelados fertilizarão os gametas femininos que estão no oogônio, com a formação de zigotos ($2n$), mas que logo sofrerão meiose para formar os esporos (n), sem o desenvolvimento de um embrião.

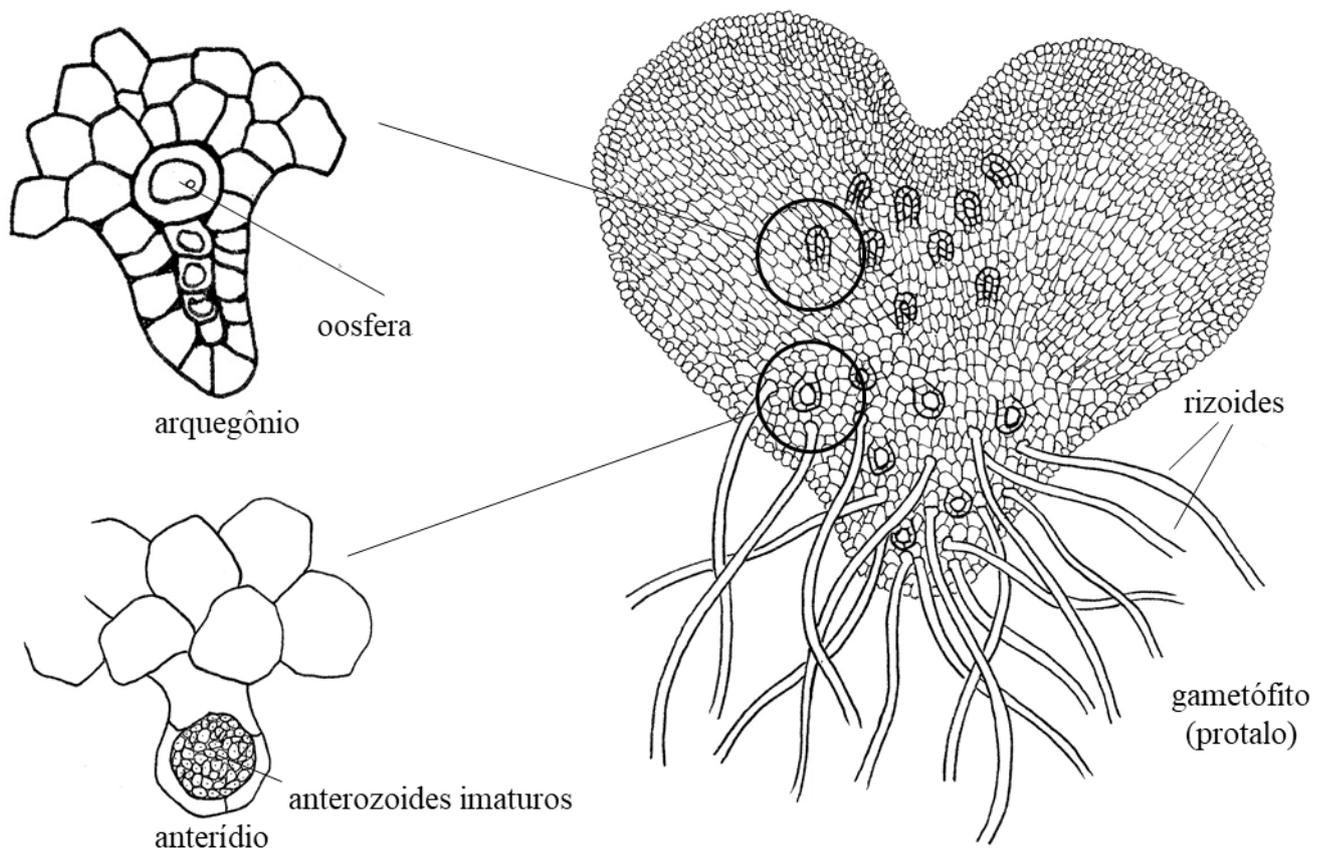


Figura 2.8. Gametângios (anterídios e arquegônios) em um gametófito (protalo) de uma samambaia (Monilófita), outra novidade evolutiva das Embriófitas.

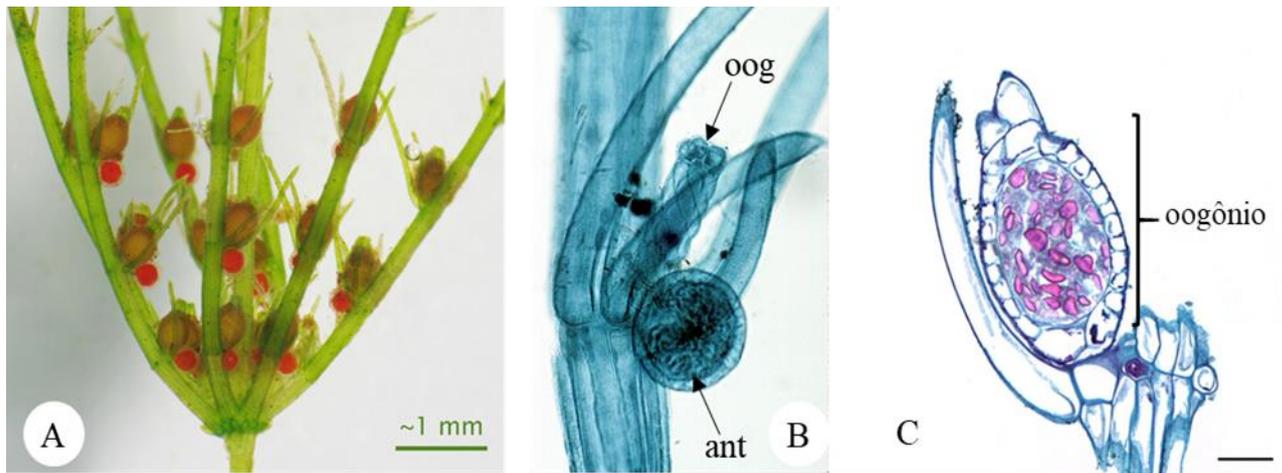


Figura 2.9. *Chara* sp. (Characeae) mostrando as estruturas reprodutivas. A. ramo com oogônios e anterídeos. B. Detalhes dos oogônios (oog) e anterídeos (ant). C. Oogônio destacada, com gametas na porção interna.

- d) Alternância de gerações com o estabelecimento de uma fase esporofítica (esporófito). Em grupos de algas das linhagens das Primoplantae como Rhodophyta e nas “algas verdes” ocorrem diferentes históricos (ou ciclos) de vida. Entre estes históricos há o haplobionte-haplonte (Figura 2.10), onde os organismos adultos são todos haploides (n) e a única fase diploide ($2n$) do histórico de vida é representada pelo zigoto, formado pela união dos gametas (n), que logo depois de formado sofre meiose formando esporos (n), que se desenvolverão em novos adultos haploides. Históricos de vida do tipo haplobionte-haplonte encontrados nas algas da linhagem Primoplantae podem envolver a isogamia, com a formação de gametas flagelados e móveis de igual morfologia, que se encontram no ambiente líquido e formam o zigoto, ou a anisogamia, com os gametas diferentes morfologicamente, seja no tamanho ou na motilidade. Um tipo de anisogamia é a oogamia, encontrada na linhagem das Streptophyta, que engloba algas verdes como as Charales e as Coleochaetophytales e as plantas terrestres, onde um gameta

é móvel e outro é maior e imóvel, de maneira análoga ao que ocorre nos animais.

A oogamia das

Streptophyta envolve, primitivamente, um gameta móvel e biflagelado (chamado por analogia de “masculino”) e um gameta consideravelmente maior e imóvel (o “feminino”) que é fertilizado pelo gameta móvel na formação do zigoto. O estabelecimento da oogamia em grupos de algas verdes da linhagem das Streptophyta (ver cladograma na Figura 2.9) é um dos passos importantes para o entendimento da evolução do histórico de vida das plantas terrestres, como veremos a seguir.

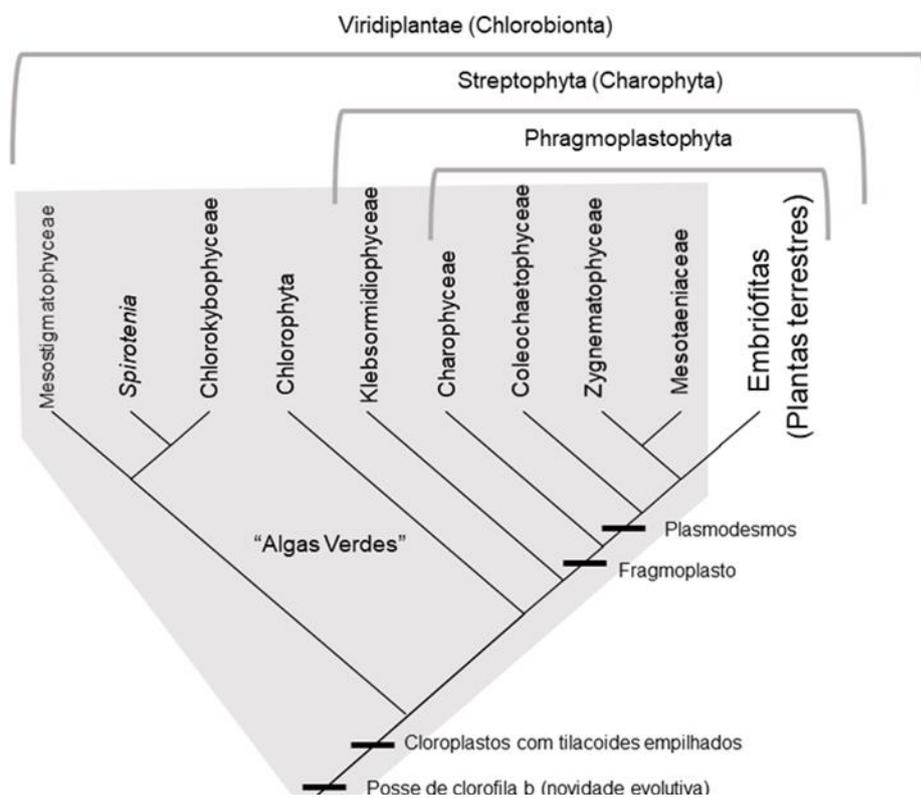


Figura 2. 10. Filogenia simplificada dos grupos vivos de Viridiplantae, mostrando grupos de “algas verdes”, grupos próximos filogeneticamente às Embriófitas. Algumas sinapomorfias estão marcadas.

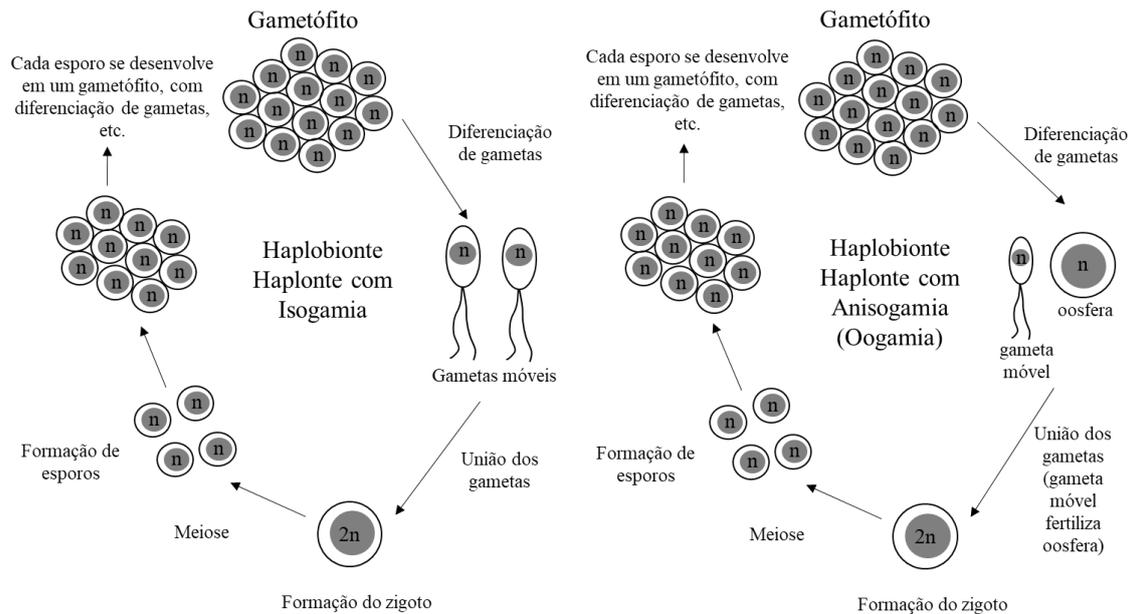


Figura 2.11. Esquema de Históricos de vida haplobionte-haplonte encontrados em algas “verdes”. Nestes históricos de vida a fase adulta é sempre haploide, sendo a única fase diploide o zigoto, que logo sofre meiose com a formação de esporos haploides. À esquerda histórico isogâmico (com dois gametas móveis) e à direita anisogâmico do tipo oogâmico, com um gameta móvel e outro maior e imóvel. O estabelecimento da oogamia foi um passo anterior importante para o estabelecimento da alternância de gerações nas Embriófitas.

Em grupos de algas verdes da linhagem das Streptophyta (oogâmicas como visto acima) como as Charales e as Coleochaetales, o zigoto é retido no gametângio da planta-mãe até a ocorrência da meiose e só depois os esporos são liberados no ambiente. Em algumas destas linhagens ocorre também outra novidade evolutiva, que é a transferência de nutrientes da planta-mãe (haploide) para a fase diploide (zigoto), através de um tecido placentário (Graham & Wilcox 2000). Esta inovação foi chave para o estabelecimento, agora na linhagem das plantas terrestres, de uma fase intermediária no histórico de vida chamada de esporofítica ($2n$) – agora o zigoto não sofre meiose imediatamente depois de sua formação como no histórico haplobionte-haplonte, mas ao invés se desenvolve constituindo o embrião, que depois formará um organismo adulto diploide ($2n$). O estabelecimento do esporófito [o organismo diploide da fase esporofítica (ou assexuada), ou “a planta – ou indivíduo – que forma os esporos”] pode assim ser entendido como proveniente de um retardo na meiose espórica, que não ocorre mais logo depois da formação do zigoto. A fase gametofítica, formada pelos agora denominados gametófitos [organismos haploides da fase

gametofítica (ou sexuada), ou “as plantas – ou indivíduos – que formam os gametas”] é agora entremeada por uma fase esporofítica, caracterizando um histórico de vida diplobionte, ou, de alternância de gerações (2.11)

Nas linhagens de divergência mais antiga entre as plantas terrestres, como nos Musgos, Antóceros e Hepáticas (Briófitas) a geração dominante é a gametofítica (haploide), sendo a esporofítica (diploide) não ramificada, menos duradora e dependente nutricionalmente da gametofítica. Já nas plantas vasculares (Traqueófitas) a fase duradora é a esporofítica, ramificada, sendo a fase gametofítica menos duradora, ou de vida livre e independente do esporófito (nas “Pteridófitas”, isto é, nas linhagens de Licófitas e Monilófitas) ou dependente nutricionalmente da fase esporofítica e se desenvolvendo dentro do esporófito (nas plantas com sementes, Espermatófitas). (Figura 2.12)

Três importantes observações sobre a alternância de gerações (e sobre “histórico de vida”) devem ser feitas: 1) os gametófitos e esporófitos são diferentes indivíduos, com diferentes genomas e formados por diferentes processos – o esporófito por reprodução sexuada (encontro de gametas com formação do zigoto), e o gametófito por reprodução assexuada (desenvolvimento de um esporo); 2) na alternância de gerações, indivíduos das gerações esporofíticas e gametofíticas podem coexistir nas populações - isso pode ser observado na Figura 8, quando se analisa a imagem de um musgo na época de reprodução sexuada e formação dos esporófitos dependentes dos gametófitos; do mesmo modo, nas Angiospermas por exemplo (plantas com flores), onde o esporófito é a geração dominante, haverá coexistência com indivíduos da geração gametofítica quando a planta produzir as flores, que portam os esporângios com a diferenciação dos grãos de pólen e do saco embrionário, os indivíduos da geração gametofítica nestas plantas. (ver Capítulo 9); 3) na maioria dos esquemas didáticos que representa alternância de gerações em plantas (ou em outros esquemas de outros históricos), há sempre o fechamento de um ciclo, o que pode dar a ideia (errônea) para o leitor que o indivíduo esporofítico (ou gametofítico) que começa o histórico no final é o mesmo indivíduo que é formado no final do “ciclo”. Por isso aqui houve a opção de se

usar a a palavra “histórico de vida” e não “ciclo de vida”, com representação dos históricos “abertas” e não “fechadas”.

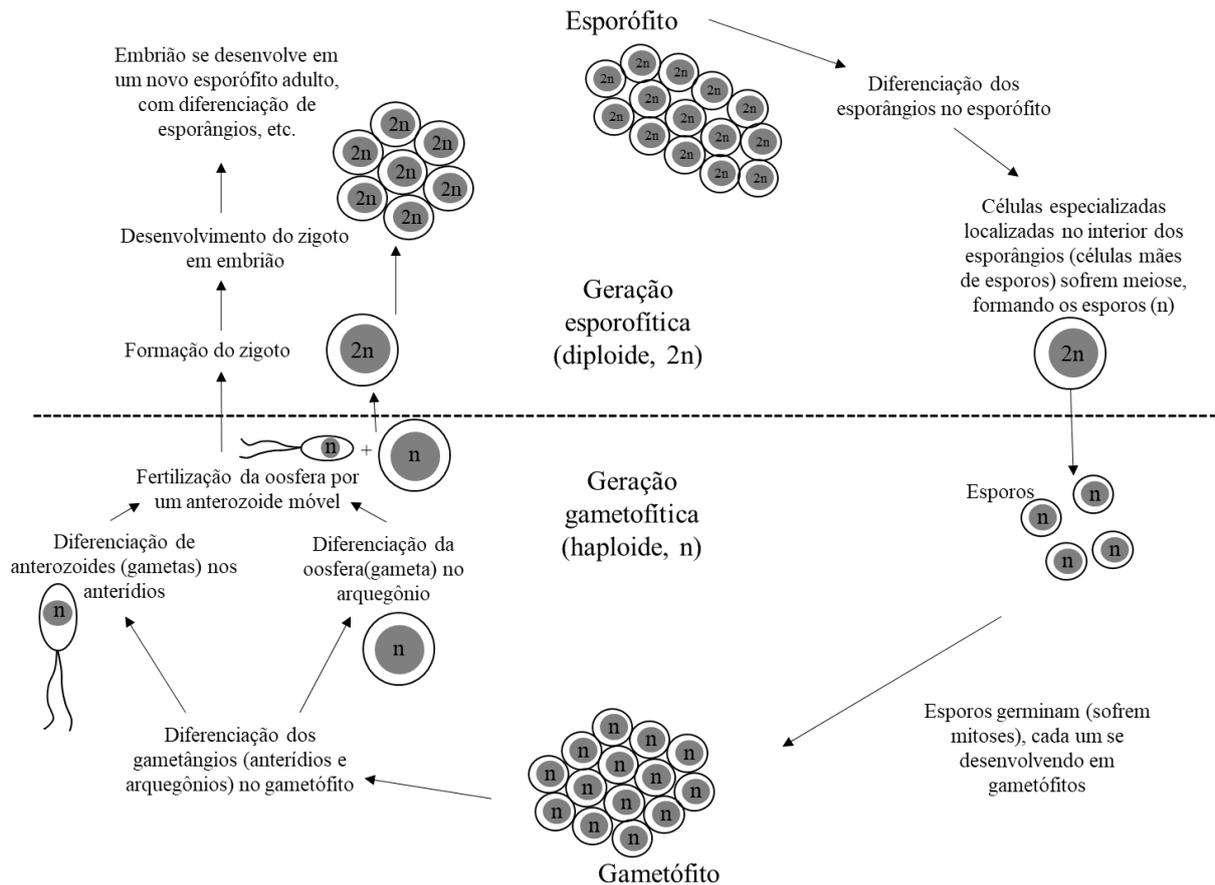


Figura 2.12. Esquema de Histórico de vida diplobionte, ou alternância de gerações, uma das características das Embriófitas. Neste histórico há uma alternância de indivíduos haploides (n), os gametófitos e diploides ($2n$), os esporófitos.



Figura 2.13. Diferenças entre a fase esporofítica em um Musgo (Briófita, esquerda) e uma Angiosperma (Traqueófito, à direita). A Briófita é um musgo de pouco centímetros, com os esporófitos (um deles marcado com uma seta) não ramificados, de vida mais curta e dependentes nutricionalmente dos gametófitos. À direita um jequitibá-rosa (*Cariniana estrellensis*, uma Angiosperma), com esporófito ramificado (com diversos ramos) com cerca de 40 m de altura, em Santa Rita do Passa Quatro-SP, Brasil. Nas Traqueófitas a fase dominante no histórico de vida é a esporofítica ($2n$), sendo os gametófitos muito reduzidos, representados, entre as Angiospermas, pelos grãos de pólen e o saco embrionário.

- e) Embrião. A retenção do zigoto e a seu desenvolvimento em embrião protegido no arquegônio é outra novidade evolutiva das plantas terrestres, conferindo o nome para o grupo – Embriófitas. A retenção do embrião (fase inicial do esporófito) é vantajosa pois permitiria uma maior chance de sobrevivência do novo ser no ambiente terrestre. (Figura 2.13)

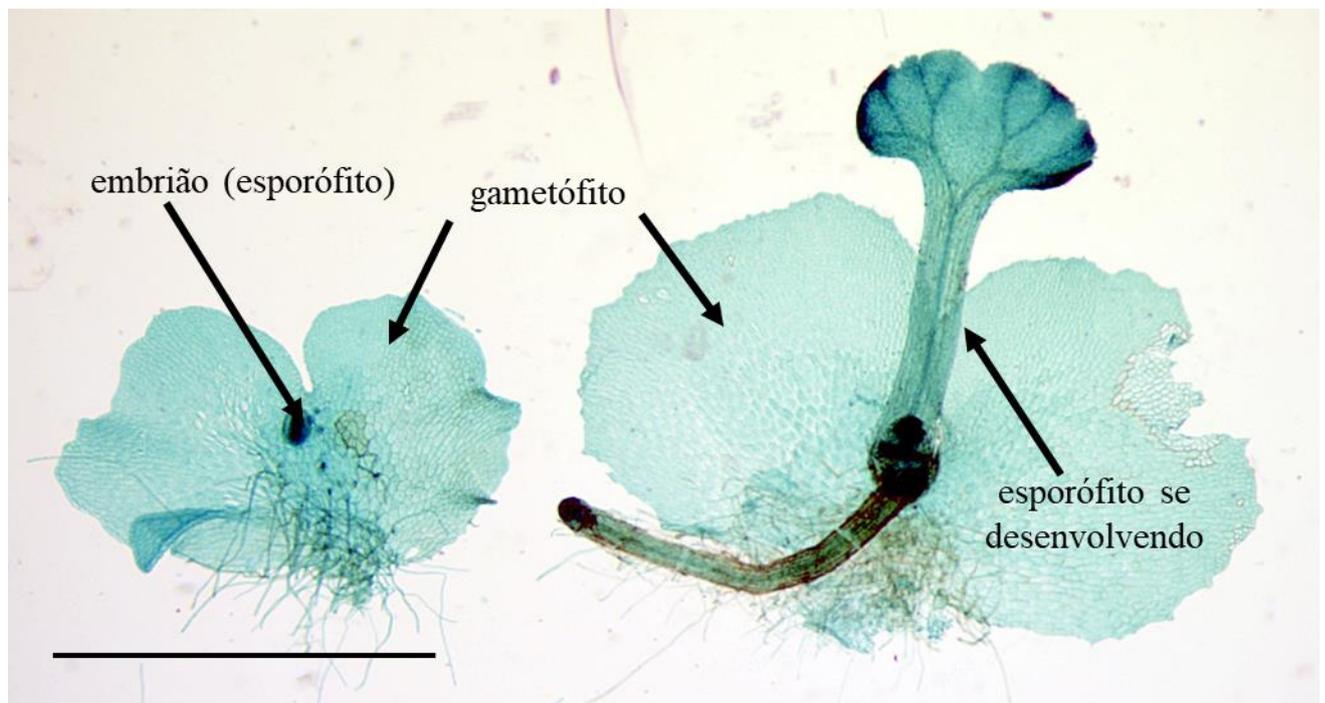


Figura 2.14. Acima: Gametófito de uma samambaia, mostrando o embrião (início do desenvolvimento do esporófito) e um esporófito mais desenvolvido (direita). Abaixo um esporófito já adulto. Barra de escala acima: 2mm

- f) Esporos com esporopolenina. A esporopolenina é um polímero que reveste as paredes dos esporos das Briófitas e “Pteridófitas” e os grãos de pólen das Espermatófitas (plantas com sementes). A esporopolenina possui grande resistência mecânica e química, protegendo o seu conteúdo no ambiente terrestre, sendo estes fatores que facilitam muito a preservação de fósseis de esporos e grãos de pólen. (Figura 2.14)

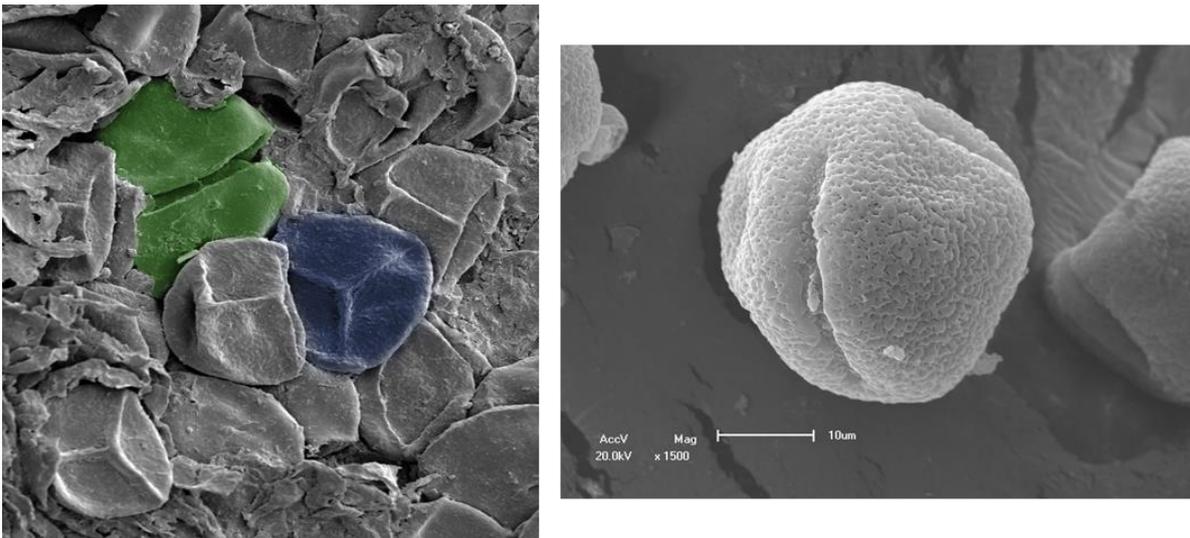


Figura 2.15. Exemplos de esporos (esquerda) e de um grão de pólen. Os esporos e grãos de pólen das Embriófitas possuem a parede formada por esporopolenina. Esporos: tétrade (verde) e esporo (azul, cerca de 30-35 um de diâm.) fósseis do Siluriano (*Scylaspora*); grão de pólen: *Kuhlmanniodendron* (Achariaceae, uma Angiosperma).

Outra possível novidade evolutiva relacionada às plantas terrestres é o parênquima (Figura 2.15), um tecido formado por células geralmente isodiamétricas formadas pela atividade do meristema apical dos ramos, com função primária de preenchimento do corpo das plantas, mas também outras funções como transferência lateral de compostos (como as células companheiras do floema), cicatrização de feridas, ou ainda funções relacionadas à fotossíntese, como no caso dos parênquimas paliádico e lacunoso das folhas. As células parenquimáticas são totipotentes, com parede celular simples. O parênquima pode ser uma novidade evolutiva não só das Embriófitas mas de um grupo maior que incluem algas verdes próximas filogeneticamente.

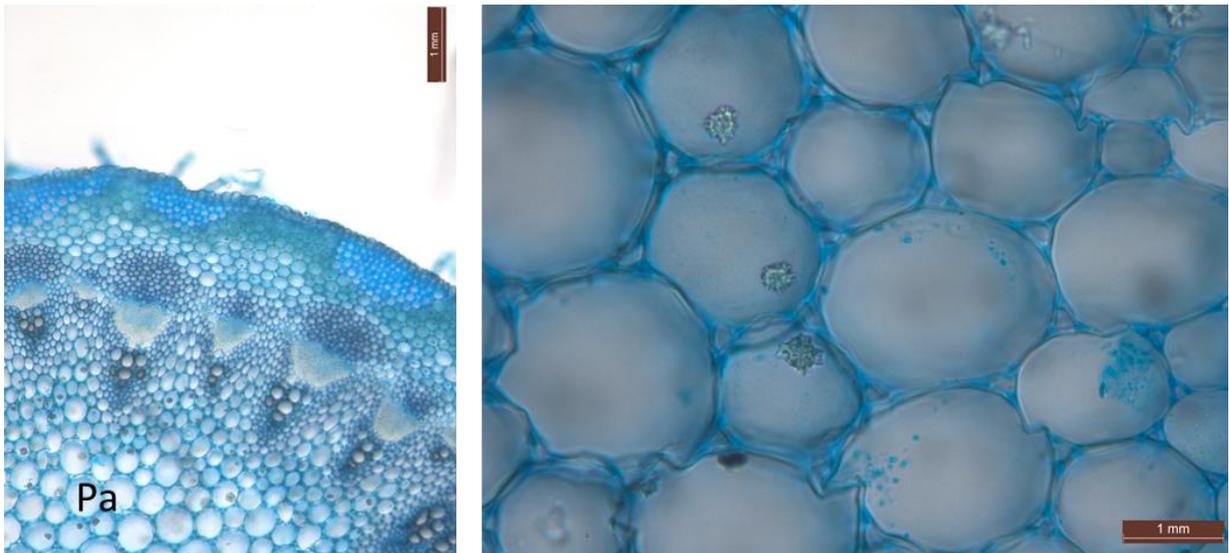


Figura 2.16. Caule de uma espécie de *Amaranthaceae* (*Angiosperma*) em corte transversal (esquerda), mostrando o tecido parenquimático (Pa), imagem à direita detalhe do tecido. O parênquima pode ser uma novidade evolutiva das *Embriófitas* ou de um grupo maior englobando algas verdes filogeneticamente próximas.

As novidades evolutivas descritas e discutidas nos parágrafos anteriores não surgiram ao mesmo tempo e hoje é ainda difícil de se estabelecer quais delas teriam aparecido primeiro em relação às outras ou ainda se algumas delas seriam sinapomórficas para clados menos inclusivos. Um bom exemplo são os estômatos, presentes em *Antóceros*, *Musgos* e *Traqueófitas*, mas ausentes em *Hepáticas*: dependendo do posicionamento filogenético das *Hepáticas* em uma filogenia de grandes grupos de *Embriófitas*, os estômatos poderiam ser uma novidade evolutiva de todas as plantas terrestres menos as *Hepáticas* (caso estas plantas fossem o grupo-irmão de todas as outras plantas terrestres), ou ter surgido independentemente em duas linhagens ou ainda terem sido perdidos nas *Hepáticas*, nestes dois últimos casos se as *Briófitas* constituírem um grupo monofilético.

Grupos de plantas terrestres avasculares atuais, como as *Briófitas*, que serão vistas com mais detalhes no Capítulo 3, estão restritos na maioria a ambientes úmidos e apenas algumas ultrapassam poucos centímetros de altura. Outras novidades evolutivas como o surgimento de elementos de condução de água e micronutrientes e de meios de sustentação mais eficientes possibilitariam às plantas terrestres um crescimento em altura maior e uma maior independência da água. Estas novidades evolutivas, que incluem elementos de sustentação mais eficientes e elementos de condução surgiram

alguns milhões de anos depois do estabelecimento das primeiras plantas terrestres, na linhagem das plantas vasculares, ou Traqueófitas, que serão vistas no Capítulo 4.

Referências para estudos adicionais:

- Fransceschini, I.M.; Burliga, A.L.; Reviere, B.; Prado, J.F. & Rézig, S.H. 2010. Algas, uma abordagem filogenética, taxonômica e ecológica. Artmed, Porto Alegre.
- Gitzendanner M.A; Soltis P.S.; Wong G.K; Ruhfel B.R & Soltis D.E. 2018. Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history". American Journal of Botany. 105(3): 291–301.
- Graham, J.E. & Wilcox, L.W. 2000. The origin of alternation of generations in land plants: a focus on matrotrophy and hexose transport. Philosophical Transactions of the Royal Society B 355: 757-767.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2009. Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético. Artmed, Porto Alegre.
- Leliart, F.; Smith, D.R.; Moreau, H.; Herron, M.D.; Verbruggen, H.; Dewiche, C.F. & Clerck, O. 2012. Phylogeny and molecular evolution of the green algae. Critical Reviews in Plant Sciences 31: 1-46.
- Morris, J.L.; Puttick, M.N.; Clark, J.W.W.; Edwards, D.; Kenrick, P.; Pressel, S.; Wellman, C.H.; Yang, S.; Schneider, H. & Donoghue, P. C.J. 2018. The timescale of early land plant evolution. Proceedings of the Academy of Science of the United States of America 115(10): e2275.
- Raven, P.; R.F. Evert & Heichorn, S.E. 2014. Biologia Vegetal. 8a Ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Reviere, B. 2006. Biologia e filogenia das algas. Artmed, Porto Alegre.
- Ruhfel B.R; Gitzendanner M.A.; Soltis P.S., Soltis D.E. & Burleigh J.G. 2014. (February 2014). From algae to angiosperms-inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes". BMC Evolutionary Biology 14: 23.
- Simpson, M.G. 2010. Plant Systematics, 2nd ed. Elsevier Academic Press, Oxford.

OS GRUPOS AVASCULARES DE PLANTAS TERRESTRES (BRIÓFITAS)



Figura 3.17. Uma população de Musgos (Briófitas)

As Briófitas correspondem aos grupos que aparecem como de divergência mais antiga nas filogenias das plantas terrestres, com suas primeiras linhagens divergindo a 506-460,5 milhões de anos (ma), no Siluriano ou Ordoviciano (Morris et al. 2018). São as chamadas “plantas terrestres avasculares” e não possuem tecidos verdadeiros de sustentação e condução. A ausência destes tecidos é fator limitante para o crescimento em altura das plantas no grupo. Poucas espécies atingem alturas maiores que 10 cm de altura – de fato, a maior Briófitas que se conhece, *Dawsonia superba* (Austrália e Nova Zelândia) chega apenas cerca de 50 cm de altura. As Briófitas são restritas, com poucas

exceções, a ambientes muito úmidos, em especial áreas de cachoeiras, bordas de cursos d'água, barrancos sombreados ou áreas com neblina constante (Figura 3.2)



Figura 3. 18. Cachoeira do Itambé (Altinópolis, Brasil). O paredão rochoso úmido pelo gotejamento contínuo é um local propício para o crescimento de Briófitas e vários grupos de "Pteridófitas".

Apesar da falta de tecidos de sustentação, todas as linhagens de Briófitas possuem rizoides, estruturas unisseriadas semelhantes a raízes, mas não vascularizadas, que ancoram as plantas no substrato. Muitas Briófitas são talosas, mas ocorrem também formas folhosas, principalmente no grupo dos Musgos, mas também nas Hepáticas. As formas folhosas possuem estruturas que se assemelham a caules e folhas, mas que levam o nome de “caulídios” e “filídeos” (Figura 3.3), pois não possuem vascularização como nas traqueófitas. Nos Musgos há células especializadas na condução de água e de

produtos da fotossíntese, mas que não são considerados elementos condutores por não possuírem espessamento secundário nas paredes celulares (ver abaixo em “Musgos”). A presença destas células possibilita que alguns Musgos cresçam um pouco mais em altura.

Muitas Briófitas têm a capacidade de se reproduzir de modo assexuado por fragmentação em que pequenos pedaços de tecido produzem um gametófito completo. Outro meio de reprodução assexuada presente nas formas talosas de Hepáticas e Antóceros é a produção de propágulos em estruturas em forma de taça chamadas de conceptáculos, presentes na superfície superior dos talos e que podem originar novos gametófitos, quando uma gota de água cai no cálice e espalha os propágulos, desenvolvendo clones haploides.

Além da ausência de tecidos verdadeiros, as Briófitas possuem estados de caráter que são considerados como plesiomórficos em relação às plantas vasculares. Uma destas plesiomorfias é a dominância da geração gametofítica (haploide – n), que corresponde à geração duradoura, fotossintética e independente neste grupo. Especula-se que um talo gametofítico – semelhante ao encontrado nas Hepáticas e Antóceros – corresponderia à forma mais semelhante ao ancestral das primeiras plantas terrestres (ver Capítulo 2). A geração esporofítica (diploide – $2n$) possui vida curta e dependente nutritivamente do gametófito, sendo não ramificada e portando um esporângio único e terminal. Nas demais plantas terrestres viventes (as Traqueófitas), o esporófito é ramificado e corresponde a geração independente e duradoura.

Os grupos de Briófitas são bastante distintos morfológicamente. Nas Hepáticas o esporófito é formado por uma seta, que é um pedúnculo ereto que sustenta uma cápsula formada por uma parede de tecido estéril, no interior do qual há apenas esporos e elatérios, que são células mortas, alongadas e com reforços em formato espiralado que apresentam movimentos higroscópicos, distendendo-se e contraindo-se de acordo com a presença de água e, assim, promovendo a dispersão dos esporos. Nos Antóceros, o esporófito é estreito e alongado e de crescimento indefinido, não apresentando seta, e não há elatérios. Por fim, no maior grupo, os Musgos, o esporófito é bem mais complexo, não existindo elatérios, mas com uma cápsula protegida por uma caliptra, sustentada por uma seta alongada. Hepáticas e Antóceros geralmente são prostrados e apresentam um talo achatado e dicotômico, mas há formas folhosas em Hepáticas. Entre os Musgos podem ser encontradas formas prostradas ou eretas, com estruturas semelhantes a pequenas folhas, os filídios, que também podem ocorrer nas Hepáticas.

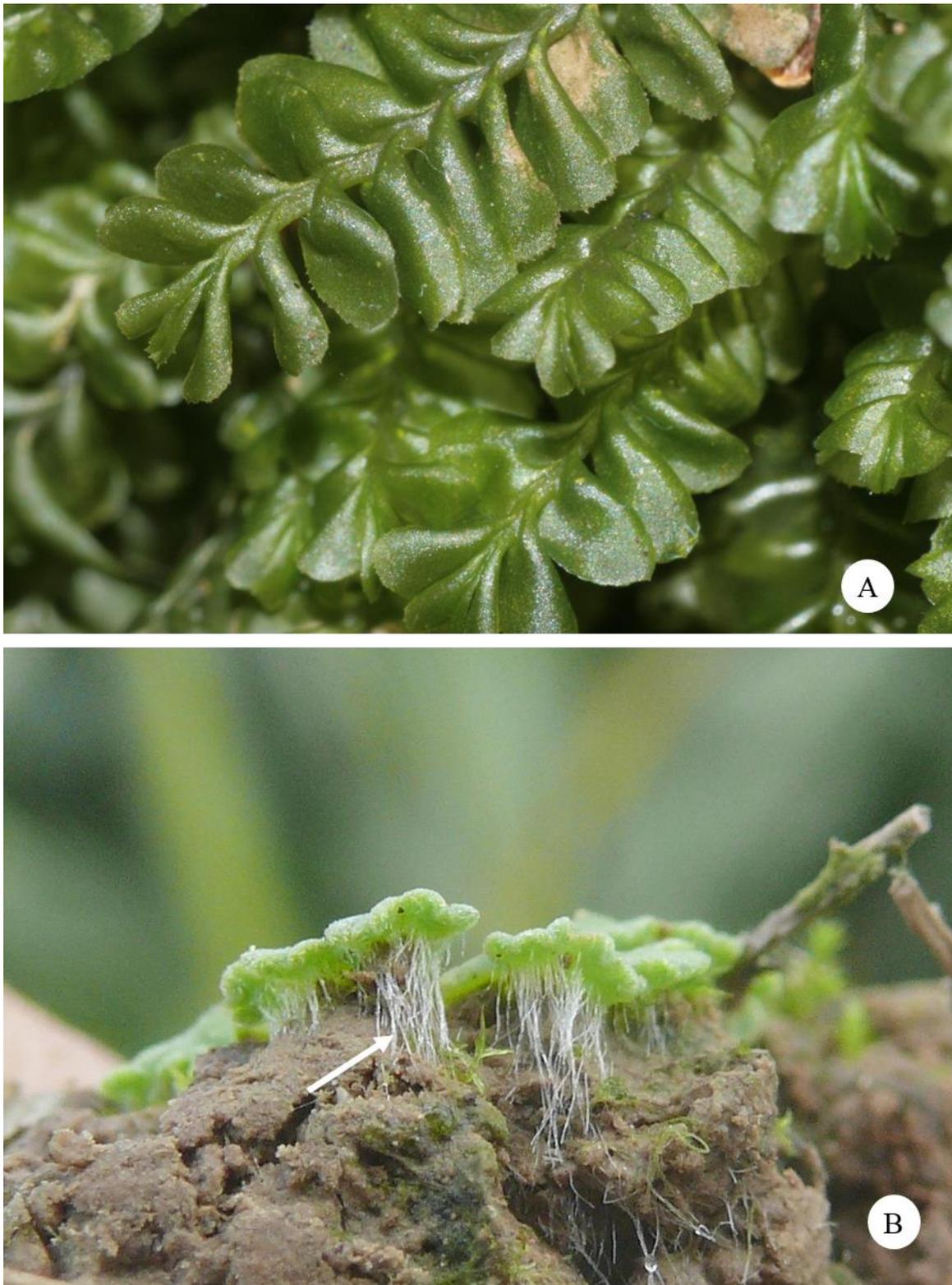


Figura 19.3. Gametófitos (fase dominante) de Briófitas. A. *Plagiophila porelloides*, uma Hepática folhosa, com caulídeos e filídios. B. *Riccia* sp., seta mostrando rizoides. Apesar dos caulídeos, filídios e rizoides parecerem com respectivamente com ramos, folhas e raízes, não são chamados deste modo por conta da ausência de tecidos de condução (xilema e floema).

Apesar dos Hepáticas, Antóceros e Musgos constituírem cada um grupo monofilético, há dúvidas se eles em conjunto constituiriam um grupo monofilético Briófitas. Chase & Reveal (2009), por exemplo, consideram as Briófitas como não monofiléticas, dividindo o grupo em três subclasses: Anthocerotidae (Antóceros) Bryidae (Musgos) e Marchantiidae (Hepáticas). Filogenias robustas recentes (Puttick et al. 2018) entretanto, tem mostrado as linhagens atuais de Briófitas como um grupo monofilético, sendo os Musgos e Hepáticas grupos-irmãos reunidos no grupo Setophyta, pois os dois apresentam esporófitos com uma seta ereta, ao contrário dos Antóceros. Abaixo são apresentadas as três linhagens atuais de Briófitas.

Hepáticas

As Hepáticas compreendem uma das linhagens de plantas terrestres não vasculares. O número de espécies varia entre 4000-7486 espécies (cf. Söderström et al. 2016) e são encontradas virtualmente em todo o mundo. No Brasil são encontradas cerca de 700 espécies, divididas em 137 gêneros e 40 famílias.

Fósseis de Hepáticas (ou de plantas parecidas com Hepáticas) são conhecidos do Ordoviciano (488,3-443,7 m.a.) e plantas destes grupos devem ter sido comuns no Siluriano e Devoniano (Graham et al. 2011). A origem da linhagem vivente (grupo-coroa) é datada de (509-)484(-452) ma (Cooper et al. 2012).

Sinapomorfias para o grupo envolvem a presença de corpos oleosos na planta e a presença de elatérios, células alongadas, especializadas, encontradas dentro do esporângio. Os elatérios possuem movimentos higroscópicos, mudando de forma quando dessecados, atuando como auxiliares na dispersão dos esporos. Quando a cápsula seca, os elatérios são ejetados da cápsula, carregando os esporos.

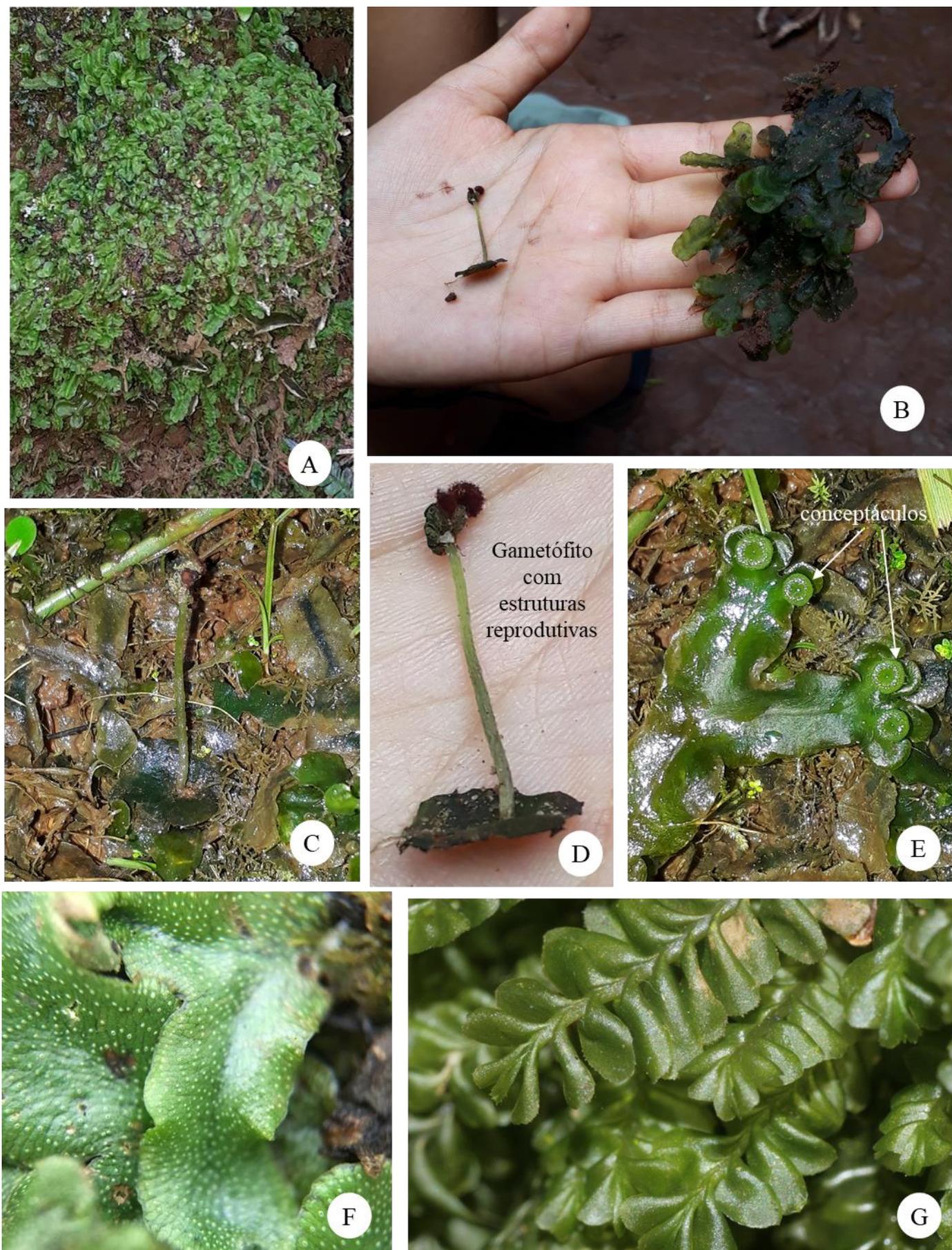


Figura 3.20. Diversidade de Hepáticas. A. População de Hepáticas em pedra úmida. B. à esquerda, gametófito com estruturas reprodutivas, à direita gametófitos estéreis. C e D. Detalhe do gametófito com estruturas reprodutivas. E. Conceptáculos (órgãos de reprodução assexuada). F. Gametófito de *Marchantia inflexa* mostrando poros. G. *Plagiophila porelloides*, uma Hepática folhosa, com caulídeos e filídeos.

As Hepáticas podem ser talosas ou folhosas (ver diversidade na Figura 4.4). Nas Hepáticas talosas o corpo da planta é uma massa achatada de tecido. Poros na superfície superior do talo presentes em algumas espécies realizam as trocas gasosas, mas eles não são considerados estômatos (ausentes nesta linhagem), por não haver células de proteção que regulam a abertura e o fechamento (como as células-guarda dos estômatos). As Hepáticas talosas possuem conceptáculos que contêm propágulos. Já as Hepáticas folhosas possuem seus gametófitos formados por um eixo com fileiras de filídeos – estruturas achatadas análogas às folhas, mas não vascularizadas

As Hepáticas possuem anterídeos e arquegônios que são diferenciados do tecido haploide do gametófito. Em *Marchantia*, por exemplo, os gametângios (isto é, as estruturas que portam os gametas, anterídeos e arquegônios) são peltados e estreitos e estão dispostos em uma estrutura denominada arquegonióforos ou anteridióforos (Figura 3.5). Os gametas masculinos biflagelados (anterozoides) são liberados do anterídio e nadam por uma camada de água (como visto, estas plantas ocorrem em locais muito úmidos) e por quimiotactismo chegam até os arquegônios, fecundando o gameta feminino imóvel (oosfera) formando o zigoto. O zigoto então sofrerá várias divisões mitóticas, diferenciando-se em um embrião diploide ($2n$) e posteriormente no esporófito ($2n$). Nas Hepáticas e todas as demais Briófitas o esporófito possui vida curta, bem menor que o gametófito, dependente deste e não fotossintético, sendo formado basicamente por uma cápsula com um esporângio. Dentro do esporângio, como em todas as linhagens de plantas terrestres ocorrerá a meiose de várias células formando esporos haploides, que serão liberados pela divisão da cápsula. Os esporos, liberados no ambiente, podem ser pousar em um substrato e, sob condições apropriadas, germinar e crescer, formando um novo gametófito.

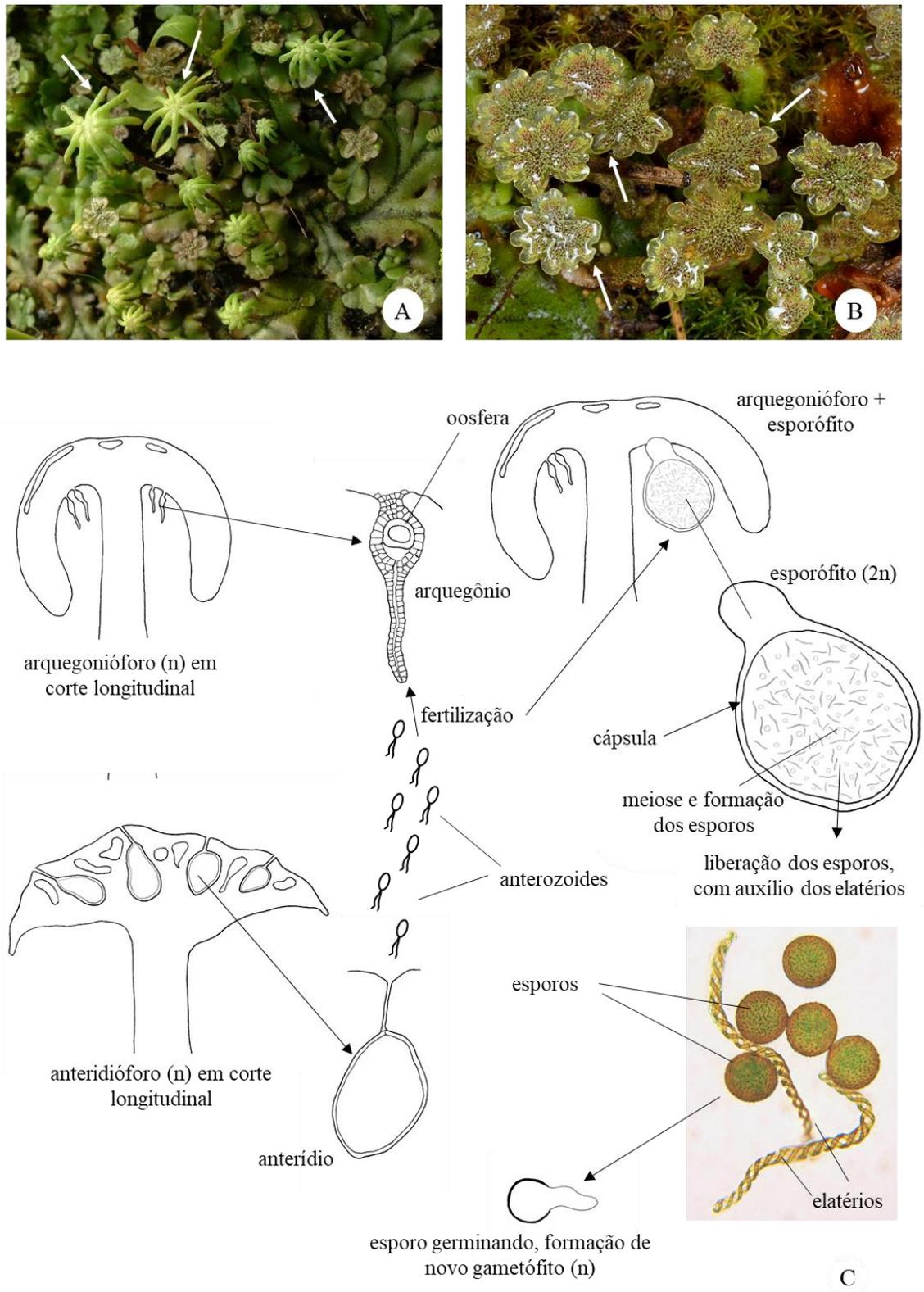


Figura 3. 21. *Marchantia polymorpha*, uma Hepática com esporófitos unissexuados. A. Gametófitos com arquegoniôforos (setas). B. Gametófitos com anteridiôforos (setas). C. Histórico de vida de uma *Marchantia*, foto dos esporos de um *Ptilidium* sp.

Musgos

Os Musgos (ou Musci) são provavelmente o grupo de plantas terrestres não vasculares com o maior número de espécies, variando de 4500-9000 espécies. Os Musgos são capazes de ocupar nichos ecológicos mais diversos que as Hepáticas e os Antóceros, compartilhando com este último grupo a posse de estômatos nos esporófitos (apesar de algumas perdas secundárias), assim como as outras plantas terrestres. A idade do pode ser (400-)379(-362) ma (Newton et al. 2009). O número de espécies pode variar de 4500-9000 espécies. No Brasil estão presentes cerca de 900 espécies, em 277 gêneros e 74 famílias (Figura 3.6)

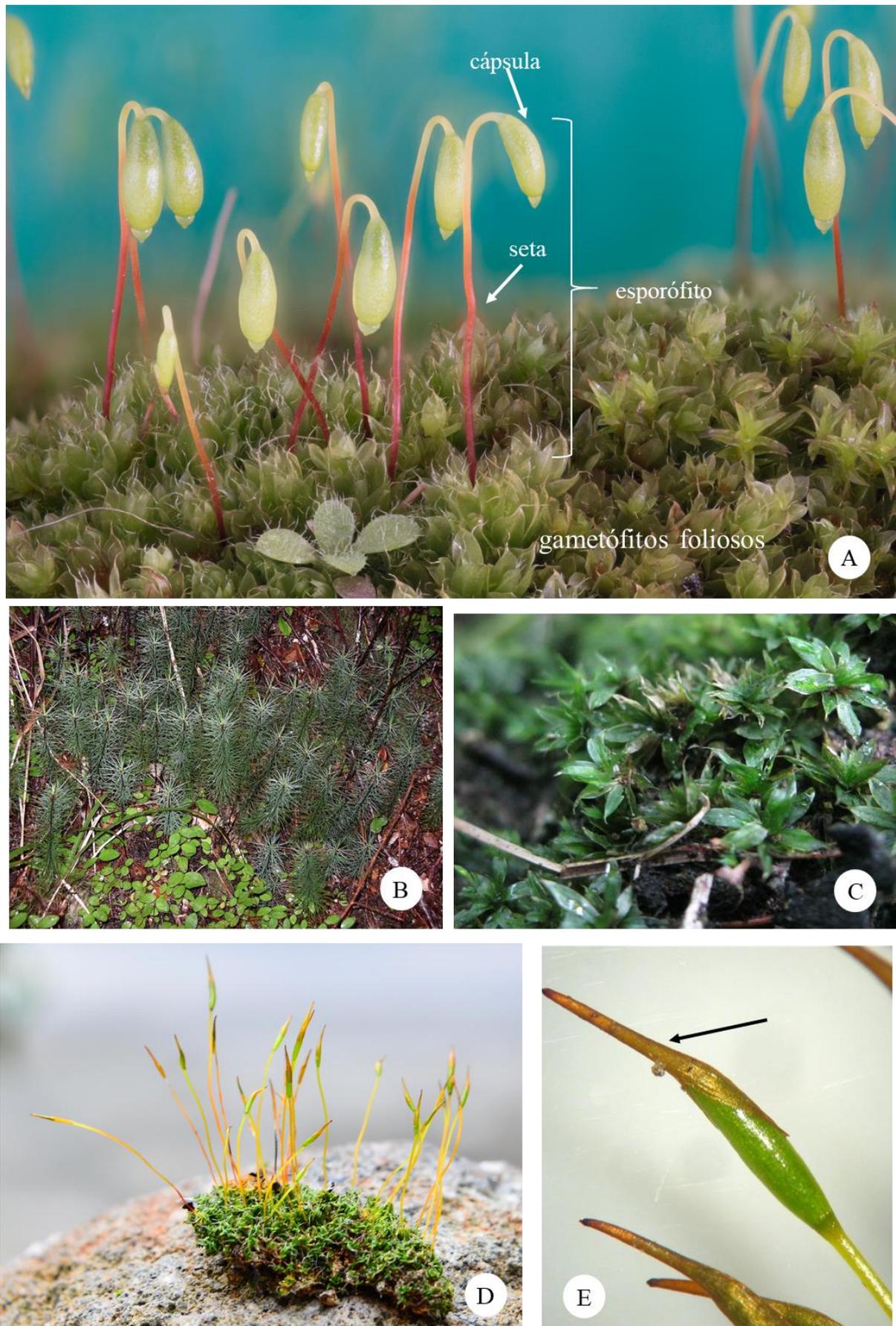


Figura 3. 6. Musgos. A. musgo mostrado esporófitos (um marcado com seta), destacando a cápsula e a seta, além do "tapete" de gametófitos. B. *Dawsonia superba*, da Nova Zelândia, o maior musgo atual. C. *Bryum* sp. D, E. *Tortula muralis*, mostrando "tapete de gametófitos" e os esporófitos, em E detalhe da caliptra (seta)

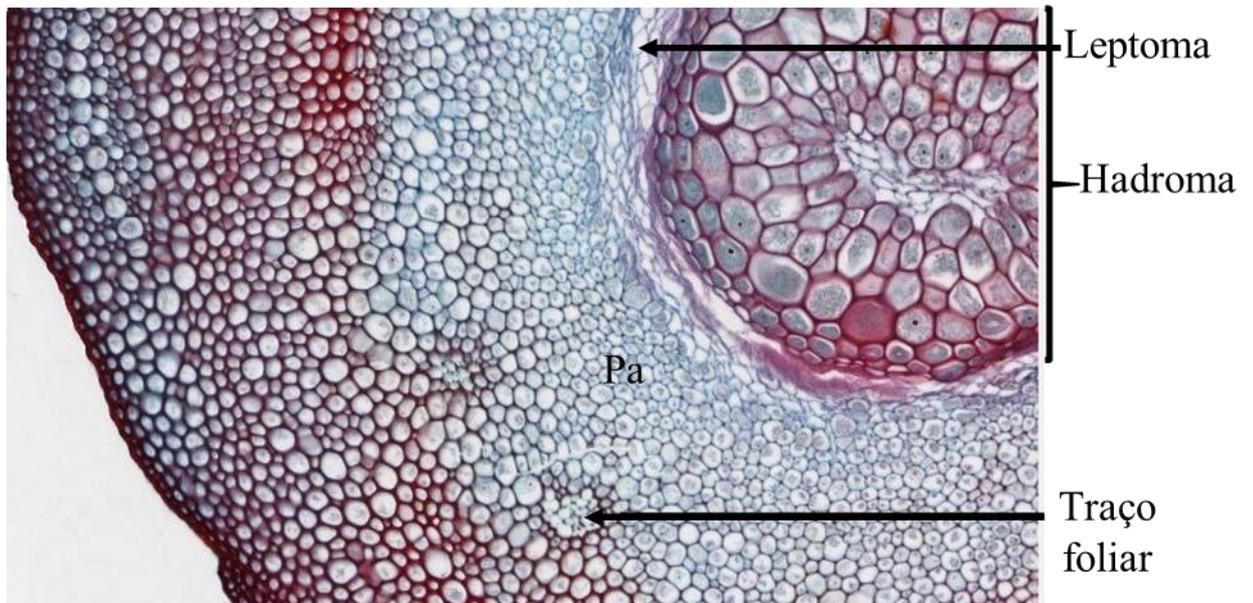


Figura 3.7. Corte transversal de caulídeo de *Dawsonia* (um musgo) mostrando o hadroma circundado pelo leptoma. Pa - Parênquima. As células do leptoma e do hadroma possibilitam que musgos, como *Dawsonia*, atinjam maiores alturas (até 50 cm neste gênero).

Os Musgos possuem um conjunto de características únicas que incluem células especializadas na condução de solutos (água), chamados de hidroides (formando o hadroma) e leptoides (formando o leptoma) presentes no caulídio (órgão semelhante ao caule, mas não vascularizado), formando um cordão central, ocorrendo exclusivamente na classe Bryidae (Figura 3.7). A presença de hidroides formando hadromas nos musgos permite que o gametófito cresça alguns centímetros acima do substrato. Tanto o hadroma quanto o leptoma não são considerados vasos condutores pois as células são relativamente finas e não possuem espessamento secundário em sua parede celular, como nas Traqueófitas. Embora os hidroides e leptoides sejam semelhantes às células condutoras (traqueídes e elementos de tubo crivado) das traqueófitas, não é certo se elas seriam homólogas a estas.

Os esporos nos Musgos têm uma estrutura trilinear (trilete) também presente nas Hepáticas e Antóceros, que é a marca de fixação das três outras células espóricas formadas depois da meiose. Diferente das outras linhagens de Briófitas, não há Musgos talosos, sendo sempre folhosos, e o número de fileiras de filídios é variável. Os filídios em algumas espécies possuem uma costa central com células condutoras, parecida com uma nervura de folhas de traqueófitas.

Nos Musgos, os anterídios e os arquegônios são geralmente produzidos no ápice dos caulídios dos gametófitos. Com a fecundação da oosfera por um anterozoide biflagelado (formando o zigoto $2n$) começa o desenvolvimento do esporófito ($2n$) em direção vertical, geralmente com o desenvolvimento de um pedúnculo longo (a seta), com a diferenciação de um esporângio (ou cápsula) em seu ápice. O ápice do arquegônio, onde o zigoto foi formado, é muitas vezes persistente e carregado pelo ápice do esporófito no seu desenvolvimento, continuando o seu crescimento e protegendo a porção apical do esporófito, constituindo a calíptra que “envelopa” o ápice do esporângio.

Quando os esporos estão prontos para serem dispersos, as cápsulas abrem por meio de um opérculo. A abertura do opérculo revela, na abertura dos esporângios, pequenos dentes, os dentes peristômicos, que, como nos elatérios das hepáticas, possuem movimentos higroscópicos. Com a desidratação da cápsula, os dentes retraem e liberaram os esporos que, depois de liberados, podem atingir um substrato e se desenvolver em novo gametófito. Nos Musgos, os gametófitos se desenvolvem em uma forma especial de protalo chamado de protonema (raro entre as Hepáticas), que são conjuntos de células unidas em filamentos ou talos, semelhantes a uma alga verde (talvez um vestígio de uma condição ancestral). Após um período, a partir do protonema haverá a diferenciação de células que formarão o corpo folioso adulto do gametófito, quando o protonema degenera (Figura 3.8)

Musgos com valor econômico são encontrados no gênero *Sphagnum* (esfagno, musgo branco ou musgo verde), cujas espécies crescem em ambientes pantanosos e são muito utilizadas pela capacidade de absorção e retenção de água, sendo usadas em vasos de diversas plantas, como orquídeas. Plantas do mesmo gênero são usadas como combustível ou ainda fertilizante, quando em forma de turfa – uma massa

semidecomposta de matéria vegetal, formada pela ação anaeróbica associada à água, encontrada em áreas pantanosas em várias partes do mundo.

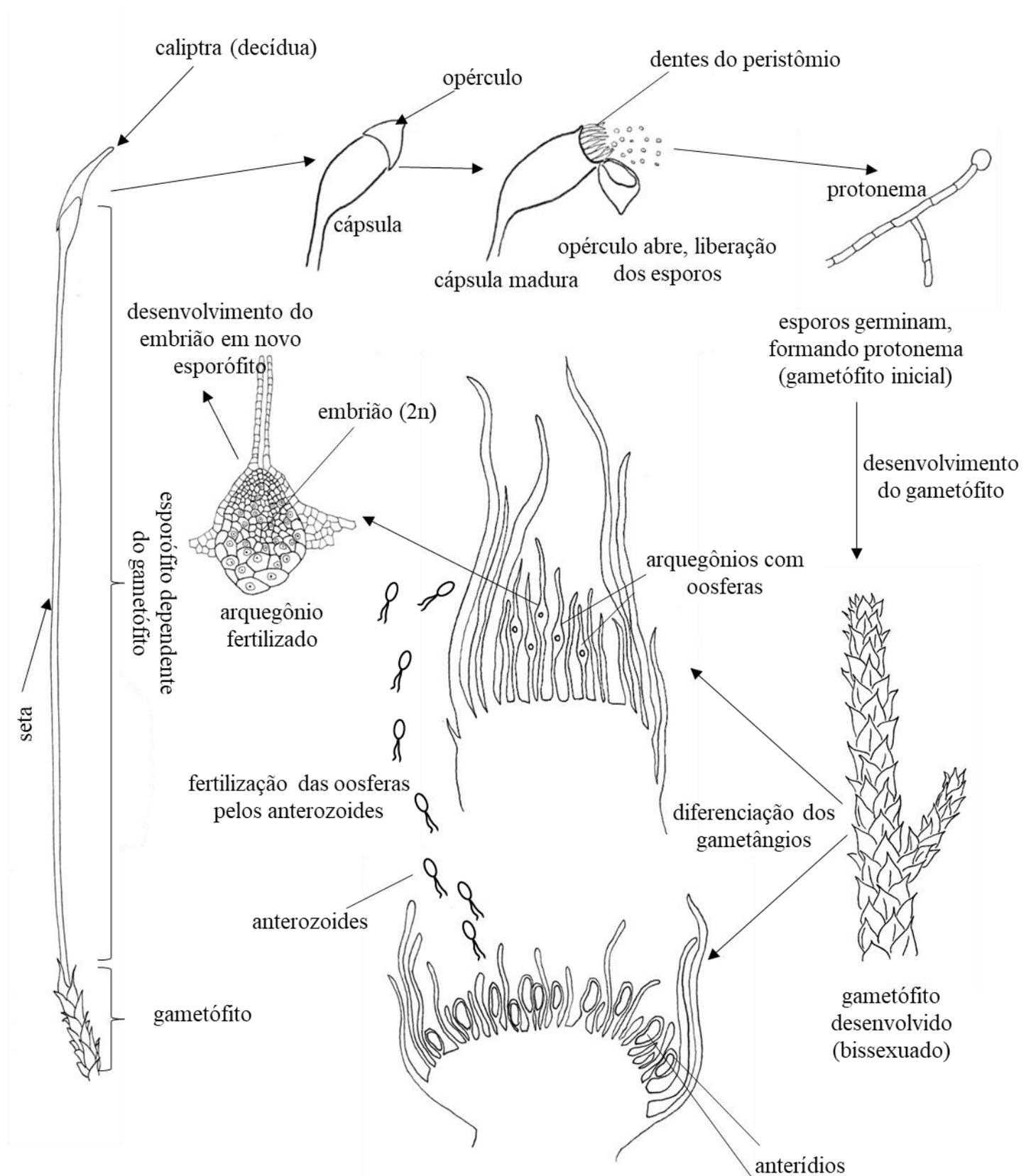


Figura 3.8. Estruturas e histórico de vida em um Musgo.

Antóceros

Os Antóceros são a terceira linhagem de plantas terrestres avasculares tratadas aqui. São semelhantes às hepáticas talosas e ocorrem também em ambientes muito úmidos, como cachoeiras, barrancos com gotejamento contínuo e beiras de rios sombreados. Podem também formar “tapetes” em locais de solo úmido. São conhecidas também formas folhosas. Os Antóceros são bem menos diversos do que as Hepáticas e os Musgos, com ca. 300 espécies conhecidas no mundo todo, em 11 famílias. No Brasil ocorrem 15 espécies, em sete gêneros e quatro famílias. A idade do clado dos Antóceros é de ca. 290 ma (Villareal & Renner 2012), ou ca. 170 ma até um mínimo de 107,1 milhões de anos (cf. Villareal et al. 2015) .

Os Antóceros, assim como os Musgos, possuem estômatos (com exceções), mas restritos aos esporófitos. Todas as espécies possuem uma relação simbiótica com cianobactérias (algas-azuis), que habitam cavidades localizadas no tecido taloso.

O ciclo de vida dos Antóceros (Figura 3.9) é parecido com o das demais Briófitas (descrito acima) Assim como os Musgos, há a ocorrência de protonemas, que também degeneram depois do gametófito começar a desenvolver sua forma adulta. O esporófito dos Antóceros também é aéreo e vertical como nos grupos anteriores, mas diferenciado por ser cilíndrico ou cônico e fotossintético. Outra particularidade é que este esporófito possui crescimento indeterminado, com a atuação de um meristema intercalar basal, localizado próximo à região limite entre o gametófito e o esporófito, sendo a presença deste meristema uma sinapomorfia para o grupo. Os esporófitos nos Antóceros também são mais duradouros se comparados com aqueles dos outros grupos de Briófitas e alongados, assemelhando-se a pequenos chifres (ceros=chifre). Outra característica do grupo é a presença, no esporângio, de pseudoelatérios, com função semelhante aos elatérios das Hepáticas.

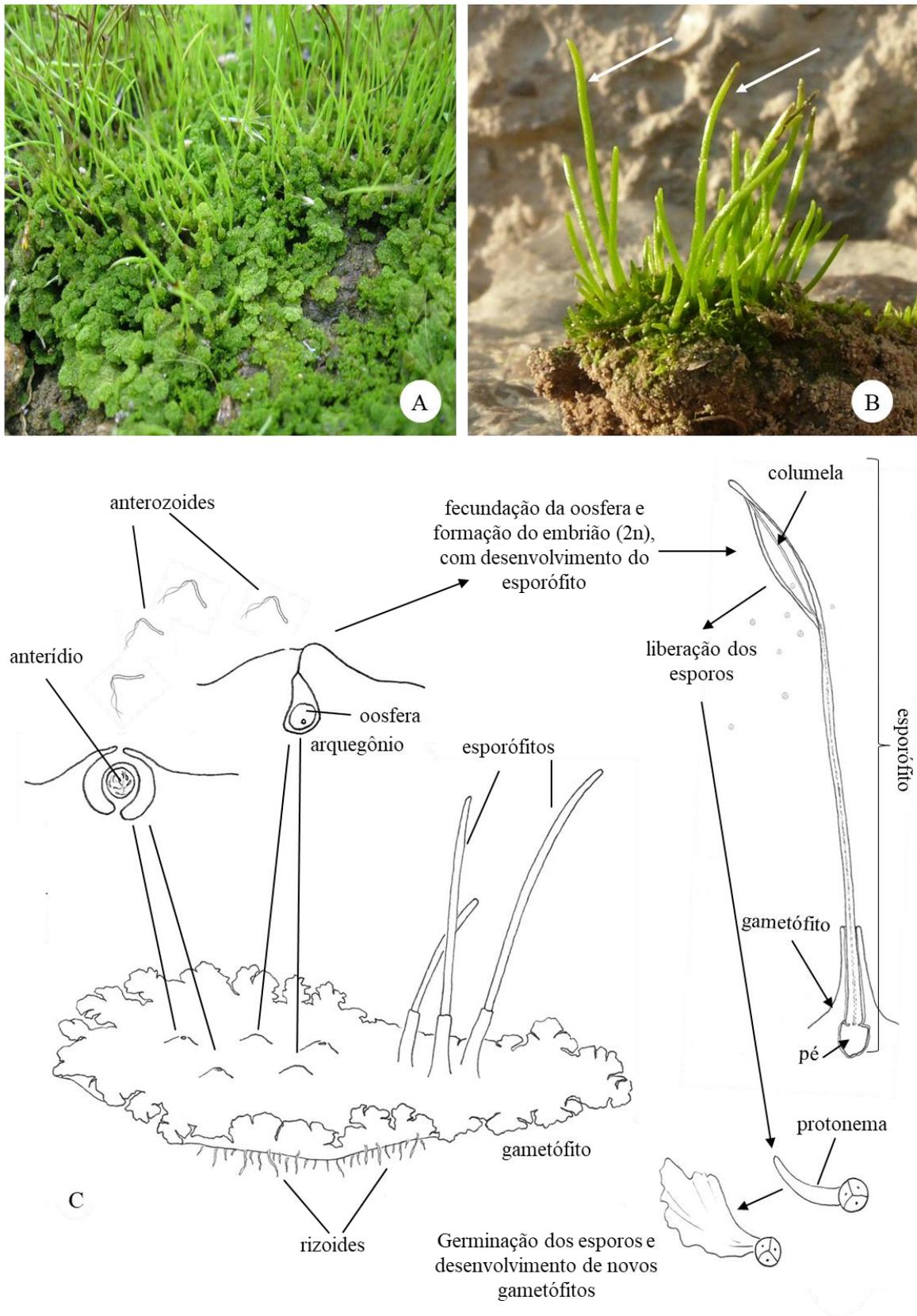


Figura 3.9 . Antóceros. A. Uma população de *Anthoceros* sp. B. *Anthoceros agrestis*, notar os esporófitos eretos (dois marcados com setas). C. Esquemas mostrando histórico de vida de um Antóceros

Referências:

- Chase, M & Reveal, J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 122-127.
- Cooper, E.D.; Henwood, M.J. & Brown, E. A. 2012. Are the liverworts really that old? Cretaceous origins and Cenozoic diversifications in Lepidoziaceae reflect a recurrent theme in liverwort evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 107: 425-441.
- Graham, L.; Graham, J.; Hanson, D.; Cook, M., & Cardona-Correa, C. 2011. *Marchantia* as a model incorporating the earliest land plants. Pp. 106-107, in XVIII International Botanical Congress 2011, Livro de Resumos, Melbourne.
- Morris, J.L.; Puttick, M.N.; Clark, J.WW.; Edwards, D.; Kenrick, P.; Pressel, S.; Wellman, C.H.; Yang.; Schneider, H. & Donoghue, P. C.J. 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the Academy of Science of the Unites States of America* 115(10): e2275.
- Newton, A.E.; Wikström, N. & Shaw, A. J. 2009. Mosses (Bryophyta). Pp. 138-145 in Hedges, S. B., & Kumar, S. (eds), *The Timetree of Life*. Oxford University Press, New York.
- Puttick, M. N.; Morris, J. L.; Williams, T.A.; Cox, C.J.; Edwards, D.; Kenrick, P.; Pressel, S.; Wellman, C.H.; Schneider, H.; Pisani, D.; & Donoghue, P.C.J. 2018. The interrelationships of land plants and the nature of the ancestral embryophyte. *Current Biology* 28: 1-13. doi:
- Söderström, L.; Hagborg, A.; von Konrat, M.; Bartholomew-Began, S.; Bell, D.; Briscoe, L.; Brown, E.; Cargill, D.C.; Costa, D. P.; Crandall-Stotler, B.J.; Cooper, E.D.; Dauphin, G.; Engel, J.J.; Feldberg, K.; Glenny, D.; Gradstein, S.R.; He, X.; Heinrichs, J.; Hentschel, J.; Ilkiu-Borges, A.L.; Katagiri, T.; Konstantinova, N.A.; Larraín, J.; Long, D. G.; Nebel, M.; Pócs, T.; Puche, F.; Reiner-Drehwald, E.; Renner, M.A.; Sass-Gyarmati, A.; Schäfer-Verwimp, A.; Moragues, J.G.; Stotler, R. E.; Sukkharak, P.; Thiers, B.M.; Uribe, J.; Váña, J.; Villarreal, J. C.; Wigginton, M.; Zhang, L. & Zhu, R. L. 2016. World checklist of hornworts and liverworts. *Phytokeys* 59: 1-828.
- Villarreal, J.C. & Renner, S.S. 2012. Hornwort pyrenoids, a carbon-concentrating mechanism, evolved and were lost at least five times during the last 100 million

years. *Proceedings of the Academy of Science of the Unites States of America* 109: 18873–18878.

Villarreal, J.C.; Cusimano, N. & Renner, S. S. 2015. Biogeography and diversification rates in hornworts: The limitations of diversification modeling. *Taxon* 64: 229-238.

AS PLANTAS VASCULARES (TRAQUEÓFITAS)



Figura 4. 22. *Aristolochia galeata* (Aristolochiaceae), uma Traqueófito lianescente

Como visto no Capítulo 2, as primeiras plantas que começaram a colonização do ambiente terrestre eram pequenas, não vascularizadas e provavelmente semelhantes à Briófitas talosas atuais. Além disso, deveriam ter apresentado esporófitos não ramificados dependentes dos gametófitos (a fase dominante na alternância de gerações em Briófitas). Fósseis destas primeiras plantas não estão ainda disponíveis e as estimativas de cerca de 506-460,5 m.a. (Morris et al. 2018) para a origem das linhagens de Briófitas são baseadas em extrapolações realizadas com dados moleculares.

Os primeiros fósseis atribuídos indubitavelmente a plantas terrestres incluem *Cooksonia*, um gênero encontrado primeiro na Grã-Bretanha, mas com outras espécies descobertas em outros locais do mundo, os mais antigos datados do Siluriano (ca. 425 m.a.). *Cooksonia* eram plantas pequenas, sem folhas ou raízes (provavelmente com os caules fotossintéticos), de poucos centímetros de altura, com caule único (correspondendo

ao esporófito) mas que se ramificavam portando esporângios terminais. Alguns fósseis de *Cooksonia* possuem bandas longitudinais mais escuras nos caules, interpretadas como restos de tecido condutor formado por traqueídes (células com espessamento secundário da parede celular, ver abaixo), enquanto outras *Cooksonia* não possuem estes traços (Edwards et al. 1992). Outras formas fósseis como *Aglaophyton* (Devoniano, ca. 415-411 m.a., da Escócia, antes descritos como uma espécie de *Rhynia*, ver Edwards 1980) representam também plantas pequenas e áfilas, ramificadas e com esporângios terminais, mas sem vestígios de tecido vascular (Figura 4.2)

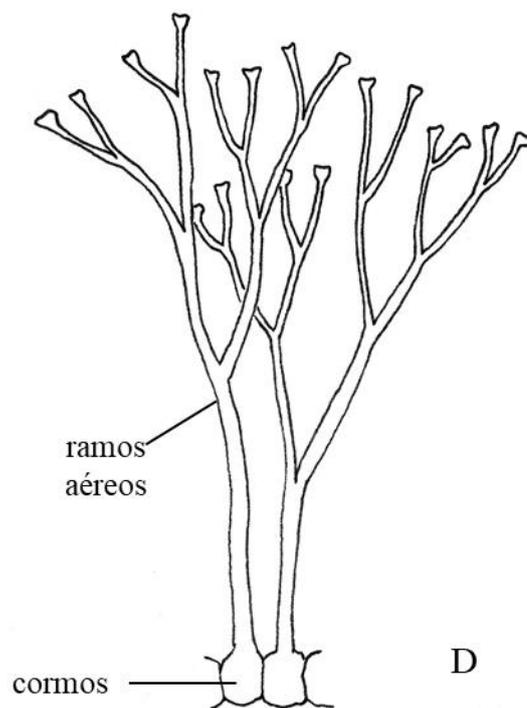
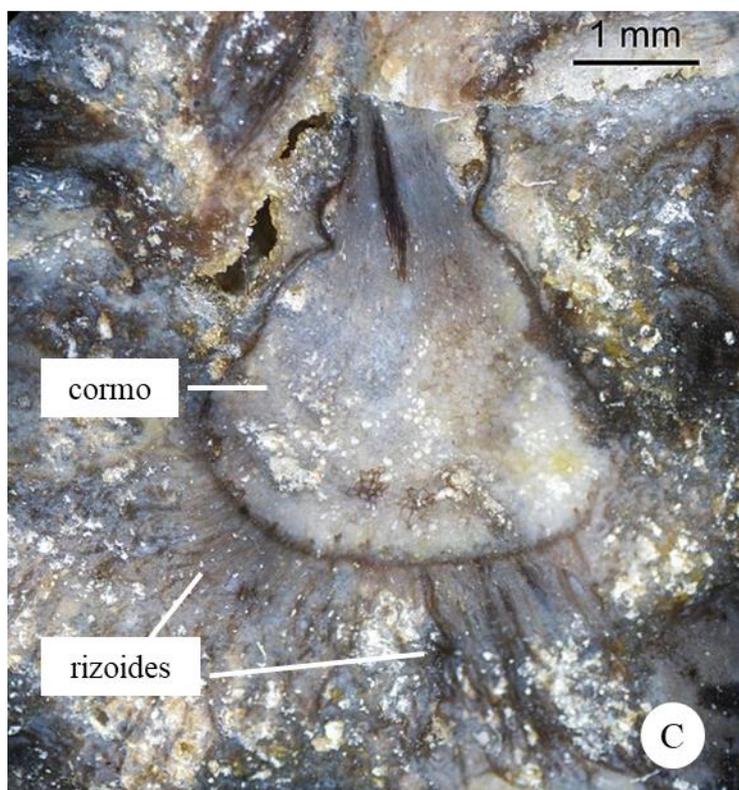
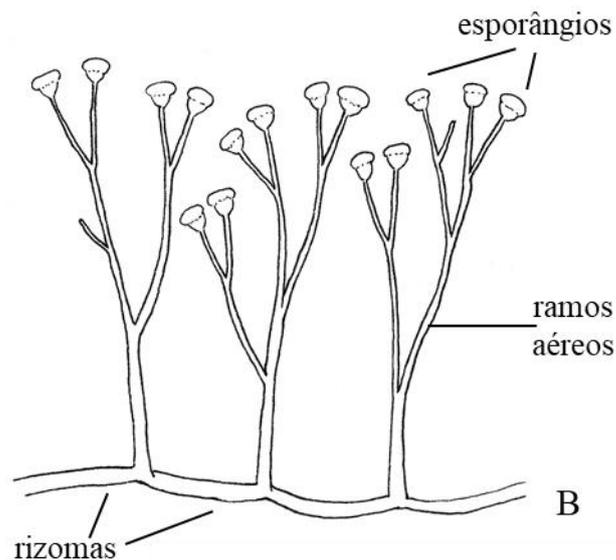


Figura 4. 23. Fósseis de plantas terrestres do Siluriano e Devoniano. A. *Cooksonia paranensis* do Brasil, fotografada no Museu Nacional (Rio de Janeiro). B. Reconstrução artística de uma *Cooksonia*. C. Fóssil de *Homeophyton*, mostrando corno e rizoides. D. Reconstrução artística de *Homeophyton*. Reconstruções por Heloísa Maeoka, baseadas em Falcon Aumanni

Para abarcar plantas fósseis “transicionais” ramificadas como *Aglaophyton*, ou outras como dos gêneros *Caia*, *Homeophyton* e *Tortilicaulis*, todos do Devoniano ou Siluriano, ou ainda *Cooksonia*, com espécies vasculares ou não, cunhou-se o termo “Poliesporangiófitas” (Polysporangiophyta ou Polysporangiomorpha) que corresponde ao clado das Traqueófitas (plantas vasculares, que veremos abaixo) acrescido de formas fósseis que possuíam, ao contrário das Briófitas viventes, esporófitos com hastes ramificadas (“ramos”) com vários esporângios, de maneira similar ao que ocorre com as Traqueófitas. Deste modo o nome Poliesporangiófita pode ser aplicado independentemente de a planta possuir ou não tecido vascular e, na prática, exclui as formas viventes ou fósseis de Briófitas que possuiriam esporófitos não ramificados portando apenas um esporângio terminal. Outro nome proposto para o clado das Poliesporangiófitas é “Pan-traqueofita” (senso Cantino et al. 2007).

Ao lado destes fósseis transicionais do Devoniano são conhecidas plantas agrupadas na família Rhyniaceae, provavelmente um grupo não monofilético representada por plantas fósseis, como *Huvenia*, *Rhynia* e *Stockmansella*. As Rhyniaceae também eram ramificadas, mas já são consideradas como Traqueófitas porque possuiriam elementos condutores com paredes secundárias espessadas como as traqueídes (mas ausentes em alguns fósseis do grupo). Os fósseis mais conhecidos de Rhyniaceae são os de *Rhynia* (Devoniano, ca. 416-369 m.a.) que são plantas áfilas, com os esporófitos dicotomicamente ramificados portando esporângios terminais de deiscência longitudinal, sem diferenciação anatômica entre o caule e a raiz, com ramos (caules) eretos ou prostrados. Crane et al. (2004), em análise filogenética das Poliesporangiadas incluindo grupos fósseis, consideraram as Rhyniaceae como o grupo de divergência mais antiga entre as Traqueófitas. Os mesmos autores incluem as *Cooksonia* entre as Traqueófitas.

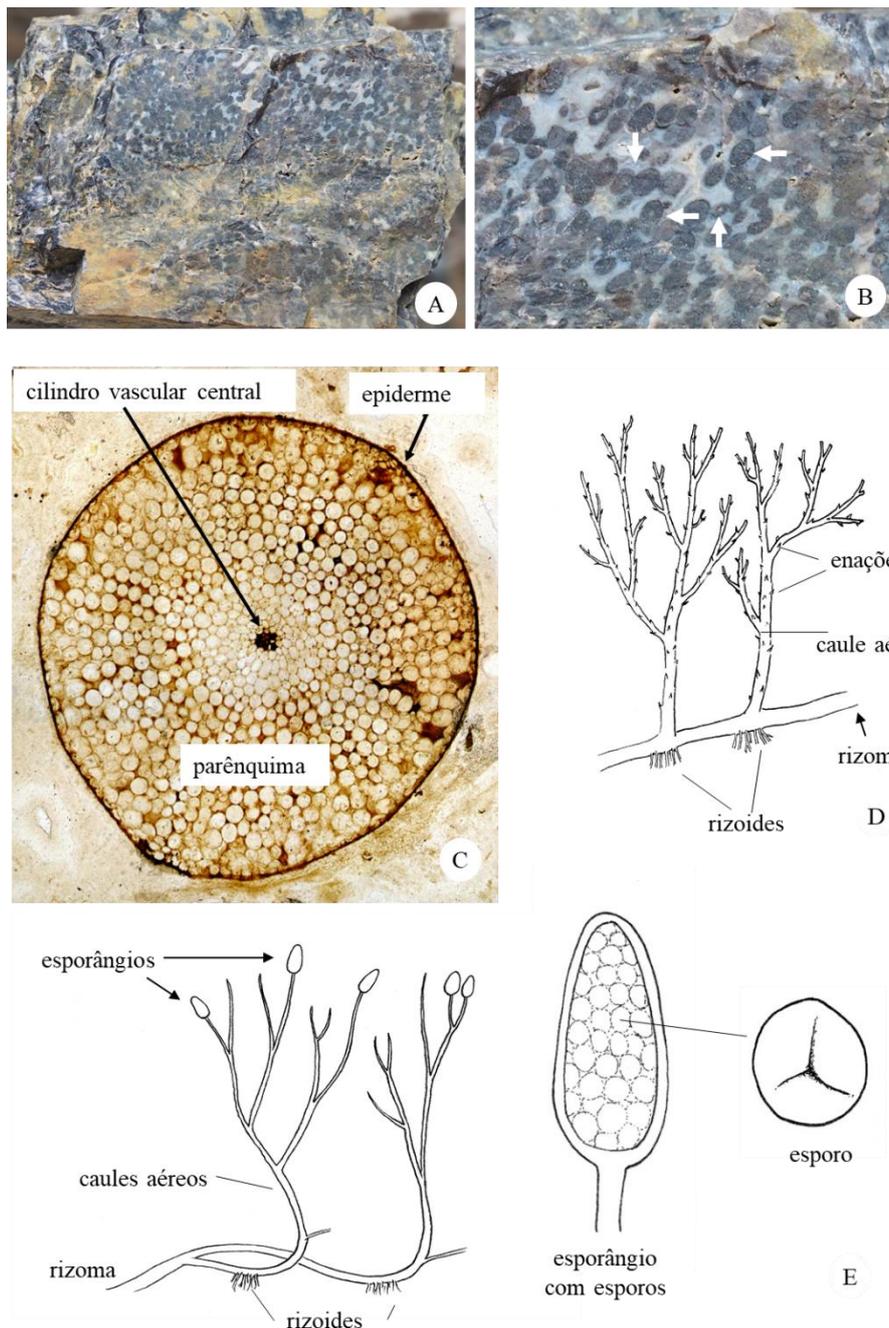


Figura 4. 24 A e B. Rochas do Devoniano da Escócia (Rhynie), com fósseis de caules em corte transversal de *Rhynia gwynne-vaughanii* e *Aglaophyton major* (setas). C. Caule fóssil de *Rhynia* em corte transversal. D. Reconstrução artística de *Rhynia*, as enações correspondendo a expansões do caule semelhantes a pequenas folhas. E. Reconstrução artística de *Aglaophyton*. Notar esporângios e o esporo trilete (marca tripla, cicatrizes da tétrade de esporos formada depois da meiose). Reconstruções redesenhadas por Heloísa Maeoka.

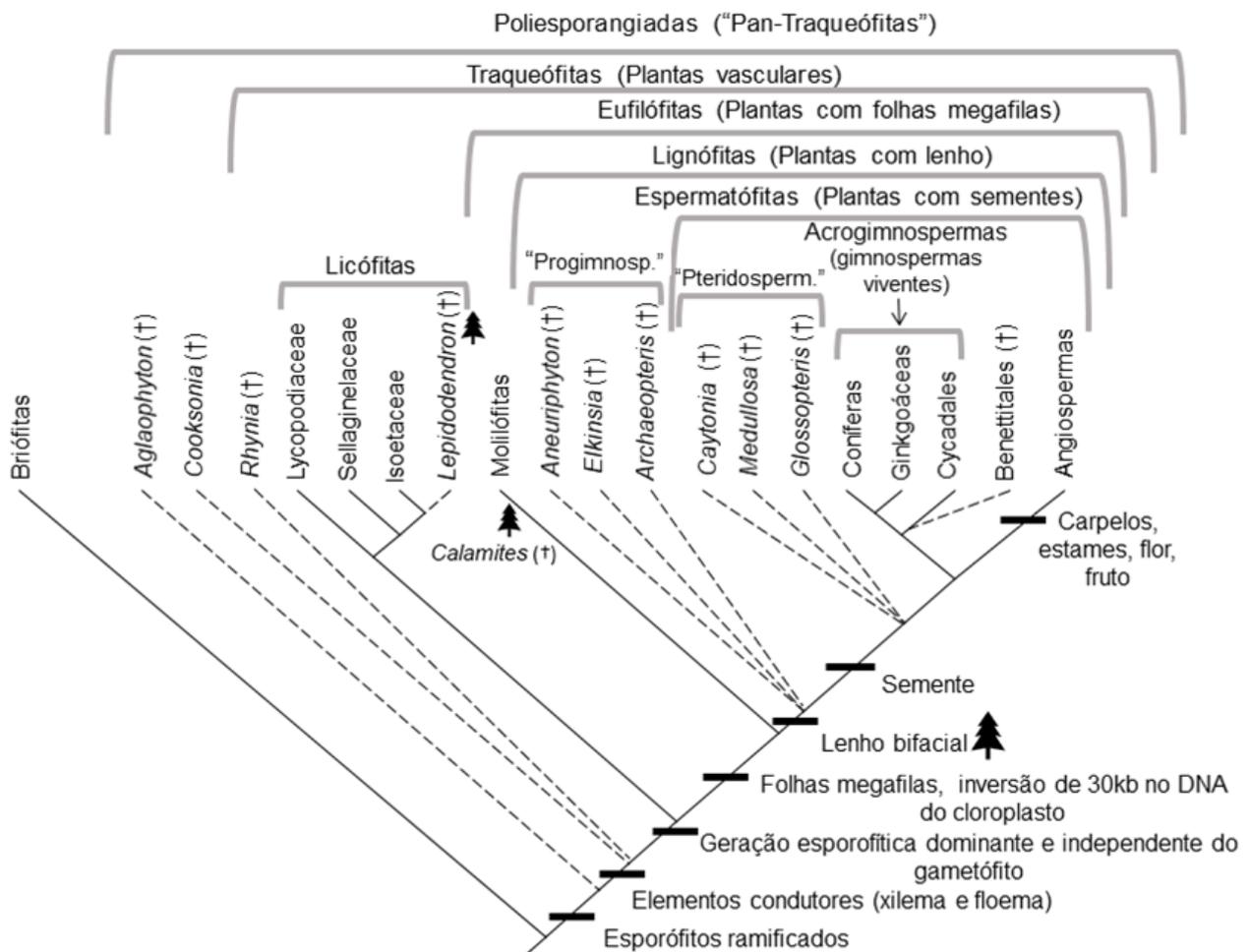


Figura 4.25. Filogenia simplificada das Traqueófitas, com alguns grupos fósseis incluídos. Figurinhas de árvores mostram grupos lenhosos. *Calamites* (Monilófito) e *Lepidodendron* (Licófito) fósseis com lenho unifacial, Lignófitas com lenho bifacial, explicações ao longo do texto. Progimnosperm. – Progimnospermas; Pteridosperm. - Pteridospermas

Depois de definir a linhagem das Poliesporangiadas, resta definir o seu clado interno maior, o clado das Traqueófitas (ver filogenia na Figura 4.4). As Traqueófitas (do grego *trachea*, vaso ou duto), ou plantas vasculares, são organismos vegetais que portam novidades evolutivas que incluem células especializadas reunidas em tecidos específicos para a condução de água e produtos da fotossíntese (xilema e floema), além de possuírem células e tecidos necessários para a sustentação da planta. Essas novidades evolutivas possibilitaram às Traqueófitas um crescimento maior em altura e uma maior independência da água, duas

vantagens adaptativas em relação às Briófitas ou a formas transicionais vistas acima. Com exceção das Briófitas, todos os grupos atuais de plantas terrestres são Traqueófitas, com mais de 300.000 espécies descritas (Christenhurz & Byng 2016). As Traqueófitas abrangem as formas de plantas mais conhecidas de plantas, pertencentes a várias linhagens internas, como as samambaias, cavalinhas, Licófitas, Gimnospermas e as plantas com flores (Angiospermas, Figura 4.5)). Como visto acima, fósseis atribuídos a Rhyniaceae (Devoniano) ou às *Cooksonia* (Siluriano) são as plantas vasculares mais antigas conhecidas. Estimativas baseadas em extrapolações com data molecular compiladas de Clarke et al. (2011) sugerem uma idade do clado das Traqueófitas de (456-)446(-425) m.a., bem alinhada com idades baseadas em fósseis (Kenrick et al. 2012), em uma idade próxima de fósseis transicionais com esporófitos ramificados. A idade de cerca de 446 m.a. de estimativa de surgimento do clado das Traqueófitas representa uma distância de cerca de 20 a 50 m.a. das estimativas da idade das primeiras plantas terrestres (506-460,5 ma).

As Traqueófitas compartilham uma série de características, tanto reprodutivas quanto vegetativas, descritas a seguir.

a) uma fase esporofítica (esporófito) de longa duração, dominante e de vida independente em relação à fase gametofítica.

Diferentemente dos grupos de Briófitas, as Traqueófitas apresentam a geração esporofítica (diploide) como elemento mais duradouro na alternância de gerações, com o gametófito (haploide) de vida curta, geralmente independente e externo nas linhagens de Monilófitas e Licófitas (ambas “Pteridófitas”), mas dependente e interno ao esporófito nas plantas com sementes (Espermatófitas - Gimnospermas e Angiospermas). O esporófito nas Traqueófitas é fotossintético e será a geração duradoura da planta, mesmo que inicialmente possa estar ligado do ponto de vista nutricional ao gametófito. O gametófito, de vida curta, degenera após o desenvolvimento inicial do esporófito.

A mudança de dominância do gametófito para o esporófito entre as Traqueófitas pode ter envolvido etapas onde os indivíduos das fases gametofítica e esporofítica poderiam ser mais semelhantes morfologicamente, como sugerido em formas fósseis de Rhynia, com gametófitos e esporófitos semelhantes entre si.

b) esporófitos ramificados

Além de serem a geração dominante nas Traqueófitas, os esporófitos são geralmente bastante ramificados, ao contrário do que ocorre nas Briófitas, com esporófitos não ramificados. Apesar dos esporófitos ramificados serem encontrados em todas as Traqueófitas atuais, esta não é uma novidade evolutiva exclusiva do grupo, mas do grupo mais abrangente das Poliesporangiadas, como visto acima. As primeiras plantas com múltiplos ramos possuíam ramificações dicotômicas (como nos fósseis de *Rhynia*), mas linhagens posteriores desenvolveram um outro padrão, no qual existe um



Figura 4.26. Diversidade em Traqueófitas viventes. As fotos representam esporófitos adultos e ramificados. A. *Sellaginella* (uma Licófitas). B. *Equisetum* (Monilófitas). C. *Polypodium* (uma Monilófitas Leptosporangiada). D. *Peltophorum* (uma Espermatófitas Angiosperma). A fase esporofítica é a dominante e duradoura entre as Traqueófitas.

ramo com crescimento diferenciado, dominante em relação aos outros – chamado de crescimento monopodial, no caso das Eufilófitas (que serão vistas mais adiante).

c) Síntese de lignina, composto base para as paredes secundárias lignificadas presentes em células especializadas

A lignina é um polímero orgânico complexo que une as fibras de celulose na parede celular vegetal, estando presente em todas as Traqueófitas. Juntamente com a celulose, a lignina, forma a maior parte da madeira em árvores e arbustos, sendo sintetizada pela célula e secretada no espaço entre a membrana plasmática e a parede celular (a chamada “parede primária”), e incorporada como uma camada adicional interna a esta parede, constituindo a chamada “parede secundária”, que além da lignina possui celulose em sua composição. A rigidez e força da parede secundária é dada pela lignina, que é secretada entre as microfibras de celulose, atuando como substância de ligação, ou um “cimento” (Figura 4.6)

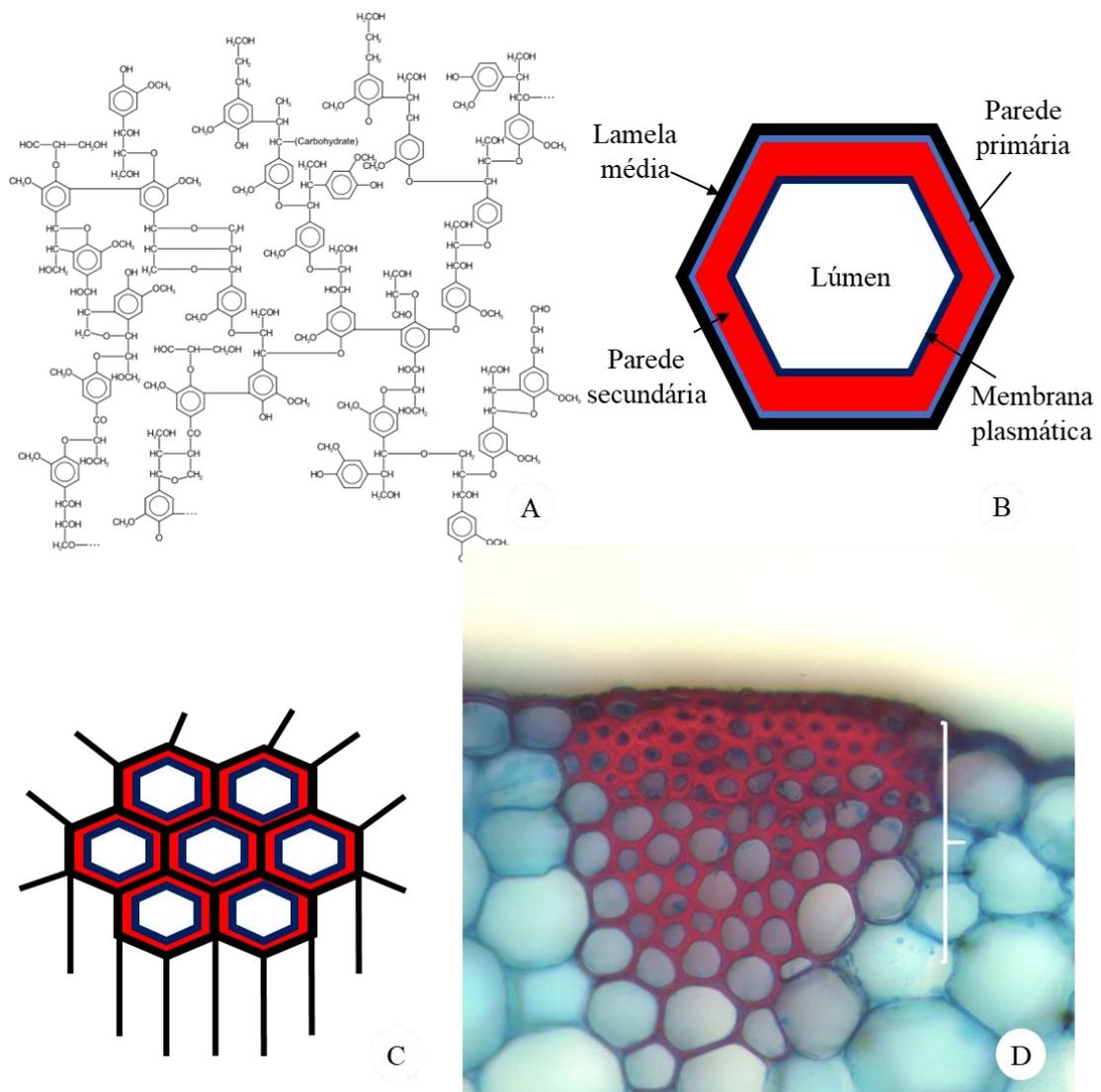


Figura4. 27. Lignina. A. Estrutura química da lignina. B. Célula vegetal esquemática, mostrando a parede secundária lignificada interna à parede primária, na maturidade a célula morre e a membrana plasmática degenera. C. Esquema de grupos de células lignificadas. D. Esclerênquima (tecido com células lignificadas) em folha d capim-limão (*Cymbopogon* – Poaceae).

A parede secundária lignificada está presente em células especializadas nas plantas vasculares, como os elementos condutores (traqueídes e elementos de vaso) e de sustentação, como no esclerênquima, formando geralmente uma camada bem mais espessa que as paredes primárias formadas apenas por celulose. Pequenas aberturas (os crivos) presentes na parede secundária são interligadas com os plasmodesmas presentes na parede primária, garantindo a passagem de solutos e solventes entre as células.

A lignina está ausente nas Briófitas tendo sido por muito tempo considerado um composto sintetizado apenas pelas Traqueófitas. Entretanto, a lignina foi também descoberta na parede celular de algas vermelhas do gênero *Calliarthon* - algas coralinas com até 30 cm de altura que habitam áreas intermarés do Pacífico Norte (Martone et al. 2009). O isolamento de lignina em uma alga sugeriria que o composto teria função primitivamente estrutural (sustentação) e que a função de reforço das paredes em células de condução nas Traqueófitas teria sido um evento posterior, já que a condução de solutos em algas é feita por difusão célula a célula. Além disso, poderia mostrar que a síntese de lignina pode ser ou uma sinapomorfia de um grupo mais abrangente dentro da linhagem das Primoplantae com perda posterior nas Briófitas ou origens independentes em algas vermelhas e Traqueófitas.

d) elementos traqueais envolvidos no transporte de água e sais minerais (traqueídes e posteriormente elementos de vasos em Gnetales e Angiospermas) – células condutoras do xilema.

As plantas vasculares possuem o que chamamos de tecido vascular verdadeiro, com células que se tornaram especializadas na condução de solutos contendo sais minerais e produtos da fotossíntese. Aliada à maior capacidade de sustentação, o aparecimento destas células possibilitou o aumento da altura das plantas e do seu crescimento lateral com acúmulo de biomassa, principalmente em um segundo momento, na linhagem interna das Lignófitas (“plantas lenhosas”) que veremos adiante no Capítulo 6.

As células especializadas na condução de água e sais minerais captados geralmente pelas raízes são os chamados elementos traqueais, células alongadas e não vivas na maturidade, com as paredes celulares secundárias lignificadas (ver “lignina”

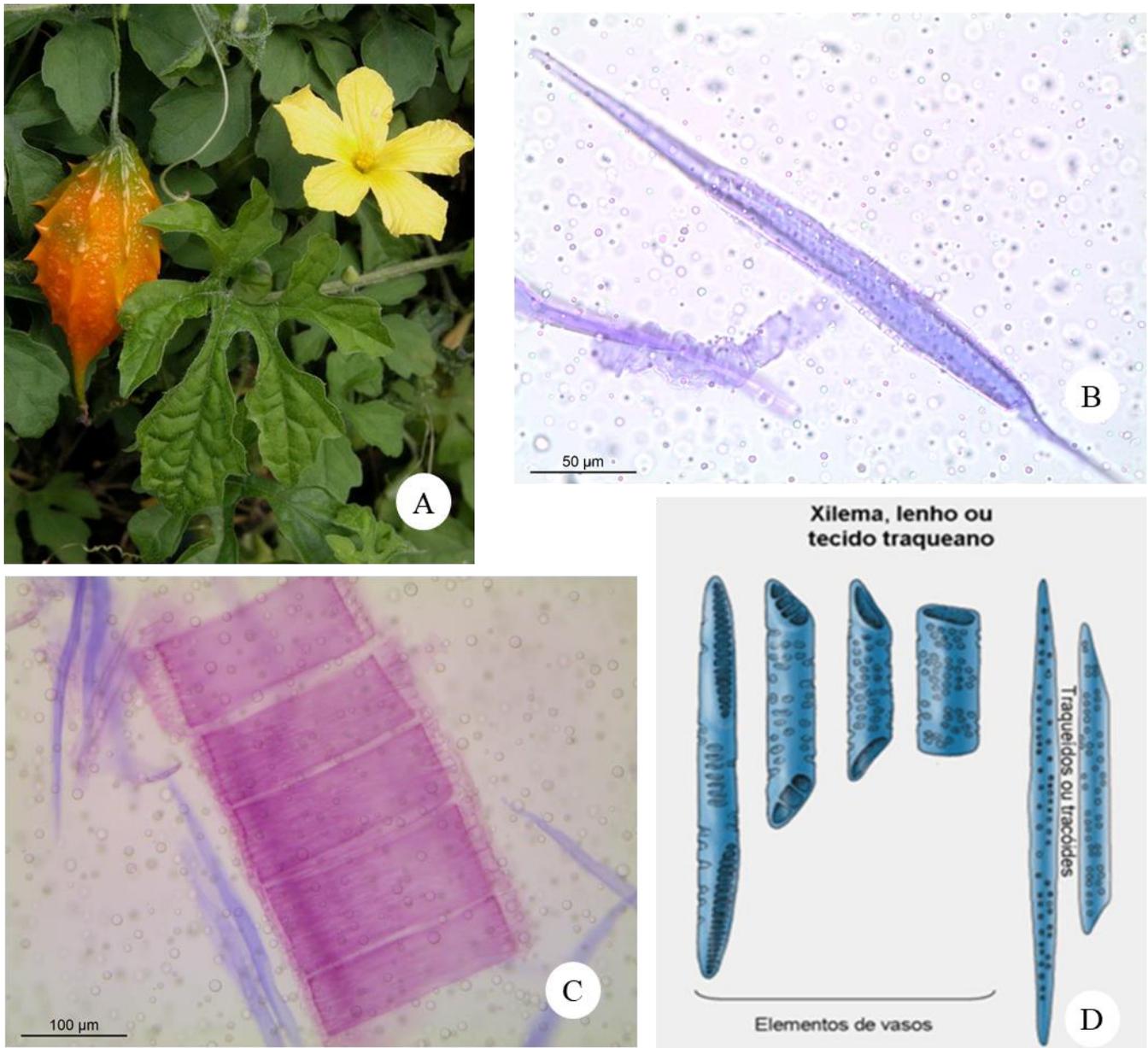


Figura 4. 28. Elementos traqueais no melãozinho-de-são-caetano (*Momordica* sp., Cucurbitaceae). A. planta. B. traqueídes. C. elementos de vaso. D. diferentes elementos traqueais – elementos de vaso (esquerda) e traqueídes, mais alongadas. Os elementos de vaso devem ter evoluído de traqueídes (NOTA: FIGURA 4.7.D será substituída por figura original)

acima). Estas células são unidas pelas extremidades, formando uma espécie de tubo contínuo (como canudos conectados pelas extremidade) e estão associadas a células parenquimatosas e também células de esclerênquima, formando um tecido chamado de xilema (*xylos* – do grego “madeira”- lembrando que a madeira “verdadeira” ou lenho, é formado por xilema secundário, ver Capítulo 6).

Há dois tipos de elementos traqueais: as traqueídes e os elementos de vaso (Figura 4.7) . As traqueídes são células mais finas e alongadas. A água e os micronutrientes fluem entre as células adjacentes através de poros das paredes (as pontuações). Já os elementos de vaso são mais largos e curtos que as traqueídes, que além das pontuações possuem um ou mais orifícios ou perfurações contínuas nas extremidades (as placas de perfuração) na região que conecta as células que formam o tubo (ou vaso). Essas placas podem ter várias perfurações (placas de perfuração composta) ou apenas uma (placas de perfuração simples).

Os elementos de vaso devem ter sido derivados de traqueídes, sendo o elemento traqueal que aparece primeiro na evolução (presente desde *Rhynia* e *Cooksonia*) estando presente em todos os grupos, sendo chamadas muitas vezes de “fibrotraqueídes”, com função dupla de sustentação e transporte. Já os elementos de vaso são posteriores e estão presentes em quase todas as Angiospermas, nas Gnetales (Gimnospermas), e em algumas Monilófitas (“Pteridófitas”) Assim, os elementos de vaso devem ter sido derivados de traqueídes de forma independente nestes diferentes grupos.

e) Células especializadas no transporte dos produtos da fotossíntese – elementos crivados (células crivadas e elementos de tubo crivado) - células condutoras do floema

Os elementos crivados são células especializadas na condução, atuando no transporte de solutos e produtos da fotossíntese (açúcares) e organizados no tecido chamado floema. Assim como os elementos traqueais do xilema, são células alongadas, formando um tubo contínuo pela conexão das extremidades das células (Figura 4.8) . Diferentemente dos elementos condutores do xilema (traqueídes e elementos de vaso), entretanto, que são células mortas na maturidade, os elementos de tubo crivado perdem o núcleo em seu desenvolvimento, mas mantém organelas como os plastídios, mitocôndrias e o retículo endoplasmático. A função dos elementos de tubo crivado é transportar os açúcares sintetizados nas folhas através da fotossíntese para o resto da planta, ou ainda carrear os açúcares complexos (como o amido) armazenados em órgãos de reserva.

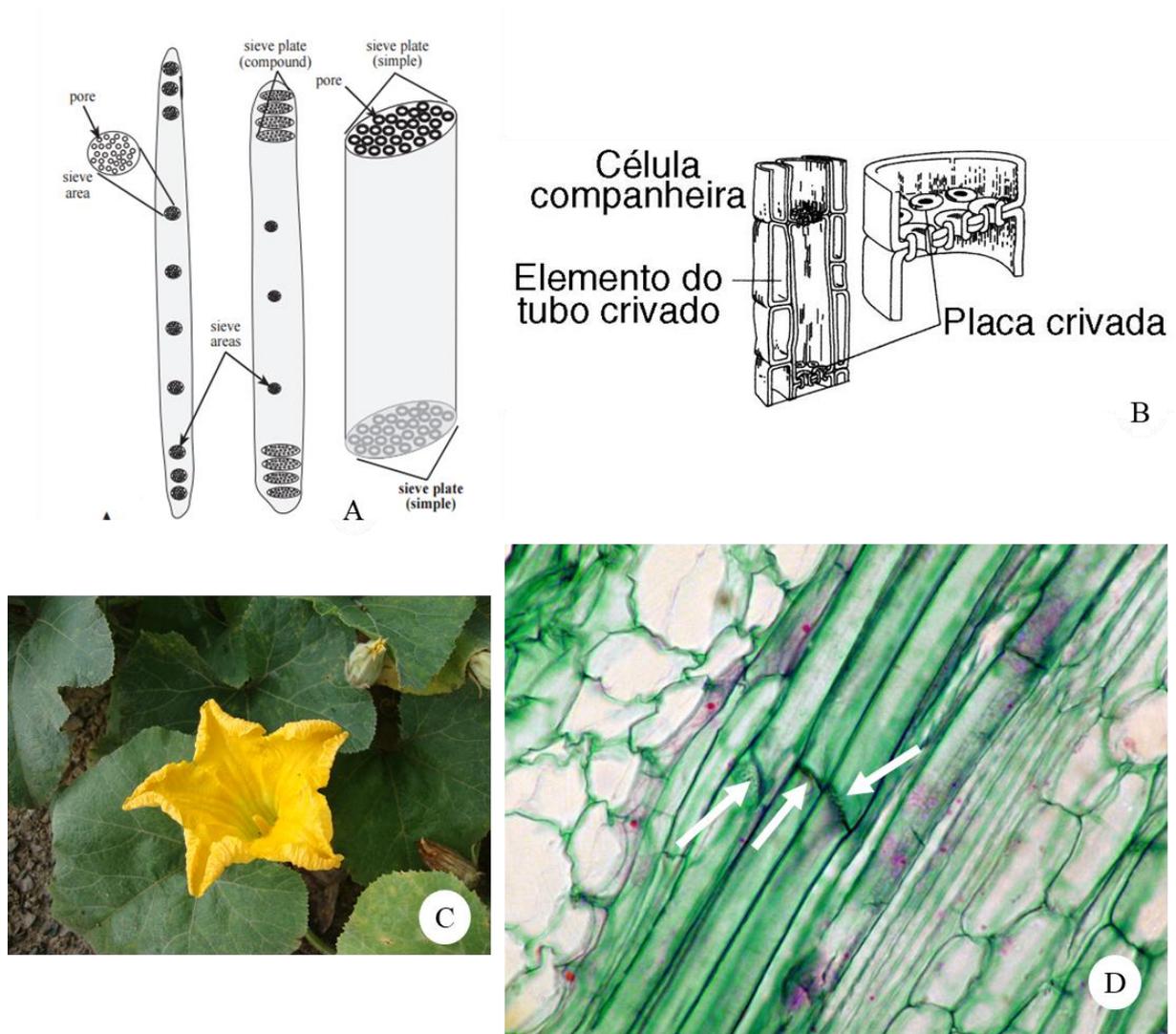


Figura 4. 29. Elementos crivados. A. esquerda, duas células crivadas, à direita elemento de tubo crivado, encontrado nas Angiospermas. B. relação das células companheiras com os elementos de tubo crivado, encontrados nas Angiospermas. C. Aboboreira, *Cucurbita* sp., em D mostrando floema da planta, as setas indicando as placas crivadas das células adjacentes, formando tubos contínuos. NOTA: FIGURAS 4.8.A e D serão substituídas por figuras originais

Há dois tipos de elementos crivados: as células crivadas e os elementos de tubo crivado, estes últimos ocorrendo exclusivamente nas Angiospermas. Ambos possuem perfurações laterais (os crivos) que conectam estas células com as adjacentes, entretanto, os elementos de tubo crivado são mais curtos que as células crivadas e possuem, além das áreas crivadas laterais, poros maiores em áreas específicas chamadas de placas crivadas, presentes geralmente nas paredes das extremidade, na área de

conexão com as células que formam o tubo. Tanto as células crivadas quanto os elementos de tubo crivado possuem células parenquimatosas associadas, que realizam a transferência horizontal de açúcares, carregando e descarregando estes compostos dos elementos crivados. Estas células associadas são chamadas de células albuminosas - no caso das células adjacentes às células crivadas - e células companheiras, no caso dos elementos de tubo crivado. As células companheiras possuem a mesma origem do elemento de tubo crivado que está associada, ou seja, uma mesma célula meristemática primordial sofre mitose, dando origem a um elemento de tubo crivado e uma célula companheira “irmã”. Nas células albuminosas e células crivadas as células progenitoras de um mesmo par não são as mesmas.

Do ponto de vista evolutivo, as células crivadas (e as células albuminosas) são o tipo ancestral, ocorrendo em todas as plantas vasculares com exceção das plantas com flores (Angiospermas), que possuem os elementos de tubo crivado e as células companheiras associadas, sendo a posse destas células uma novidade evolutiva (sinapomorfia) para este grupo.

f) Organização das células condutoras em tecidos – xilema e floema

Os elementos crivados (células crivadas e elementos de tubo crivado) estão agrupados no floema, enquanto que os elementos traqueais como as traqueídes e os elementos de vaso estão organizados no xilema (Figura 3.9). Estes tecidos são chamados genericamente de tecidos vasculares, o que dá nome ao grupo das Traqueófitas (plantas vasculares). Estes tecidos não são formados apenas pelas células de condução, mas também por células parenquimatosas, algumas especializadas, como as células de transmissão adjacentes às células crivadas do floema (células albuminosas e células companheiras), bem como as células do raio no xilema (também parenquimatosas), além de células de fibra, esclerenquimáticas (ver abaixo) ou ainda pelo colênquima, bem como células do câmbio na linhagem das Lignófitas (ver adiante), por exemplo. O floema e o xilema tendem a ocorrer juntos ou em uma mesma região, formando os chamados feixes vasculares, bastante destacados, por exemplo, nas folhas, formando as nervuras.

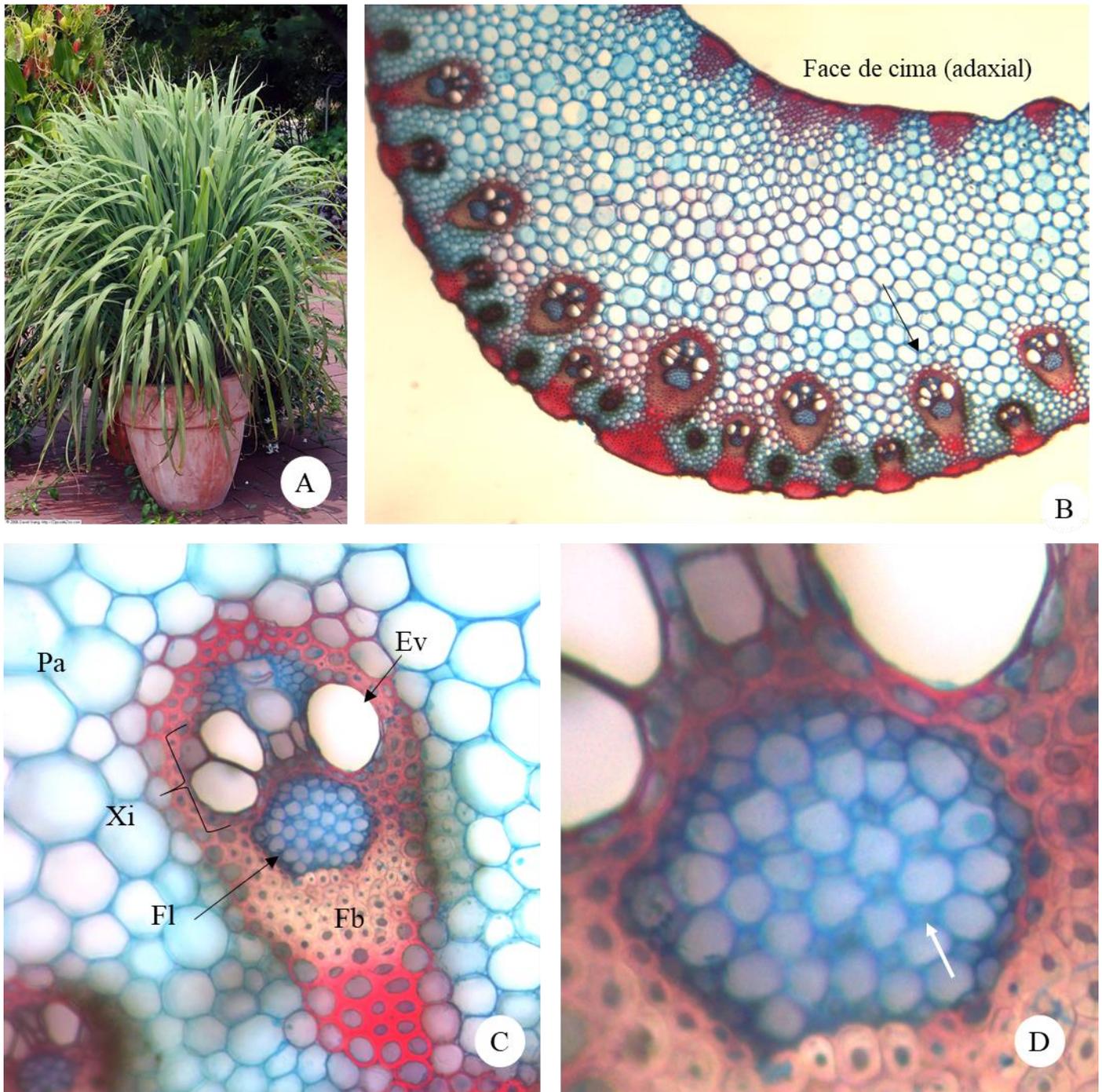


Figura 4.30. Tecidos condutores no capim-limão (*Cymbogon* sp. – Poaceae). A. Planta. B. Bainha da folha em corte transversal, seta mostra feixe vascular. C. Feixe vascular. Pa – Parênquima e tecidos e células do feixe vascular – Xi – xilema, Ev – elemento de vaso, Fl – floema, Fb – fibras (esclerênquima). D. Detalhe do floema, a seta destacando uma célula companheira.

Nos caules e raízes das plantas vasculares em estrutura primária (isto é, antes do crescimento secundário acontecer e se acontecer, ver o Capítulo 6) o xilema e o floema apresentam um arranjo característico, dependendo do grupo taxonômico ou do órgão. Esse arranjo ou organização dos tecidos vasculares no caule e nas raízes é chamado de

estelo (ver Tabela 4.1). O tipo ancestral é o protostelo, presente já nas linhagens de plantas vasculares de divergência mais antiga, sempre com o tecido vascular ocupando a porção mais interna do órgão, circundado por tecido parenquimático (ver exemplo da cenoura, Figura 4.10). O mais simples arranjo de protostelo é protostelo-haplostelo, composto por um cilindro central homogêneo de xilema circundado por um anel contínuo de floema. Este é o arranjo presente em *Rhynia*, por exemplo, que não possui diferenciação anatômica entre caule e raiz. Variações do tipo protostelo-haplostelo mais simples incluem o tipo protostelo-actinostelo – a seção do xilema não é circular, mas com contorno fendido, em forma de estrela, e o protostelo-plectostelo, com o cilindro central vascular com xilema e floema intercalados. Todos os tipos de protostelo acima mantêm um cilindro vascular central e o tecido parenquimático é periférico a este cilindro central. Estes arranjos em protostelo estão presentes na raiz primária (isto é aquela derivada da radícula do embrião) de todas as Traqueófitas, e no caule das Licófitas e algumas Monilófitas (ambos grupos de “Pteridófitas”). Uma modificação importante do padrão de cilindro vascular central do tipo protostelo é o sifonostelo, que apresenta tecido parenquimático na porção central do órgão (medula parenquimatosa) com o xilema e o floema formando ou um cilindro contínuo ao redor deste parênquima, chamado de sifonostelo-eustelo (ou só eustelo), encontrado no caule das Gimnospermas e nas Angiospermas ou o Sifonostelo-Atactostelo, com feixes (ou “pacotes”) de xilema e floema dispostos em uma matriz parenquimática, como no caule (ou nas raízes adventícias) como nas Angiospermas Monocotiledôneas (e algumas “Dicotiledôneas”, principalmente aquática) Há outros padrões de sifonostelo, como veremos por exemplo entre as Monilófitas (Capítulo 5), como os ectofloicos e os anfifloicos. Como Os tipos de estelo sifonostelo (com parênquima na região medular) são encontrados apenas na linhagem das Eufilófitas, estando associados à folhas do tipo eufilo (ver abaixo) e pode ser considerada uma novidade evolutiva do clado das Eufilófitas (Monilófitas+Lignófitas)

Tabela 4.1. Principais tipos de estelo e sua ocorrência entre as Traqueófitas. NOTA: as figuras dos estelos serão substituídas por figuras originais.

Estelos	Exemplos de ocorrência
Com cilindro vascular na região central do órgão (Protostelo):	
Protostelo-Haplostelo	<i>Rhynia</i> (fósseis do Devoniano), caule e raízes de Licófitas e Monilófitas, raízes primárias de Angiospermas e Gimnospermas (pelo menos nos estádios iniciais de desenvolvimento)
	
Protostelo-Actinostelo	Caule e raízes de Licófitas, raízes primárias de Angiospermas e Gimnospermas
	
Protostelo- Plectostelo	Raízes e caules de Licófitas, raízes de Monilófitas.
	
Com região central parenquimática (Sifonostelo):	
Sifonostelo-Eustelo	Caules e raízes adventícias (derivadas do caule) de Angiospermas e Gimnospermas,
	
Sifonostelo-Atactostelo	Angiospermas, em caules de Monocotiledôneas e alguns grupos aquáticos, além de algumas Piperales (Magnoliideas).
	



Figura 4.10. Raiz de cenoura, um exemplo de raiz com crescimento secundário, derivada da radícula do embrião (raiz primária), com arranjo em protostelo dos feixes vasculares em cilindro central.

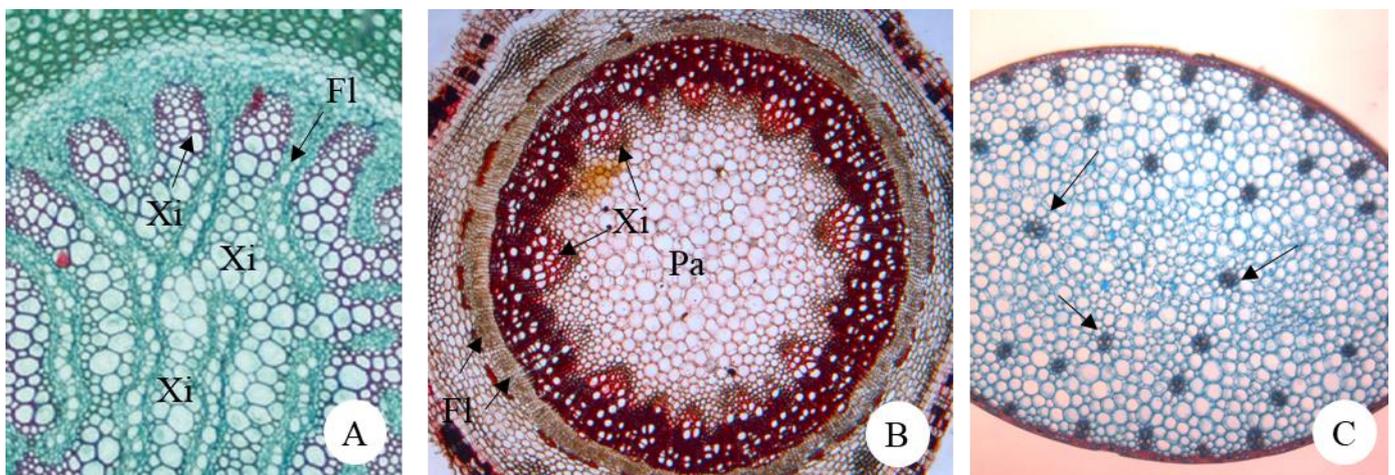


Figura 4.32. Exemplos de diferentes estelos entre as Traqueófitas. A. Raiz de Monicofita (protostelo plectostel), com xilema (Xi) e floema (fl) intercalados no cilindro central. B. Caule em estrutura primária do sabugueiro (*Sambucus* sp., Adoxaceae, uma Angiosperma), do tipo sifonostelo-eustelo (com medula parenquimática – Pa, circulando por anel de tecido vascular, xilema (Xi) destacado). C. caule de grama-batatais (*Paspalum* sp., Poaceae, uma Angiosperma Monocotiledônea., com disposição dos feixes (setas) em arranjo sifonostelo atactostelo. NOTA; FIGURA A será trocada por original.

g) presença de tecidos como esclerênquima

Uma outra novidade evolutiva das Traqueófitas é a presença de células não condutoras com paredes celulares secundárias espessas e fortemente lignificadas, que compõe o esclerênquima (*escleros* – duro, rígido, em grego). Do mesmo modo que as traqueídes e os elementos de vaso presentes no xilema, as células do esclerênquima são mortas na maturidade. Há basicamente dois tipos de esclerênquima: esclereides, que são células com vários formatos, isodiamétricas até irregulares ou ainda ramificadas, que podem funcionar como suporte estrutural - como no caso de folhas flutuantes de plantas aquáticas, ou ainda auxiliar na prevenção de herbivoria; e as fibras, que são células alongadas com paredes finas, geralmente formando feixes. As fibras são muito mais abundantes que as esclereides e atuam dando suporte mecânico a diferentes órgãos e tecidos, ocorrendo junto com o tecido vascular ou não. O aparecimento de células como aquelas do esclerênquima foi importante para garantir um suporte estrutural adicional para as plantas, permitindo que elas atingissem uma altura maior.

O colênquima é outro tipo de tecido que atua no suporte da estrutura das plantas, sendo formado por células vivas na maturidade e com espessamento desigual da parede primária, sendo de natureza mais plástica e maleável que as células do esclerênquima. Pode ser encontrado em várias Traqueófitas, geralmente em plantas sem crescimento secundário (como nas plantas herbáceas) ou nas plantas onde o crescimento secundário ainda não se iniciou. Apesar de bastante presente entre as plantas vasculares, há dúvidas se esta é uma apomorfia do grupo ou se originou em diferentes linhagens das Traqueófitas depois do aparecimento do grupo.

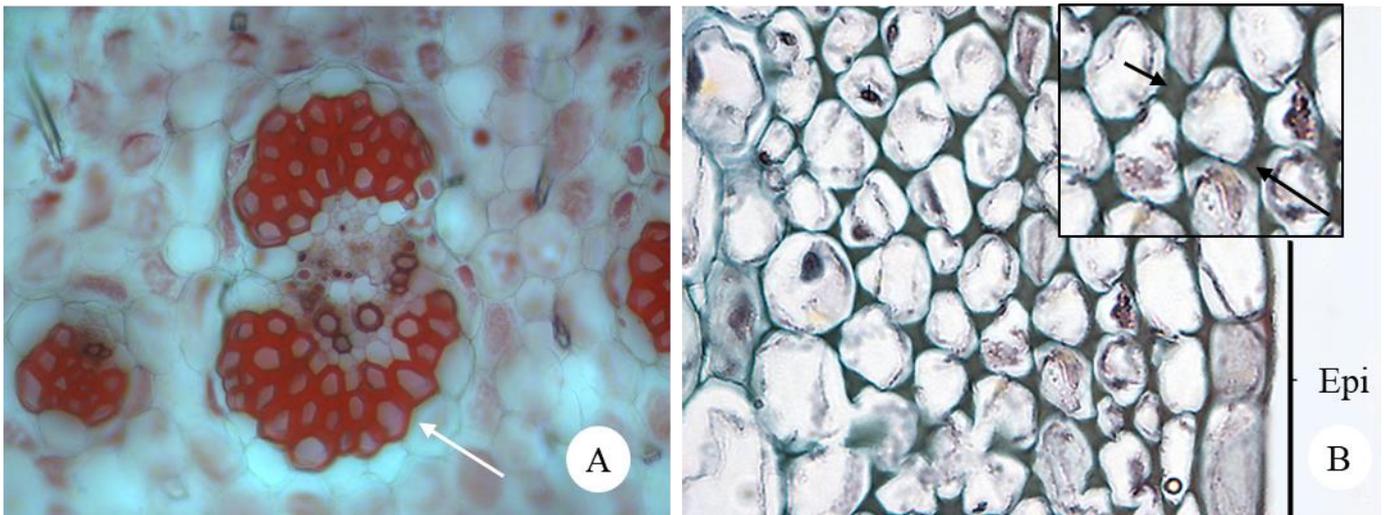


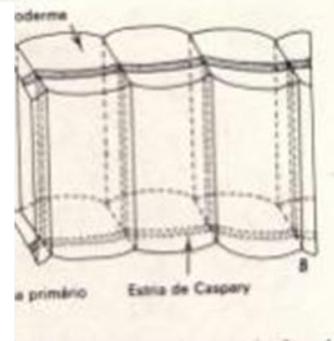
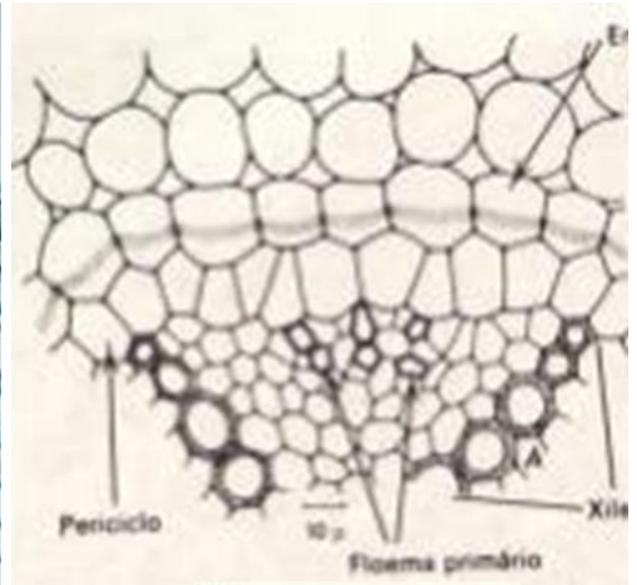
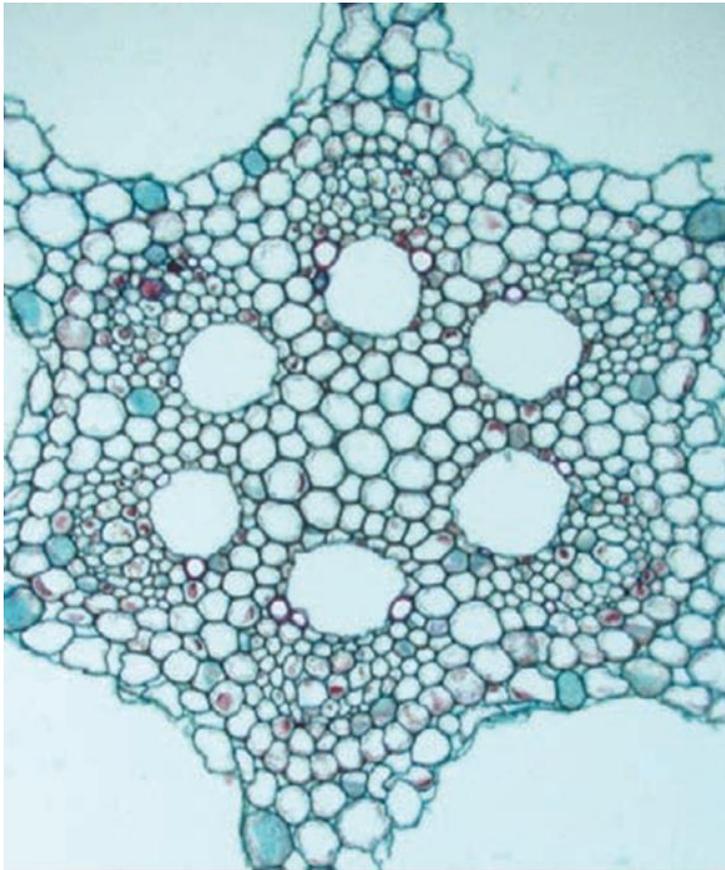
Figura 4. 33. Tecidos encontrados nas Traqueófitas. A. Esclerênquima (seta) em feixe vascular. B. Colênquima, canto superior direito mostrando células com espessamento diferencial das paredes primárias (setas), epi- epiderme.

h) endoderme.

A endoderme é uma camada de células dispostas em cilindro, presente em alguns caules e em todas as raízes das plantas vasculares, sendo encontradas apenas nas Traqueófitas, correspondendo a uma provável sinapomorfia do grupo. As células da endoderme possuem uma estrutura – chamada de estria (ou faixa) de Caspary, em forma de fita, que se estende ao redor das paredes radiais (isto é, as paredes perpendiculares em relação ao órgão) e transversais (paralelas ao órgão). As estrias de Caspary são formadas por espessamento de lignina e suberina (composto químico semelhante à lignina), que se infiltram na parede celular primária, sendo impermeáveis. As células da endoderme são justapostas (como tijolos em uma parede) e não há espaço entre as células, formando um cilindro contínuo. As estrias de Caspary estão ligadas à membrana plasmática das células endodérmicas, com adesão do protoplasma às paredes celulares e entre as paredes das células adjacentes (Figura 4.13)

Nas raízes (em si também uma novidade evolutiva das Traqueófitas, ver próximo item), a água (e os sais minerais dissolvidos) é absorvida do solo através dos pelos radiculares, passando para as células parenquimatosas mais internas via simplasto – que nas células vegetais é a coleção de membranas plasmáticas, citoplasmas e núcleos de diferentes células em uma planta, ligadas por canais (os plasmodesmos), nos quais

ocorre a difusão livre de água e também dos solutos com baixo peso molecular. A água que se infiltra pelos espaços e paredes celulares na raiz (a chamada via apoplasto) é barrada pela “parede de tijolos” da endoderme, graças à presença das estrias de Caspary e só pode penetrar no cilindro vascular central se for filtrada pela membrana celular para ser filtrada. Assim, as estrias de Caspary garantem que apenas a água difundida via simplasto ou aquela filtrada via apoplasto atravessarão a endoderme chegando ao cilindro vascular mais central. Esse mecanismo permite um controle maior, por parte do citoplasma das diferentes células, da quantidade de solutos e substâncias químicas absorvidas pela raiz.



a la estela

absorción de agua y minerales en raíces

1 Agua y minerales son absorbidos por los paredes hidrofílicas del rizodermis. Difunden a lo largo de los paredes celulares permeables en el córtex de la raíz.

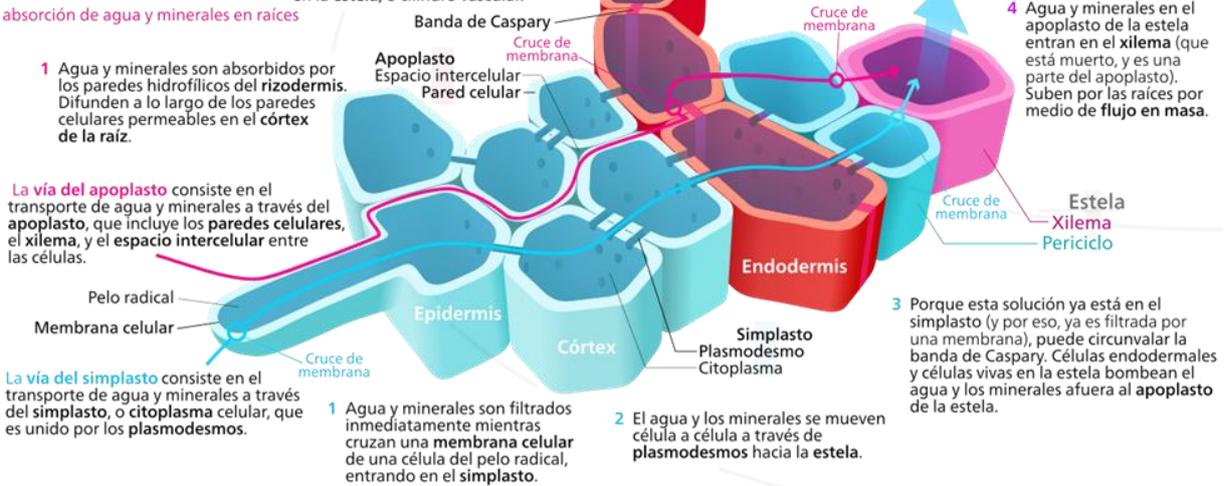
La vía del apoplasto consiste en el transporte de agua y minerales a través del apoplasto, que incluye los paredes celulares, el xilema, y el espacio intercelular entre las células.

La vía del simplasto consiste en el transporte de agua y minerales a través del simplasto, o citoplasma celular, que es unido por los plasmodesmos.

2 El agua y los minerales llegan a la **banda de Caspary**, una barrera cerosa en el apoplasto que los obliga a cruzar una membrana celular para filtración antes de entrar en la **estela**, o cilindro vascular.

3 La solución filtrada es liberada al apoplasto de nuevo en el otro lado de la banda de Caspary por **células endodermales** y células vivas en la estela.

4 Agua y minerales en el apoplasto de la estela entran en el **xilema** (que está muerto, y es una parte del apoplasto). Suben por las raíces por medio de flujo en masa.



1 Agua y minerales son filtrados inmediatamente mientras cruzan una **membrana celular** de una célula del pelo radical, entrando en el **simplasto**.

2 El agua y los minerales se mueven célula a célula a través de **plasmodesmos** hacia la estela.

3 Porque esta solución ya está en el simplasto (y por eso, ya es filtrada por una membrana), puede circunvalar la banda de Caspary. Células endodermales y células vivas en la estela bombean el agua y los minerales afuera al **apoplasto** de la estela.

Figura 4.34. Aspectos da endoderme. NOTA: FIGURAS SERÃO SUBSTITUIDAS POR ORIGINAIS

i) presença (ou diferenciação) de raiz.

A diferenciação entre o caule e uma estrutura na maior parte das vezes subterrânea, que corresponde à raiz, foi outra novidade evolutiva importante das Traqueófitas. Todas as Traqueófitas possuem raízes, com exceção de grupos de Monilófitas (parte das “Pteridófitas”) como as Salviniales e as Psilotales, além de alguns grupos de Angiospermas (como espécies holoparasitas), mas a ausência de raiz é interpretada em todos estes grupos como perdas secundárias. A raiz é uma estrutura vascularizada especializada na fixação da planta ao substrato e na absorção de água e micronutrientes do solo, contando com estruturas e um tecido (a endoderme, ver item anterior) que controlam o fluxo absorptivo destes elementos.

Em plantas fósseis como *Rhynia* são encontradas estruturas subterrâneas que crescem paralelas ao solo, anatomicamente semelhantes aos seus caules eretos e que são interpretadas como rizomas (caules subterrâneos), com estruturas absorptivas do tipo rizoide semelhantes ao que ocorre nas Briófitas, com igual função. Tanto o caule aéreo quanto o subterrâneo de *Rhynia* são do tipo protostelo (com um cilindro vascular central de xilema e floema), considerado o tipo primitivo entre as Traqueófitas, mantido em toda esta linhagem (mesmo que modificado). A manutenção da conformação de feixes do tipo protostelo foi mantida nas raízes porque o cilindro vascular central tem de ser isolado do parênquima periférico para que apenas a água absorvida via simplasto (ou aquela filtrada via apoplasto, ver acima em endoderme) seja absorvida pela endoderme. A diferenciação entre a raiz e o caule também envolve a aquisição dos pelos radiculares – especializados na absorção de água e micronutrientes dissolvidos, da endoderme (ver item anterior) e a presença da coifa, estrutura em forma de capuz que protege as pontas das raízes e seus meristemas. As raízes constituíram um grande avanço adaptativo para as linhagens de Traqueófitas, pois possibilitaram maior eficiência na absorção de água e sais minerais e a possibilidade de colonização de ambientes mais secos, se comparado com as Briófitas, em geral restritas à ambientes úmidos.

AS LINHAGENS INTERNAS DE PLANTAS VASCULARES ATUAIS

A Figura 3 do início do Capítulo mostra os grandes grupos de plantas vasculares (Traqueófitas), bem como formas fósseis que são posicionadas em grupos mais inclusivos (Poliesporangiadas ou Pan-Tracheophyta). As duas linhagens viventes

principais dentro das Traqueófitas são as Licófitas (Lycopodiophyta ou Lycophyta) e as Eufilófitas (Euphyllophyta), esta última dividida em dois grandes clados, as Monilófitas (Monilophyta, as samambaias, cavalinhas e outras plantas filogeneticamente relacionadas) e as Lignófitas (Lignophyta, as plantas lenhosas)– este último um clado que abarca as plantas com crescimento secundário e lenho bidirecional, e que abrange as plantas com sementes – Espermatófitas. As Licófitas e as Monilófitas constituem o que denominamos tradicionalmente como “Pteridófitas”, que entretanto, não são um grupo monofilético, mas sim parafilético. O termo “Pteridófitas” pode ser entendido como “as plantas vasculares que não formam sementes”, e apesar de não corresponder a um grupo monofilético, é um termo útil na comunicação botânica. A separação das linhagens das Eufilófitas e Licófitas deve ter ocorrido a cerca de 420-380 m.a. entre o Siluriano e o Devoniano [(ver Theißen et al. (2001), Magallón et al. (2013)], apesar de estimativas mais remotas terem sido sugeridas [(478,4-447,4(-415,2) m.a. in Rothfels et al. (2015)]

Com visto neste Capítulo, uma das novidades evolutivas das plantas vasculares são os órgãos, entre eles as folhas, que, diferentemente dos filídios encontrados nas Briófitas foliosas (como nas linhagens dos Musgos e algumas Hepáticas), apresentam tecido vascular verdadeiro (xilema e floema). Ainda há dúvidas se as folhas das Traqueófitas são homólogas aos filídios encontrados nas Briófitas. De qualquer modo, as mais antigas Traqueófitas que apresentavam folhas as tinham do tipo microfilo (ou licofilo), que são folhas com apenas uma nervura não ramificada, com lâminas geralmente menores se comparadas com os eufilos (ver abaixo). Os microfilos ocorrem hoje principalmente na linhagem das Licófitas, associados a caules com organização em protostelo (Figura 4.14)

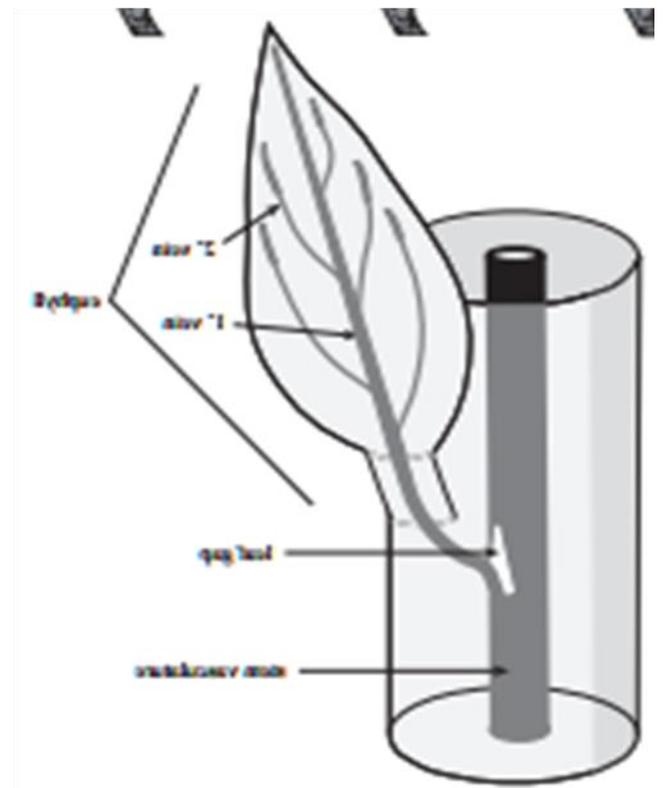
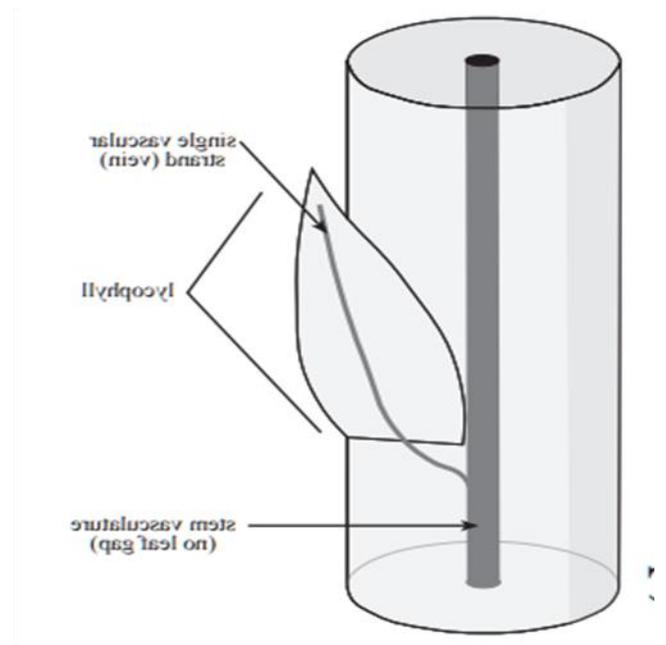


Figura 4.35. Folhas microfilas (licofilas) e eufilos (folhas megafilas). A. *Lycopodium* (uma Licófitas) à direita esquema mostrando associação da folha micrófila com estelos do tipo protostelo. B. Folha de *Aleurites* (Euphorbiaceae, uma Eufilófita do grupo das Angiospermas) à direita esquema mostrando associação da folha eufilófita (notar vários feixes vasculares na folha de *Aleurites*) e caule com estelo do tipo sifonostelo (com medula parenquimática) FIGURAS À DIREITA SERÃO SUBSTITUÍDAS POR ORIGINAIS).

Nas Eufilófitas (Monilófitas + Lignófitas) as folhas são chamadas de eufilos ou megafilos - folhas mais complexas, associadas a caules do tipo sifonostelo nas formas viventes. Os eufilos possuem nervuras ramificadas, o que propicia um aporte de água e micronutrientes mais eficiente, permitindo que algumas folhas cheguem a vários metros de comprimento em alguns casos (como nas palmeiras, por exemplo). A presença de folhas mais complexas nas Eufilófitas deve-se em parte ao fato de que mais feixes vasculares originários do caule são “desviados” e se desenvolvem nas folhas, os chamados “traços foliares”. Esse “desvio” ou “recrutamento” de mais feixes vasculares para as folhas no seu desenvolvimento cria um espaço no cilindro vascular caulinar, chamado de “lacuna”. O desenvolvimento de caules do tipo sifonostelo (vistos neste Capítulo) é associado ao aparecimento das lacunas, com a “invasão” ou “preenchimento” gradativo do centro do caule por tecido parenquimático (restrito antes à região mais periférica, ou córtex, nos caules do tipo protostelo), formando uma medula parenquimática.

Apesar das folhas do tipo microfilo e eufilo serem ambos achatadas dorso-ventralmente e possuírem a mesma função primária – realizar fotossíntese – é possível que elas não possuem a mesma origem, sendo um caso de paralelismo e não de evolução do tipo microfilo para o eufilo. A Hipótese da Enação (enunciada por Bower 1884), explica a evolução das folhas como provenientes de projeções (“enações”) no córtex de caules aéreos que partiriam dos cilindros centrais vasculares. Isso resultaria em uma folha simples, pequena e com único feixe vascular não dividido, como nas folhas microfilas. Projeções do córtex em “proto-folhas” são de fato vistas em fósseis como *Rhynia* (ver figura dos fósseis no começo do Capítulo) e outros grupos do Devoniano e a Hipótese da Enação explicaria a origem dos microfilos. Já a Hipótese do Teloma (de Zimmerman 1930) sugere que as folhas seriam provenientes da ramificação de ramos áfilos terminais (os telomas) que posteriormente desenvolveriam superfícies fotossintetizantes achatadas que ligariam estes ramos, como as membranas dos pés de um pato. Nesse sentido, uma folha com as nervuras ramificadas seria homóloga a um ramo e as nervuras das folhas ao cilindro vasculares dos ramos, o que poderia explicar a origem dos eufilos.

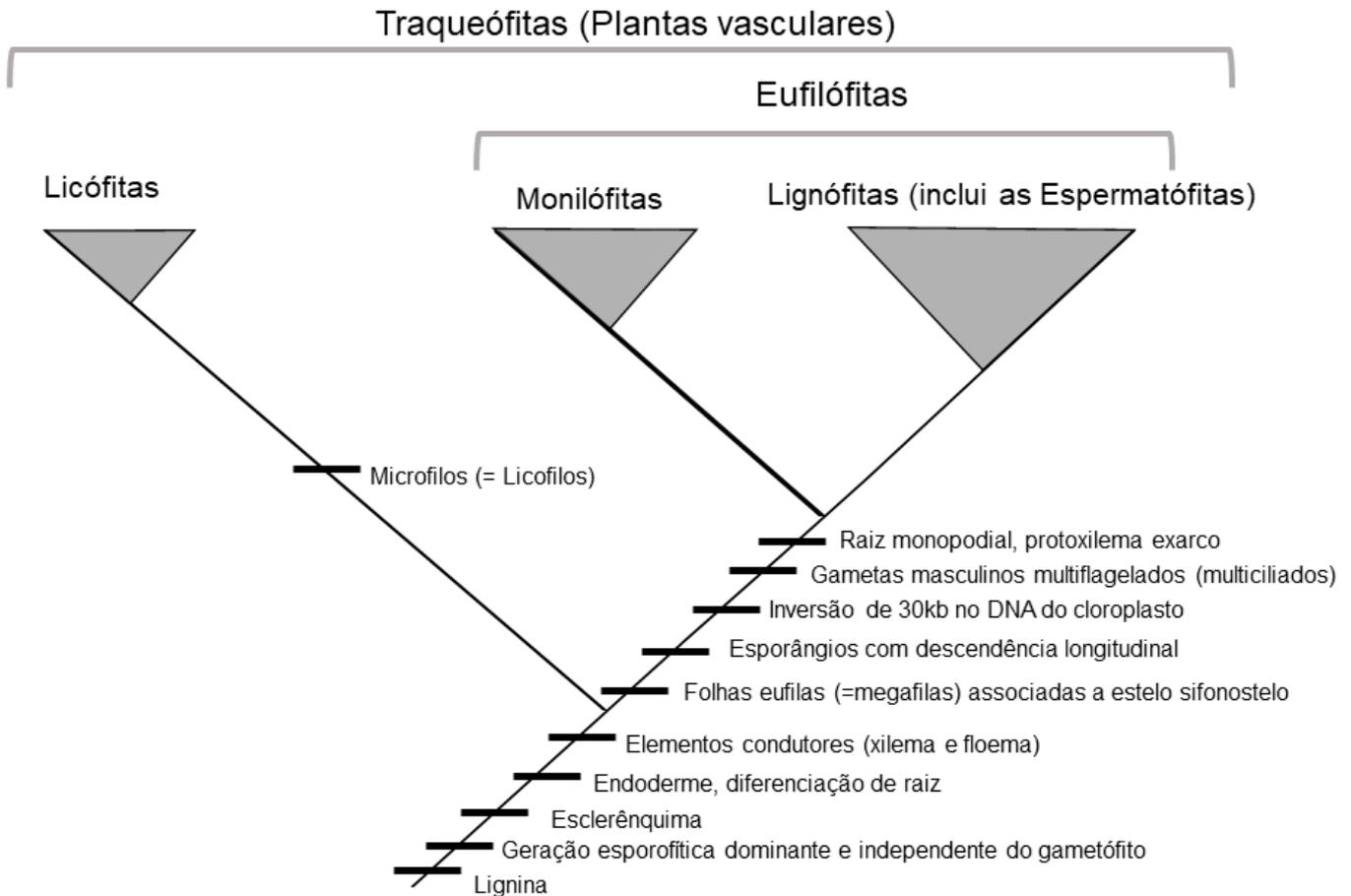


Figura 4. 36. Filogenia simplificada dos grupos atuais de Traqueófitas, mostrando grupos internos. Sinapomorfias discutidas no texto.

Além da presença de eufilos e da organização do estelo caulinar em sifonostelo, as Eufilófitas compartilham também outras novidades evolutivas (ver Figura 4.15), como a raiz de crescimento monopodial associada a um xilema com protoxilema exarco - isto é, com as primeiras células diferenciadas em xilema (protoxilema) em posição externa às células que se diferenciam depois (metaxilema). Nas Licófitas o protoxilema é endarco (interno ao metaxilema) e as raízes possuem crescimento dicotômico sem a formação de raízes laterais como nas Eufilófitas. Outras características envolvem aspectos reprodutivos, como a presença, entre as eulifófitas, de esporângios com deiscência longitudinal (isto é, abrindo paralelamente ao maior eixo do esporofilo, e não transversalmente como nas Licófitas, ou sem linha de deiscência clara, como em

Rhynia) como característica ancestral – mas com várias modificações nos grupos internos. Além disso, as Eufilófitas compartilham uma inversão de 30kb (30.000 pares de bases) localizada na grande região de cópia simples do DNA do cloroplasto (entre as regiões *PsbM* e *ycf2*), uma forte evidência do monofiletismo do grupo (ver Szövényi 2016 para uma revisão da literatura sobre o tópico).

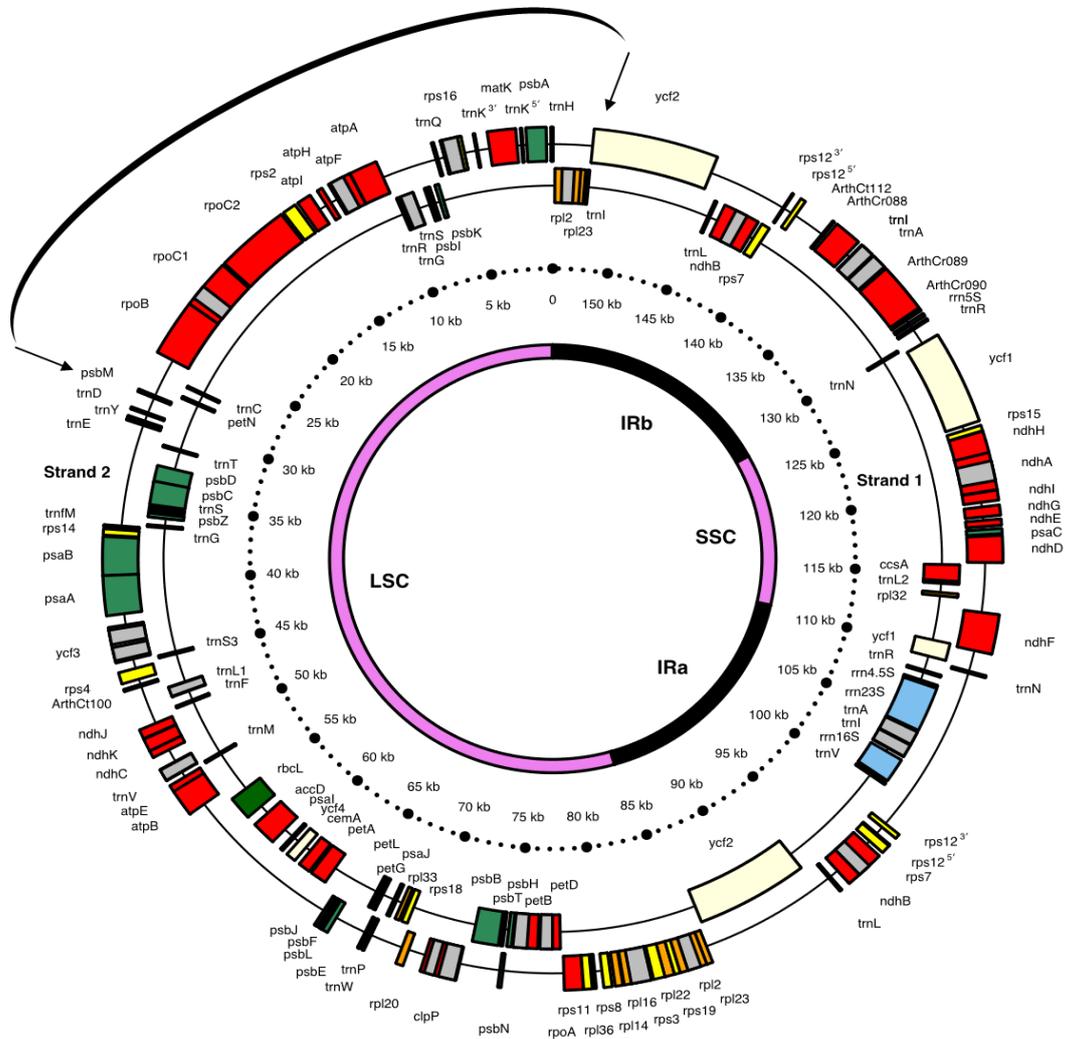


Figura 4. 37. DNA circular do cloroplasto do tabaco (*Nicotiana tabacum*, Solanaceae, uma Angiosperma), mostrando inversão de 30kb (30.000 pares de bases) localizada na grande região de cópia simples do DNA do cloroplasto (entre as regiões *PsbM* e *ycf2*), uma forte evidência do monofiletismo do grupo das Eufilófitas.

Uma outra característica evolutiva ligada à reprodução é a presença, entre as Eufilófitas, de gametas masculinos (anterozoides) multiflagelados (ou multiciliados, ver Figura 4.17). Anterozoides biflagelados são encontrados entre as “algas verdes”, Briófitas e nas Licófitas, sendo multiflagelados nas Eufilófitas na linhagem das Monilófitas e nos grupos de divergência mais antiga entre as Gimnospermas, como nas Cycadales e nas Ginkgoales (ver no Capítulo 7, Gimnospermas). Nas linhagens das Coníferas (Gimnospermas) e nas plantas com flores (Angiospermas, ver Capítulo 8) os gametas masculinos não apresentam flagelos, sendo imóveis e levados até o gameta feminino (oosfera) pelo tubo polínico, tendo perdido os flagelos no curso da evolução.

O próximo Capítulo tratará da diversidade das linhagens das Licófitas e de um dos clados internos das Eufilófitas, as Monilófitas. Licófitas e Monilófitas são os dois grupos de plantas vasculares atuais que não formam sementes ou lenho (nas atuais) sendo conhecidos como “Pteridófitas”. As outras linhagens de Eufilófitas, serão estudadas nos Capítulos 6 em diante.

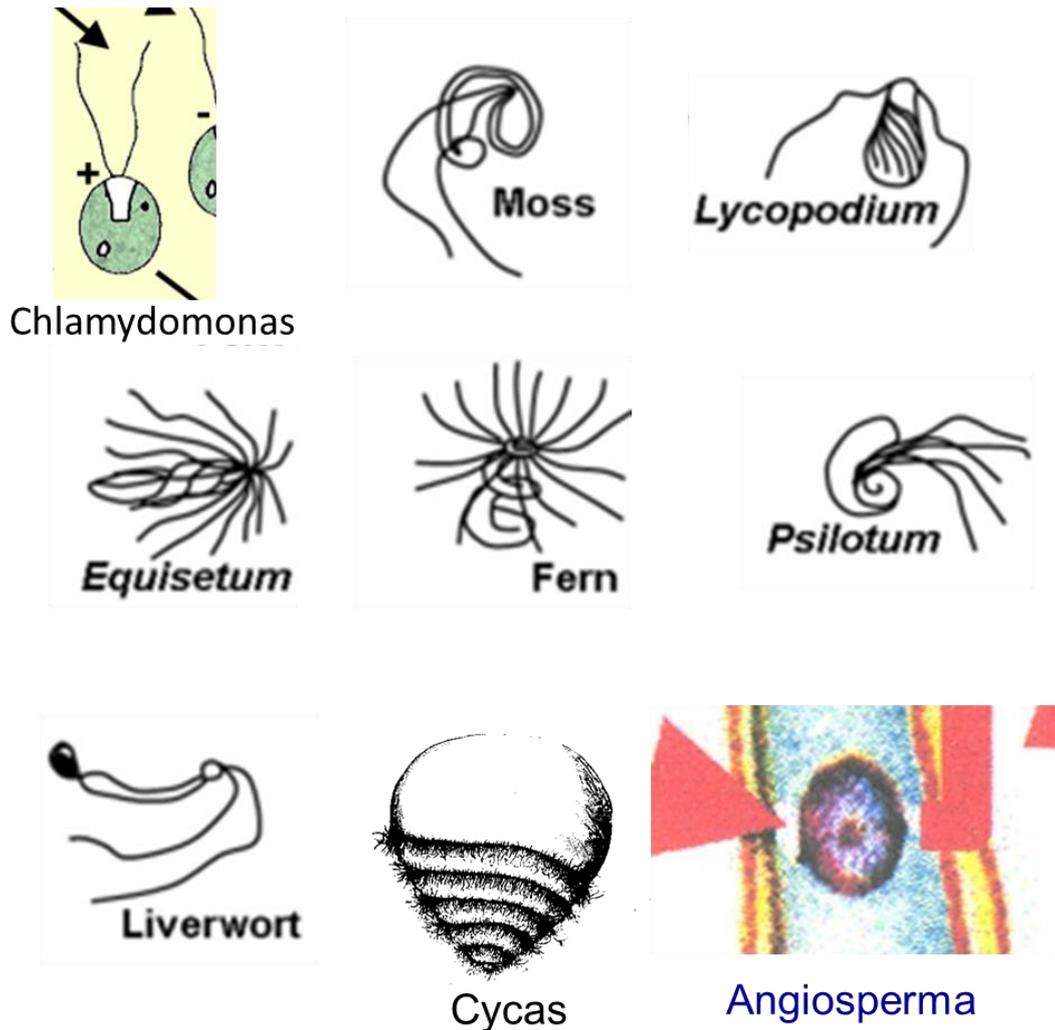


Figura 4.17. Variação de gametas móveis. Gametas biflagelados (condição ancestral) nas algas verdes (Chamydomonas), passando por Briófitas (Musgo e Hepática) e Licófitas (ycopodium) multiflagelados nas Eufilófitas (demais), como Monilófitas (Equisetum, Samambaia, Psilotum), ou multiciliados em Cycas (Gimnosperma) a imóveis (sem cílios nem flagelos) em Angiospermas. NOTA; ESQUEMAS SERÃO SUBSTITUIDOS POR ESQUEMAS ORIGINAIS.

Referências:

- Cantino, P.D.; Doyle, J.A.; Graham, S.W.; Judd, W.S.; Olmstead, R.G.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S. & Donoghue, M.J. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56: 822–846.
- Christenhusz, M.J.M. & Byng, J.W. 2016. The number of known species in the world and its anual increase. *Phytotaxa* 261(3): 201-217.

- Clarke, J.T.; Warnock, R.C.M., & Donoghue, P.C.J. 2011. Establishing a time-scale for plant evolution. *New Phytologist* 192: 266-301.
- Crane, P.R.; Herdendeen, P. & Friis, M. 2004. Fossils and plant phylogeny. *American Journal of Botany* 91(10): 1683-1999.
- Edwards, D.S.; Davies, K.L. & Axe, L 1992. A vascular conducting strand in the the early land plant *Cooksonia*. *Nature* 357 (6380): 683-685.
- Edwards, D.S. 1980. Evidence for the sporophytic status of the Lower Devonian plant *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston and Lang. *Review of Palaeobotany and Palinology* 29: 177-188.
- Kenrick, P.; Wellman, C.H., Schneider, H. & Edgecombe, G. D. 2012. A timeline for terrestrialization: Consequences for the carbon cycle in the Palaeozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 367: 519-536.
- Magallón, S.; Hilu, K.W. & Quandt, D. 2013. Land plant evolutionary timeline: Gene effects are secondary to fossil constraints in relaxed clock estimation of age and substitution rates. *American Journal of Botany* 100: 556-573.
- Martone, P.T.; Estevez, J.M.; Lu, F.; Ruel, K. Denny, M.W; Somerville, C. & Ralph, J. 2009. Discovery of lignina in seaweed reveals convergent Evolution of cell-wall architecture. *Current Biology* 19(2): 169-175.
- Rothfels, C. J.; Li, F.-W.; Sigel, E.M.; Huiet, L.; Larsson, A.; Burge, D.O.; Ruhsam, M.; Deyholos, M.; Soltis, D.E.; Stewart, C.N. Jr.; Shaw, S.W.; Pokorny, L.; Chen, T.; dePamphilis, C.; DeGironimo, L.; Chen, L.; Wei, X.; Sun, X.; Korall, P.; Stevenson, D.W.; Graham, S.W.; Wong, G.K-S. & Pryer, K.M. 2015. The evolutionary history of ferns inferred from 25 low-copy nuclear genes. *American Journal of Botany* 102: 1089 – 1107.
- Szövényi, P. 2016. The genome of the model species *Anthoceros agrestis*. Pp. 189-211, in Rensing, S.A. (ed.), *Genomes and Evolution of Charophytes, Bryophytes, Lycophytes and Ferns*. Springer, Amsterdam. [Advances in Botanical Research Vol. 78.]
- Theißen, G.; Münster, T. & Henschel, K. 2001. Why don't mosses flower? *New Phytologist* 150: 1-8.

LICÓFITAS E MONILÓFITAS (“PTERIDÓFITAS”)



Figura 5.39. Trecho de subosque de Mata Atlântica em São Roque, São Paulo, Brasil, mostrando indivíduos de *Blechnum* (Blechnaceae). Foto: Adriano Maruyama.

As linhagens das Licófitas e das Monilófitas (samambaias) , como visto no Capítulo 4, correspondem às plantas terrestres vasculares que não desenvolvem sementes. São chamadas comumente de “Pteridófitas”, um grupo não monofilético. A diversidade das duas linhagens chega a cerca de 1290 espécies de Licófitas e 10560 espécies de Monilófitas (Christenhurz & Byng 2016).

As linhagens das Licófitas e das Monilófitas, com alguns dos seus grupos internos e famílias são detalhados abaixo.

LICÓFITAS (LYCOPSIDA, LYCOPHYTA, LYCOPODIOPHYTA)

As Licófitas – frequentemente classificadas como uma divisão (Lycopodiophyta ou Lycophyta) – são um grupo de plantas vasculares com três famílias, 17 gêneros e cerca de 1290, ocorrendo em todo o mundo, em vários tipos de formações vegetacionais. No Brasil ocorrem 142 espécies do grupo (Prado et al. 2015).

As Licófitas, como todas as plantas vasculares atuais, apresentam alternância de geração com a fase esporofítica dominante sobre a gametofítica. A maioria dos membros do grupo produzem esporos de mesma morfologia, ou seja, são homospóricas. Entretanto, nos gêneros *Selaginella* e *Isoetes* ocorre heterosporia, com a formação de esporos maiores – os megásporos, ou esporos femininos, e esporos menores, os micrósporos (ou esporos masculinos). Além disso, nestes gêneros, os esporos (masculinos e femininos) começam a se desenvolver em gametófitos (=protalos) no interior do esporângio feminino, em um fenômeno denominado endosporia. Tanto a heterosporia quanto a endosporia ocorrem também nas Espermatófitas (Gimnospermas e Angiospermas), como será visto no Capítulo 6, com surgimento independente. Os esporângios entre as Licófitas apresentam deiscência transversal, em contraste com a deiscência longitudinal nos esporângios das outras plantas vasculares. Além disso, os esporângios estão dispostos na superfície superior de folhas modificadas (os esporofilos). Em alguns grupos, os esporofilos estão dispostos de maneira congesta, formando um estróbilos.

Fósseis de Licófitas são conhecidos desde o período Siluriano (440-416 m.a.), *Baragwanathia longifolia* representa o fóssil mais antigo do grupo, talvez próximo a *Cooksonia*, do Siluriano da Grã-Bretanha. Os fósseis de Licófitas são reconhecidos pelas folhas micrófilas (o mesmo que licófilas) e também pela deiscência transversal dos seus esporângios. Além disso, os fósseis de Licófitas arborescentes mostram que as folhas estavam dispostas por todo o caule, e não concentradas no ápice dos ramos ou do caule como nas árvores atuais (Figura 5.2).

Durante o Carbonífero (cerca de 305 m.a.) linhagens arborescentes de Licófitas como o gênero *Lepidodendron* formavam extensas florestas que dominaram a paisagem de ambientes terrestres. Neste período a proliferação destas florestas – similares às florestas úmidas atuais – podem ter alterado o clima da terra, com a retirada massiva de CO₂ atmosférico e o arrefecimento do efeito estufa, com a diminuição da temperatura

e causando o colapso destas florestas – um evento menor de extinção chamado de Colapso das Florestas do Carbonífero (CRC – *Carboniferous rainforest collapse*), com a fragmentação dessas florestas e a extinção de plantas e animais (Sahney et al. 2010). As florestas dominadas por Licófitas são a principal fonte de carvão mineral em todo o mundo, caracterizando o Carbonífero. Entretanto, o lenho destas Licófitas, como em *Lepidodendron*, não é homólogo ao lenho presente na linhagem das Lignófitas (que

contém as Espermatófitas, isto é, Angiospermas e Gimnospermas), sendo do tipo unifacial.

A dominância das Licófitas na vegetação da Terra atingiu o seu ápice no Carbonífero Superior (ca. 305 m.a.), especialmente por conta dos gêneros *Lepidodendron* e *Sigillaria*. Após o Colapso das Florestas do Carbonífero gradativamente elas foram sendo substituídas por outros grupos arborescentes de Monilófitas (como as samambaias arborescentes) e Coníferas. Durante o Triássico (250-

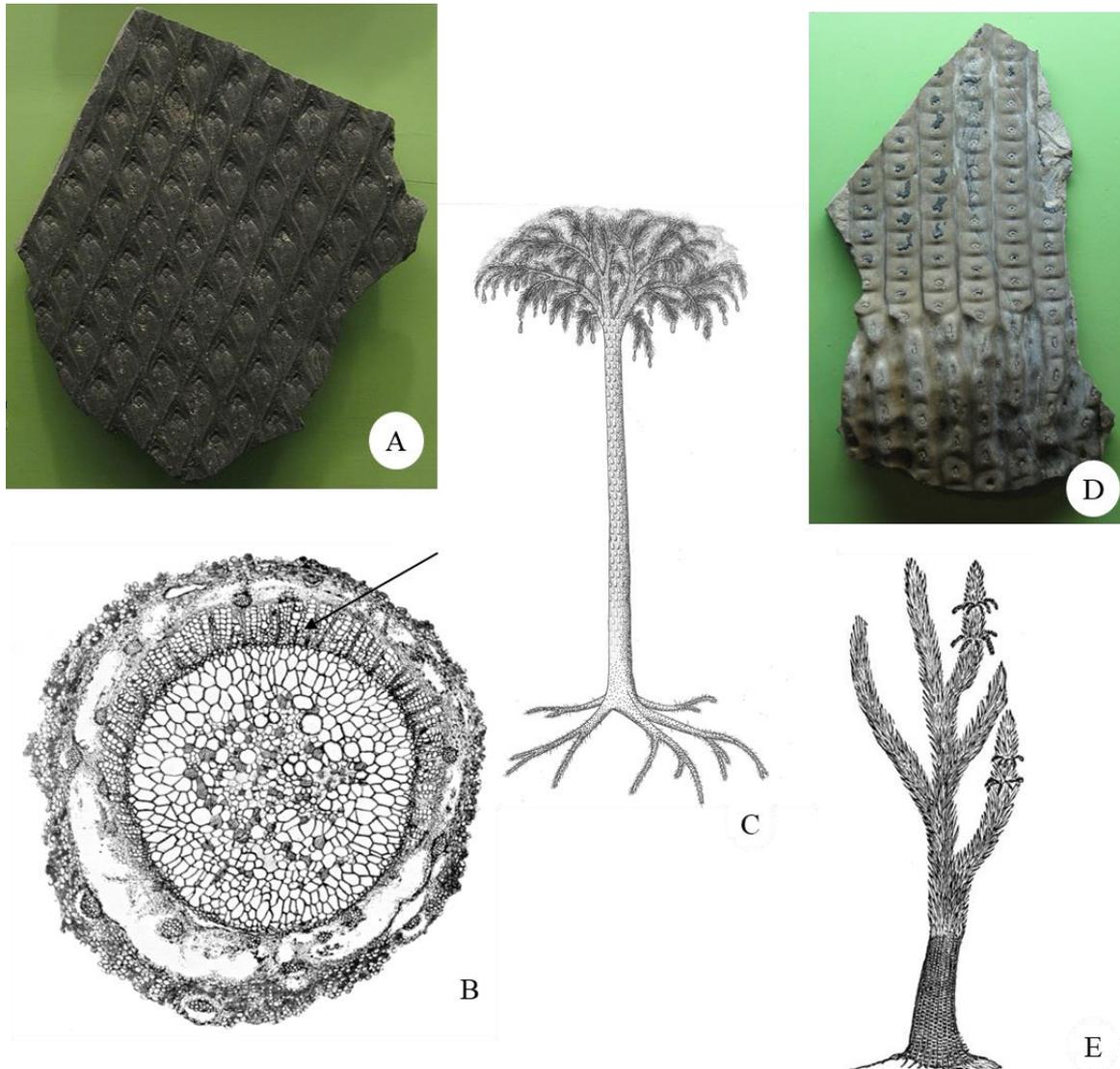


Figura 5 40. Fósseis de Licófitas. A-C *Lepidodendron*. A. Fóssil o caule, mostrando cicatrizes das folhas. B. Corte transversal do caule com crescimento em espessura (secundário), seta mostrando xilema secundário (lenho unifacial). C. Reconstrução artística. D-E. *Sigillaria*. D. Fóssil do caule mosrando cicatrizas das folhas. E. Reconstrução artística da planta.

200 m.a.) grupos como as Pteridospermas, Monilófitas, Cicadófitas, Ginkgófitas e Coníferas diversificaram rapidamente e suplantaram as Licófitas. Entretanto, no Sul da China, as Licófitas arborescentes sobreviveram até o final do Permiano (ca. 252 m.a.).

Os grupos vivos de Licófitas são divididos geralmente em três famílias: Lycopodiaceae, Isoetaceae e Selaginellaceae, todas com representantes no Brasil e cada uma delas constituindo uma ordem. Chase & Reveal (2009) posicionam todas as Licófitas na subclasse Lycopodiidae. A relação entre as ordens do grupo estão expressas na Figura 4.4 (Capítulo anterior).

LYCOPODIALES

As Lycopodiales são plantas de pequeno porte semelhantes à musgos na sua aparência. As espécies são homospóricas e os esporângios (como em todas as Licófitas) se desenvolvem na axila (face adaxial) de folhas especializadas (esporofilos), que nas Lycopodiales estão arranjados em estruturas terminais portando esporofilos arranjados de maneira congesta em espiral formando os estróbilos. A ordem conta apenas com a família Lycopodiaceae (Figura 5.3).

As Lycopodiaceae são herbáceas terrestres ou epífitas, neste caso com os ramos pêndulos, ancoradas no substrato (árvores ou pedras) por raízes adventícias; ramos dicotomicamente divididos. As folhas são simples, sésseis, alternas em espiral ou verticiladas, as lâminas escamiformes ou aciculares, em algumas espécies com folhas diferentes na morfologia (heteromórficas), com apenas uma nervura central (folhas micrófilas). Os esporângios são homospóricos, e em geral reniformes, sustentados por um pedúnculo curto na axila de esporofilos escamiformes organizados em estróbilos terminais; a deiscência dos esporângios é transversal (isto é, perpendicular em relação ao eixo mais longo dos esporofilos), com esporos globosos ou tetraédricos. Os gametófitos são micorrízicos, fotossintetizantes ou saprofíticos.

As Lycopodiaceae são formadas por quatro ou cinco gêneros (se incluído o gênero *Huperzia*), presentes em todo o mundo e também no Brasil, com 62 espécies, 39 destas espécies do gênero *Phlegmariurus*. *Lycopodium* é representada por apenas uma espécie, *Lycopodium clavatum* L. que ocorre em vários estados brasileiros. Esta planta é também cultivada como ornamental, com o nome de licopódio-chifre-de-veado, sendo planta rasteira com os ramos eretos e bifurcados utilizada em áreas sombreadas.



Figura 5. 41. Lycopodiaceae. A e B. *Lycopodium* sp. em área seca do Equador (Andes). C. *Lycopodium clavatum*, mostrando estróbilos eretos. D. Corte longitudinal de um estróbilo, mostrando esporângios em *Lycopodium*. E. Gametófito e esporófito jovem de *Lycopodium*, setas mostrando raízes dicotômicas, uma das sinapomorfias das Licófitas.

ISOETALES E SELAGINELLALES

As outras duas ordens de Licófitas são as Isoetales e as Selaginellales, cada uma com uma família. São, como as Lycopodiales, plantas de pequeno porte, terrestres ou aquáticas, com algumas espécies adaptadas a ambientes desértico. As plantas destas duas ordens diferem das Lycopodoales pela presença de esporos heterosporados, os menores (microsporos, ou esporos masculinos), formados em maior quantidade em esporângios menores (os microesporângios), e esporos maiores (megásporos, ou esporos femininos), produzidos em esporângios maiores (os megasporângios ou esporângios femininos). Os megasporângios produzem poucos megásporos – geralmente quatro em *Selaginella* e pouco mais em *Isoetes* (geralmente até 10). Além da heterosporia, as Isoetales e Sellaginellales diferem das Lycopodiales por apresentarem retenção dos gametófitos (=protalo) dentro dos esporângios, isto é, os esporos germinam (através de mitose) dentro do esporângio, com os gametófitos (protalos) se desenvolvendo totalmente dependentes da planta-mãe (esporófito). Entre as plantas destas duas ordens os gametófitos restringem seu desenvolvimento aos anterídios (gametângios masculinos) e aos arquegônios (gametângio feminino, cada um com apenas uma oosfera), sendo formados internamente nos esporângios. A endosporia (e a heterosporia) também surgiu de maneira independente nas espermatófitas (gimnospermas e angiospermas). A endosporia contrasta com o lançamento do esporo no ambiente, como ocorre nas Monilófitas, com a germinação do esporo no solo e consequente desenvolvimento do gametófito (=protalo) independente do esporófito. Os microsporângios e os megasporângios podem ser produzidos no mesmo ramo ou em diferentes ramos da mesma planta, isto é, as espécies são monoicas. Algumas *Selaginella* produzem estróbilos similares às Lycopodiales, enquanto em outras espécies os esporofilos não estão arranjados em estróbilos, sendo mais largos que as folhas vegetativas (Figura 5.4)

Outra característica que diferencia as Isoetales e as Selaginellales das Lycopodiales é a presença de lígula – pequeno apêndice localizado sobre a face adaxial (superior) das folhas, tanto vegetativas quanto nas reprodutivas (esporofilos). As lígulas estão presentes também em fósseis de Licófitas como nas espécies arborescentes de *Lepidodendron*, que também eram heterosporadas e filogeneticamente próximas ao

gênero *Isoetes* – com espécies no Carbonífero também arborescentes (lenhosas), mas hoje extintas.

As Isoetaceae são formadas por cerca de 250 espécies, todas do gênero *Isoetes*, 27 delas presentes no Brasil em quase todos os estados, sendo ervas aquáticas ou terrícolas.

As Selaginellaceae são plantas herbáceas perenes, geralmente terrestres, algumas epífitas ou ainda plantas adaptadas a ambientes xéricos, prostradas, apoiantes, trepadeiras ou eretas, cespitosas ou não; raízes adventícias dicotômicas; com os ramos dicotomicamente divididos. As folhas são simples, sésseis, alternas em espiral, lâminas geralmente pequenas (milímetros de comprimento), em algumas espécies com folhas diferentes na morfologia (heteromórficas, geralmente nas plantas prostradas), com apenas uma nervura central (folhas micrófilas), lígula (pequeno apêndice na face adaxial da folha) presente. Em várias espécies as folhas de um ramo estão dispostas em um mesmo plano, similar a uma samambaia. Os esporângios estão dispostos em microsporofilos, estes pouco diferenciados das folhas vegetativas e dispostos ao longo dos ramos ou arranjados em estróbilos terminais; microsporângios mais numerosos que os megasporângios, os microsporângios portando numerosos micrósporos, os megasporângios com 4-10 megásporos maiores. Os gametófitos são endospóricos, e os microgametófitos restritos aos anterídios os megagametófitos restritos à arquegônios.



Figura 5. 42. Selaginellaceae: *Selaginella*. A. e B. duas espécies mostrando disposição das folhas no caule. C. Estróbilos D. Estróbilo seccionado longitudinalmente mostrando heterosporia, esporângios da esquerda megasporângios, os da direita microsporângios (setas). uma lígula destacada (característica das Sellaginelales e das Isoetales). E. Isoetaceae, *Isoetes engelmannii*.

As Selaginellaceae são formadas por apenas um gênero, *Selaginella*, com mais de 700 espécies, presentes em várias partes do globo. No Brasil são reconhecidas 96 espécies, presentes em todos os domínios fitogeográficos e vários tipos de vegetação. São particularmente conspícuas fazendo parte do subosque das matas úmidas, como na Floresta Ombrófila Densa da Mata Atlântica. Algumas espécies são cultivadas como ornamentais. Fósseis atribuídos à família Selaginellaceae (*Selaginellites resimus*) do início do Carbonífero (350-333 m.a.) são considerados os mais antigos para o grupo (Rowe 1988).

MONILÓFITAS (MONILOPHYTA OU POLYPODIOPSIDA)

As Monilófitas constituem a linhagem irmã das Lignófitas (clado que inclui as Espermatófitas, plantas com semente) sendo o grupo de linhagem de plantas vasculares sem sementes mais diversificado. Análises filogenéticas morfológicas e moleculares realizadas nas décadas de 1990 e 2000 (como os estudos de Kenrick & Crane 1997, Pryer et al. 2001 e posteriormente Smith et al. 2006 e 2008) demonstraram que as Monilófitas seriam um grupo monofilético. As Monilófitas incluem representantes como as samambaias, samambaias, as rendas-portuguesas, e as cavalinhas (*Equisetum* spp.). Os representantes do grupo são chamados genericamente de “ferns” em inglês. Em português são utilizadas as palavras “feto” (de origem latina) ou “samambaia” (de origem tupi) no Brasil. Estes dois termos estão sendo aplicados aqui para todos os representantes das Monilófitas, apesar da aplicação corrente do termo “samambaia” ou “feto” ser geralmente utilizado apenas para as samambaias “verdadeiras” (ou fetos leptoesporangiados). A idade de surgimento do clado das Monilófitas é estimado como próximo à separação das linhagens de Licófitas e Eufilófitas (que ocorreu entre 420-380 milhões de anos), apesar de existirem estimativas de tempo mais recentes (330 m.a., Villarreal & Renner 2014). Atualmente o grupo conta com cerca de 10560 espécies viventes (Christenhursz & Bung 2016), cerca de 10% das quais referidas para o Brasil (Prado et al. 2015).

O termo Monilófitas foi aplicado informalmente por autores da década de 2000 (e.g. Judd et al. 2009, Smith et al. 2006). Kenrick & Crane (1997) utilizaram o termo Moniliformopses para o grupo, mas Monilophyta foi o termo escolhido por Cantino et al. (2007) como nome de clado, que passou a ser amplamente aceito. O termo Monilófitas (ou suas variantes) é ligado a uma das sinapomorfias que sustentam o grupo: Monilófitas (monilo = colar, em latim) é uma referência à organização dos feixes vasculares no caule da maioria dos representantes viventes do grupo. Entre as Monilófitas, o caule é do tipo sifonostelo - i.e. com uma região medular parenquimática – mas, diferentemente dos caules sifonostelos-eustelos encontrados nas Espermatófitas (com tecido xilemático interior ao floemático), nas Monilófitas ocorrem (em vista transversal) anéis de tecido xilemático circundados por floema formando uma espécie de “colar” (Figura 5.5). Podem ocorrer, ainda, anéis de xilema envolvidos por duas

camadas de floema, uma exterior e outra interior. Em alguns grupos, os anéis de xilema circundado por floema podem estar fragmentados em unidades menores.

Como caracterização geral, as Monilófitas são geralmente plantas com menos de um metro de altura, mas ocorrem também samambaias arborescentes, com vários metros, como as samambaias (família Cyatheaceae) e o xaxim (família Dicksoniaceae). Na maioria das espécies ocorrem caules rizomatosos, geralmente cobertos por escamas e as folhas (chamadas muitas vezes de frondes especialmente na linhagem leptosporangiada) são amplas (algumas com metros de comprimento) e divididas, com a venação não anastomosada.

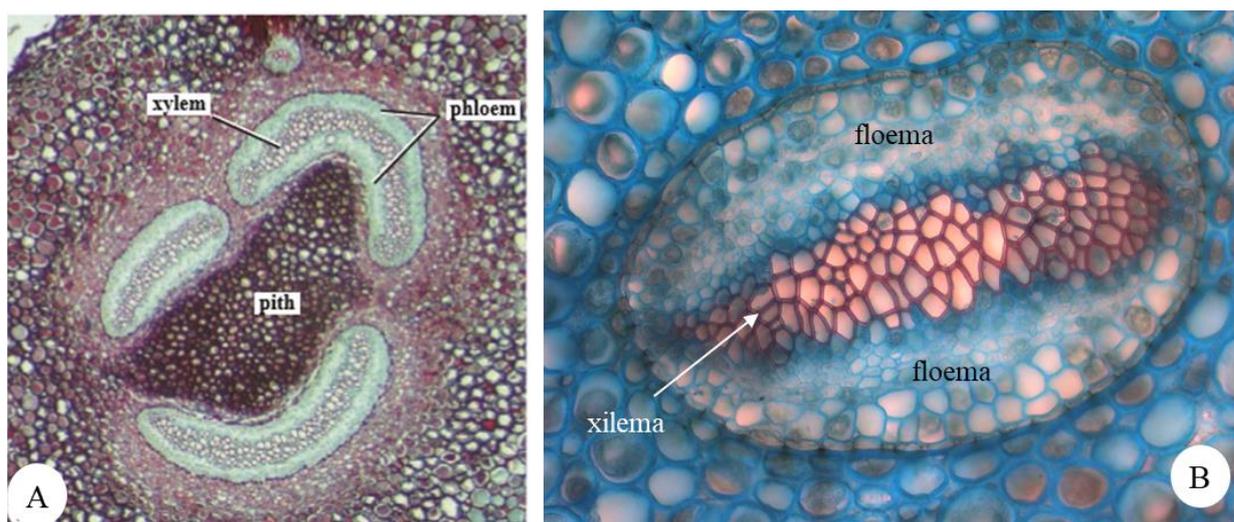


Figura 5.43. Organização do estelo “em colar” das Monilófitas. A e B. Sifonoselos anfifloicos (cordões de xilema cercados por floema) de caule de *Polypodium* (Polypodiaceae). NOTA: IMAGEM A será substituída por original.

Na maioria das espécies as folhas se desenvolvem pelo desenrolar da lâmina, neste estágio formando o báculo (báculo = cajado dos pastores ou sacerdotes religiosos, como o báculo episcopal). Muitas espécies são terrícolas, mas o número de espécies de epífitas é elevado (cerca de 30% das espécies), constituindo cerca de 10% das espécies de epífitas entre todas as plantas vasculares. A diversificação dos grupos de Monilófitas epífitas é relativamente recente (cerca de 50-30 m.a., no Paleogeno-Eoceno, ver por

exemplo Pryer & Schuttpelz 2009). No Brasil, a grande maioria das espécies de Monilófitas ocorre no Domínio da Mata Atlântica ou na Amazônia. Também ocorrem grupos aquáticos, como *Azolla* e *Salvinia* (Salviniaceae).

A dispersão entre as Monifólitas é realizada por esporos, estes geralmente homospóricos. Não há endosporia entre as Monifólitas, ou seja, depois de liberados dos esporângios, os esporos germinam no substrato, formando o gametófito (protalo), o qual se desenvolve em ambiente úmido. O gametófito nas Monilófitas é geralmente hermafrodita, fotossintetizante, pequeno e de vida livre e curta, portando os gametângios masculinos (anterídios) e os femininos (arquegônios). Os gametas masculinos – anterozoides – são multiflagelados e depois de liberados dos anterídios se locomovem em presença de água no ambiente úmido em direção ao arquegônio, fecundando o gameta feminino (oosfera). O zigoto formado pela fecundação se desenvolve no esporófito, que será a fase duradoura do histórico de vida destas plantas, como ocorre e todas as traqueófitas (plantas vasculares).

Nas Monilófitas há dois tipos de esporângios (Figura 5.6): os eusporângios, derivados de uma série de células iniciais superficiais, com cada esporângio formado por duas ou mais camadas celulares e a formação de numerosos esporos e os leptosporângios, derivados de apenas uma célula inicial da epiderme (geralmente foliar), que dará origem a duas linhagens de células: uma que formará o pedicelo e a parede do esporângio, esta sempre uniestratificada (i.e., formada por apenas uma camada de células) e outra que dará origem aos tecidos internos do esporângio, o tapete (que nutrirá as células na esporogênese) e o tecido esporogênico propriamente dito. Cerca de 98% das Monifólitas possuem esporângios leptosporangiados, sendo esta uma sinapomorfia da linhagem das Polypodiopsida, ou samambaias leptosporangiadas, ou ainda “samambaias verdadeiras”.

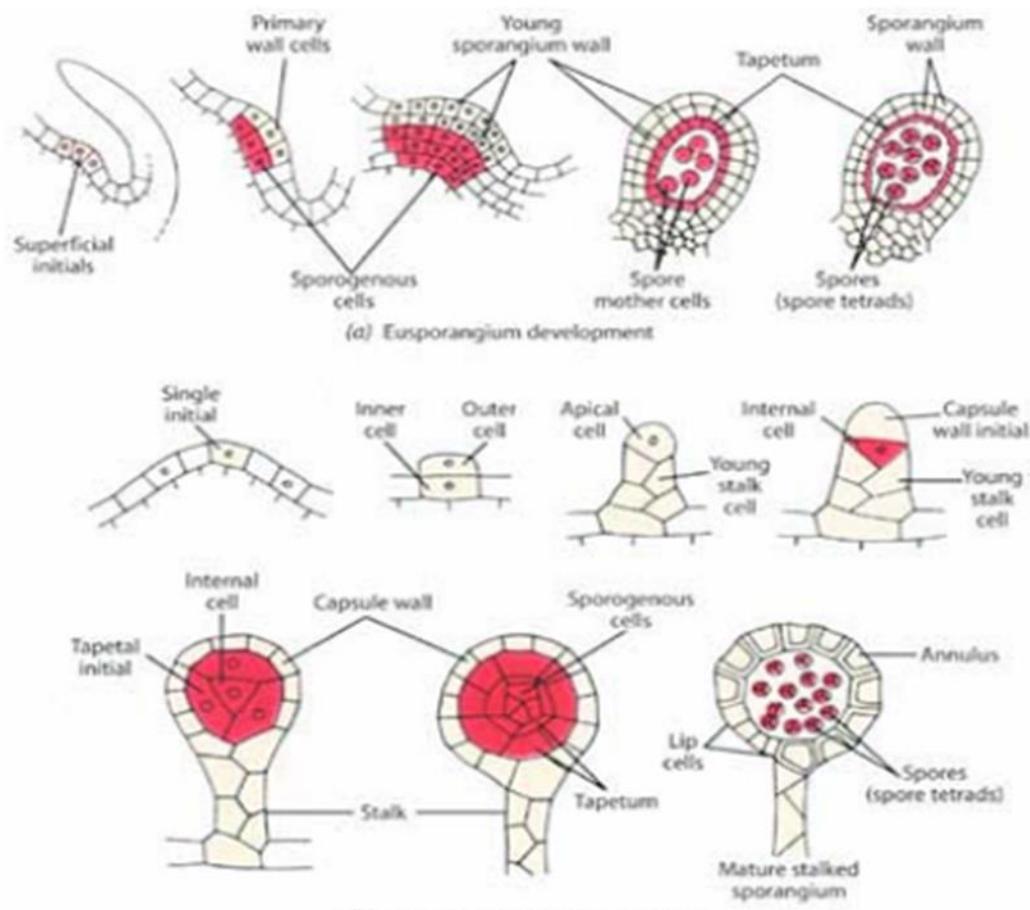


Figura 5. 44. Diferenças na formação dos eusporângios e leptosporângios. NOTA: esta figura será substituída por uma original.

Os esporângios nas Monilófitas estão reunidos em conjuntos muitas vezes circulares (ou de outras formatos), chamados de soros, localizados na lâmina foliar, geralmente na face abaxial ou nas margens da lâmina. Em muitos grupos ocorre um pequeno tecido protetor dos soros chamado de indúcio, cuja presença e formato é de valor para reconhecimento de diferentes grupos.

A classificação atual para ordens é aquela das Monilófitas é aquela proposta por Smith et al. (2006; 2008), complementada por Rothfels et al. (2012), com o reconhecimento de quatro classes. Entretanto, o Pteridophyte Phylogeny Group (PPG), escolheu reconhecer as Monilófitas como uma classe (Polypodiopsida), com quatro subclasses (como descritas por Chase & Reveal 2009): as Equisetidae (as cavalinhas,

com a ordem Equisetales), as Ophioglossidae (com as ordens Psilotales e Ophioglossales), as Marattiidae (ordem Marattiales) e as Polypodiidae, de longe o grupo mais diverso das Monilófitas, com sete ordens. As subclasses de Monilófitas são tratadas a seguir. A filogenia do grupo é expressa na Figura 5.7.

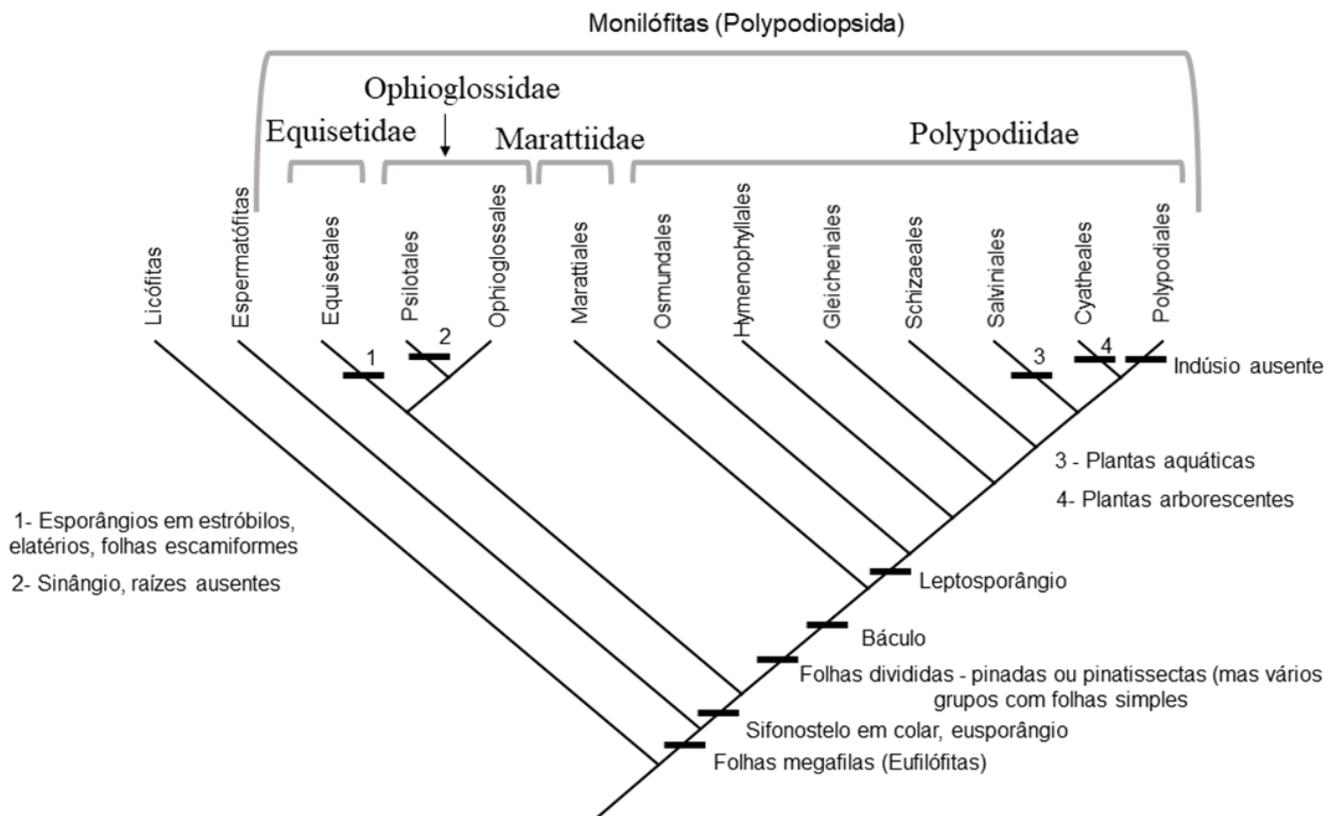


Figura 5 45. Filogenia simplificada das Monilófitas, mostrando as ordens do grupo. Sinapomorfias selecionadas marcadas

EQUISETIDAE

As Equisetidae (ou Equisetopsida) são um linhagem de plantas presentes no registro fóssil desde o Carbonífero (entre 355 e 300 m.a.), representadas por gêneros hoje extintos como as *Calamites*, plantas arborescentes que desenvolviam lenho unifacial (como em *Lepidodendron*, Licófitas), isto é, com a formação de xilema secundário, mas sem a formação de floema secundário, diferente das Lignófitas, com lenho bifacial (formação de xilema e floema secundário). As espécies de *Calamites*

estão entre as principais formadoras dos depósitos de carvão mineral ao redor do mundo. Hoje as Equisetidae são formadas por plantas com porte bem mais baixo, habitantes de locais úmidos ou encharcados, agrupadas na ordem Equisetales, com apenas uma família e um gênero (Figura 5.9).

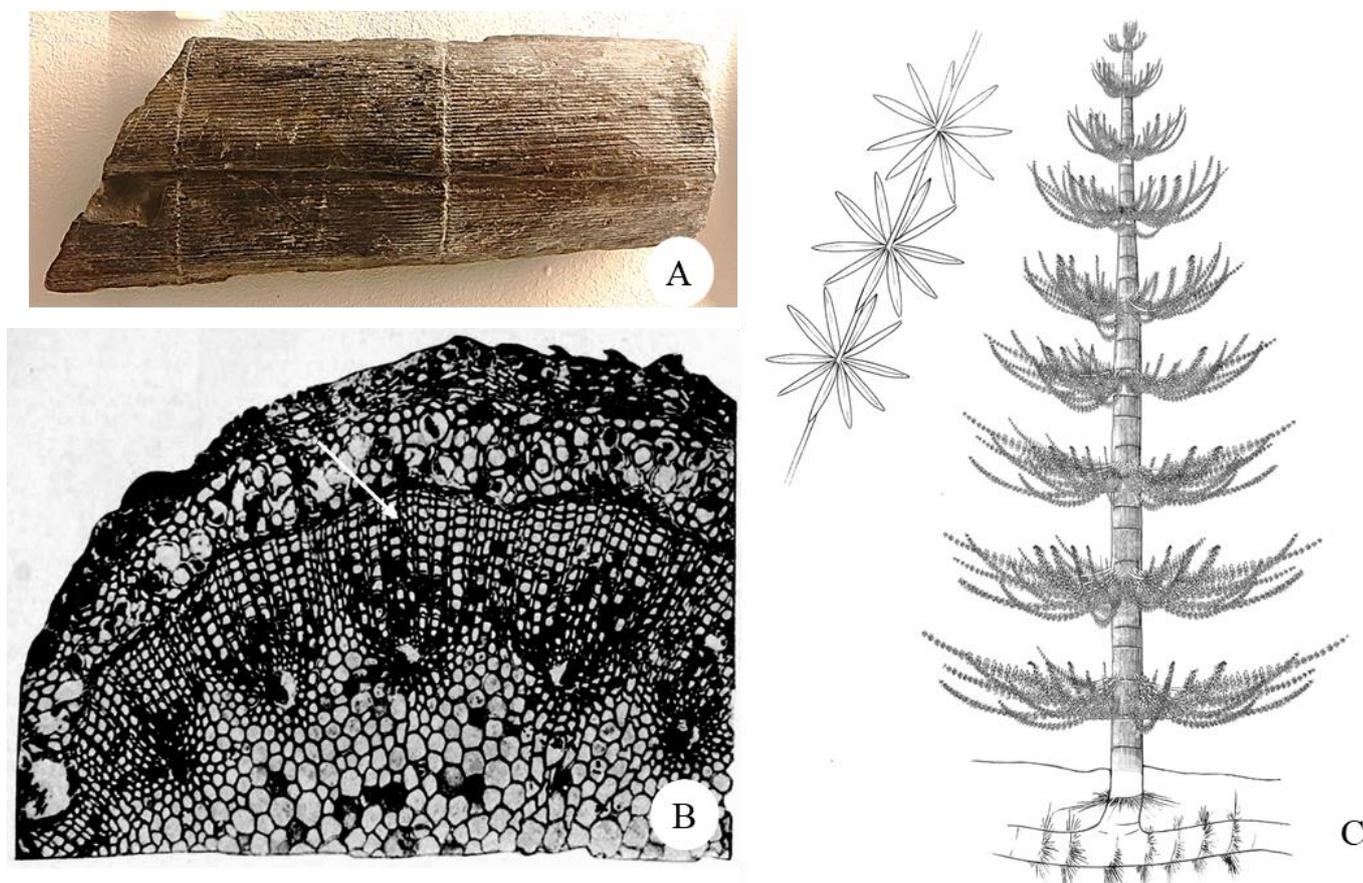


Figura 5.46. Fósseis de *Calamites* (Equisetidae). A. Caule fossilizado. B. caule fossilizado seccionado transversalmente, mostrando xilema secundário, mas sem floema secundário (lenho unifacial). C. Reconstrução artística de *Calamites*.

As Equisetaceae são ervas perenes, geralmente encontradas em locais úmidos ou encharcados, formando aglomerado de indivíduos. O caule é subterrâneo e rizomatoso, o caule aéreo ereto, pouco ou não ramificado, fistuloso (oco) e fotossintetizante, com entrenós bem marcados, a epiderme do caule com inclusões de sílica. As folhas são simples, pequenas, escamiformes, verticiladas, não fotossintetizantes quando maduras, conatas na base em uma bainha com projeções dentiformes. Os esporângios são

homospóricos, do tipo euporângio, dispostos em estróbilos terminais, estes formados por esporangióforos peltados, cada um com 5-10 esporângios. Os esporos portam quatro estruturas em forma de fita (elatérios) higroscópicos, funcionando como molas na dispersão dos esporos quando do dessecamento. Os gametófitos são fotossintéticos e livres, pequenos e hermafroditas



Figura 5. 47. Equisetaceae, *Equisetum*. A. Plantas em ambiente úmido. B. Detalhe do Estróbilo terminal. C. Caule, detalhes das folhas escamiformes (seta). D. Estróbilo seccionado transversalmente mostrando os esporangióforos penteados (um sinalizado com seta). E. Esporos e elatérios.

Equisetaceae é uma família com apenas um gênero, *Equisetum*, com 15 espécies ocorrendo em todo o mundo, mas ausente na Austrália e sudeste da Ásia. No Brasil as espécies do gênero são chamadas de “cavalinhas”, e apenas *Equisetum giganteum* L. é nativo, presente em vários estados brasileiros no domínio da Mata Atlântica e Cerrado, ocorrendo em áreas encharcadas (brejos ou em afloramentos de lençol freático) em

locais abertos e ensolarados. Tendem a formar populações aglomeradas por crescimento dos rizomas fáceis de identificar pelo aspecto do caule, folhas e estróbilos. As cavalinhas são usadas na medicina popular, como chá (caules), principalmente *Equisetum arvense* L., como diurético. Outras espécies são cultivadas como ornamentais.

PSILOTIDAE

As subclasse Psilotidae (ou Psilotopsida) é formada por duas ordens, Psilotaes e Ophioglossales, cada uma com apenas uma família, Psilotaceae e Ophioglossaceae respectivamente. As duas ordens são unidas por sinapomorfias, como a ausência de ramificações e de pelos radiculares. Em Psilotaes, na verdade, não há presença de raízes, as estruturas absorptivas sendo rizoides não vascularizados. Além disso, nas duas ordens os gametófitos são micorrízicos (associados a fungos) e subterrâneos, não fotossintetizantes. As plantas da subclasse são herbáceas, terrícolas ou epífitas. As duas possuem homosporângios e eusporângios, duas características plesiomórficas entre as Monilófitas.

A família Ophioglossaceae possui distribuição cosmopolita, com 4-10 gêneros e 125 espécies – 42 delas do gênero *Botrychium*. No Brasil são quatro gêneros (*Botrypus*, *Cheiroglossa*, *Ophioglossum*, *Sceptridium*) e seis espécies, ocorrendo em todas as regiões e biomas. São plantas herbáceas e terrestres (raro epífitas ou rupícolas), com frondes frequentemente solitárias, a lâmina simples ou dividida, os esporângios se desenvolvendo em segmentos férteis da fronde, fundidos lados a lado formando uma espécie de espiga terminal (ou os esporângios livres e laxos, formando uma estrutura ramificada semelhante a uma panícula).

As Psilotaceae são formadas por dois gêneros - *Psilotum*, pantropical e *Tmesipteris* – na Australásia e ilhas do Pacífico. No Brasil ocorre apenas uma espécie, *Psilotum nudum* (L.) Beauv., uma herbácea terrestre, epífita ou rupícola, com ramos fotossintetizantes e folhas reduzidas, escamiformes, com esporângios reunidos em sinângios triloculares (i.e., formados por três esporângios) na base dos esporofilos dispostos ao longo dos ramos. Como todas as Psilotaceae, *Psilotum* não apresentam raízes verdadeiras, mas rizomas com rizoides absorptivos. A ausência de raízes (e as folhas reduzidas do caule) foram utilizados para considerar as Psilotaceae como possíveis “descendentes

próximos” das extintas *Rhynia*. Entretanto, filogenias atuais construídas com dados moleculares não apoiam esta hipótese, mostrando as Psilotaceae como grupo-irmão das Ophioglossales, ambas inseridas entre as Monifófitas.

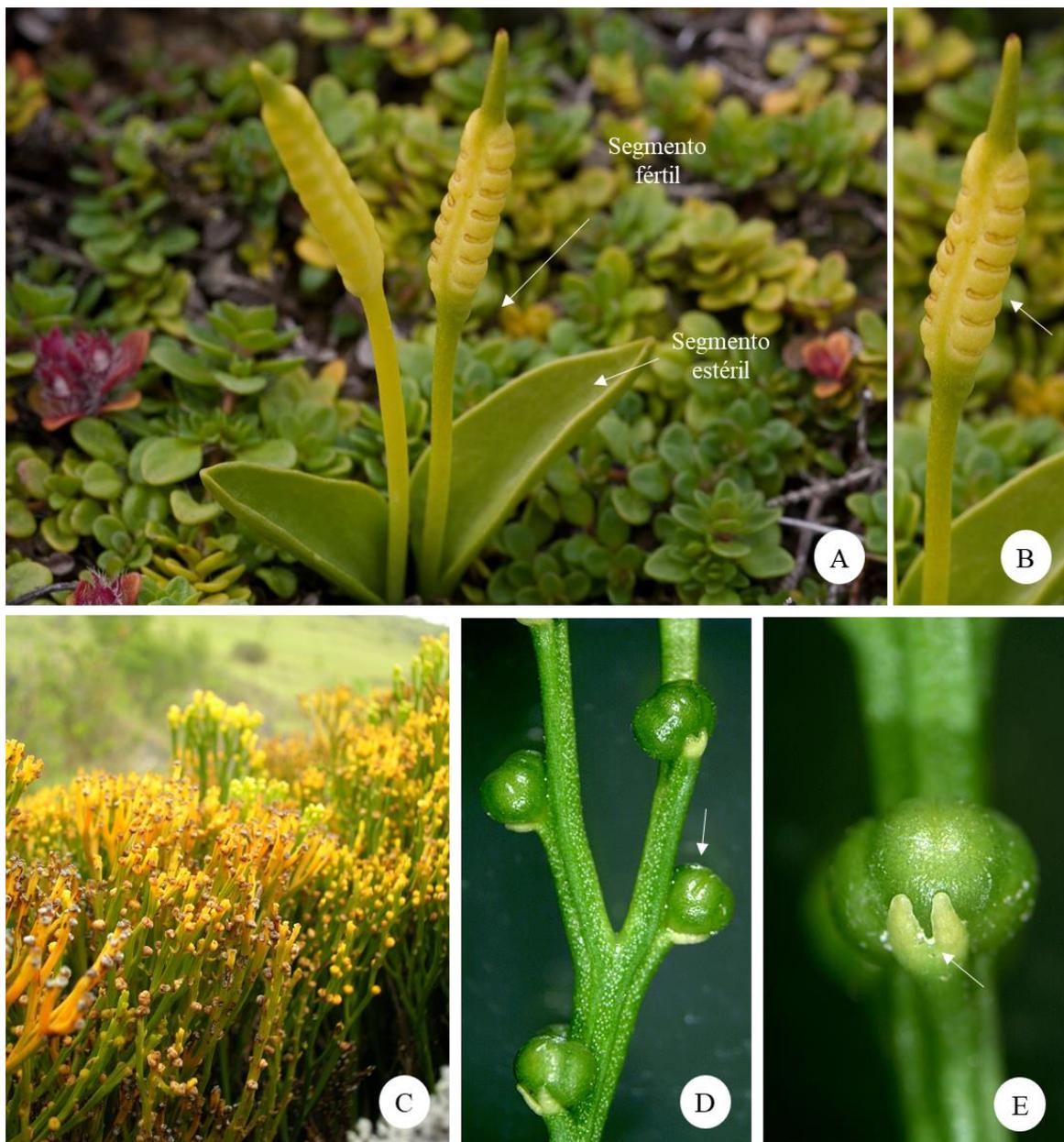


Figura 5. 48. Ophioglossales A-B. *Ophioglossum azoricum* (Ophioglossaceae), indivíduo mostrando folhas com segmento fértil e outro estéril. B. Detalhe da espiga terminal com esporângios, um marcado por seta. Psilotales. C-E. *Psilotum nudum* (Psilotaceae). C. População. D. Detalhe dos ramos mostrando sinângios (um marcado com seta. E. Enação (seta) abaixo de um sinângio.

MARATTTIOPSISIDAE

As Marattiopsidae são formadas por uma ordem (Marattiales) e família (Marattiaceae), com seis gêneros e cerca de 110 espécies, ocorrendo nos trópicos de todo o mundo. No Brasil ocorrem três gêneros (*Danaea*, *Eupodium* e *Marattia*) e 14 espécies, 12 delas do gênero *Danaea*. São plantas similares às da subclasse Polypodiidae (Samambaias Leptosporangiadas), por possuírem folhas (frondes) pinadas ou bipinadas grandes com prefoliação circinada (isto é formando báculo), dispostas em forma de coroa originadas diretamente de um rizoma, além de apresentarem os esporângios localizados na face abaxial das lâminas das frondes. Diferentemente das Polypodiidae, entretanto, as Marattiaceae portam eusporângios, que podem estar fusionados em sinângios. No Brasil, as espécies de grupo são encontradas nos Domínios da Amazônia e Mata Atlântica, no subosque de áreas florestadas.



Figura 5.49. Marattiales, Marattiaceae. A. *Marattia salicina*. B-C. *Marattia fraxinea*. B. Báculo. C. Detalhes dos euesporângios na face abaxial das folhas.

POLYPODIIDAE

A subclasse Polypodiidae (ou classe Polypodiopsida onde ainda Filipsida, Filicales ou Leptosporangiatae, as Samambaias Leptosporangiadas) é a maior dos grupos de Monilófitas, com cerca de 10.313 espécies (cf. Christenhurz & Byng 2016), o que corresponde a aproximadamente 98% da diversidade conhecida para o grupo. As plantas deste grupo englobam as samambaias (ou fetos) “verdadeiras”, e abrangem grupos familiares, popularmente conhecidas como samambaias (vários gêneros), as avencas (*Adiantum* spp.), as rendas-portuguesas (*Davallia* spp.), as samambaias (Cyatheaceae), os chifres-de-veado (*Platyserium* spp.) e o xaxim (*Dicksonia*). Dentro do grupo podem ser encontradas plantas terrícolas, rupícolas, epífitas, hemiepífitas, lianas (como *Lygodium volubile*- Lygodiaceae), plantas aquáticas (*Salvinia* spp., *Azolla* spp, ambas Salviniaceae) ou ainda plantas arborescentes (as samambaias, Cyatheaceae e xaxins, Dicksoniaceae).

Fósseis atribuídos ao grupo das Samambaias Leptosporangiadas incluem *Calamophyton*, uma espécie arborescente ramificada com até 4 m de altura, datada do Devoniano Médio – 397-385 m.a. (Giesen & Berry 2013). Fósseis descobertos em 2007 na China do gênero *Wattieza*, do Devoniano Médio (cerca de 385 m.a.) pertencentes ao grupo das Cladoxylopsidas, próximas das linhagens das samambaias e cavalinhas atuais, com oito metros de altura e aspecto semelhante às samambaias parecem ser as árvores mais antigas já registradas. Fósseis deste mesmo gênero são também encontrados nos EUA (*Eospermatopteris* ou *Wattieza*, ver Stein et al. 2007). Outros fósseis atribuídos às Cladoxylopsidas são *Eospermatopteris* (Stein et al. 2007) e *Xinicaulis lignescens*, também do Devoniano (cerca de 374 m.a.), com caules de ca. de 70 cm de diâmetro e crescimento secundário realizado por feixes individuais de xilema (Xu et al. 2017) semelhante às palmeiras. As espécies atuais de Polypodiidae não apresentam crescimento secundário, nem mesmo as espécies arborescentes como as Cyatheaceae e Dicksoniaceae. Morris et al. (2018) estimam que o clado com os grupos vivos possui uma idade de 411-385 m.a. (Devoniano).

As Samambaias Leptosporangiadas são geralmente plantas com rizomas, que podem se desenvolver ao nível do solo ou enterrados, ou ainda fixando as plantas em rochas (plantas rupícolas ou saxícolas) ou em outras plantas, principalmente árvores (plantas epífitas). Os rizomas são recobertos por tricomas ou ainda por escamas – estruturas achatadas, escuras (geralmente castanhas), parecidas com pequenas folhas,

cujo formato, anatomia celular e densidade são importantes na taxonomia e identificação dos grupos. Além de ocorrerem nos rizomas, as escamas ocorrem comumente nas folhas – geralmente no pecíolo e nos caules aéreos.

As folhas das Samambaias Leptosporangiadas são denominadas comumente de “frondes”, sendo geralmente pecioladas (o pecíolo chamado muitas vezes de “estipe”), mas os termos folhas e pecíolo serão usados aqui. Apesar de existirem folhas com a lâmina inteira, o mais comum no grupo é a presença de folhas divididas e pinadas, com os segmentos atingindo ou quase atingindo a nervura central. Cada segmento das folhas divididas é chamado de pina, e em caso de folhas com mais de uma ordem de divisão, termos como “pina de 1ª ordem” ou “pina de 2ª ordem” ou ordens superiores podem ser aplicados (no caso de frondes bipinadas ou tripinadas, ver Figura 5.12). O termo “pínula” (ou segmento) é aplicado à pina de maior ordem (ou seja, às menores divisões) de uma fronde. Também ocorrem folhas com outras formas de divisão, como as digitadas.



Figura 5.50. Características das samambaias leptosporangiadas. A. Folhas simples, B. Folhas Pinadas. C. Folhas bipinadas. D. Báculo. E. Rizoma (seta) recoberto por escamas. E. Pecíolo com escamas, uma marcada com seta. G. Detalhes das escamas removidas.

As folhas nas Polypodiidae, assim como as Marattiidae, possuem a prefoliação circinada, formando o báculo (Figura 5.12) que se desenrola no seu desenvolvimento. A presença de báculo parece ser uma novidade evolutiva compartilhada entre as Marattiidae e as Polypodiidae, dado que as duas linhagens aparecem como irmãs nas filogenias mais atuais. A nervação das Polypodiidae são de dois tipos básicos: uma aberta (ou livre), onde as nervuras que partem da nervura central da fronde ou de uma pina não se juntam e a outra a reticulada (ou anastomosada), com as nervuras secundárias se juntando formando uma trama reticulada. Neste caso, os espaços formados entre as nervuras são chamados de aréolas, estas muitas vezes bastante evidentes.

Quanto a aspectos reprodutivos, as Polypodiidae possuem como uma de suas sinapomorfias a presença de esporângios leptosporangiados (Figuras 5.6 e 5.13) derivados de apenas uma célula inicial da epiderme (geralmente foliar), e parede formada por apenas uma camada de células, que contrastam com as linhagens anteriores de Monilófitas, com eusporângios (ver definição acima). A posse destes esporângios também explica um dos nomes atribuídos para este táxon - Leptosporangiadas.. Entretanto, nas Osmundales (com a família única Osmundaceae) os esporângios, apesar de apresentarem apenas uma camada de células nas suas paredes e possuírem ânulo (ver abaixo) não se desenvolvem a partir de uma única célula inicial. Como as Osmundales são o grupo-irmão de todas as outras Leptosporangiadas, a posse de esporângios derivados de apenas uma célula inicial parece ser uma novidade evolutiva que se se fixou depois do surgimento da linhagem das Leptosporangiadas

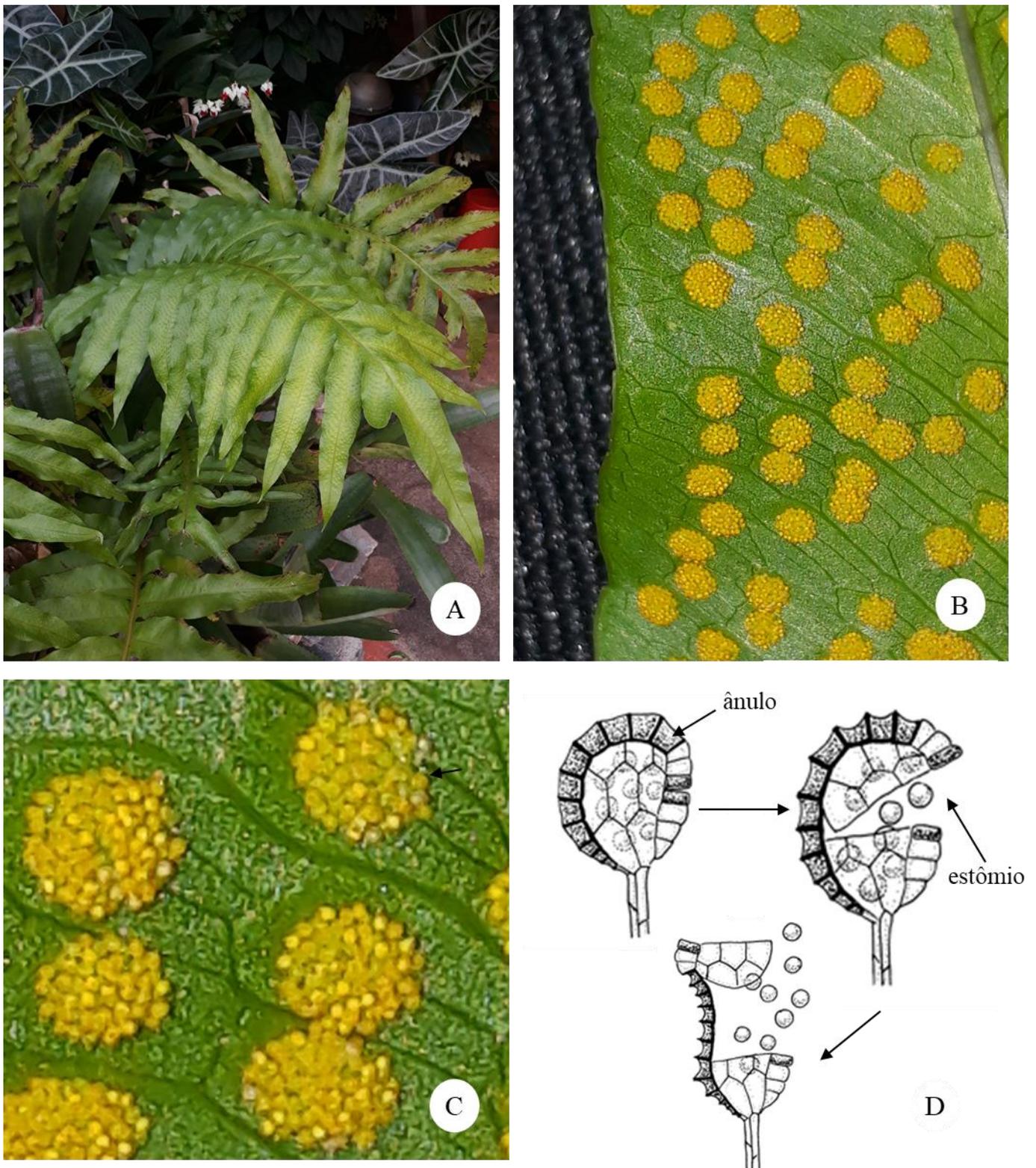


Figura 5. 51. Características das samambaias leptosporangiadas. A-C. *Polypodium* sp. (Polypodiaceae). A. Planta. B. Detalhe dos soros na face abaxial da folha. C. Soros em detalhes, cada pequena bolinha em cada soro é um esporângio. D. Esquemas de um leptosporângio, mostrando mecanismo de abertura e liberação dos esporos.

Os esporângios das Polypodiidae possuem estruturas que facilitam dispersão dos esporos, como uma camada diferencial de células que formam um anel (o ânulo) que, por dessecação, força o rompimento da fina parede do esporângio, liberando os esporos no ambiente por uma fenda – o opérculo. Os esporângios, por sua vez, são agrupados em conjuntos chamados de soros, localizados na parte abaxial das folhas (ou frondes) ou mais raramente em suas margens. Os soros podem ser desde circulares até lineares (como em *Blechnum*, Blechnaceae), podendo estar protegidos ou não por uma camada estéril chamada indúcio – este podendo ser circular, reniforme ou apresentar outro formato. A posição dos soros nas folhas (frondes), seu formato e a presença/ausência do indúcio (Figura 5.14) e seu formato possui grande valor na taxonomia e na identificação das famílias e gêneros do grupo.

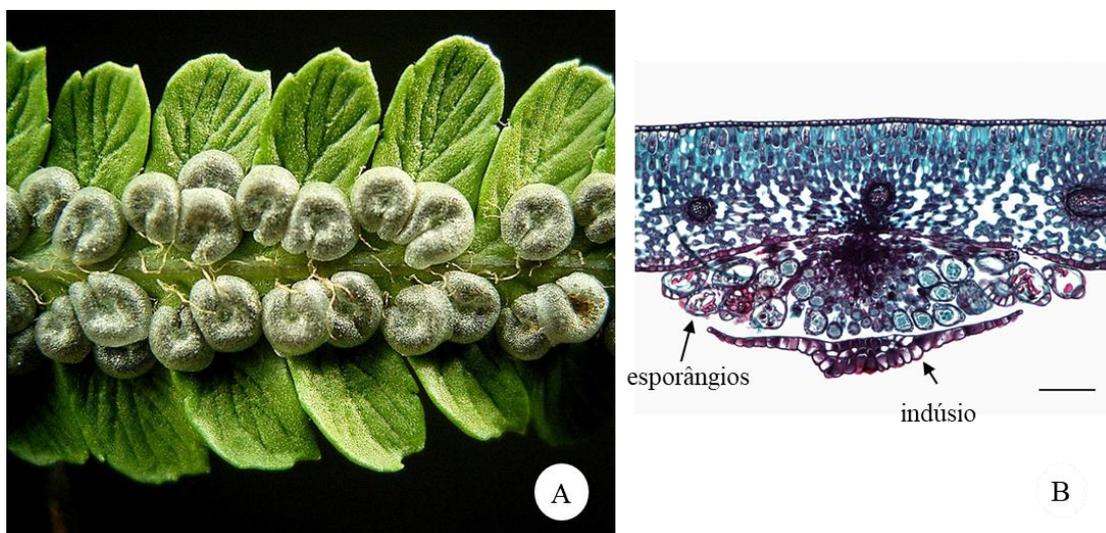


Figura 5.52. A. Face adaxial de pínula de *Dryopteris filix-mas* (Dryopteridaceae) mostrando indúsios reniformes protegendo os soros. B. Corte longitudinal de um soro com indúcio de uma samambaia mostrando indúcio protegendo os soros com esporângios.

Os gametófitos das Samambaias Leptosporangiadas apresentam vida livre, são fotossintetizantes e pouco duradouros, se desenvolvendo na superfície do substrato, com rizoides que absorvem água e micronutrientes dissolvidos no solo. Com exceção da ordem Salviniales, os gametófitos são bissexuados, desenvolvendo anterídios (gametângios masculinos) e arquegônios (gametângios femininos). Os anterídios

(gametas masculinos), como todas Monilófitas, são multiflagelados, e se deslocam pelo ambiente úmido pelo movimento dos flagelos até alcançar o arquegônio e ocorrer a fecundação da oosfera (gameta feminino), com a formação do zigoto e subsequente desenvolvimento deste em um esporófito, inicialmente dependente do gametófito, mas logo desenvolvendo raízes e tornando-se independente enquanto o gametófito morre.

São reconhecidas sete ordens e 33 famílias de Samambaias Leptosporangiadas, quase todas elas com representantes no Brasil. Serão destacadas algumas ordens e famílias importantes para a flora brasileira e/ou mais familiares e comumente visualizadas no campo ou em aulas.

Salviniales

A ordem Salviniales é formada por duas famílias, Salviniaceae e Marsileaceae, sendo ervas habitantes de ambientes aquáticos, com raízes fixas ao substrato ou plantas flutuantes. Ambas são diferentes das demais Samambaias Leptosporangiadas por possuírem esporos heterospóricos, com a produção de micrósporos em microsporângios (esporângios masculinos) e megásporos em megasporângios (esporângios femininos). Os dois tipos de esporângios são contidos dentro de esporocarpos, os quais protegem os esporângios de dessecação e aumentam a proteção mecânica. Os megásporos se desenvolvem parcialmente dentro dos megasporângios, em um processo de endosporia semelhante ao encontrado entre as Isoetopsida (Licófitas). Este é mais um caso de heterosporia acompanhada de endosporia, processo também encontrado na linhagem das plantas com sementes.

Marsileaceae, é formada por três gêneros (*Marsilea*, *Pilularia* e *Regnelidium*), e 61 espécies, ocorrendo em áreas tropicais e temperadas de todo o mundo. No Brasil ocorrem os três gêneros, com sete espécies, (cinco delas de *Marsilea*), ocorrendo em vários estados e diferentes formações vegetacionais, em áreas alagadas ou brejosas. As frondes podem ser simples ou 4-divididas em forma de cruz, lembrando um trevo, como no gênero *Marsilea*, com espécies cultivadas sob este nome. Espécies de *Marsilea* podem ter folhas submersas, flutuantes ou emergentes, dependendo da espécie.

As Salviniaceae são ervas aquáticas com o caule aerenquimatoso e folhas flutuantes, simples, dimórficas, aerenquimatosas, em *Azolla* dísticas e bilobadas, as folhas em *Salvinia* folhas em conjuntos de 3, duas flutuantes e uma submersa, esta finamente dividida e semelhante a uma raiz, as flutuantes arredondadas a oblongas, com

tricomas hidrofóbicos na face adaxial. Os esporângios são reunidos em esporocarpos globosos, localizados em frondes modificadas. Os esporângios são diferentes (heterospóricos), e endospóricos (gametófitos se desenvolvendo dentro dos esporângios). Os microsporângios são muitos por esporocarpo, os micrósporos formando microgametófitos (gametófitos masculinos) internos, cada um com anterídios (gametângios). Há um megasporângio por esporocarpo, com megásporos internos e os megagametófitos (gametófito feminino) com vários arquegônios exsertos. As Salviniaceae são representadas por dois gêneros – *Azolla* e *Salvinia*, com 21 espécies. No Brasil ocorrem os dois gêneros, com dez espécies. São plantas aquáticas flutuantes, ocorrendo em todo o Brasil, em áreas brejosas ou alagadas a pleno sol. Espécies dos dois gêneros são usadas em tanques e aquários como plantas ornamentais. Entretanto, elas podem se tornar infestantes em áreas de lagos e represas, dada a sua rápida reprodução vegetativa. As folhas de espécies de *Azolla* possuem cavidades contendo colônias de *Nostoc azollae*, uma cianobactéria fixadora de nitrogênio atmosférico. A cultura de arroz, feita em solos encharcados, utiliza o cultivo consorciado com *Azolla*, que nitrifica o solo e age como aceleradora da decomposição da palhada do arroz, promovendo o melhoramento do solo para o cultivo subsequente.



Figura 53. Salviniales. Salvinaceae: A-D, F. . *Salvinia*. A e B. Detalhes das plantas flutuantes. C. Seta mostrando tricomas hidrofóbicos na face adaxial. D. C. Esporocarpos submersos (seta). F. *Azolla*, população em superfície de tanque com água. Marsileaceae. E. *Marsilea minuta*.

Cyatheales

As Cyatheales são formadas por oito famílias com mais de 700 espécies, a grande maioria (645) pertencente a Cyatheaceae. A ordem é caracterizada por possuir representantes rizomatosos ou com o caule aéreo bem desenvolvido e ereto. As frondes são amplas e bastante divididas, concentradas no ápice dos caules, estes não divididos, com soros localizados nas margens ou na face abaxial das pinas, com ou sem indúcio. Os esporos são homospóricos, se desenvolvendo em gametófitos cordiformes fotossintetizantes de vida independente.

Entre as Cyatheales são encontradas as samambaias (família Cyatheaceae, destacada abaixo). Também deve ser destacada no Brasil as Dicksoniaceae, em especial o xaxim, *Dicksonia sellowiana* Hook., espécie de samambaia arborescente de crescimento lento nativa da Floresta Ombrófila Densa no Domínio da Mata Atlântica das Regiões Sul e Sudeste. Esta espécie está em risco de extinção pela intensa exploração, no passado, para extração do seu caule fibroso, usado no cultivo de orquídeas e outras epífitas. Hoje a espécie encontra-se protegida por leis ambientais brasileiras e sua extração e comércio são proibidos.

As Cyatheaceae são a principal família da ordem, sendo plantas terrestres, arborescentes, rizomatosas ou epífitas, com caule aéreo, quando bem desenvolvido, ereto e não ramificado podendo atingir alguns metros de altura (mas com crescimento secundário ausente), recoberto por escamas, tricomas e pecíolos persistentes de folhas velhas. As folhas são usualmente grandes (algumas com metros de comprimento), monomórficas (férteis e estéreis iguais), com o pecíolo bem desenvolvido, a lâmina 1-3-pinada (raro lâmina simples), recoberta na base por escamas, com venação livre, simples ou bifurcada, raro reticulada. Os esporângios são homosporados, reunidos em soros circulares presentes na face abaxial das pinas, geralmente sobre o término das nervuras, indúcio ausente ou, quando presente, orbicular, cupular, bivalvado ou globoso, envolvendo completamente o esporângio. Os gametófitos são de vida livre, fotossintetizantes e cordiformes.

As Cyatheaceae são formadas por quatro gêneros – *Alsophila*, *Cyathea*, *Hymenophyllopsis* e *Sphaeropteris* e 645 espécies, presentes nas regiões tropicais do mundo, geralmente associadas a áreas de florestas montanas ou de planalto, em áreas nebulares. *Alsophila* chega a atingir regiões sub-antárticas. No Brasil ocorrem 46

espécies, registradas em quase todo o território; 39 das quais pertencentes ao gênero *Cyathea*. As Cyatheaceae são plantas na maioria arborescentes, com poucas espécies de epífitas. As plantas arborescentes, como dos gêneros *Alsophila* e *Cyathea*, são popularmente chamadas de samambaias (samambaia + açu – grande, em tupi-guarani), sendo plantas de crescimento lento. As plantas geralmente fazem parte do subosque das florestas. Algumas espécies são cultivadas como ornamentais, pela beleza de seu porte, mas, em sua maior parte, são extraídas diretamente da natureza, ameaçando a sobrevivência das populações naturais.



Figura 54. Cyatheales. Dicksoniaceae. A. *Dicksonia sellowiana*, o xaxim. Cyatheaceae. B. *Cyathea delgadii*, samabaiçu, folha bipinada.

Polypodiales

A ordem Polypodiales é composta por 15-25 famílias, com 7.000-7.200 espécies, presentes no mundo todo, sendo a maior ordem dentre as Monilófitas. As

plantas da ordem são geralmente ervas rizomatosas, terrícolas, epífitas ou rupícolas, com frondes divididas ou simples. Os soros podem estar localizados nas margens das frondes ou na face adaxial, sendo circulares, lineares ou de outros formatos, o indúcio ausente ou presente. Os esporângios são pedunculados, o pedúnculo formado por 1 a 3 células, com o ânulo verticalmente orientado, interrompido pelo opérculo e pelo pedúnculo. O gametófito é sempre fotossintetizante, em geral cordiforme, se desenvolvendo na superfície do substrato.

Destacam-se abaixo as famílias Aspleniaceae, Blechnaceae, Dryopteridaceae, Polypodiaceae e Pteridaceae. Outros grupos que são familiares incluem Lomariopsidaceae, com 13 espécies distribuídas em três gêneros - *Cyclopeltis*, *Lomariopsis* e *Nephrolepis*, este último com *N. pectinata* (Willd.) Schott, espécie rizomatosa com folhas pinadas e indúcio reniforme (característico do gênero – *nephron* – rim em grego), nativa mas também comumente cultivada por sua rusticidade - outras espécies do mesmo gênero são cultivadas como pendentes, chamadas de “samambaias-paulistas”; as Davalliaceae, sem representantes nativos no Brasil, mas com uma espécie - *Davallia fejeensis* Hook - nativa das Ilhas Fiji e Austrália, que são plantas rizomatosas com folhas finamente divididas, chamadas de renda-portuguesa; e as Lygodiaceae, com o gênero *Lygodium* (25-40 espécies), com duas espécies no Brasil (*L. venustum* Sw. e *L. volubile* Sw.) ambas espécies de lianas encontradas em áreas de florestas, com as frondes de crescimento indeterminado com a raque volúvel, simulando um caule.

As **Aspleniaceae** são herbáceas rizomatosas, terrestres, epífitas ou rupícolas, rizomas prostrados, trepadores ou (sub)erectos, com folhas monomórficas (estéreis e férteis iguais), a lâmina simples ou partida (nesse caso pinada), venação usualmente livre, pinada ou bifurcada, raro anastomosada. Os esporângios são homosporados, arredondados, dispostos em linhas acompanhando a venação secundária na face abaxial da fronde, protegidos por indúcio linear. As Aspleniaceae são formadas por dois gêneros, *Asplenium* e *Hymenasplenium*, com cerca de 730 espécies (700 do gênero *Asplenium*), distribuídas em locais temperados e tropicais do mundo todo, mas mais especiosas em áreas de matas tropicais. No Brasil ocorrem os dois gêneros, com 78 espécies, presentes em todo o território, mas mais comuns como epífitas de áreas florestadas, as plantas da família identificadas pela presença de esporângios dispostos em linhas acompanhando a nervação secundária na face abaxial da fronde. Espécies de *Asplenium* também são cultivadas como ornamentais.

As **Blechnaceae** são plantas herbáceas terrícolas, rupícolas, trepadeiras ou hemiepífitas, com o rizoma reptante ou trepador, em algumas espécies caulescente, neste caso ereto, curto ou mais desenvolvido (plantas arborescentes), arborescente, rizomas ou caules aéreos recobertos por escamas. As folhas são monomorfas ou dimorfas (as férteis diferentes das estéreis), com o pecíolo atenuado, as lâminas simples ou bipinadas, com a nervação simples ou parcialmente anastomosada. Os esporângios são globosos, homosporados, reunidos em soros lineares adjacentes à nervura central ou paralelos às margens da lâmina foliar com o indúcio linear

As Blechnaceae são formada por cerca de 250 espécies, distribuída em nove a 24 gêneros, dependendo da delimitação, presentes em quase todo o mundo – cerca de 200 espécies são do gênero *Blechnum*. No Brasil estão presentes dez gêneros e 32 espécies, ocorrendo em quase todo o território nacional, com o maior gênero sendo *Blechnum*, com 13 espécies. Apesar de tratada como família, Blechnaceae Christenhursz & Chase (2014) incluíram as Blechnaceae (como subfamília Blechnoideae) em Aspleniaceae. As espécies da família podem ser identificadas pelos esporângios reunidos em soros lineares estes geralmente acompanhando a nervura central ou as margens (ou próximo das margens). No Brasil são comuns em áreas florestadas da Mata Atlântica – mais da metade das espécies da família estão neste Domínio- especialmente do gênero *Blechnum*.



Figura 5. 55. Polypodiales. Aspleniaceae. A. *Asplenium nidus*. B. *Asplenium hemionitis*, notas os soros em linhas protegidos por indúcio linear. Blechnaceae, *Blechnum brasiliense*: C-E. Aspecto da planta. D. População em subosque. E. Face abaxial da folha, notar soros lineares acompanhando as nervuras centrais da folha e das pinas.



Figura 5.56. Polypodiales. Davalliaceae. A. *Davallia*, folha bipinada. B-C. Lomariopsidaceae. B. *Nephrolepis pectinata*. C. *Nephrolepis* sp. – soros com indúcio reniforme. Lygodiaceae, *Lygodium volubile*: D. Folha composta com pinas. E. Folha fértil com soros marginais.

As **Dryopteridaceae** são plantas herbáceas terrestres, rupícolas, saxícolas ou epífitas com o rizoma reptante ou trepador, ou caule ereto, pouco acima do solo, rizoma e/ou caule aéreo recoberto por escamas. As folhas são monomorfas ou diformas, pecioladas, com o pecíolo escamoso na base, as escamas persistentes ou não, com lâmina simples, pinada ou mais decompostas, as nervuras livres, não divididas ou bifurcadas ou anastomosadas. Os esporângios são homospóricos, reunidos em soros orbiculares, mais raramente oblongos ou lineares (geralmente próximo à margem da lâmina) com ou sem indúcio, o indúcio quando presente reniforme ou orbicular e peltado. As Dryopteridaceae são representadas por 26 gêneros e 2115 espécies, presentes em regiões tropicais e temperadas de todo o mundo. Os gêneros *Elaphoglossum* (600 espécies), *Polytrichum* (500) e *Dryopteris* (400) concentram a grande maioria das espécies. No Brasil são 15 gêneros e 197 espécies, presentes em todo o território nacional; 97 destas espécies pertencem ao gênero *Elaphoglossum*. Várias espécies da família são cultivadas como ornamentais, dos gêneros *Ctenitis*, *Dryopteris*, *Polystichum* e *Rumohra* (Figura 5.19)

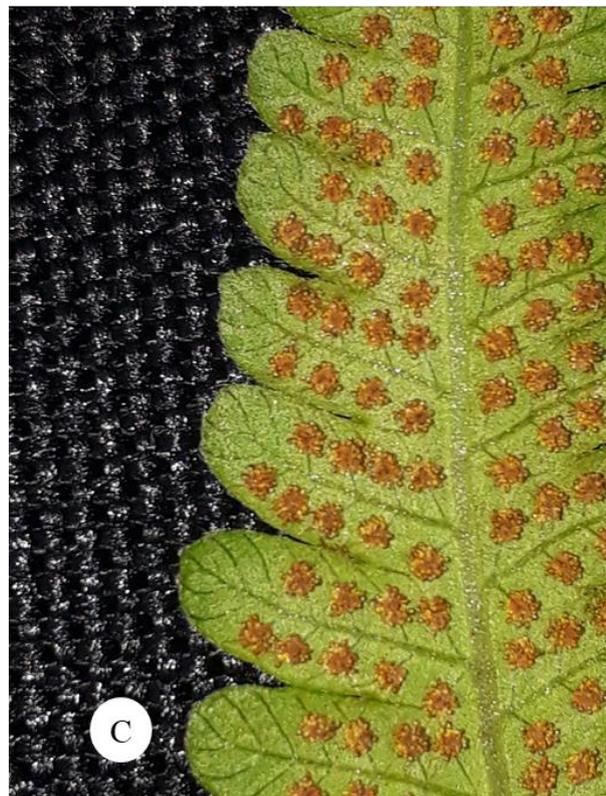


Figura 5. 57. Polypodiales. Dryopteridaceae. *Ctenitis* sp. A. Folha. B. Pina destacada, mostrando soros. C. Detalhe dos soros.

As **Pteridaceae** são plantas herbáceas terrestres, epífitas ou rupícolas, ou plantas aquáticas flutuantes (*Ceratopteris*); rizoma longo, reptante ou curto e ascendente, recoberto por escamas ou tricomas. As folhas são monomórficas, pecioladas, com a lâmina simples, inteira a profundamente lobada, pinada ou mais decompostas, com as nervuras livres ou anastomosadas. Os esporângios são homosporados, reunidos em soros sem indúcio, em alguns grupos com soros dispostos na margem das frondes protegidos por dobras reflexas da lâmina da fronde, formando um indúcio falso (e.g. *Adiantum*), ou soros inframarginais em linhas acompanhando as nervuras na face abaxial (e.g. *Dorypteris*) intramarginais

As Pteridaceae são representadas por 53 gêneros e 1210 espécies, presentes em todo o mundo, mas mais representativas em áreas tropicais e/ou regiões desérticas/áridas. No Brasil ocorrem 23 gêneros e 198 espécies, ocorrendo em todos os estados brasileiros. Plantas do gênero *Cheilanthes* e outros próximos (um grupo de cerca de 400 espécies) são bem adaptados à regiões áridas ou desérticas (Grusz et al. 2014). Muitas Pteridaceae são cultivadas como ornamentais, com destaque para as avencas (*Adiantum* spp.), *Pteris*, como *P. cretica* (samambaia-prata). Espécies de *Dorypteris*, com folhas 5-lobadas e soros em linhas acompanhando as nervuras na face abaxial são comumente encontradas em vegetação sobre afloramentos rochosos.

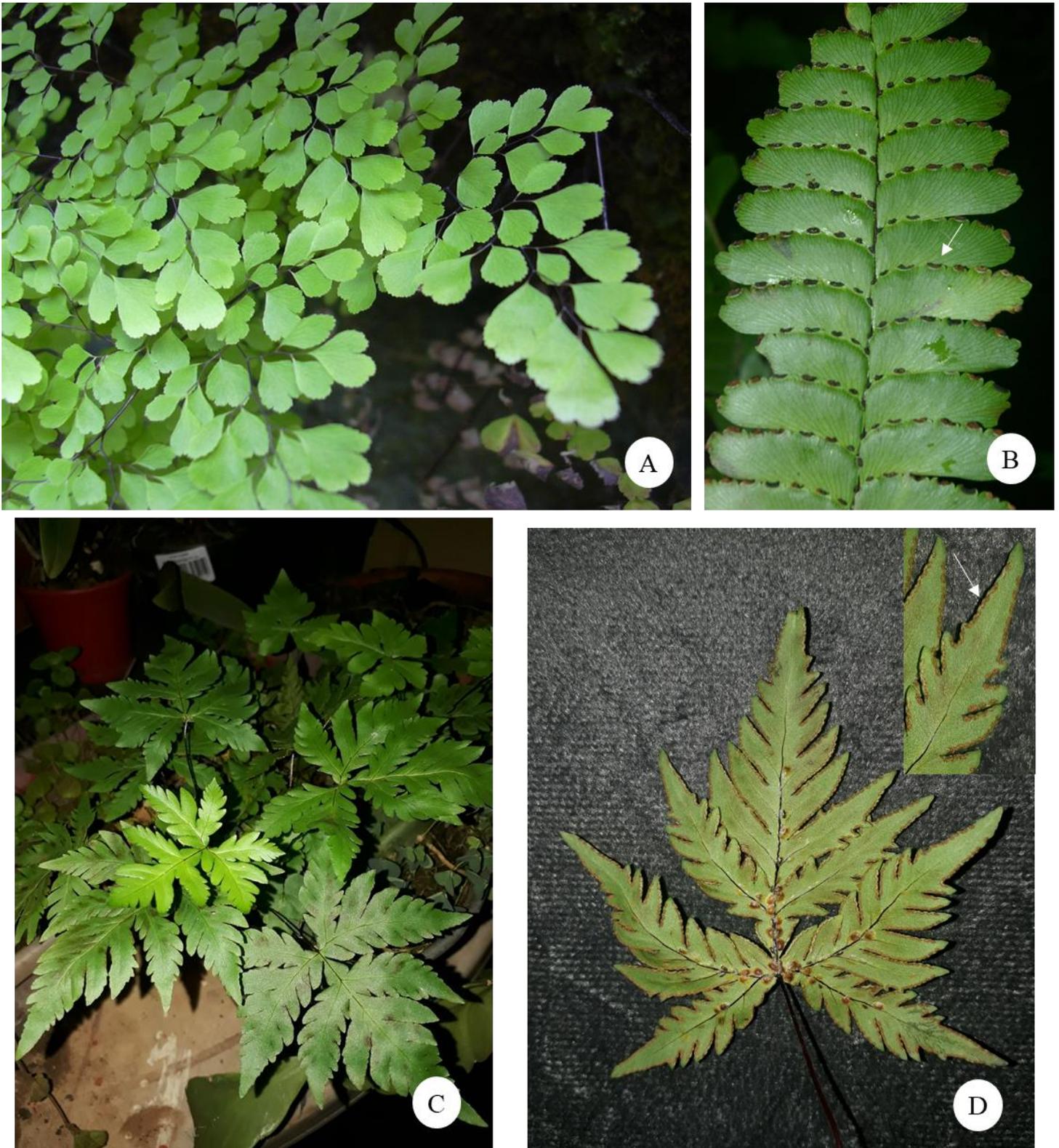


Figura 5.58. Polydiales. Pteridaceae. A. *Adiantum* sp, avenca. Folha estéril. B. Folha fértil de outra espécie do gênero, mostrando os soros marginais. *Doryopteris pedata*. C. Folhas. D. Detalhe dos soros marginais na face abaxial da folha.

As **Polypodiaceae** (Figuras 5.21 e 5.22) são herbáceas epífitas, hemiepífitas, rupícolas ou terrícolas; rizomas curtos ou longos e reptantes ou trepadores ou pouco ascendentes, recobertos por escamas. As frondes são monomórficas ou dimórficas (frondes estéreis diferentes das férteis, em *Platynerium* ocorrência de folhas coletoras envolvendo o caule na base) simples, neste caso com a lâmina inteira, lobada (e.g. *Platynerium*) até pinatífida, ou frondes 1-pinadas, raro mais decompostas. As lâminas foliares são glabras ou tricomatosas ou com escamas, o pecíolo articulado com o caule formando filopódios, em muitas espécies parte do pecíolo das folhas caídas persistentes no rizoma, com nervação anastomosada ou livre, reticulada ou livre. Os esporângios são homosporados, globosos, reunidos em soros arredondados a alongados, dispostos na face abaxial da lâmina, ao longo de uma nervura ou na sua extremidade, ou ainda na junção de duas nervuras, ou ainda formando uma área de esporângios próximo à margem da lâmina (e.g. *Platynerium*), com o pedicelo dos esporângios formados por 1-2(3) fileiras de células, o ânulo vertical, interrompido pelo pedicelo.

As Polypodiaceae é um dos grupos diversos em número de espécies das Monilófitas, com 60 gêneros e 1650 espécies, presentes em áreas tropicais e temperadas de todo o mundo. Zotz (2013) calcula que cerca de 87% das espécies da família são epífitas. O grupo pode ter sido originado nas Américas e colonizado outros continentes via dispersão pelo Atlântico, com grande diversificação na América do Sul relacionada com a elevação dos Andes (Kreier et al. 2008; Sundue et al. 2015, epífitas em geral). Grande parte das espécies de epífitas (cerca de 600) pertencem a espécies do gênero *Grammitis*, com plantas epífitas de pequeno porte e folhas simples, frequentemente tratadas como uma família a parte (Grammitidaceae). No Brasil são encontrados 20 gêneros e 172 espécies, cerca de metade das espécies ocorrendo em áreas florestadas no Domínio da Mata Atlântica.

As Polypodiaceae podem ser identificadas por serem geralmente plantas epífitas ou rupícolas, com soros arredondados sem indúcio. No Brasil destacam-se espécies do gênero *Microgramma*, epífitas com caule trepador e folhas simples com a nervação areolada evidente e *Pleopeltis*, também epífitas, mas de pequeno porte, com as folhas profundamente lobadas murchando em períodos secos mas que logo retornam à forma original depois de períodos chuvosos (Figura 5.22). Muitas Polypodiaceae são cultivadas, com destaque para espécies do gênero *Polypodium* e para os chifres-de-veado (*Platynerium* spp.), originárias da África, com dois tipos de folhas: as “normais” fotossintéticas - com lâmina expandida e lobada para o ápice e esporângios dispostos

em uma área contínua próximo ao ápice dos lobos na face abaxial-, e folhas orbiculares na base envolvendo o caule, persistentes depois de secas e que servem de área de coleta de humus e detritos.



Figura 5. 59. Polypodiales. Polypodiaceae. *Polypodium*. A – Folhas. B. Rizoma reptante, setas mostrando as cicatrizes das folhas (filopódios). C. Soros. *Platycerium* sp, um dos chifres-de-veado. D. Folhas, notar as folhas coletoras de detritos (secas) atrás das folhas verdes. E. Face abaxial de uma folha fértil, mostrando regiões compactas de esporângios.

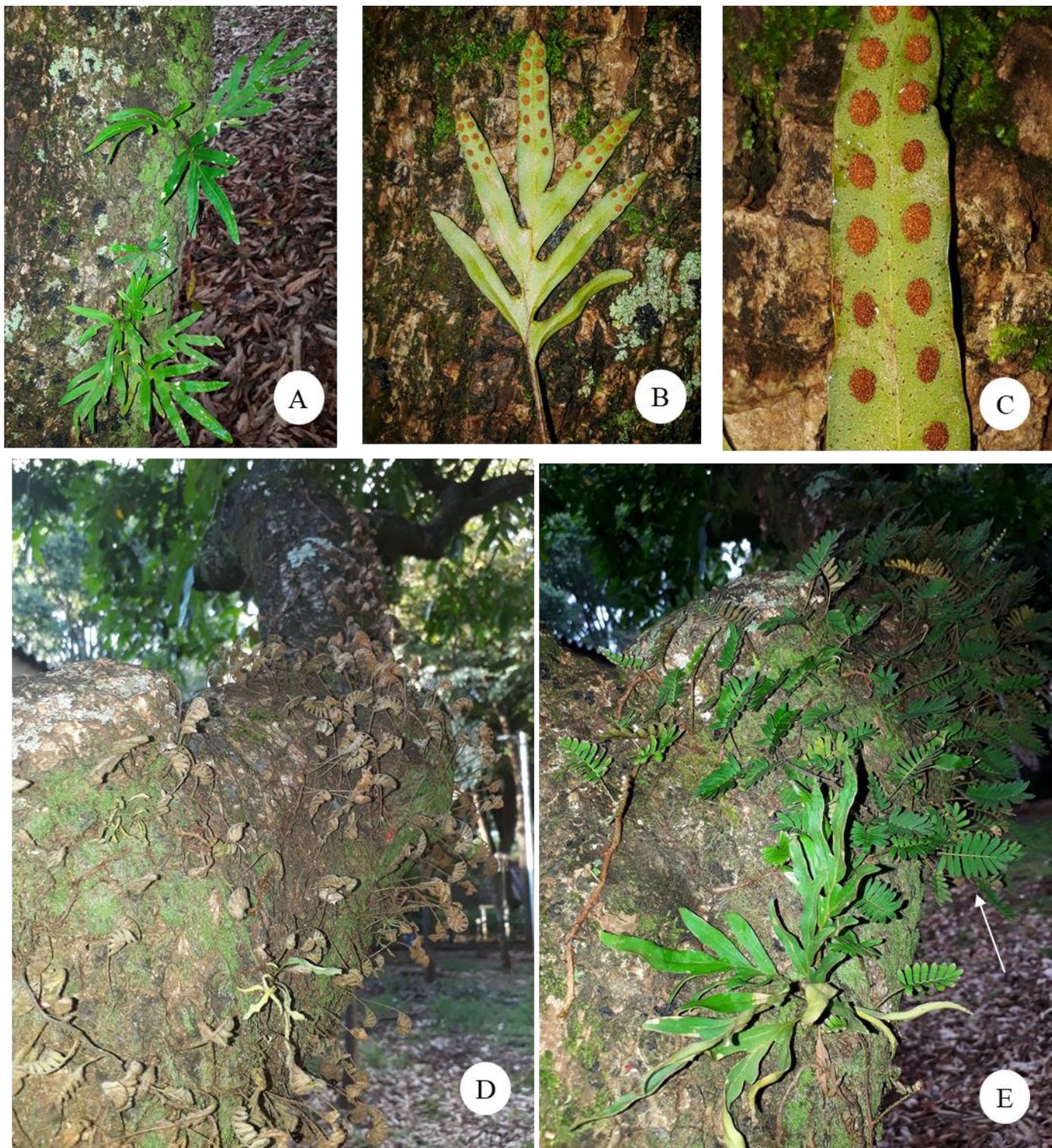


Figura 5.60. Polypodiales. Polypodiaceae. *Pleopeltis pleopeltifolia*. A-E. A. Indivíduo epifítico. B. e C. Face abaxial da folha com detalhe dos soros. D e E. Diferença entre indivíduos em tronco seco (D) e úmido (E), foto tirada depois de uma chuva.

Referências:

- Cantino, P.D.; Doyle, J.A.; Graham, S.W.; Judd, W.S.; Olmstead, R.G.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S. & Donoghue, M.J. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56: 822–846.
- Chase, M & Reveal, J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 122-127.
- Christenhusz, M.J.M. & Byng, J.W. 2016. The number of known species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261(3): 201-217.
- Giesen, P. & Berry, C.M. 2013. Reconstruction and growth of the early tree *Calamophyton* (Pseudosporochnales, Cladoxylopsida) based on exceptionally complete specimens from Lindlar, Germany (Mid-Devonian): Organic connection of *Calamophyton* branches and *Duisbergia* trunks. *International Journal of Plant Science* 174: 665-686.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. Artmed, Porto Alegre.
- Kenrick, P. & Crane, P.R. 1997. *The Origin and Early Diversification of Land Plants*. Smithsonian Institution, Washington.
- Kramer, K.U. & Green, P.S. 1990. *The families and genera of vascular plants*. Vol. 1. Pteridophytes and gymnosperms. Springer-Verlag, Berlin.
- Kreier, H.-P.; Zhang, X.-C.; Muth, H. & Schneider, H. 2008. The microsorioid ferns: Inferring the relationships of a highly diverse lineage of paleotropical epiphytic ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 1155-1167.
- Morris, J.L.; Puttick, M.N.; Clark, J.W.W.; Edwards, D.; Kenrick, P.; Pressel, S.; Wellman, C.H.; Yang, Y.; Schneider, H. & Donoghue, P. C.J. 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the Academy of Science of the United States of America* 115(10): e2275. doi: 10.1073/pnas.1719111115
- Rothfels, C. J.; Li, F.-W.; Sigel, E.M.; Huiet, L.; Larsson, A.; Burge, D.O.; Ruhsam, M.; Deyholos, M.; Soltis, D.E.; Stewart, C.N. Jr.; Shaw, S.W.; Pokorny, L.; Chen, T.; dePamphilis, C.; DeGironimo, L.; Chen, L.; Wei, X.; Sun, X.; Korall, P.; Stevenson, D.W.; Graham, S.W.; Wong, G.K-S. & Pryer, K.M. 2015. The evolutionary history of ferns inferred from 25 low-copy nuclear genes. *American Journal of Botany* 102: 1089 – 1107.

- Prado, J.; Sylvestre, L.S.; Labiak, P.H.; Windish, P.G.; Salino, A.; Barros, I.C.L.; Hirai, R.Y.; Almeida, T.E.; Santiago, A.C.P.; Kieling-Rubio, M.A.; Pereira, A.F.; Øllgaard, B.; Ramos, C.G.V.; Mickel, J.T.; Dittrich, V.A.O.; Mynseen, C.M.; Schwartsburd, P.B.; Condack, J.P.S.; Pereira, J.B.S. & Matos, F.B. 2015. Diversity of ferns and lycophytes in Brazil. *Rodriguésia* 66(4): 1073-1083. doi: 10.1590 / 2175-7860201566410
- Pryer, K. M. & Schuettpelz, E. 2007. Ancient origins and recent radiations in the evolutionary history of ferns. P. 149, in *Plant Biology and Botany 2007. Program and Abstract Book*. Chicago.
- Pryer, K.M.; Schneider, H.; Smith, A.R.; Cranfill, R.; Wolf, P.G.; Hunt, J.S. & Sipes, S.D. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.
- Rothfels, C.J.; Sundue, M.A.; Kuo, Li-Y.; Larsson, A.; Kato, M.; Schuettpelz, E. & Pryer, K.M. 2012. A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales). *Taxon* 61(3): 515–533.
- Rowe, N. P. 1988. A herbaceous lycophyte from the Lower Carboniferous Drybrook Sandstone of the Forest of Dean, Gloucestershire. *Palaeontology* 31: 69–83.
- Sahney, S.; Benton, M.J. & Falcon-Lang, H.J. 2010. Rainforest collapse triggered Pennsylvanian tetrapod diversification in Euramerica. Geology 38 (12): 1079-1082.*
- Smith, A.R.; Pryer, K.M.; Schuettpelz, E.; Korall, P.; Schneider, H. & Wolf, P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55(3): 705-731.
- Smith, A.R.; Pryer, K.M.; Schuettpelz, E.; Korall, P.; Schneider, H. & Wolf, P.G. 2008. Fern classification. Pp. 417-467. In: T.A. Ranker & C.H. Haufler (Eds.), *Biology and evolution of ferns and Lycophytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Stein, W. E.; Mannolini, F.; Hernick, L. V.; Landling, E. & Berry, C. M. 2007. Giant cladoxylipsoid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature* 446: 904-907.
- Sundue, M.A.; Testo, W.L. & Ranker, T. A. 2015. Morphological innovation, ecological opportunity, and the radiation of a major vascular epiphyte lineage. *Evolution* 69: 2482-2495.
- Villarreal, J.C. & Renner, S.S. 2014. A review of molecular-clock calibrations and substitution rates in liverworts, mosses, and hornworts, and a timeframe for a taxonomically cleaned-up genus *Nothoceros*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 78: 25-35.

- Xu, H.-H.; Berry, C. M.; Stein, W. E.; Wang, Y.; Tang, P. & Fu, Q. 2017. Unique growth strategy in the Earth's first trees revealed in silicified fossil trunks from China. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 14(45): 12009-12014.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 453-481.

EVOLUÇÃO DAS PLANTAS COM LENHO E SEMENTES: LIGNÓFITAS E SEU CLADO INTERNO, ESPERMATÓFITAS

As Lignófitas correspondem a uma linhagem de plantas terrestres que apresentam lenho, ou madeira, um tecido que ocorre no caule e na raiz. O lenho é formado pela atividade de meristemas laterais que começam a sua atividade depois do crescimento primário, possibilitando o crescimento em espessura do caule e da raiz, o que convencionou-se chamar de crescimento secundário. Estes dois meristemas são o câmbio vascular, que na forma mais básica forma um cilindro contínuo (cilindro vascular) que forma células que se diferenciam em tecidos secundários – xilema internamente, floema externamente, o xilema produzido em quantidade bem maior que o floema. O segundo tecido meristemático é chamado de felogênio, sendo externo ao câmbio vascular e que instala depois que a atividade do câmbio vascular foi estabelecida. O felogênio produzirá a periderme, que substituirá a epiderme formada no desenvolvimento primário, que descamará. O felogênio produzirá a feloderme internamente - células parenquimáticas com função de armazenagem de compostos - e o felema ou súber externamente, que na maturidade morrerão, perdendo o citoplasma ficando apenas com as paredes celulares rígidas. O súber faz a proteção mecânica e impermeabiliza o caule. Tanto no câmbio vascular quanto no felogênio as divisões das células meristemáticas são periclinais, isto é, tangenciais ao contorno do caule ou da raiz (ver Figura

Por produzir células que se diferenciarão na maturidade em diferentes tecidos interna e externamente, os dois meristemas secundários – câmbio e felogênio - são chamados de bifaciais. Em algumas linhagens de plantas terrestres fósseis que não pertencem às Lignófitas – como em *Lepidodendron* (uma Licófitas) e *Calamites* (Equisetaceae, Monilófitas), vistas no Capítulo 5, o lenho é formado por atividade unifacial, com a formação apenas de xilema internamente e nenhum floema secundário, o que provavelmente limitou o crescimento destas plantas já que o tecido floemático era limitado àquele formado durante o crescimento primário. Outras plantas vistas anteriormente como as Cladoxylopsidas, como *Epermatopteris* e *Xinicaulis* (todas

atribuídas às Monilófitas) possuíam crescimento secundário, mas formado por feixes individuais de xilema, sem um câmbio ou ainda traços de floema secundário (Xu et al. 2017) .

O desenvolvimento do lenho bifacial na linhagem das Lignófitas foi uma das inovações-chave para esta linhagem de plantas terrestres, pois permitiu que as plantas crescessem em espessura, com maior suporte para o crescimento em altura e possibilitando que as ramificações que são encontradas hoje nas árvores e arbustos fossem sustentadas. A formação da periderme pela atividade do felogênio propiciou que a epiderme formada no tecido primário -limitada em espessura – fosse substituída por tecidos que poderiam impermeabilizar e proteger de maneira mais efetiva os tecidos internos delicados, como o floema e o câmbio vascular.

Os feixes vasculares do caule das Lignófitas estão em um tipo de arranjo denominado

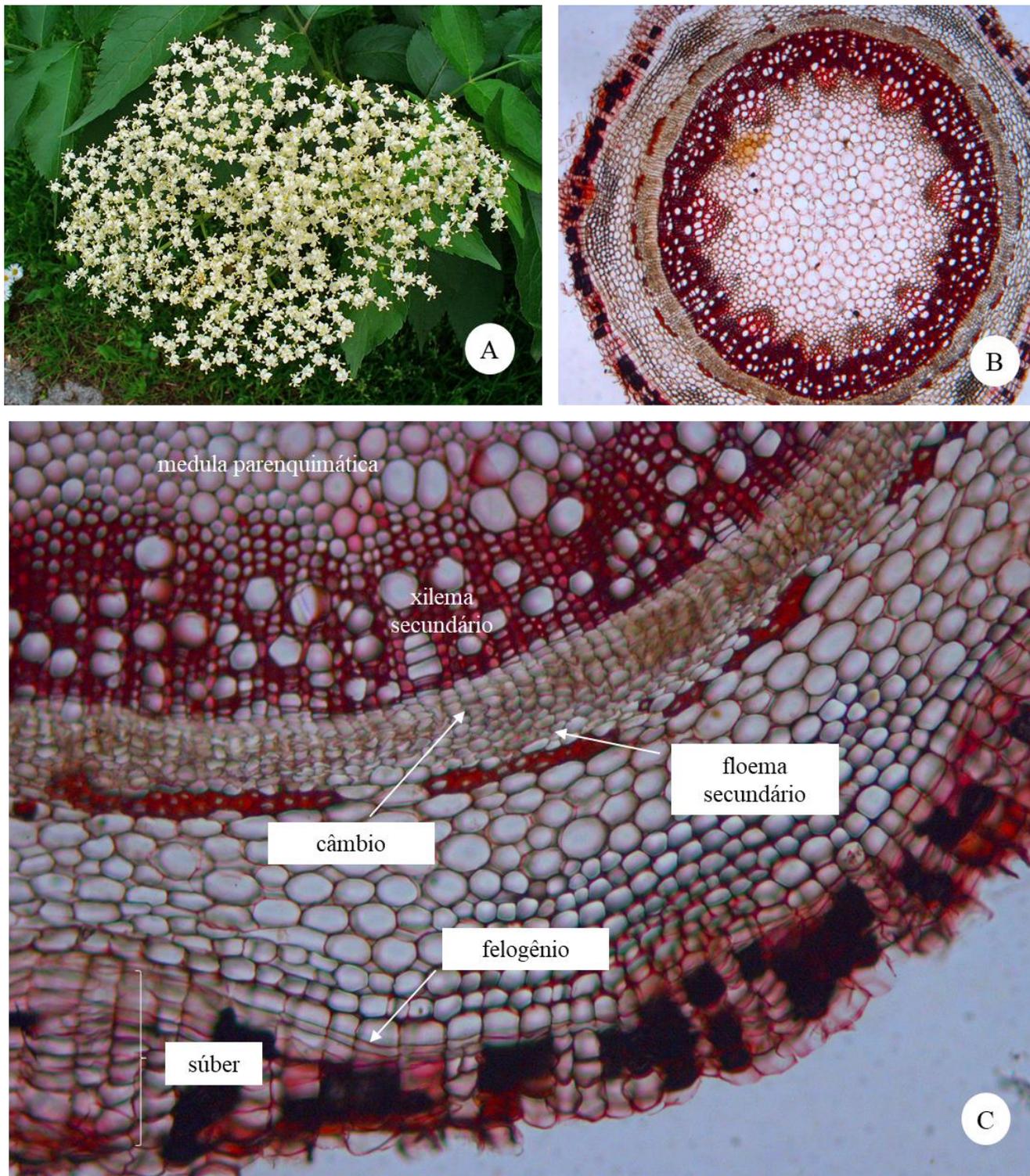


Figura 6.61. A. *Sambucus* (Adoxaceae), o sabugueiro. B. Corte transversal do caule, mostrando arranjo do tipo sifonostelo-eustelo. C. Detalhe dos tecidos meristemáticos envolvidos no crescimento secundário em *Sambucus*, com formação de xilema e floema secundário pela atividade cambial e do súber por atividade do felogênio. Por formar tecidos que se diferenciarão de maneira diversa, o crescimento secundário nas Lignófitas é chamado de bifacial e nas espécies lenhosas o lenho bifacial é formado.

sifonostelo-eustelo (visto no Capítulo 4) ou seja, há a ocorrência de uma medula

parenquimatosa, diferente do protostelo das raízes primárias das Traqueófitas e nos caules e raízes das Licófitas, por exemplo. Como visto, nos caules das Monilófitas há os arranjos em sifonostelo-solenostelo (os “colares” das Monilófitas) ou sifonostelo-dictiostelo, diferentes do sifonostelo-eustelo das Lignófitas.

Mais recentemente, estudos com dados moleculares mostraram que devem ter ocorrido eventos de poliploidia entre 319 e 192 m.a. em linhagens que seriam ancestrais

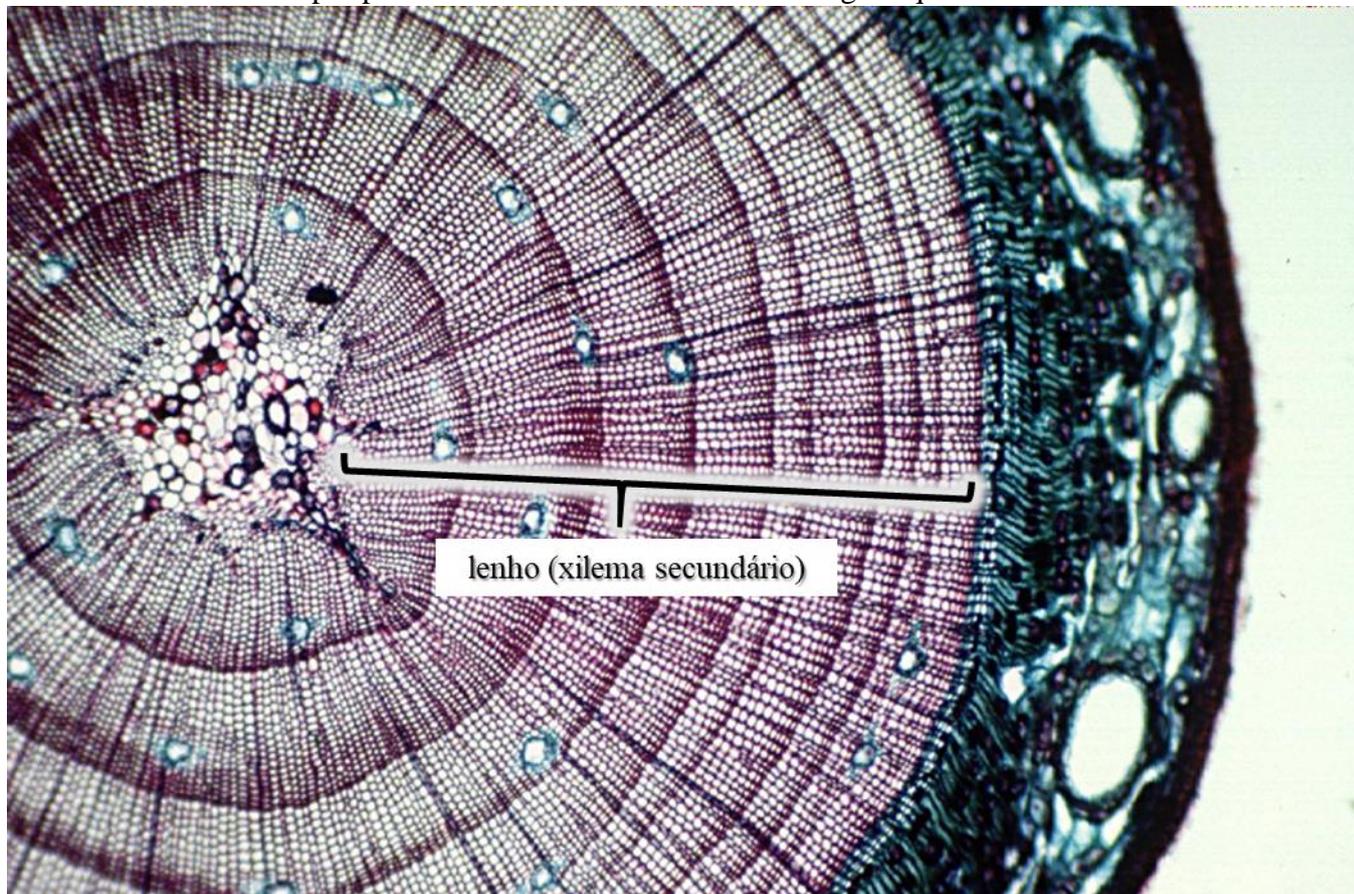


Figura 6. 62. Lenho de *Pinus* (Gimnosperma), formado por xilema secundário advindo da atividade cambial

das atuais Espermatófitas, o que levou à duplicação completa do genoma (*WGD* – *whole genome duplication*) do ancestral comum de todas as plantas com sementes (Jiao et al. 2011). Este evento poderia ter facilitado o surgimento das mudanças que ocorreram na linhagem das Espermatófitas, como a aquisição e desenvolvimento das características que levaram à formação do óvulo e da semente, pois muitos das cópias retidas dos genes duplicados são ligados à categorias funcionais, como fatores de transcrição ou transferases ligados à funções especiais na reprodução.

FÓSSEIS E GRUPOS DE LIGNÓFITAS – AS PRÓ-GIMNOSPERMAS

Modernamente, a linhagem das Lignófitas está representada pelas Gimnospermas e pelas Angiospermas, dois grupos de plantas com sementes (Espermatófitas). Entretanto, existe um bom registro fóssil de Lignófitas que precedem as plantas com sementes., graças às características de robustez e durabilidade do lenho. Assim, sabemos que o lenho apareceu antes que as sementes na história evolutiva das plantas terrestres (Figura 6.3 para uma filogenia das Lignófitas).

Os fósseis de plantas que apresentam lenho, mas não sementes, com dispersão por esporos similar aos grupos de “Pteridófitas” são chamadas de Pró-Gimnospermas (Figura 6.4). Um bom exemplo de Pró-Gimnosperma é o gênero *Archaeopteris*, um grupo de plantas fósseis do Devoniano distribuídas em todo o mundo e é usado como fóssil-indicador para traçar o final do Devoniano e o início do Carbonífero (383-323 m.a.). O lenho de *Archaeopteris* é similar ao lenho homogêneo das modernas coníferas (Gimnospermas), com traqueídes como células de condução de seiva, com plantas chegando a 30 metros de altura com copa piramidal e um eixo principal (monopodial) com ramos laterais partindo deste eixo. O local e tipo de rocha que contém fósseis de *Archaeopteris* sugerem que estas plantas eram encontradas em locais com solo úmido ou alagado, como beira de lagos e rios. A diversificação de peixes de água doce no período Devoniano pode ter ocorrido graças ao desenvolvimento de florestas ripárias formadas por estas plantas, por conta do enriquecimento do solo e dos rios contíguos com a matéria orgânica vinda da serapilheira e pela fixação e estabilização do leito dos rios por conta das suas raízes. Outro gênero fóssil de Pró-Gimnosperma é *Aneuriphyton*, do Devoniano Médio e Tardio (419-358 m.a.), encontrado em rochas da Rússia, Bélgica

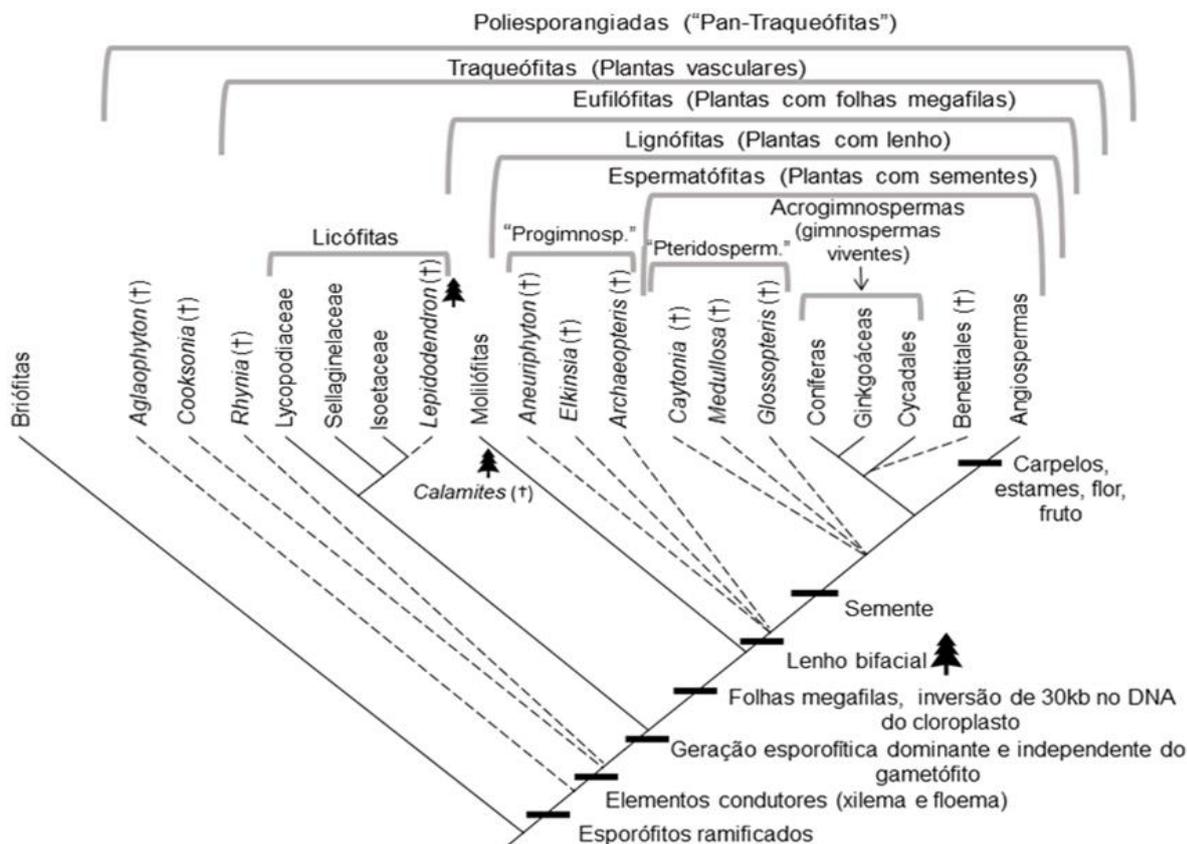


Figura 6. 63. Filogenia simplificada das Traqueófitas, com alguns grupos fósseis incluídos, muitos deles de Lignófitas Figurinhas de árvores mostram grupos lenhosos. Calamites (Monilófito) e Lepidodendron (Licófito) fósseis com lenho unifacial, Lignófitas com lenho bifacial.

e Alemanha que podem corresponder às Lignófitas mais antigas – esta seria a idade mínima do surgimento do câmbio bifacial.

Outro fóssil atribuído ao grupo das Pró-Gimnospermas é *Runcaria heinzelinii*, do Devoniano Médio da Bélgica (cerca de 395-385 m.a, Gerrienne et al. 2011), que precederia *Archeopteris* e seria contemporâneo de *Aneuriphyton*. Os fragmentos desta planta mostrariam ramos finos, com megasporângios (esporângios femininos) nas extremidades, estes circundados por uma cúpula e um tegumento com vários lóbulos, não contínuo como nas plantas atuais. Os megasporângio teria extensões que sugeririam um mecanismo de captação dos grãos de pólen pelo vento (polinização anemófila), mostrando talvez uma situação anterior aos mecanismos como a gota micropilar ou o desenvolvimento do tubo polínico. Assim, estas plantas teriam algumas características de plantas com sementes, mas sem um tegumento sólido revestindo o megasporângio e um mecanismo diferente de captação e condução do grão de pólen.

As plantas do gênero *Archaeopteris* foram por muito tempo consideradas as mais antigas árvores. Entretanto, Samambaias Leptosporangiadas (vistas no Capítulo 5), como *Clamophyton*, eram arborescentes e mais antigas (397-385 m.a.) e mesmo *Aneuriphyton* parece ser mais antigo. De fato, plantas arborescentes de grupos das Samambaias Leptosporangiadas como as Cladoxylopsidas e Pró-Gimnospermas arbóreas co-existiram formando florestas densas no Devoniano há cerca de 398 m.a., como registrado por fósseis dos E.U.A (Gilboa, estado de Nova York, ver Stein et al. 2007).

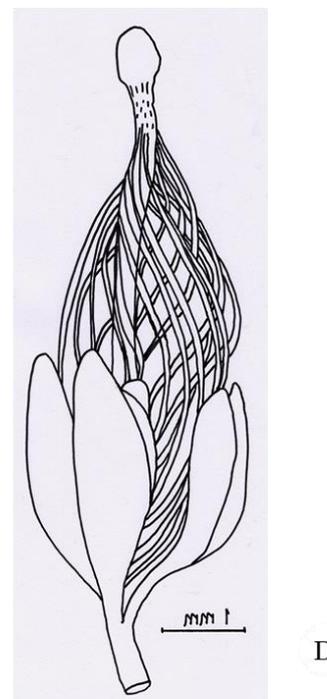
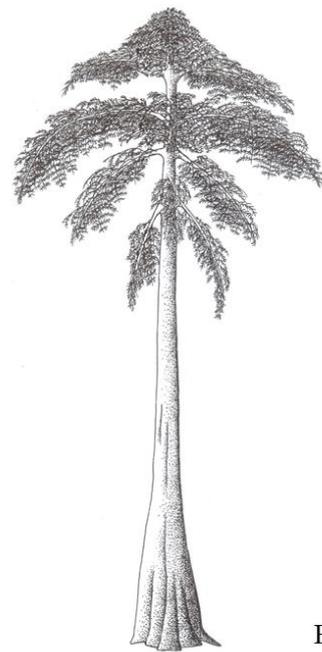


Figura 6 64. Fósseis de Pro-Gimnospermas, plantas que se reproduziam por esporos. A. *Archaeopteris hibernica* (folhas). B. Reconstrução artística de *Archaeopteris*. C. *Aneurophyton germanicum* (folhas). D. *Runcaria*, megasporângio com estruturas especializadas provavelmente na polinização pelo vento, uma das possíveis formas precursoras dos óvulos. Na porção apical destes “proto-óvulos”, ao invés da micrópila ocorreria uma abertura maior, que funcionaria como um canal para os grãos de pólen chegarem até uma câmara interna, a câmara de polinização.

AS PTERIDOSPERMAS (SAMAMBAIAS COM SEMENTES – SEED FERNS).

A reprodução em *Aneurophyton* e *Archaeopteris* é realizada por esporos, provavelmente com a formação de protalos (gametófitos) haploides que germinavam no chão, como nas Monilófitas. Entretanto, pelo menos em *Archaeopteris* ocorre heterosporia, ou seja, a formação de esporos com morfologia dissimilar como ocorre nas linhagens de Espermatófitas viventes, que levam ao desenvolvimento de gametófitos de sexos separados.

A heterosporia precedeu o aparecimento das plantas com sementes e foi a chave para o aparecimento das primeiras Espermatófitas, as Pteridospermatophyta, ou Pteridospermas, ou mais popularmente, as “samambaias com sementes” (em inglês “seed ferns”). O termo Pteridosperma é aplicado às plantas fósseis que possuíam as folhas pinadas (divididas) semelhantes às samambaias atuais, mas que já portavam óvulos (na verdade esporângios contendo o gametófito feminino retido, ver abaixo) e formavam sementes. Estas plantas incluem muitas formas fósseis, como *Glossopteris*, um grupo distribuído pela Gondwana durante o Permiano (298,9-251 m.a.), e o mais antigo fóssil do grupo, *Elkinsia* (Rothwell et al. 1989), do final do Devoniano (cerca de 358 m.a.). As Pteridospermas eram dominantes particularmente no Carbonífero e Permiano (358-251 m.a.), formando extensas florestas, mas começaram a declinar no Triássico (251-201 m.a.), quando representantes das linhagens de Gimnospermas atuais começaram a se tornar dominantes. Fósseis encontrados na Tasmânia, entretanto, mostraram que algumas Pteridospermas sobreviveram até o final do Cretáceo, há cerca de 66 m.a. (McLoughlin et al. 2008), quando as Angiospermas já estavam irradiando.

Outras formas fósseis incluem as Medullosales, fósseis de Pteridospermas com óvulos variando de 1 a 10 cm de comprimento (*Trigonocarpus*, ver Gastaldo & Matten 1978), os maiores óvulos conhecidos de plantas não-angiospérmicas. *Medullosa* também é um grupo fóssil comum, da mesma ordem. Entretanto, em grupos fósseis é comum ocorrerem descrições de partes de plantas da mesma espécie com nomes diferentes: folhas de *Medullosa* podem ser descritas como *Alethopteris* ou *Neuropteris*, dependendo da morfologia.



Figura 6. 65. Fósseis de Pteridospermas. A. Impressão de folhas de *Glossopteris*. B. *Neuropteris*. C. Óvulo fóssil de *Trigonocarpus trilocularis* (Medullosales). D. *Diplopteridium holdenii*. Notar em B e D as folhas semelhantes a Monilófitas atuais.

AS ESPERMATÓFITAS

As Pteridospermas já são consideradas Espermatófitas, pois são grupos que possuem sementes, a novidade evolutiva que dá nome ao grupo (sperma – semente em grego). Além das Pteridospermas – que como vimos não correspondem provavelmente a um grupo monofilético – as Espermatófitas envolvem as modernas Gimnospermas e a linhagem das Angiospermas e seus grupos fósseis aparentados.

Se interpretado literalmente, o que chamamos de Gimnospermas (gymno – nu em grego, sperma – semente, isto é, “sementes nuas”) corresponderia a qualquer planta com semente que não tivesse carpelos fechados como nas Angiospermas. Este conceito de Gimnospermas inclui também as Pteridospermas, que provavelmente são um grupo parafilético. Assim, Cantino et al. (2007), propuseram o uso do termo *Acrogimnospermae*, que é usado para designar a linhagem das Gimnospermas viventes, que correspondem a um grupo monofilético.

EVOLUÇÃO DAS CARACTERÍSTICAS-CHAVE EM ESPERMATÓFITAS

A evolução das características que distinguem as Espermatófitas pode ser traçada nas suas diferentes linhagens, fósseis ou não – desde os grupos de Lignófitas sem sementes (Pró-Gimnospermas), passando pelas Pteridospermas até os grupos viventes de Espermatófitas. Estas características envolvem tanto aspectos reprodutivos, como a evolução dos gametófitos masculinos (grãos de pólen), dos esporângios e do corpo vegetativo. Algumas são ligadas entre si (como aquelas presentes nas sementes), mas outras são mais difíceis de traçar na história evolutiva. Estas características serão apresentadas e discutidas brevemente a seguir.

Semente

A semente é definida como uma estrutura que se desenvolve do óvulo (ver abaixo), sendo constituída por: a) um embrião multicelular (indivíduo da fase esporofítica e portanto diploide), derivado do desenvolvimento do zigoto; b) um tecido nutritivo (nucelo ou o endosperma, ver definição de nucelo abaixo, para endosperma ver Capítulo 8); c) um tecido de revestimento – chamado de testa da semente, derivada do tegumento do óvulo (Figura 3.6).

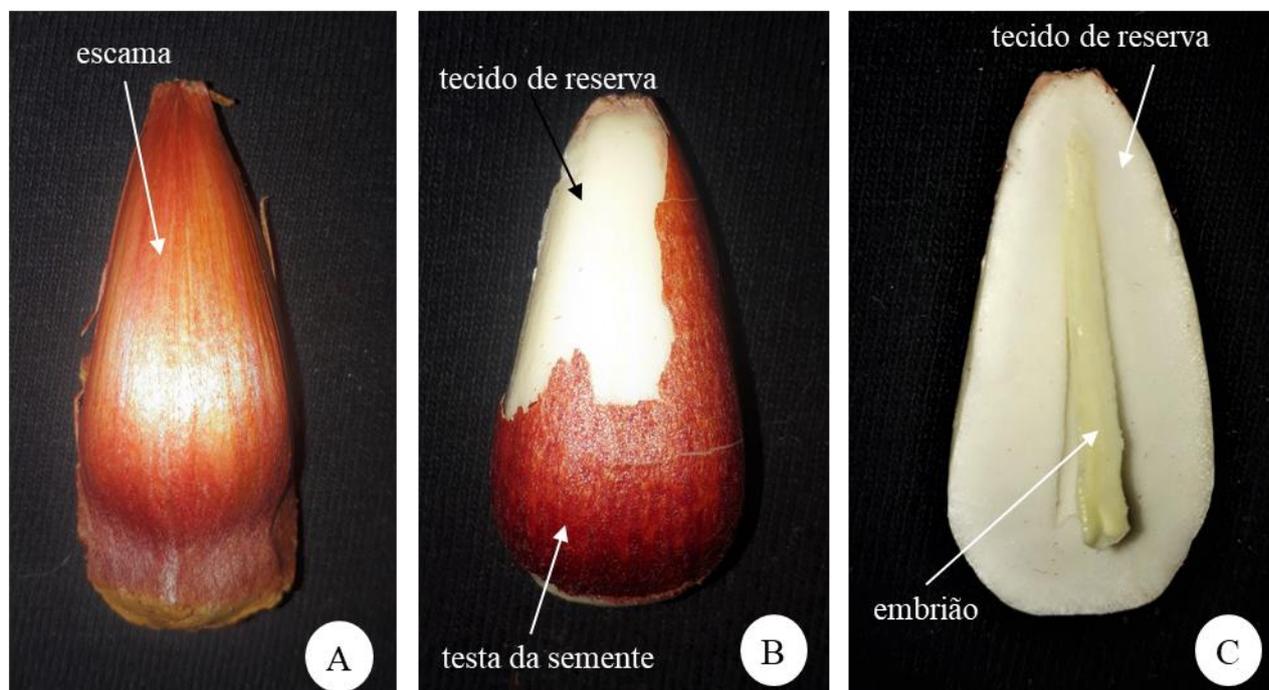


Figura 6. 66. Semente de uma Gimnosperma, *Araucaria angustifolia*, o pinheiro-do-paraná. A. Escamas protegendo a semente. B e C. Tecido de reserva (que nutrirá o embrião no começo do seu desenvolvimento) e o embrião.

A evolução das características que ocorrem nas sementes envolveu alguns passos evolutivos prévios, descritos a seguir (ver também Figuras 6.7, 6.8 e 6.9)

a) Heterosporia: a condição ancestral dos esporos, vista na maioria das linhagens de plantas terrestres anteriores é a homosporia, que é a formação de esporos de morfologia similar. Como visto acima, em *Archaeopteris* (uma Pró-Gimnosperma) já é observada a formação de esporos de natureza diferente, o que é chamado de heterosporia. A heterosporia envolve o desenvolvimento, após a meiose, de um tipo de esporo maior, mas em menor quantidade, chamado de megásporo (mega – grande), que se desenvolve no megasporângio. O segundo tipo de esporo é menor e produzido em maior quantidade – o micrósporo (micro – pequeno), produzido por meiose dentro do microsporângio – presente nas anteras das Angiospermas, por exemplo. Por analogia com os animais, os

megásporos, por serem maiores, são chamados também de esporos femininos e os micrósporos, esporos masculinos. O mesmo vale para os esporângios, megasporângios – esporângios femininos e microsporângios – esporângios masculinos. O desenvolvimento dos megásporos e micrósporos através de divisões celulares mitóticas dará origem a estruturas chamadas respectivamente de gametófito feminino (ou megagametófito) e gametófito masculino (ou microgametófito). Os gametófitos são homólogos aos protalos das “Pteridófitas” e à fase dominante das Briófitas. Grupos viventes de Licófitas como *Selaginella* e *Isoetes* também são heteroesporangiaadas sendo, entretanto, uma origem independente.

Importante notar também que nas plantas com sementes o megasporângio (esporângio feminino) é preenchido por tecido parenquimático, muitas vezes nutritivo para o embrião, sendo chamado mais comumente de **nucelo** - sendo um tecido proveniente da planta-mãe o nucelo é um tecido diploide (2n). Nas Licófitas e Monilófitas os esporângios geralmente não são preenchidos por tecido, sendo ocos.

b) Retenção dos gametófitos na planta-mãe (endosporia). A endosporia envolve o desenvolvimento completo dos gametófitos dentro da planta-mãe, protegidos pelas paredes do esporângio, tanto no caso dos gametófitos femininos quanto nos gametófitos masculinos. Assim a “germinação” (divisões mitóticas subsequentes da célula esporica) dos gametófitos ocorre dentro dos esporângios. A condição ancestral é a exosporia, na qual os esporos, depois de formados pela meiose, são liberados dos esporângios para o ambiente, podendo germinar no solo (isto é, sofrer mitoses) e formar os gametófitos. Isso ocorre, por exemplo, nas Licófitas e Monilófitas, onde o gametófito de vida livre é chamado de protalo, um termo que também pode ser aplicado aos gametófitos de vida não-livre das Espermatófitas. Os gametófitos masculinos nas Espermatófitas são os grãos de pólen, enquanto que os gametófitos femininos são comumente chamados de saco embrionário nas Angiospermas

c) Redução do megásporo para apenas uma célula. Tanto no megasporângio quanto no microsporângios, ocorre a diferenciação de células diploides que sofrerão meiose e formarão os esporos. Estas células diploides são chamadas de células-mãe ou citosporócitos. No esporângio feminino são as células-mãe de megásporo (ou megasporócito) e no esporângio masculino, células-mãe de micrósporo (ou microsporócito). As células-mãe de micrósporo são numerosas e depois de sofrerem

meiose formarão vários micrósporos que subsequentemente se desenvolverão nos gametófitos masculinos (os grãos de pólen). No esporângio feminino, em contrapartida, apenas uma célula diploide sofrerá diferenciação em célula-mãe de megásporo, sendo estas células consideravelmente maiores que as células do megasporângio. Depois de diferenciada a célula-mãe de megásporo sofre uma divisão meiótica não simétrica: das quatro células haploides formadas, três são menores e degeneram. A célula haploide remanescente é a maior, chamada de megásporo (esporo feminino remanescente). Este único esporo sofre então divisões mitóticas e formará o gametófito feminino. Todo o processo de formação do gametófito feminino ocorre dentro do megasporângio. (endosporia), como visto no item “b” acima.

d) Desenvolvimento do tegumento e formação da micrópila. A proteção do megasporângio por uma camada de células estéreis chamada tegumento é uma das etapas da formação do que chamamos de “óvulo”, que nada mais é do que um megasporângio com o gametófito feminino retido no seu interior, todo o conjunto envolvido por tegumento. Este tegumento, nos óvulos das Espermatófitas atuais, é interrompido apenas na porção apical, formando um pequeno poro ou abertura chamada micrópila, por onde irá penetrar o tubo polínico no processo de fecundação (no caso das plantas sifonógamas – Coníferas e Angiospermas) ou os grãos de pólen inteiros no caso de Gimnospermas como as Ginkgoales e Cycadales. Em grupos fósseis, é possível verificar a formação gradativa do tegumento por meio da união de tecidos laterais que formavam lobos, derivados ou de ramos ancestrais ou de esporângios estéreis, como visto acima em *Runcaria heinzelinii*, uma Pró-Gimnosperma. Na porção apical destes “proto-óvulos”, ao invés da micrópila ocorreria uma abertura maior, que funcionaria como um canal para os grãos de pólen chegarem até uma câmara interna, a câmara de polinização. Os óvulos podem ser formados por apenas uma camada de células – óvulos unitegmentados ou duas – óvulos bitegmentados.

Em resumo, a formação do óvulo entre as Espermatófitas envolveu a heterosporia, a retenção do gametófito dentro do esporângio da planta mãe (endosporia), sendo o gametófito único em cada óvulo (derivado de um único megásporo) e a formação de tecidos estéreis de proteção - os tegumentos.

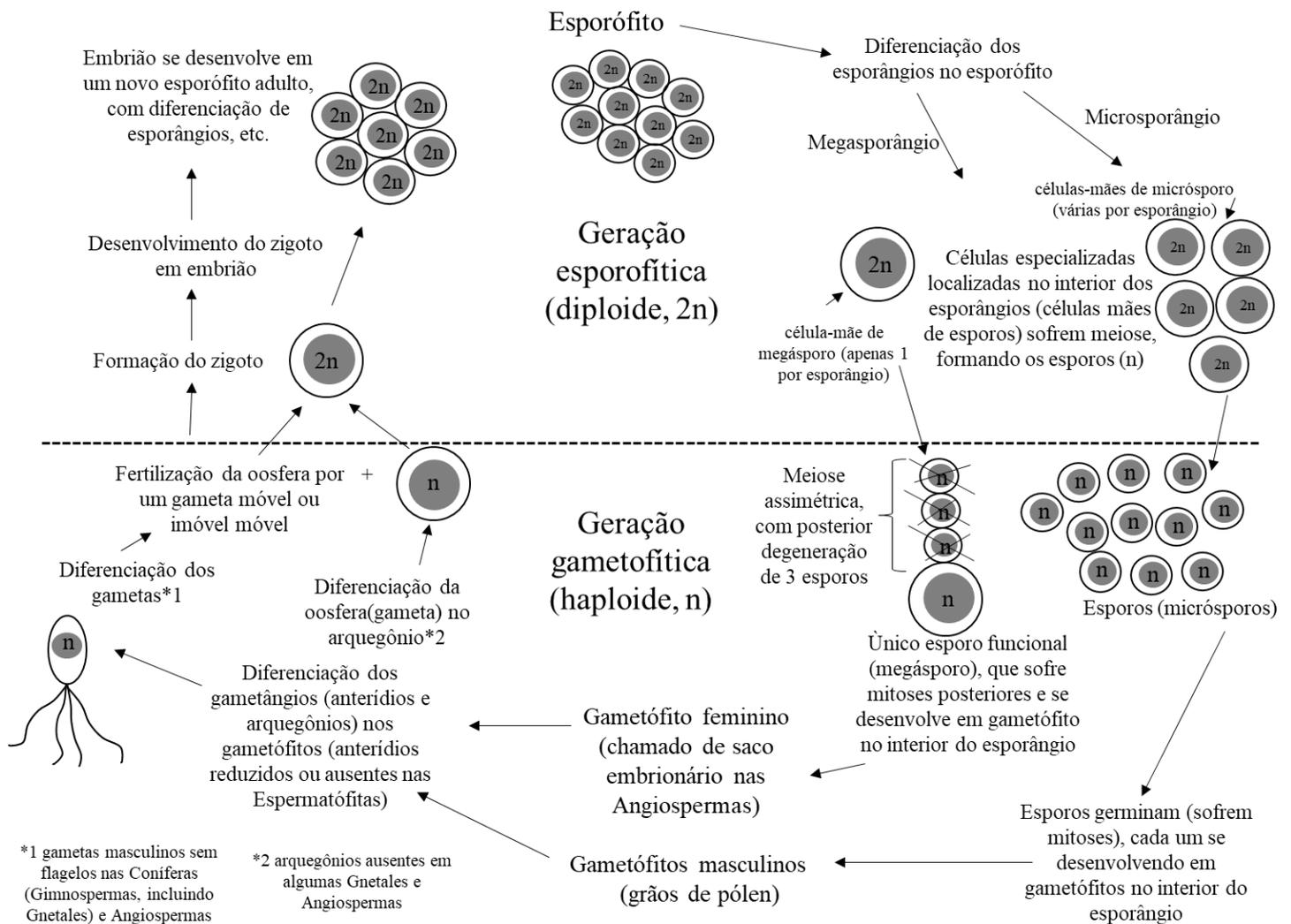


Figura 6. 67. Esquema de histórico de vida com alternância de gerações com heterosporia, encontrada entre as Espermatófitas. Notar a diferença da formação dos esporos do tipo megásporo e micrósporo, com meiose assimétrica e sobrevivência de apenas um megásporo.

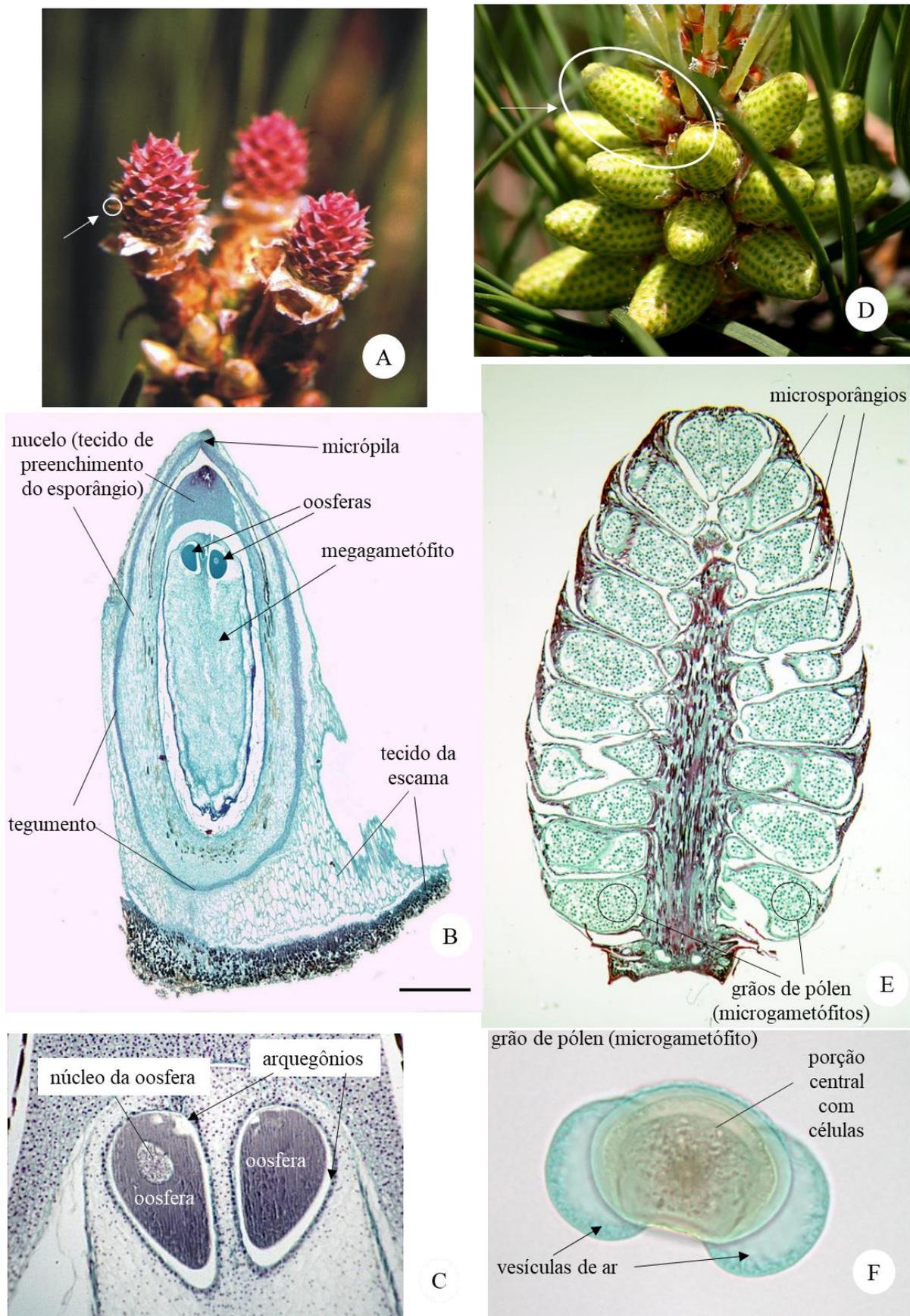


Figura 6. 68. Diferença de estruturas reprodutivas em um pinheiro, *Pinus taeda* (Gimnosperma). A. Megastróbilos, em B estruturas presentes no óvulo – o gametófito feminino (tecido de reserva para o embrião nas Gimnospermas), com oosferas diferenciadas e tegumento. C. detalhes dos arquegônios e das oosferas. D. Microstróbilos, um deles destacado. E. Microstróbilos seccionado longitudinalmente, mostrando os microsporângios e os microgametófitos (grãos de pólen). F. Detalhe de um grão de pólen de *Pinus*, com vesículas de ar para facilitar a polinização pelo vento.

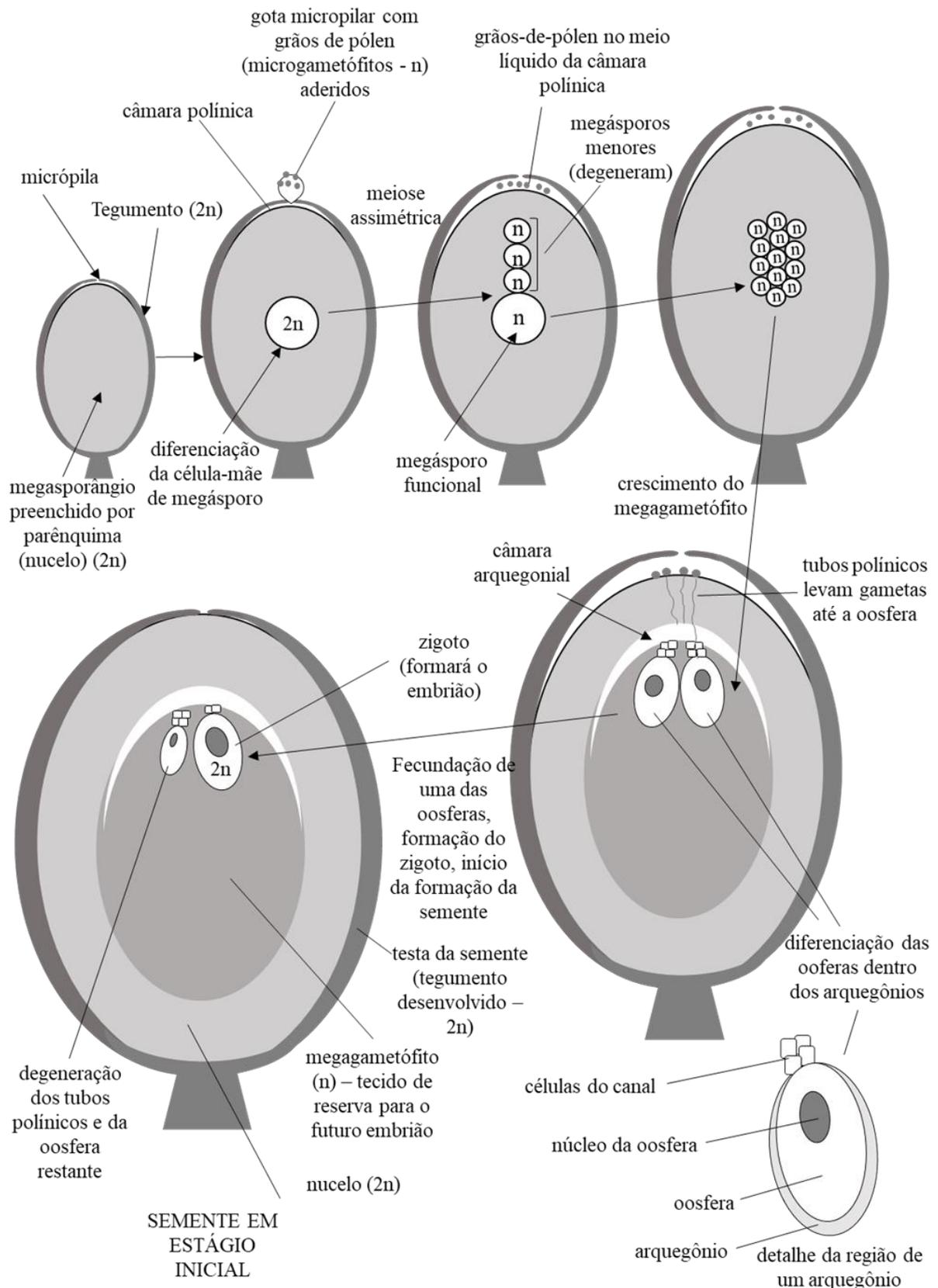


Figura 6. 69. Etapas de formação de um óvulo em uma Gimnosperma. Nas Gimnospermas o megagametófito continua o seu desenvolvimento após a fecundação da oosfera e formação do zigoto, constituindo o tecido de reserva para o desenvolvimento inicial do embrião. Nas Angiospermas o tecido de reserva é o endosperma triploide, surgido da dupla fecundação. Notar a gota micropilar.

Grãos de pólen

A redução do gametófito feminino e o seu desenvolvimento interno no megasporângio nas Espermatófitas foi acompanhada de um processo semelhante com os grãos de pólen. O grão de pólen é o gametófito masculino em início de desenvolvimento, formado dentro do esporângio (microesporângio), também em um processo endospórico. Diferentemente do gametófito feminino, onde apenas uma célula (a célula mãe de megásporo, $2n$) sofrerá meiose e originará o megásporo (que se desenvolverá em um único gametófito feminino por óvulo), nos microesporângios várias células diploides (as células mães de micrósporos) sofrerão meiose, formando tétrades de células haploides, cada célula constituindo um esporo. Estas tétrades se separam (exceto em alguns grupos de angiospermas) e cada célula espórica sofrerá duas ou um pouco mais mitoses, constituindo o gametófito masculino. A parede do gametófito pouco a pouco é enrijecida com esporopolenina, constituindo a exina, parte da parede do grão de pólen (Figura 3.10)

Internamente, os grãos de pólen são constituídos de uma célula que preenche quase todo o seu conteúdo, chamada de célula do tubo e uma (nas Gimnospermas) ou duas (nas Angiospermas) células gaméticas chamadas de células germinativas, que são os gametas. Nas Gimnospermas atuais ocorrem ainda outras células chamadas de células protálicas, que aparentemente não possuem função atual, sendo provavelmente resquícios de um microgametófito (protalo) com mais células. Os microesporângios estão localizados em microsporofilos, que nas angiospermas levam o nome de estames.

No processo de polinização, os grãos de pólen são liberados dos microsporângios e transportados até a gota micropilar (no caso das Gimnospermas viventes, ver abaixo) ou até o estigma nas Angiospermas. É provável que o meio ancestral de transporte dos grãos de pólen até a porção feminina dos órgãos reprodutivos das Espermatófitas tenha sido o vento, com os grãos de pólen sendo retidos nas gotas micropilares, depois substituídas nas angiospermas pela superfície estigmática.

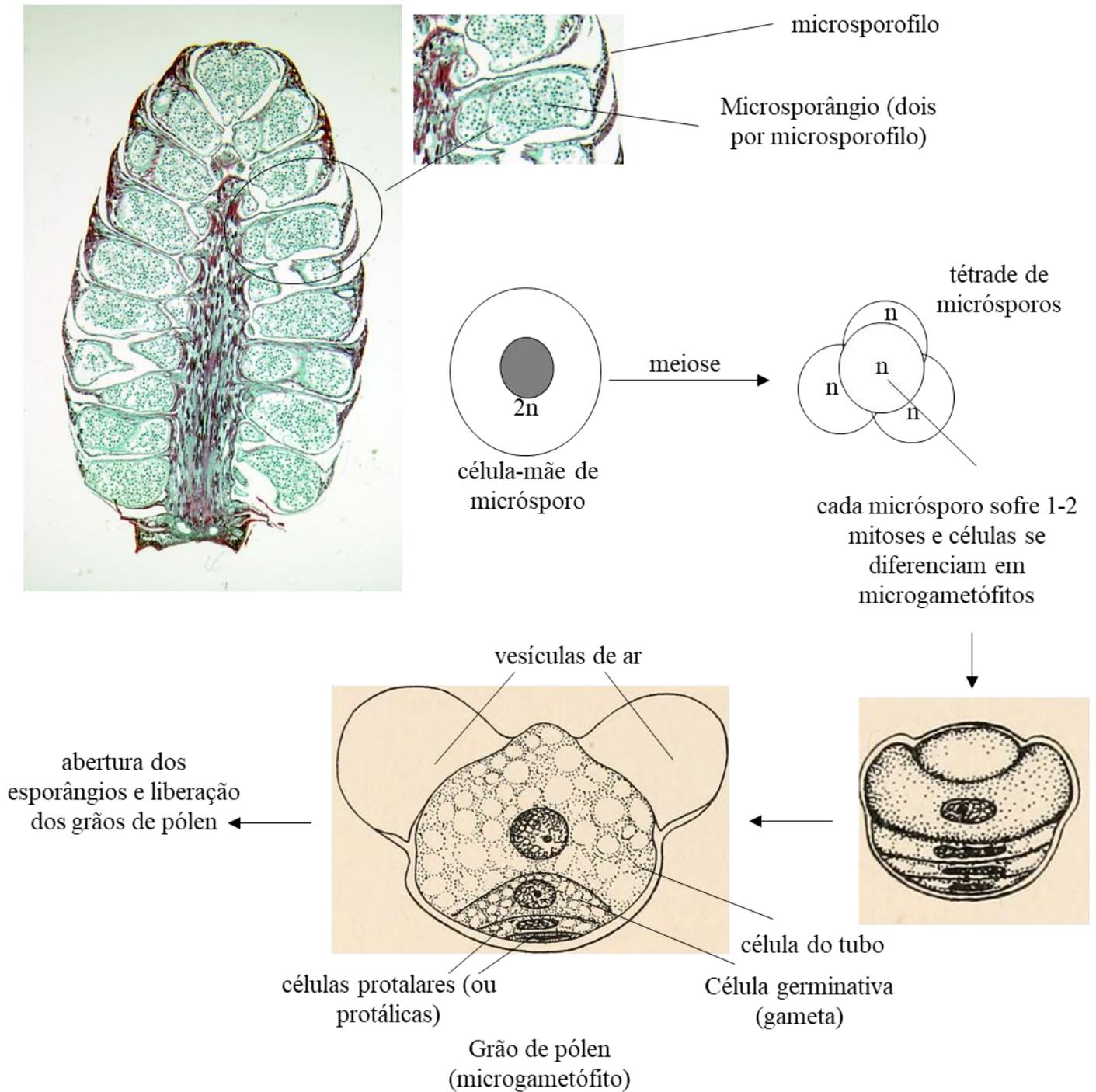


Figura 6. 70. Microstróbilo de *Pinus* sp. (Gimnosperma) e formação dos microgametófitos (grãos de pólen)

Gota micropilar

Uma outra novidade evolutiva surgida entre as plantas com sementes é a chamada gota micropilar, um líquido que é secretado e extravasa pela micrópila. A gota

micropilar (ou polínica) é formada pelo colapso das células na porção do megasporângio (nucelo) próxima à micrópila – este colapso das células formará um espaço, chamado de câmara polínica, preenchido com o mesmo líquido da gota micropilar. A gota micropilar funciona como meio de captura dos grãos de pólen, que depois de aderir ao líquido, são puxados através da micrópila pela dessecação da gota polínica até chegar à câmara polínica. Nos diferentes fósseis de Espermatófitas, como nas Pteridospermas, é difícil determinar a presença da gota polínica. Em várias Espermatófitas atuais, entretanto, a gota micropilar ocorre, como na linhagem das Gimnospermas viventes (Acrogimnospermas), ou seja, nas Gnetales, Cycadales, Gynkgoales e Coníferas (Pinales), que possuem também câmara polínica (ausente nas Angiospermas).

Apesar de ser possível que a gota micropilar seja uma novidade evolutiva das Espermatófitas, ela está ausente nas Angiospermas. Neste grupo a função de captura de grãos de pólen foi substituída por um tecido receptor especializado, o estigma, que é diferenciado geralmente no ápice dos carpelos (ver em Angiospermas, Capítulo 8).

Tubo polínico (Figura 3.11)

Após atingir a gota micropilar (nas Gimnospermas) ou a superfície estigmática (nas Angiospermas) há o extravasamento do conteúdo da célula do tubo polínico por aberturas presentes nos grãos de pólen. O número de aberturas do grão de pólen pode variar, geralmente de uma (a condição plesiomórfica, presente nas Gimnospermas e nas Angiospermas não eudicotiledôneas) a três ou mais aberturas (as Eudicotiledôneas), como veremos a seguir em Angiospermas. De qualquer forma, com o extravasamento do tubo polínico há o seu desenvolvimento em direção ao óvulo. Nas Gimnospermas o tubo polínico é haustorial, obtendo nutrientes no tecido esporofítico (nucelo) localizado no óvulo. A natureza haustorial do tubo polínico é ancestral entre as Espermatófitas, provavelmente refletindo uma condição mais antiga onde o microgametófito era mais desenvolvido e duradouro. Em Angiospermas o tubo polínico não é haustorial.

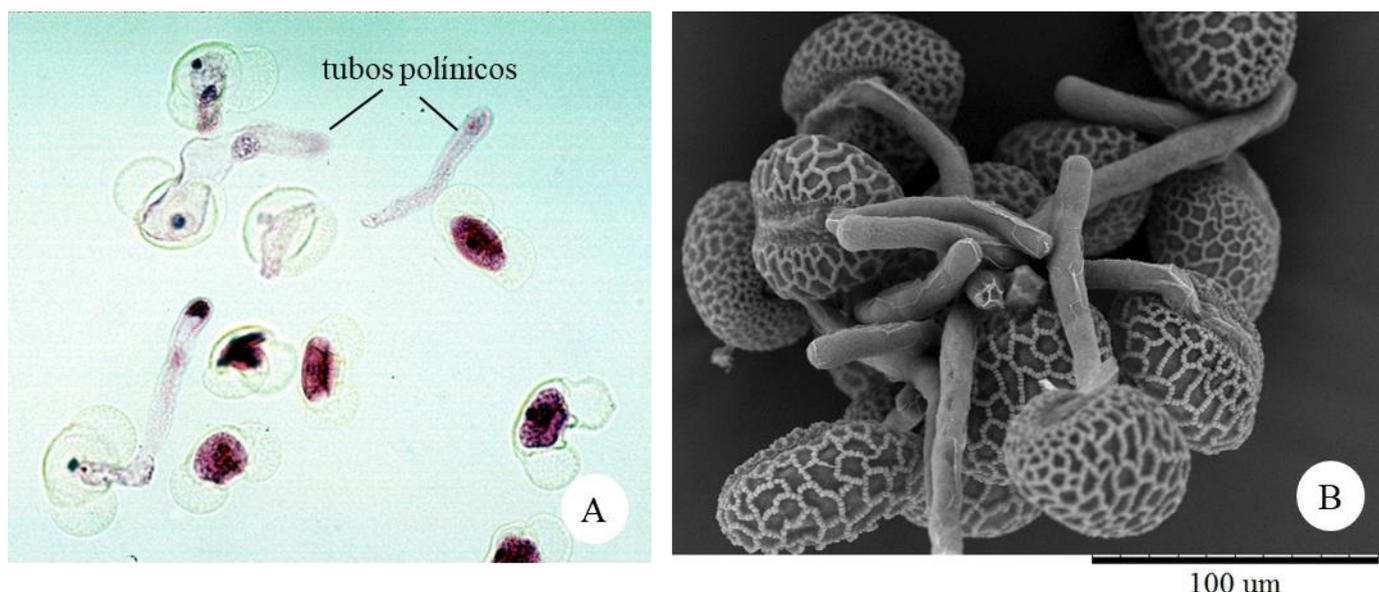


Figura 6.71. Tubos polínicos. A. Tubos polínicos em Pinheiro (*Pinus*). B. Tubo polínico em um lírio (Monocotiledônea) germinando de grãos de pólen.

Além da natureza haustorial do tubo polínico, mantida nas Gimnospermas viventes (mas perdida entre as Angiospermas), há a ocorrência, entre as Ginkgoales e as Cycadales, de liberação de gametas ciliados móveis pelo tubo polínico. Estes gametas ciliados nadam pela câmara polínica, chegando à uma câmara mais interna, a arquegonial, fertilizando a oosfera do óvulo, presente no arquegônio, em um processo chamado de zoogamia, pois é similar àquele presente em animais, com os seus espermatozoides flagelados móveis. Nas outras Gimnospermas viventes, do grupo das Coníferas (Gnetales incluídas) apesar dos tubos polínicos serem haustoriais, os gametas são imóveis, não ciliados, e são levados à oosfera diretamente pelo tubo polínico – processo denominado sifonogamia (sifonon – tubo, em grego antigo). Nas Angiospermas os gametas vindos do tubo polínico são também imóveis, ocorrendo sifonogamia, mas com o desenvolvimento do tubo polínico através do tecido do estilete. A posse de gametas imóveis que tem de ser levados até à oosfera pelo tubo polínico levou à sugestão que as Coníferas e as Angiospermas poderiam ser mais próximas filogeneticamente, e reunidas no grupo das Sifonógamas, hipótese hoje sem suporte com base nas filogenias recentes.

FECUNDAÇÃO E O DESENVOLVIMENTO DO ÓVULO EM SEMENTES

O desenvolvimento do gametófito feminino dentro do megasporângio contido no óvulo ocorre depois da polinização. Nas Gimnospermas viventes, depois dos grãos de pólen serem retidos na gota micropilar e ficarem armazenados na câmara polínica, os tubos polínicos haustoriais se desenvolvem em direção a uma segunda câmara mais interna – a câmara arquegonial, onde os gametas móveis são liberados para nadar até a oosfera (no caso das Cycadales e Ginkgoales), ou, no caso das Gimnospermas com gametas imóveis (Coníferas, sifonógamas) conduzidos até a oosfera pelo tubo polínico. Em todos estes grupos, os microgametófitos com seus tubos polínicos haustoriais podem sobreviver por vários meses nutrindo-se do tecido nucelar (o tecido parenquimatoso que preenche o interior do megasporângio. Enquanto ocorrem estes eventos com os grãos de pólen, o gametófito feminino, derivado da única célula haploide sobrevivente da meiose, se desenvolve através de inúmeras divisões mitóticas dentro do megasporângio. Nas Gimnospermas um arquegônio se diferencia na região apical do gametófito feminino, próximo da câmara arquegonial. Nestas plantas, como nas Briófitas e “Pteridófitas”, cada arquegônio portará um único óvulo, que preencherá todo o interior do arquegônio. O arquegônio, entretanto, está ausente em algumas Gnetales e em todas as Angiospermas (ver desenvolvimento da semente na Figura 6.12)

Com a fertilização da oosfera (gameta feminino) por um dos gametas masculinos vindos dos grãos de pólen, ocorre a formação do zigoto ($2n$) que, por meio de divisões mitóticas, se desenvolverá em um embrião (início da fase esporofítica). Nas gimnospermas, o tecido do gametófito feminino (haploide) também continua a se desenvolver e envolver o embrião, sendo o tecido de nutrição, função que será exercida pelo endosperma (um tecido geralmente triploide) nas Angiospermas. O tecido do nucelo (megasporângio) degenera, enquanto que o tegumento amadurece em um revestimento protetivo, constituindo a testa da semente, que pode ser diferenciada em diferentes camadas, mais rígida ou carnosas, dependendo do grupo.

Nas Gimnospermas, entre o processo de polinização, desenvolvimento dos tubos polínicos e a fertilização da oosfera pode transcorrer em um longo período de tempo (um ano ou mais) e o desenvolvimento da semente mais tempo ainda, enquanto nas

Angiospermas todo o processo é consideravelmente mais rápido (ver em Angiospermas, Capítulo 8).

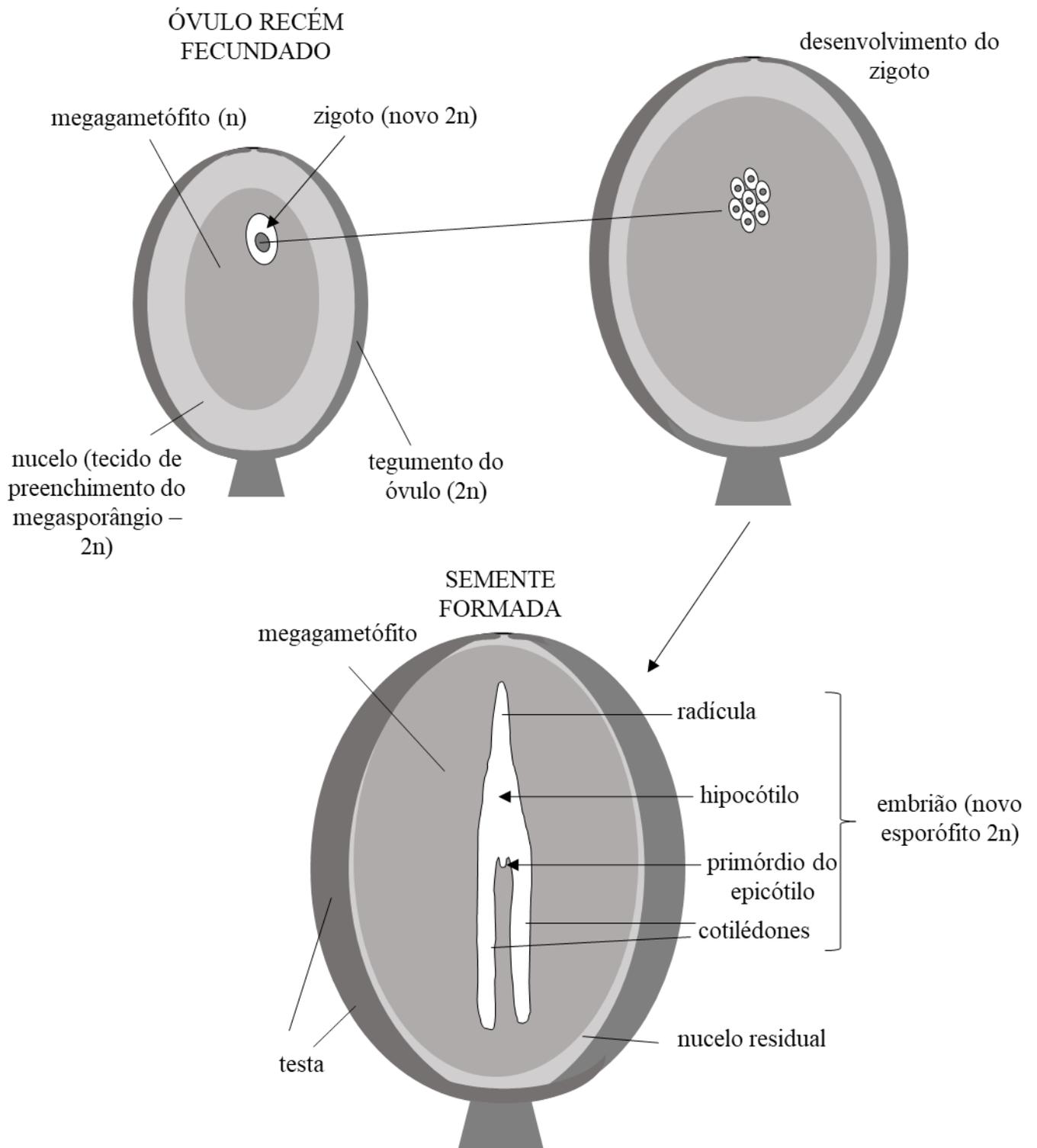


Figura 6.72. Esquema da formação da semente em Gimnospermas, mostrando a formação do embrião. A condição mostrada aqui é a das Gimnospermas, considerada ancestral no grupo, com o megagametófito como tecido de reserva para o embrião.

As sementes foram uma inovação chave das Espermatófitas. O desenvolvimento da testa promove proteção ao embrião, tanto mecânica (contra predadores por exemplo), quanto contra dessecação. O tecido de reserva confere ao embrião energia acumulada para o seu desenvolvimento inicial enquanto plântula. O tecido de reserva mais a testa conferem ao embrião uma maior chance de germinar em condições favoráveis de desenvolvimento, após uma chuva, por exemplo (quando o solo está úmido), ou quando a semente é exposta ao sol ou ainda depois de passar pelo trato digestivo de um animal, em todos estes casos com mecanismos de quebra da dormência da semente. Além disso, as sementes atuam muitas vezes como unidades de dispersão, sendo adaptadas à dispersão por vento (com a testa da semente alada), pela água ou por animais, geralmente com a testa carnosa na porção externa e mais rígida na interna, evitando a destruição do embrião pelo animal. Com o surgimento posterior do fruto nas Angiospermas, os mecanismos de dispersão se tornarão ainda mais diversificados se comparados com as Gimnospermas, conferindo mais possibilidades para os processos de dispersão nestas plantas.

AS LINHAGENS DE LIGNÓFITAS, COM ÊNFASE NAS PLANTAS COM SEMENTES (ESPERMATÓFITAS)

As Lignófitas, como as Pró-Gimnospermas (iniciando no Devoniano Médio ao Tardio 419-358 m.a.) e as Pteridospermas (dominantes no Carbonífero e Permiano, 358-241 m.a.) foram contemporâneas de espécies arborescentes de *Lepidodendron* (Licófitas do Carbonífero, c. 359 m.a.), de *Calamites* (Equisetiidae, Monilófitas) e das Cladoxylopsidas (Monilófitas, Devoniano Médio, cerca de 385 m.a.). Como visto acima as Pteridospermas passam a ser dominantes particularmente na passagem do Carbonífero para o Permiano (358-251 m.a.), gradativamente substituindo os outros grupos arborescentes que eram dominantes no Carbonífero (ver a discussão sobre o colapso das florestas de Licófitas do Carbonífero no Capítulo anterior). As Pteridospermas, por sua vez, começam a declinar no Triássico (251-201 m.a.), quando as linhagens de Gimnospermas atuais começaram a se tornar dominantes, sendo estas substituídas pelas Angiospermas como Espermatófitas dominantes já no Cretáceo (145-66 m.a.)

Como visto no começo do Capítulo, as linhagens iniciais de Espermatófitas correspondem às extintas Pteridospermas, provavelmente um grupo parafilético. As Pteridospermas poderiam ser chamadas de “gimnospermas”, pois o conceito tradicional do que é uma gimnosperma (*gymnos* – nua, *sperma* – semente) é uma planta que porta sementes, mas estas não estão encerradas em folhas especializadas chamadas carpelos que se desenvolvem em frutos, uma sinapomorfia das plantas com flores (Angiospermas). Análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos da década de 1980 (e.g Crane 1988) sugeriam que grupos de Gimnospermas viventes, como as Gnetales poderiam ser mais próximos das Angiospermas do que de grupos reconhecidos como gimnospermas, como as Cycadales e Coníferas. Dados moleculares atuais, entretanto, têm mostrado que as Gimnospermas viventes (Cycadales, Ginkgoales e Coníferas, aqui incluídas as Gnetales) formam um grupo monofilético e irmão das Angiospermas. Para diferenciar as Pteridospermas (“Gimnospermas” fósseis, principalmente do Devoniano ao Permiano) da linhagem das Gimnospermas viventes usa-se o nome de clado *Acrogymnospermae* (grupo-coroa das Gimnospermas), proposto por Cantino et al. (2007). Por outro lado, a linhagem das plantas com flores (Angiospermas) também exhibe formas fósseis que portam estruturas reprodutivas estrobilares semelhantes a flores (mas não apresentando carpelos), como os grupos de Bennettitales e Caytonales. Para diferenciar os grupos viventes de Angiospermas das formas fósseis posicionadas no ramo que levará às Angiospermas viventes cunhou-se o nome-tronco *Pan-Angiospermas* (também proposto por Cantino et al. 2007) ou Clado das Antófitas. As formas viventes de Gimnospermas serão vistas no seguinte (Capítulo 7), enquanto que as Angiospermas serão apresentadas no Capítulo 8 e restantes.

Referências:

- Cantino, P.D.; Doyle, J.A.; Graham, S.W.; Judd, W.S.; Olmstead, R.G.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S. & Donoghue, M.J. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56: 822–846.
- Gastaldo, R. & Matten, L.C. 1978. *Trigonocarpus leeanus*, a new species from the middle Pennsylvanian of Southern Illinois. *American Journal of Botany* 65(8): 882-890.

- Gerrienne, B.; Meyer-Berthaud, M.; Fairon-Demaret, M.; Streeel, M & Steemans, P. Runcaria, a middle Devonian seed plant precursor. *Science Magazine* 306(5697): 856-858.
- Jiao, Y.; Wickett, N.J.; Ayyampalayam, S.; Chanderbali, A.S.; Landherr, L.; Ralph, P.E.; Tomsho, L.P.; Hu, Y.; Liang, H.; Soltis, P.S.; Soltis, D.E.; Clifton, S.W.; Schalarbaum, S.E.; Schuster, S.C.; Ma, H.; Leebens-Mack & Depamphilis C.W. 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* 473(7345): 97-100.
- McLoughlin, S.; Carpenter, R.J.; Jordan, G.J. & Hill, R.S. 2008. Seed ferns survived the end-Cretaceous mass extinction in Tasmania. *American Journal of Botany* 95(4): 465-471.
- Stein, W. E.; Mannolini, F.; Hernick, L. V.; Landling, E. & Berry, C. M. 2007. Giant cladoxypsid trees resolve the enigma of the Earth's earliest forest stumps at Gilboa. *Nature* 446: 904-907.
- Rothwell, G.W.; Scheckler, S. & Gillespie, W.H. 1989. *Elkinsia* gen. nov., a late Devonian gymnosperm with cupulate ovules. *Botanical Gazette* 150(2): 170-189.
- Xu, H.-H.; Berry, C. M.; Stein, W. E.; Wang, Y.; Tang, P. & Fu, Q. 2017. Unique growth strategy in the Earth's first trees revealed in silicified fossil trunks from China. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 14(45): 12009-12014.

GIMNOSPERMAS



Figura 7. 73. O pinheiro-do-paraná, *Araucaria angustifolia*, uma Gimnosperma nativa.

A linhagem das Gimnospermas viventes é representada por 12 famílias e cerca de 1080 espécies (Christenhusz & Byng 2016). Esta linhagem contém vários representantes conhecidos, como os pinheiros, as sequoias, os ciprestes e as cicas. Poucos são os representantes nativos no Brasil, como o pinheiro-do-paraná ou araucária, espécies de *Podocarpus* e lianas do gênero *Gnetum* na Amazônia. A diversidade de Gimnospermas, com cerca de 1.000 espécies viventes, é muito inferior à das

Angiospermas, com quase 300.000 espécies atuais. Hoje as Gimnospermas suplantam a Angiospermas, como plantas arbóreas dominantes, apenas nas florestas de coníferas do Hemisfério Norte, em regiões frias ou polares.

As Gimnospermas são lenhosas, sendo árvores, arbustos ou lianas (*Gnetum*, Gnetaceae), incluindo poucas espécies epífitas e nenhuma planta aquática – apesar de existirem plantas em áreas inundadas, como as árvores do gênero *Taxodium* (Taxodiaceae) em áreas pantanosas (“*everglades*”) do sudeste dos EUA. As Gimnospermas atuais incluem as plantas mais altas e de volumosas em termos de biomassa, com as dos gêneros *Sequoia* e *Sequoiadendron* (Cupressaceae), com árvores com mais de 100 metros de altura. No grupo os representantes geralmente exibem um padrão de crescimento monopodial, com um tronco principal mais engrossado e dominante, com os ramos laterais menores partindo deste tronco principal. Essa característica é bastante evidente nas Coníferas, como nos pinheiros de “árvores de natal”.

O grupo das Gimnospermas viventes foi nomeado como Acrogymnospermae por Cantino et al. (2007), que propuseram este nome para diferenciar de Gimnospermas viventes das Pteridospermas (ver Capítulo anterior), plantas lenhosas com sementes, mas que não desenvolvem frutos (uma sinapomorfia das plantas com flores - Angiospermas, ver Capítulo 8). Antes, entretanto, existiam dúvidas se as Gimnospermas atuais seriam de fato um grupo monofilético (e.g. Doyle et al. 1994, Nixon et al. 1994) ou se grupos como as Gnetales, por exemplo, eram mais próximas das Angiospermas que de outras Gimnospermas (e.g. Crane 1985a, 1985b). Análises moleculares posteriores (e.g. Soltis et al. 2002, Burleigh & Mathews 2004) têm mostrado que o grupo é de fato monofilético.

As estimativas do tempo de origem do clado das Gimnospermas viventes (Acrogimnospermas) são bastante díspares, variando de (382-)366(-344) m.a. (Won & Renner 2006), ca. 311.6 m.a. (Magallón et al. 2013) ou mais de 315 m.a. (Crisp & Cook 2011), enquanto outros mostram uma origem muita mais recente (e.g. 150 m.a. cf. Wu et al. 2014), menos prováveis pois as Angiospermas já estavam começando a dominar o ambiente terrestre há 150 m.a.. Outras estimativas mais medianas incluem 271 m.a. (Magallón et al. 2015), e (308.5-)299,8(-291) em Rothfels et al. (2015). De qualquer forma, o apogeu da linhagem das Gimnospermas viventes parece ter sido durante o Mesozoico, nos períodos Triássico e Jurássico, entre 250-145 m.a., posteriormente com

a substituição destas plantas pelas Angiospermas como arbóreas dominantes, já no período Cretáceo (Mesozoico), começando a 145 m.a.

As Gimnospermas atuais retiveram várias características plesiomórficas presentes nas Pteridospermas. O lenho das Gimnospermas é homogêneo, com os elementos condutores sendo traqueídes (Figura 7.2). Uma exceção importante é

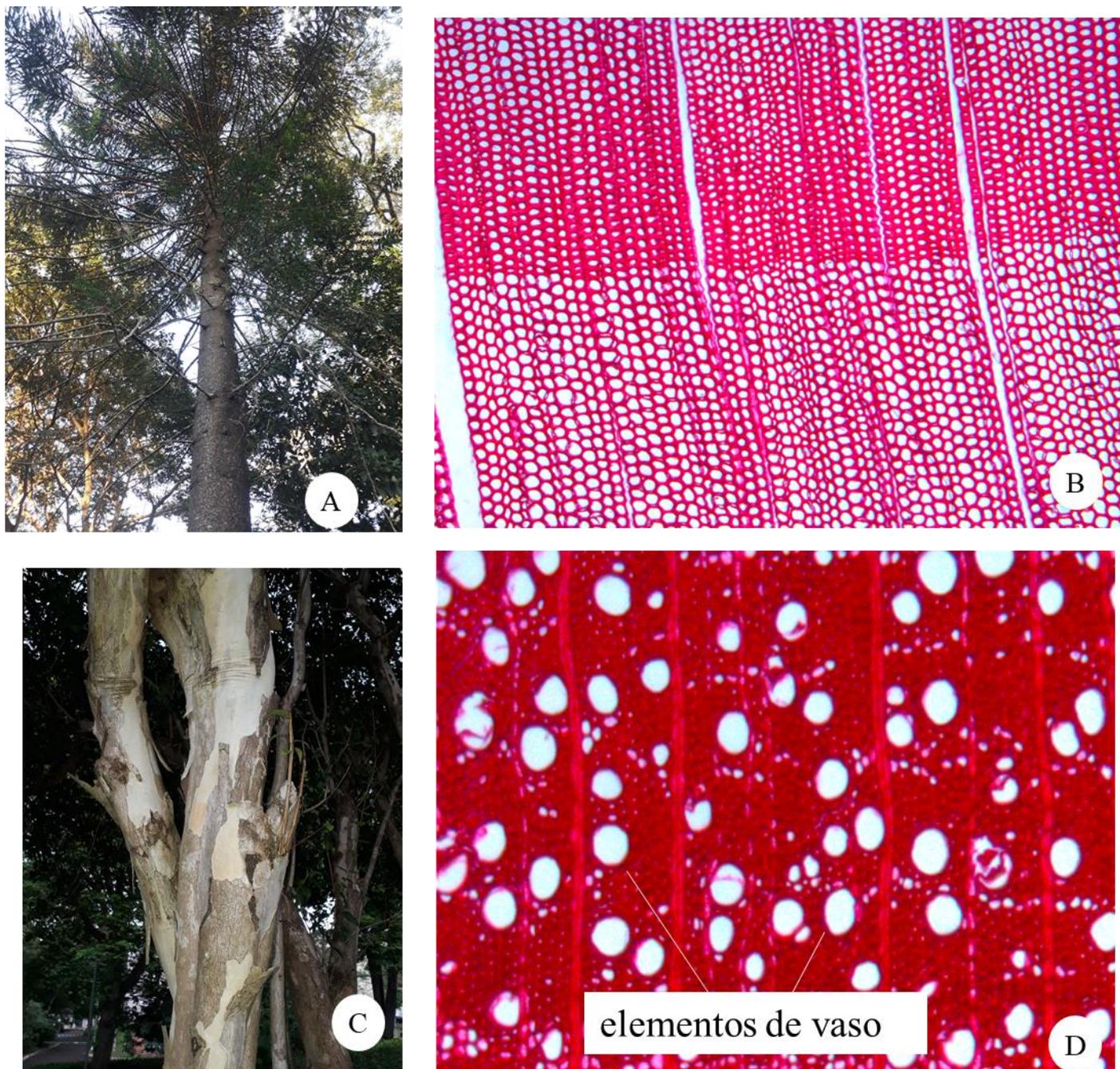


Figura 7. 74. Comparação entre os lenhos de uma Gimnosperma e uma Angiosperma. A. uma Gimnosperma, *Araucaria angustifolia*, com lenho homogêneo (B) formado por traqueídes. A linha que divide as células mais claras e escuras marca o limite de produção de lenho em diferentes épocas do ano. C. Caule de uma Angiosperma, a pitanga (*Eugenia uniflora*, Myrtaceae), com lenho heterogêneo com presença de células de grande calibre – os elementos de vaso, uma novidade evolutiva das Angiospermas.

encontrada nas Gnetales, que possuem elementos de vaso, como as Angiospermas, mas com formação não homóloga.

Além da ausência de elementos de vaso no xilema, não existe entre as Gimnospermas uma folha carpelar (carpelo) envolvendo os óvulos e, portanto, não há desenvolvimento de um ovário e de frutos protegendo as sementes (sinapormorfias das Angiospermas). A ausência de carpelos é a característica que originou o nome do grupo das Gimnospermas (gymnos – nu; sperma – semente). Em vários grupos, entretanto, ocorre a proteção da semente por escamas fusionadas ou brácteas, um bom exemplo os pinhões dos pinheiros-do-paraná (*Araucaria angustifolia*, Araucariaceae). Em alguns juníperos (*Juniperus* spp., Cupressaceae), como nos zimbros, as escamas são carnosas e lembram os frutos das Angiospermas

Em comum, as Gimnospermas atuais possuem os órgãos reprodutivos em estróbilos (ou cones), que são estruturas com as brácteas ou os esporofilos (folhas que portam os esporângios) dispostos espiraladamente ao longo de um eixo alongado. Essa disposição é a mais encontrada no grupo, sendo típica das Coníferas (nome derivado de “cone”), mas há casos de eixos contraídos que portam esporofilos mais alongados (como nas plantas femininas de Cycadaceae, ordem Cycadales) ou com estróbilos reduzidos em *Podocarpus* (Podocarpaceae). Os estróbilos das plantas atuais são sempre unissexuais e as plantas podem ser monoicas (como os pinheiros, *Pinus*) ou dioicas, como nas Araucariaceae, Cycadaceae e Ginkgoaceae. Entre as Gimnospermas viventes os esporângios masculinos (microesporângios) são sempre abaxiais abrindo por ruptura da epiderme, podendo variar de apenas dois por esporofilo (como em *Pinus*) até centenas como nas Cycadales. As Gimnospermas atuais também possuem frequentemente canais resiníferos, familiares em espécies de Coníferas, como nos pinheiros, ciprestes e araucárias, mas ausentes nas Gnetales e Cycadales.

Os carpelos das Angiospermas propiciaram o desenvolvimento do estigma – uma superfície especializada na captação do grão de pólen, onde ele pode germinar e desenvolver o tubo polínico, passando pelo estilete e chegando aos óvulos. Nas Gimnospermas, entretanto, não há a presença do tecido estigmático e a captação do grão de pólen é feita pela gota micropilar, que depois de dessecar “absorve” os grãos de pólen através da micrópila para a câmara polínica, como visto no Capítulo 6. Depois de captados pela gota micropilar, os grãos de pólen passarão da câmara polínica para uma

câmara mais interna, a câmara arquegonial, por dessecação adicional da gota micropilar. Nas Coníferas (incluindo as Gnetales) os grãos de pólen germinarão, isto é, desenvolverão um tubo polínico que levará o gameta único e imóvel (sem cílios ou flagelos) até a oosfera (o gameta feminino), uma célula especializada do gametófito feminino, ocorrendo a fecundação. Este processo de formação do tubo polínico e a presença de um gameta imóvel que deve ser levado até a oosfera é o mesmo das Angiospermas, o que caracteriza a sifonogamia. Apesar de todas as Gimnospermas possuírem tubo polínico haustorial, apenas em Ginkgoales e Cycadales, os gametas são ciliados e móveis, sendo liberados na câmara arquegonial locomovendo-se no líquido desta câmara até atingir a oosfera.

Como visto no Capítulo anterior, a natureza haustorial do tubo polínico pode ser uma evidência de um processo em que o gametófito masculino ancestral era formado por mais células, e no qual a nutrição dos gametas era necessária por um período mais longo. De qualquer forma, mesmo nos grupos atuais de Gimnospermas e em especial nas Ginkgoales e Cycadales, o tempo dispendido entre a captação dos grãos de pólen pela gota micropilar e a fecundação varia de 7 dias a 12 meses ou mais e a maturação completa das sementes pode chegar a três anos. Em comparação, nas Angiospermas o tubo polínico começa a desenvolver rapidamente depois do grão de pólen chegar ao estigma atingindo os óvulos em poucas horas e a maturação e dispersão das sementes pode levar poucas semanas, principalmente nas angiospermas anuais. O gametófito feminino das Gimnospermas também é formado por muito mais células do que as usuais sete células (com oito núcleos) das Angiospermas e este é o tecido de reserva (de natureza haploide) que o embrião utilizará como reserva de energia. De fato, o gametófito feminino continua crescendo após a fertilização e, assim, o óvulo como um todo é relativamente grande quando comparado com a semente madura. Sakai (2013) argumenta que o estágio de gametófito bastante prolongado das Gimnospermas quando comparado com as Angiospermas representaria uma estratégia de reprodução estável do ponto de vista evolutivo, já que após a fertilização pouco mais é necessário para o desenvolvimento do embrião. Entretanto, se o embrião não se formar, a planta terá gasto uma considerável energia (Haig & Westoby 1989). Nas Angiospermas, o tecido nutritivo é o endosperma triploide formado na dupla fecundação que será formado apenas após a fecundação, otimizando o uso de energia por parte da planta (ver no Capítulo 8).

A polinização das Gimnospermas pode ser realizada por insetos, preferencialmente pequenas moscas em *Ephedra* e *Welwitschia* e besouros nas Cycadales. Nas Coníferas e *Ginkgo* a polinização é realizada pelo vento. Foi sugerido que no Mesozoico (período Jurássico, ca. 200 m.a.) grupos de Gimnospermas seriam polinizados por insetos da ordem Mecoptera, com as probóscides especializadas em sugar as gotas micropilares, em um modo de “co-evolução” similar e independente dos insetos que se alimentam de néctar nas Angiospermas, como as abelhas (Ren et al. 2009).

Filogenia e Classificação do grupo

A filogenia das Gimnospermas atuais ainda está em discussão. Os principais pontos de conflito são sobre o posicionamento das Gnetales entre as Coníferas (Pinales) e se as Ginkgoales e as Cycadales são grupos sucessivamente de divergência mais antiga ou irmãos entre si. A hipótese filogenética de Chaw et al. (1999) mostra as Cycadales como irmão das outras gimnospermas, sucedido pelas Ginkgoales e depois as Coníferas (Pinales) com as Gnetales entre elas. Novas análises moleculares de Lu et al. (2014) mostraram a mesma topologia. Estas duas hipóteses (Chaw et al. 1999 e Lu et al. 2014) são apoiadas pela presença de plesiomorfias entre as Cycadales e Ginkgoales que apresentam, entre outras características, os gametas masculinos ciliados (móveis), em oposição às Gnetales+Coníferas com tubo polínico levando o gameta (não ciliado e imóvel) até a oosfera (gameta feminino).

Chase & Reveal (2009) utilizam o nível de subclasse para classificar as Gimnospermas viventes, reconhecendo quatro grupos, o que é acatado por Christenhusz et al. (2011): Cycadidae (com uma ordem, Cycadales), Ginkgoideae (com a ordem Ginkgoales), Gnetidae (com as ordens Welwitschiales, Gnetales e Ephedrales) e Pinidae (com as ordens Pinales, Araucariales e Cupressales) – as ordens expressas por Christenhusz et al. (2011). Estas subclasses são, em outras classificações, tratadas como ordens, respectivamente Cycadales, Ginkgoales, Gnetales e Coniferales (as Coníferas). Já Simpson (2010) reconhece as Divisões Cycadophyta, Ginkgophyta e Pinophyta, incluindo as Gnetales neste último grupo, o que é mais condizente com a hipótese das Gnetales estarem dentro do clado das Coníferas (cf. Chaw et al. 1999; Lu et al. 2014). Independentemente do nível taxonômico, o reconhecimento de três linhagens – a) das *Cycas* e seus parentes, b) de *Ginkgo* e c) das Coníferas (incluindo as Gnetales) parece

ser o mais razoável, dados os resultados de filogenias mais atuais disponíveis. (Figura 7.3)

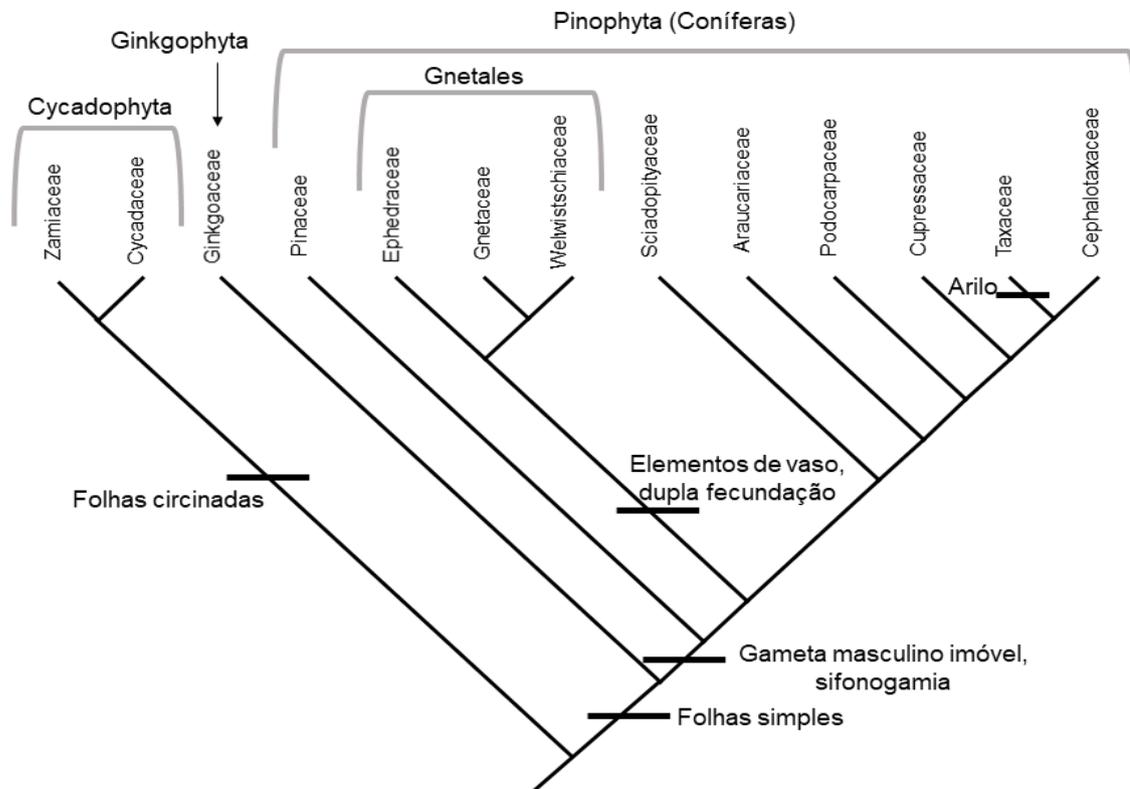


Figura 7.75. Filogenia simplificada das Gimnospermas viventes, com algumas sinapomorfias marcadas. Baseado em Lu et al. (2014)

CYCADALES (CYCADOPHYTA OU CYCADIDAE) (Figuras 7.4., 7.5, 7.6, 7.7)

As Cycadales (ou Cycadophyta ou ainda Cycadidae) são atualmente um grupo de plantas restrito a cerca de 305 espécies, divididas em 10 gêneros em duas famílias (Cycadaceae e Zamiaceae). São um grupo de plantas que no passado eram mais abundantes e com distribuição mais ampla, mas hoje restritas a áreas tropicais e subtropicais nas Américas (sudeste da América do Norte, América Central e Caribe e Norte da América do Sul), inclusive no Brasil, mais sudeste da Ásia, Austrália e regiões da África. As Cycadales foram especialmente abundantes no período Jurássico (201-154 m.a., Mesozoico) que por isso é conhecido como “Idade das Cicadófitas”. As regiões às quais as Cycadales são hoje restritas provavelmente indicam sua antiga distribuição na

Pangeia antes que os supercontinentes Laurasia e Gondwana se separassem. Apesar de ser um grupo de origem antiga, a linhagem das espécies atuais evoluiu apenas nos último 12 milhões de anos e a percepção popular de que as Cycadales seriam “fósseis vivos” não possui evidências científicas. Fósseis com morfologia de cicadáceas são conhecidas do final do Paleozoico (290-265 m.a.), mas talvez grupos derivados de Pteridospermas (Gao & Thomas 1989). *Crossozamia* (ca. 270 m.a.) pode ser o grupo irmão das Cicadáceas viventes (Hermsen et al. 2006).

A morfologia das Cycadales é bastante característica, com um tronco não ramificado com uma coroa de folhas pinadas coriáceas, semelhante às palmeiras (nas espécies maiores, arborescentes) ou samambaias (nas espécies menores), muitas vezes neste caso com caule subterrâneo (como em *Zamia*). As plantas possuem um crescimento bastante lento. As folhas são pinadas, coriáceas, com a pré-foliação circinada semelhante às Pteridófitas, com folhas que vão “desenrolando” no seu desenvolvimento. Reprodutivamente, as Cycadales são dioicas e as plantas produzem grandes estróbilos (cones) no ápice do caule. Os estróbilos possuem numerosos esporofilos (folhas modificadas portadoras de esporângios), os esporofilos masculinos (microesporofilos) com numerosos esporângios contendo os grãos de pólen e os esporofilos femininos (megasporofilos) com dois ou mais óvulos. As sementes são geralmente grandes e em muitas espécies a porção externa é colorida e carnosa. Em Cycadaceae as plantas femininas não produzem estróbilos, mas esporofilos alongados com óvulos dispostos nas margens, uma das formas de diferenciar esta família de Zamiaceae, onde as plantas dos dois sexos produzem estróbilos. Como visto anteriormente, as Cycadales possuem gametas móveis ciliados, que são liberados pelos tubos polínicos haustorias na câmara arquegonial (Figura 7.4).

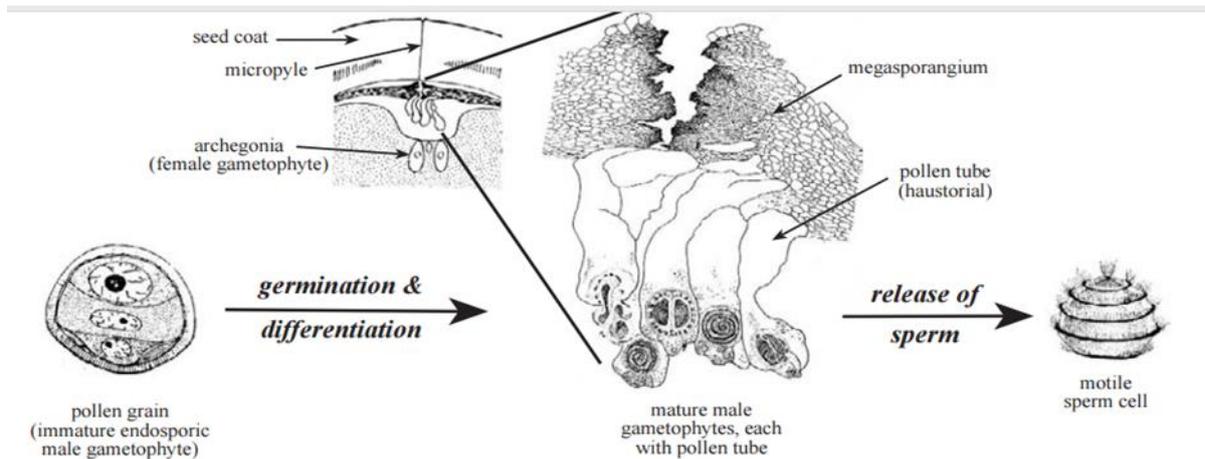


Figura 7. 76. Natureza haustorial dos tubos polínicos entre as Cycadales. Notar também o gameta móvel ciliado. (NOTA: figura será substituída por figura original).

Encontram-se entre as Cycadales muitas plantas que são cultivadas, como as do gênero *Cycas* (“palmeiras-de-jardim” ou “palmeiras-sagu”) e espécies de *Encephalartos* (Zamiaceae). Aparte as espécies de *Zamia* nativas da Amazônia, no Brasil são muito cultivadas *Cycas cycynalis* e *C. revoluta*, ambas exóticas. Em outras partes do mundo, notadamente na Ásia e Pacífico, espécies arbóreas de *Cycas* são utilizadas como fonte de amido, extraído do ápice do tronco.



Figura 7. 77. Cycadales. Cycadaceae. *Cycas circinalis*. A. Folhas compostas novas, em B detalhes da pré-foliação circinada. C. Semente. D. Semente seccionada longitudinalmente, mostrando detalhas das estruturas. O embrião ainda não está formado nesta fase.



Figura 7. 78. Cycadales, Cycadaceae. *Cycas circinalis*. A. Indivíduo “feminino”. B. Detalhe de um megasporofilo com sementes. C. semente, notar tecido do megagametófito. D. indivíduo “masculino” com microstróbil. E. microestróbil, F. Detalhe de um microsporofilo do microstóbil, mostrando esporângios (onde são formados os grãos-de-pólen). *Cycas revoluta*. G. Indivíduo “feminino” fértil. H. detalhe de um microsporofilo com sementes. I. Semente, a testa da semente formada por duas camadas, uma carnosa e alaranjada (sarcotesta) e a interna rígida.



Figura 7.79. Cycadales. Zamiaceae. cultivadas no Jardim Botânico de Shenzhen China. *Zamia furfuracea*. A. Indivíduo “feminino”. B. Megastróbilo. *Zamia neurophyllidia* C. Indivíduo “masculino”. D. Microstróbilos.

GINKGOALES (GINKGOPHYTA OU GINKGOOIDEAE) (Figura 7.8)

As Ginkgoales são atualmente representadas por apenas uma família, Ginkgoaceae, com uma espécie, *Ginkgo biloba*. *Ginkgo* é um gênero conhecido por fósseis do começo do Jurássico e *G. biloba* pode ter mais de 100 milhões de anos, datando do começo do Cretáceo (ver Royer et al. 2003). Hoje a planta é nativa apenas de algumas áreas na floresta temperada no interior da China. A planta, entretanto, é cultivada há séculos em templos religiosos budistas ou xintoístas na China, Japão e outros países asiáticos, onde foi vista pela primeira vez por botânicos ocidentais. Apesar do crescimento lento, atualmente ela também é cultivada em áreas urbanas, especialmente em países de clima temperado, por conta de suas folhas amarelas a avermelhadas na época do outono e por sua resistência a ambientes com poluição atmosférica como em cidades. No Brasil ela é ocasionalmente cultivada, especialmente em templos e jardins com temática oriental.

Ginkgo biloba é diferente das Cycadales por ser espécie arbórea com ramificações, semelhantes às Coníferas, mas distinta destas pelas folhas bilobadas, flabeliformes (em forma de leque), com nervuras dicotômicas bastante visíveis, parecidas com os segmentos das frondes de avencas (*Adiantum*, Adiantaceae, uma “Pteridófita” Monilófita), o que confere um dos nomes populares no Brasil: avencão. Como as Cycadales, as *Ginkgo* são dioicas e seus gametas são também móveis e ciliados. Entretanto, *Ginkgo* não forma estróbilos típicos, as plantas masculinas formam pequenos eixos curtos com caules laterais, cada um com dois microesporângios (esporângios masculinos) que liberam os grãos de pólen por fendas longitudinais. Já as plantas femininas formam eixos curtos com dois óvulos. As sementes possuem uma sarcotesta carnosa com uma porção rígida da testa interna que protege o embrião, este com dois cotilédones, imerso no tecido nutritivo do gametófito feminino. As plantas cultivadas preferidas são as masculinas, pois as plantas femininas podem exalar um odor desagradável exalado pela decomposição da sarcotesta quando as sementes começam a apodrecer no solo depois de sua queda.

A parte o uso ornamental, *Ginkgo biloba* também é cultivada por suas propriedades medicinais. Suas sementes torradas ou cozidas também são consumidas em países asiáticos.

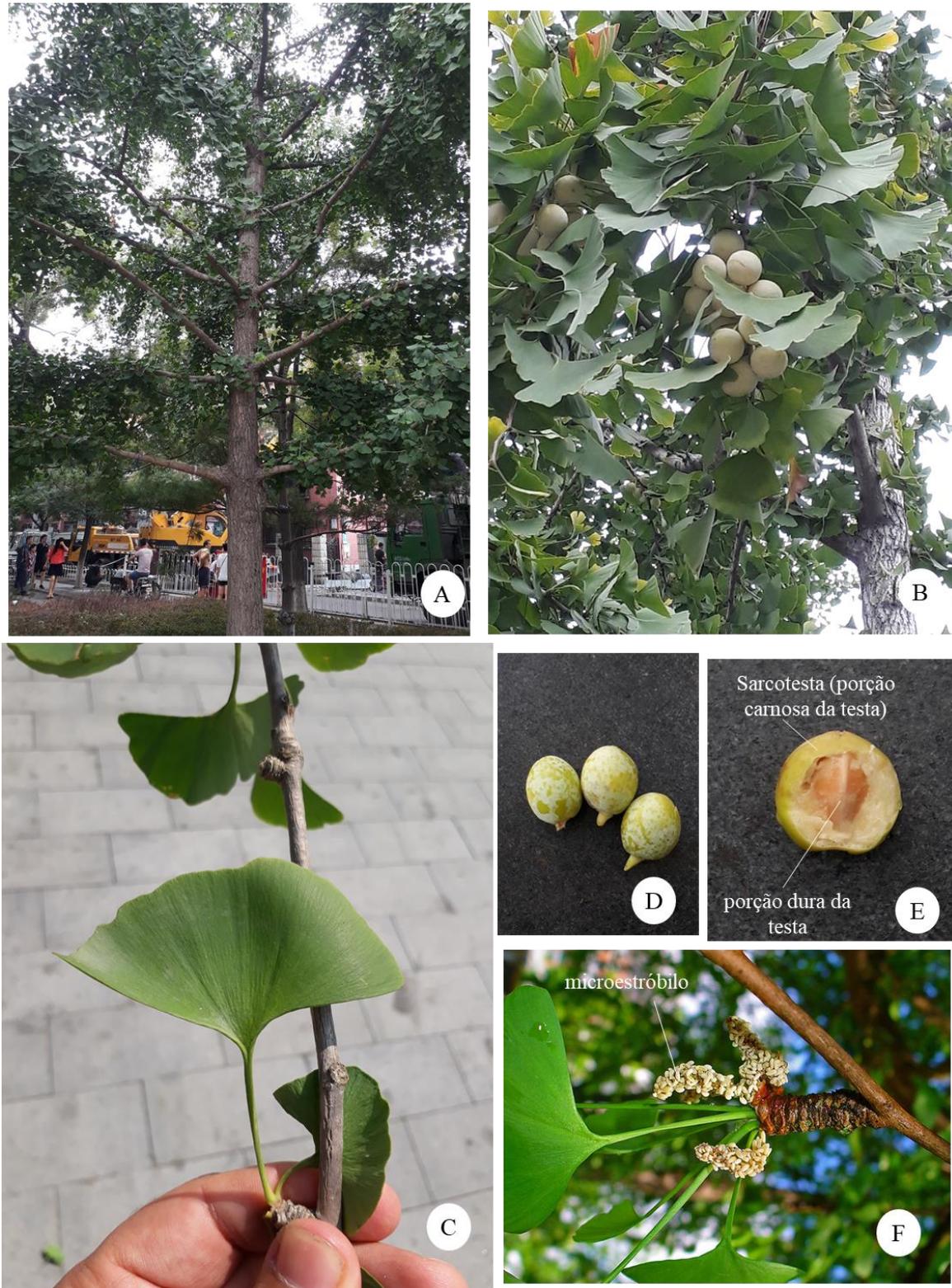


Figura 7. 80. Ginkgoales. Gynkgoaceae. Gynkgo liloba. A. Árvore nas ruas de Pequim (China), indivíduo “feminino”. B. Ramo com sementes. C. Detalhe das folha e nervação. D. Semente, a testa da semente formada por duas camadas, uma carnosa e esverdeada (sarcotesta) e a interna rígida formada. F. Microestróbilos.

AS CONÍFERAS (PINOPHYTA, PINIDAE, CONIFEROPHYTA)

As Coníferas são um grupo de plantas que, como as Cycadales e Ginkgoales, eram mais diversificadas no passado. Plantas do grupo eram o elemento arbóreo dominante em comunidades vegetais de todo mundo no Jurássico, estando hoje substituídas pelas Angiospermas em quase todas elas. Uma importante exceção são as florestas de coníferas do Hemisfério Norte, chamada também de Floresta Boreal ou taiga, na Rússia. A maior diversidade do grupo ocorre exatamente em áreas temperadas ou subtropicais do Hemisfério Norte, com relativamente poucas espécies em áreas do Hemisfério Sul. No Brasil há espécies nativas da família Araucariaceae (*Araucaria angustifolia*, o pinheiro-do-paraná) Podocarpaceae (*Podocarpus* e *Retrophyllum*), Gnetaceae (seis espécies de *Gnetum*, lianas na Amazônia) e Ephedraceae (*Ephedra tweediana*, Ephedraceae, do Rio Grande do Sul). Fósseis do grupo são conhecidos do Cretáceo (155 m.a., família Pinaceae, Rothwell et al. 2012, Miller 1999). Estimativas para a origem do grupo, baseadas em filogenias moleculares recentes, variam grandemente, de (339-)330(-320) m.a. (Yang et al. 2017) a 181-140,1 m.a. (Naumann et al. 2013).

As Coníferas são um grupo monofilético (se incluídas as Gnetales, tratadas mais adiante neste Capítulo) de plantas lenhosas (árvores ou arbustos) com folhas simples, uma sinapomorfia que é compartilhada com as Ginkgoales. As folhas das coníferas são geralmente lineares, parecidas com agulhas (aciculares, em *Pinus* por exemplo) ou escamifomes (nos *Cupressus*) ou triangulares, como nas Araucárias, e geralmente são rígidas. Em grupo como nas Pinaceae ocorrem ramos curtos especializados, chamados de braquiblastos, com numerosas folhas aciculares dispostas de maneira congesta, com escamas persistentes na base. Em vários representantes das Coníferas, as folhas apresentam caracteres xeromórficos, como os estômatos em cripta e presença de hipoderme, adaptações que estão relacionadas também a regiões com clima frio e invernos rigorosos.

As Coníferas (incluindo as Gnetales) também compartilham a perda da mobilidade dos gametas masculinos. O gametófito masculino é haustorial, nutrindo-se do tecido do nucelo (tecido do megasporângio) por até um ano depois da polinização. Entretanto, o tubo polínico das Coníferas conduz o gameta masculino diretamente até próximo do óvulo (sifonogamia), semelhante às Angiospermas, um caso de convergência.

As estruturas que deram o nome do grupo (Coníferas) são os cones, ou estróbilos, estruturalmente semelhantes àqueles encontrados em Cycadales. Os estróbilos nas Coníferas são (como em todas as gimnospermas viventes) unissexuados, geralmente encontrados na mesma planta (plantas monoicas), mas com grupos com estróbilos femininos e masculinos em indivíduos diferentes (plantas dioicas), como nas Araucariaceae e na maioria das Podocarpaceae. Nos estróbilos, os esporofilos (folhas modificadas) estão dispostos em espiral ao longo de um eixo central, com os esporângios masculinos (microesporângios) em número de dois, localizados na face adaxial (superior) do esporofilo (microsporofilo). Em alguns grupos (como em Pinaceae) os grãos de pólen possuem um par de pequenas bolsas de ar, o que facilita a polinização pelo vento. Os estróbilos femininos são diferentes dos masculinos por serem uma estrutura composta: um eixo central sustentando brácteas modificadas – as escamas ovulíferas - na verdade um sistema de brotação lateral modificado semelhante a um esporofilo, mas não homólogo a este. Em cada uma das escamas ovulíferas podem ser encontrados 1-muitos óvulos, que se desenvolverão em sementes após a fertilização e desenvolvimento. Em alguns grupos, como nas Podocarpaceae e nas Taxaceae, os estróbilos podem ser reduzidos a estruturas carnosas, contendo apenas um óvulo. Em várias Coníferas, as sementes são aladas e dispersas pelo vento, mas em outras há modificações que promovem q dispersão por animais, como nas Araucariaceae e Taxaceae.

As Coníferas também são caracterizadas pela posse de canais resiníferos, presentes em todos os órgãos das plantas, mais visíveis quando o caule é cortado. A madeira de várias coníferas também é aproveitada comercialmente, sendo o grupo mais importante mundialmente na indústria madeireira e de celulose, principalmente por conta do gênero *Pinus* (Pinaceae).

São destacadas abaixo as famílias Araucariaceae, Cupressaceae, Pinaceae e Podocarpaceae. Pertencem também ao grupo das Coníferas a família Taxaceae (sem representantes nativos no Brasil), com o gênero *Taxus*, com espécies conhecidas como teixos. O teixo-do-pacífico (*Taxus brevifolia*) é fonte do taxol, base dos primeiros medicamentos com atividade antitumoral comprovada, originalmente extraído da casca das árvores mas hoje já sintetizado artificialmente.

As **Araucariaceae** são árvores, dioicas ou monoicas, com folhas simples, alternas espiraladas, raro dísticas ou opostas, imbricadas (*Araucaria*) ou não (*Agathis*),

geralmente uninérveas, rígidas, com a margem inteira. Os microstróbilos (estróbilos masculinos) possuem numerosos microsporofilos, cada um com com 6-20 microsporângios alongados e pendentes. Os megastróbilos (estróbilos femininos) são maiores e menos numerosos que os microstróbilos, cada uma das brácteas com apenas um óvulo, estes livres ou imersos em uma lígula. As sementes podem ser aladas ou não, em *Araucaria* protegidas por duas brácteas (ou escamas) que encerram a semente em seu interior, produzindo o popular “pinhão”. (Figura 7.9)

Araucariaceae é formada por três gêneros (*Agathis*, *Araucaria* e *Wollemia*) e 33 espécies, distribuídas pelo Sul da América do Sul, Malásia ao leste da Austrália e Nova Zelândia. Fósseis de Araucariaceae são conhecidos do Jurássico Mediano (c. 175 m.a.) e mais recentes. *Araucaria* é encontrada em rochas mais antigas, datadas do Triássico em muitas partes do mundo. Um dos fósseis melhor preservados é de *A. mirabilis* (Jurássico Mediano) da Patagônia (160 m.a.).

No Brasil a única espécie nativa é o pinheiro-do-paraná [(*Araucaria angustifolia* árvore de grande porte que no passado formava extensas florestas (as “matas” ou “florestas de araucária”) em áreas do Sul e Sudeste do Brasil, mas hoje ameaçada de extinção por conta da extração da madeira, de excelente qualidade. As araucárias são também fonte do pinhão, apreciado como alimento (o tecido nutritivo sendo o gametófito feminino) e base antigamente da cultura de coleta das antigas populações indígenas. A associação com a gralha azul (*Cyanocorax caeruleus*) como dispersor das sementes de araucária é bastante conhecida. Além do pinheiro-do-paraná no Brasil são cultivadas a bunya-bunya (*Araucaria bidwilli*), a araucária-excelsa (*Araucaria columnaris*), e *Agathis robusta*.

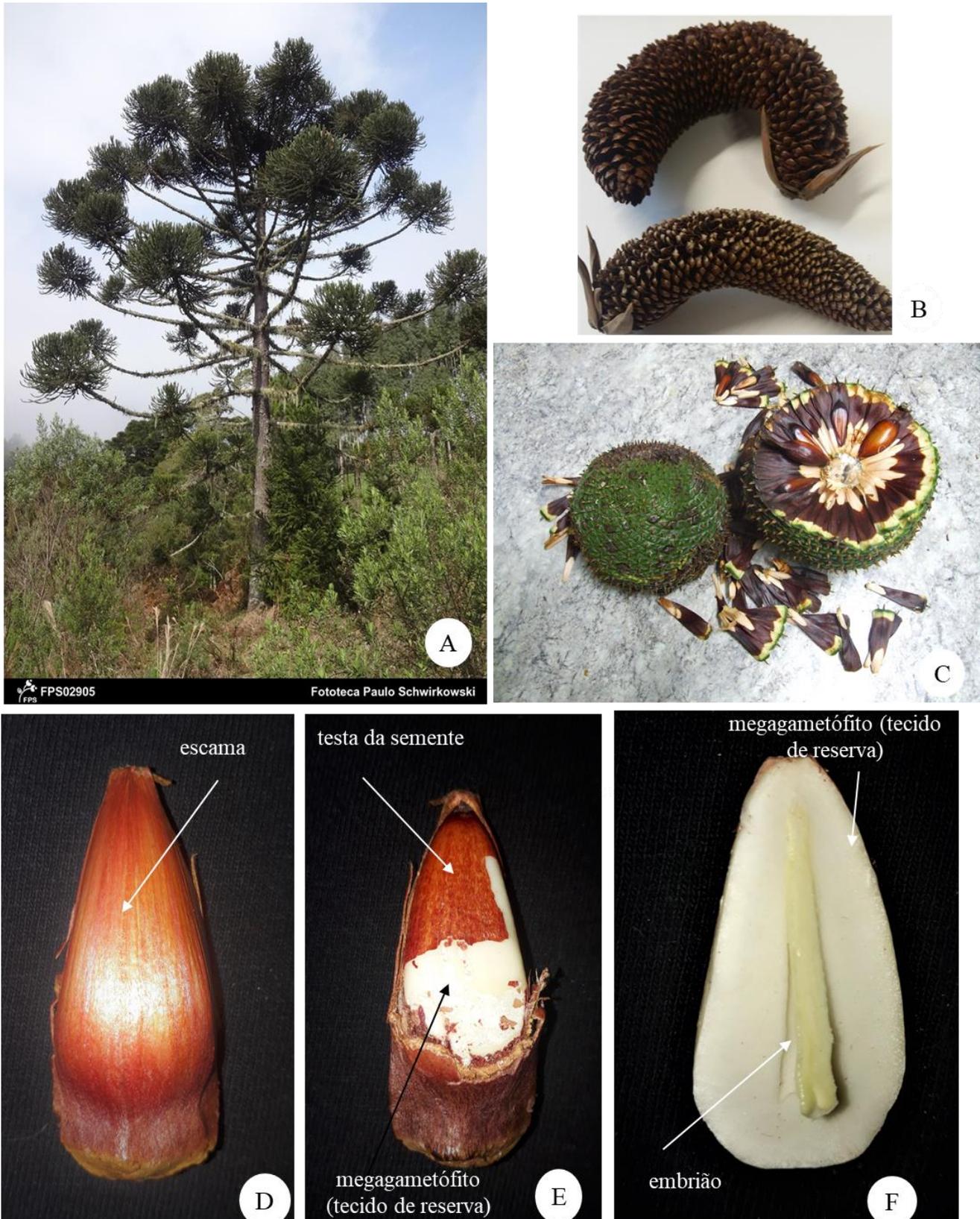


Figura 7. 81. Coníferas. Araucariaceae. *Araucaria angustifolia*. A. Árvore. B. Detalhe das folhas. C. Megastróbilo fecundado (pinha) com as sementes (pinhões). D. Semente (pinhão) mostrado uma das escamas protetoras. E. Semente com escama retirada mostrando tecido de reserva (megagametófito) e a testa da semente. E. Semente seccionada longitudinalmente mostrando embrião.

As **Cupressaceae** são árvore ou arbustos, monoicos ou raramente dioicos (*Juniperus*), com folhas simples, geralmente escamiformes ou ainda lineares, lanceoladas ou aciculares, alternas, opostas ou verticiladas, frequentemente pontiagudas. Os microestróbilos (estróbilos masculinos) possuem muitos microsporofilos, cada um com dois a dez microsporângios. Os megaestróbilos (estróbilos femininos) são formados por numerosas brácteas, cada uma com 1-20 óvulos. As sementes possuem geralmente duas ou três alas, mas há grupos com sementes não aladas (Figura 7.10 e 7.11)

Cupressaceae é formada por 30 gêneros 133 espécies, presentes principalmente em áreas boreais e temperadas do Hemisfério Norte, no Hemisfério Sul em áreas do extremo Sul da África, América do Sul e Oceania (Austrália, Nova Zelândia e Papua-Nova Guiné). Fósseis do Jurássico são estimados em 169 m.a. (Harris 1943, Inglaterra) e começo do Jurássico na China (Escapa et al. 2008; Bodnat & Escapa 2016).

A circunscrição de Cupressaceae foi ampliada atualmente com novos dados moleculares e gêneros incluídos antes na família Taxodiaceae são agora reconhecidos como Cupressaceae. Pertencem às Cupressaceae as sequoias - *Sequoiadendron giganteum* - as maiores árvores do mundo, com mais de 100 metros de altura, da América do Norte, algumas com idade estimada de mais de 300 anos. Representantes da mesma subfamília (Sequoioideae) também estão presentes na China. *Taxodium* é comum nas áreas pantanosas do sul dos Estados Unidos (“*everglades*”). Não há representantes nativos de Cupressaceae no Brasil. Entretanto, várias espécies de diferentes gêneros são utilizadas como ornamentais, com destaque aos ciprestes

(*Cupressus* spp.), ou “pinheiros -dos-cemitérios”, como árvores isoladas e cercas-vivas e as tuias (*Thuja* spp.)



Figura 82. Coníferas. Cupressaceae. *Thuja* spp. A. Indivíduo em avenida. B. Detalhe das folhas escamiformes. C. Megastróbilos e microstróbilos



Figura 7.83. Coníferas. Cupressaceae. *Cupressus sempervirens*. A. Indivíduo adulto. B. Microestróbilos, notar também as folhas escamiformes. *Sequiadendron giganteum*. C. Indivíduo em parque dos Estados Unidos. D. Megastróbilos. Fotos C e D Marcelo Trovó.

As **Podocarpaceae** são árvores ou arbustos, dioicos (raro monoicos), com um gênero parasita de raízes (*Parasitaxus*). As folhas são simples, alternas, espiraladas, raro opostas, lanceoladas a lineares ou ainda escamiformes, com a margem inteira. Os microstróbilos (estróbilos masculinos) possuem muitos microsporofilos, cada um com dois microsporângios abaxiais, paralelos e deiscentes por uma abertura longitudinal, que portam grãos de pólen geralmente com duas vesículas de ar. Os megastróbilos (estróbilos femininos) geralmente estão ausentes ou pouco definidos, os ramos férteis formados por duas a três brácteas uniovuladas coalescentes, geralmente com um receptáculo coriáceo ou carnoso na maturação. As sementes são geralmente solitárias, ovoides, raro aos pares, unidas ao receptáculo e rodeadas por uma capa carnosa ou coriácea (epimácio), às vezes vistosa, formando uma estrutura drupoide semelhante a um fruto.

As Podocarpaceae incluem 17 gêneros e 186 espécies, distribuídas pela América do Sul e Central (incluindo Caribe), Oceania, África e Sul da Ásia, chegando ao Japão. Fósseis de Podocarpaceae (*Rissikia*) são conhecidos do Triássico Médio da Antártida (c. 220 m.a).

A distribuição de Podocarpaceae era mais abrangente no passado e hoje o grupo apresenta uma distribuição mais restrita e gondwanica, como indicado pelos fósseis da família na Antártida. No Brasil são conhecidas nove espécies em dois gêneros, *Retrophyllum*, com uma espécie, *R piresii* da Amazônia (Pará e Rondônia) e oito espécies de *Podocarpus*, a maioria amazônica, mas com duas espécies *P. sellowii* e *P. lambertii*, ambas ocorrendo em áreas florestadas no Sul e Sudeste do Brasil, incluindo as florestas de Araucária. No Brasil também é muito cultivada o pinheiro-de-buda, *Podocarpus macrophyllus* nativo do sul da China e sul e leste da China, utilizado em jardins com temática oriental ou como cerca-viva.



Figura 7.84. Coníferas. Podocarpaceae. *Podocarpus macrophyllus*. A. Indivíduos “femininos” cultivados. B. Detalhe das folhas. C. Sementes com epimácio maduro. D. Sementes com epimácio jovem. E. Indivíduo “masculino” mostrando microestróbilos.

As **Pinaceae** são árvores ou arbustos monoicos, com as folhas lineares ou aciculares, raro lanceoladas, agrupadas em ramos laterais curtos chamados de braquiblastos, folhas uninérveas e frequentemente pontiagudas. Os microstróbilos (estróbilos masculinos) portam muitos microsporofilos, cada esporofilo com dois microsporângios abrindo por fendas longitudinais. Os grãos de pólen geralmente possuem duas vesículas de ar (sacos aéreos), facilitando a polinização pelo vento. Os megastrobilos (estróbilos femininos) são coriáceos, maiores e mais numerosos que os microstróbilos, com numerosos brácteas, cada uma com dois óvulos. As sementes são geralmente aladas. Biovuladas (Figuras 7.13 e 7.14)

As Pinaceae são constituídas por 11 gêneros e 213 espécies, sendo 113 espécies do gênero *Pinus*. As plantas da família ocorrem no Hemisfério Norte, nas florestas boreais e temperadas até a América Central e Malásia com limite de distribuição Sul. Fósseis atribuídos a Pinaceae são datados de de cerca de 155 m.a. (Rothwell et al. 2012)



Figura 7.85. Coníferas. Pinaceae. Pinus. A. Indivíduos de pinheiro (*Pinus elliottii*) cultivados. B. Detalhe dos braquiblastos e das folhas aciculares. C. Megastróbilo já maduro portando semente. D. Sementes. *Pinus taeda*: E. Microestróbilos. F. Microestróbilo seccionado longitudinalmente mostrando microsporofilos e microesporângios com grãos de pólen (ou microgametófitos).

No Brasil não há representantes nativos, mas espécies de *Pinus* são muito cultivadas para a produção de madeira, celulose e resina. Além disso há o cultivo de espécies como ornamentais, como *Pinus eliotti* e o cedro-do-líbano (*Cedrus libanii*), cuja madeira era muito utilizada na fabricação de barcos em áreas do oriente médio e presente na bandeira do Líbano. Também é reportada a sua exploração na antiguidade pelos assírios, babilônios, persas e fenícios e utilizados na construção do templo de Salomão, em Jerusalém. A epopeia suméria do herói Gilgamesh, um dos textos mais antigos conhecidos, narra a aventura na Floresta de Cedros, onde Gilgamesh e o seu amigo Enkidu derrotam o guardião, o monstro Humbaba. São também mundialmente famosos os “Cedros de Deus” ou “Cedros do Senhor”, um bosque de cedros milenares, remanescentes das imensas florestas de cedros que outrora cobriam o Líbano, hoje em dia presentes no sopé do Monte Líbano (Líbano) e reconhecidos como Patrimônio Mundial pela UNESCO.

Entre as Pinaceae estão também as plantas com sementes não clonais mais antigas que se conhecem (4700 anos ou mais), da espécie *Pinus longaeva* (Munné-Bosh 2014), encontrados na América do Norte. Uma árvore chamada de Matusalém, presente nas White Mountains (Califórnia, EUA), tem idade estimada de cerca de 4840 anos.



Figura 7.86. Coníferas. Pinaceae. A. *Cedrus libanii*, o cedro-do-líbano, indivíduo em ambiente natural na Turquia, com detalhe do Megaestróbilo. B. Indivíduo de *Pinus longaeva* com idade estimada de mais de 4000 anos, encontrado nos EUA.

GNETALES (Figuras 7.14 e 7.15)

As Gnetales (Gnetopsida ou Gnetophyta) são compostas por três famílias, cada uma com apenas um gênero, com membros bem diferentes morfologicamente das demais gimnospermas: Ephedraceae, formada por *Ephedra* (54 espécies), Gnetaceae (38 espécies) e Welwitschiaceae, com *Welwitschia* (apenas uma espécie). As filogenias que envolvem as Gnetales mostram que estas três linhagens divergiram há bastante tempo, *Ephedra* e *Welwitschia*, por exemplo, há pelo menos 110 m.a. (Rydin et al. 2003).

As Gnetales foram no passado associadas às Angiospermas por conta de características que incluem a presença de elementos de vaso no xilema (em oposição ao lenho das outras gimnospermas, formado apenas por traqueídes) e a dupla fecundação (ver Capítulo 8 sobre as Angiospermas). As estruturas reprodutivas de algumas Gnetales também mostram similaridades com as Angiospermas. De fato, as Gnetales foram aventadas como grupo-irmão das Angiospermas (e.g. Crane 1985^a, 1985^b; Loconte & Stevenson 1990), no que se convencionou chamar de “Hipótese das Antófitas”: as estruturas reprodutivas das Gnetales seriam interpretadas como flores, em especial os microsporofilos espirais dos microstróbilos, que seriam semelhantes a flores (*anthos* – flores em grego).

Apesar das semelhanças com as Angiospermas apontadas acima, estudos filogenéticos com dados moleculares mais recentes têm demonstrado que as Gnetales são de fato mais próximas das Coníferas (e.g. Soltis et al. 2002, Burleigh & Mathews 2004), na Hipótese “Gnetifer” (Gnetales + *Conifer* = Coníferas em inglês) principalmente às Pinaceae, na Hipótese “Gnepine” (Gnetales + *Pine* = pinheiro em inglês). Outros fatos que não apoiam a proximidade das Gnetales com as Angiospermas apontam que a formação dos elementos de vaso no xilema nas Gnetales é diferente daquela verificada entre as Angiospermas de linhagens de divergência mais antiga (com placas de perfuração escalariformes) e a dupla fecundação, observada em *Ephedra*, implica na união de duas células espermáticas do gametófito feminino com núcleos do arquegônio no gametófito feminino: uma das células espermáticas se funde à oosfera (formando o zigoto 2n) e outra pode se fundir à células do canal ventral (que “sustenta” o arquegônio na sua posição). Apesar desta segunda fusão poder ser acompanhada por divisões mitóticas, não é formado um tecido nutritivo triploide – o endosperma – como

nas Angiospermas. Assim, tanto a dupla fecundação quanto a presença de elementos de vaso no xilema são eventos de evolução independente entre as Gnetales e as Angiospermas. Adicionalmente, hoje não se reconhecem as estruturas reprodutivas das Gnetales como flores, pois modernamente as flores são definidas pela presença de um carpelo, estrutura ausente nas Gnetales.

Como grupos de divergência antiga, os aspectos morfológicos das três famílias de Gnetales são bastante distintos. Assim, as **Ephedraceae** (15 espécies de *Ephedra*) são plantas arbustivas com as folhas reduzidas a escamas e caules fotossintetizantes, presentes em regiões desérticas ou mais secas de vários continentes. A efedrina, um alcaloide estimulante com ação fisiológica similar à adrenalina, possui uso no tratamento de asma, sinusite, controle de peso e outros usos, é extraído de *Ephedra sinica* (espécie nativa da China) e outras espécies do gênero. As **Gnetaceae** (38 espécies de *Gnetum*) são lianas lenhosas com folhas opostas de nervação reticulada, muito semelhantes às folhas de angiospermas, presentes em áreas de florestas equatorial da América do Sul, África e Ásia. Por último, *Welwitschia mirabilis*, a única espécie de **Welwitschiaceae**, é uma planta endêmica de algumas áreas do Deserto da Namíbia, (Namíbia e Angola, África), sendo formada por uma estrutura caulinar subterrânea de onde se originam duas folhas amplas e coriáceas, que são laceradas pela ação do vento. Estas duas únicas folhas da planta são na verdade os cotilédones, que são persistentes durante toda a vida da planta (que pode passar de cem anos) e crescem continuamente por conta de um tecido meristemático em suas porções basais. Apesar da distribuição restrita destas plantas no presente, fósseis de plântulas de *Cratonia*, atribuídas à Welwitschiaceae são conhecidos para o Brasil (110 m.a., Rydin et al. 2003). Outros fósseis (pólen e sementes) atribuídas a plantas semelhantes a *Welwitschia* são conhecidos do Cretáceo em Portugal e na América do Norte (Friis et al. 2014), o que indica que o grupo tinha uma distribuição mais ampla no passado.



Figura 7.87. Coníferas. Gnetales. Ephedraceae. *Ephedra tweediana*. A. Indivíduos cultivados. B. Microstróbilo, notar semelhança das estruturas dos esporângios com os estames das Angiospermas. Gnetaceae. C. *Gnetum leyboldii*, da Amazônia brasileira, mostrando sementes semelhantes a frutos e folhas com nervação reticulada semelhante à das Angiospermas (foto: Denise Sazaki)

No Brasil as Gnetales são representadas por uma espécie de *Ephedra*, *E. tweediana*, um arbusto com numerosos caules verdes eretos ou volúveis e folhas escamiformes, chamado popularmente de “trepadeira-macarrão” e *Gnetum*, com seis espécies de lianas da Amazônia, com folhas opostas e largas de nervação reticulada, com sementes envolvidas por um involúcro carnoso e colorido (geralmente avermelhado), semelhante a frutos do tipo baga. Por conta do porte lianescente, das folhas com nervação reticulada e sementes coloridas muitas vezes as espécies de *Gnetum* são confundidas com Angiospermas.



Figura 7. 88. Coníferas. Gnetales. Welwitschiaceae. *Welwitschia mirabilis*. A. Indivíduo no ambiente natural, Deserto da Namíbia, Swakopmund, Namíbia. B. Paisagem onde a planta ocorre. C. indivíduo cultivado na Alemanha, mostrando estróbilos. As duas folhas de cada lado do centro (marcadas com setas) são as duas folhas cotiledonares persistentes por toda vida da planta. Fotos A e B: Ana Odete Vieira. C.: Marcelo Trovó.

Referências:

- Bodnar, J. & Escapa, I. H. 2016. Towards a whole plant reconstruction for *Austrohamia* (Cupressaceae): New fossil wood from the Lower Jurassic of Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 234: 186-197.
- Burleigh, J. G. & Mathews, S. 2004. Phylogenetic signal in nucleotide data from seed plants: Implications for resolving the seed plant tree of Life. *American Journal of Botany* 91: 1599-1613.
- Cantino, P.D.; Doyle, J.A.; Graham, S.W.; Judd, W.S.; Olmstead, R.G.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S. & Donoghue, M.J. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56: 822–846.
- Chase, M & Reveal, J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 122-127.
- Chaw, S.-M. 2000; Parkinson, C.L.; Cheng, Y.; Vincent, T. M. & Palmer, J. D. 2000. Seed plant monophyly inferred from all three plant genomes: monophyly of extant gymnosperms and origin of Gnetales from conifers. *Proceedings of the National Academy Science of the United States of America* 97: 4086-4091.
- Christenhusz, M.J.M. & Byng, J.W. 2016. The number of known species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261(3): 201-217.
- Christenhusz, M.J.M.; Reveal, J.L.; Farjon, A.; Gardner, M.F.; Mill, R.R. & Chase, M.W. 2011. *Phytotaxa*. 19: 55–70.
- Crane, P. R. 1985a. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 716-793.
- Crane, P. R. 1985b. Phylogenetic relationships in seed plants. *Cladistics* 1: 329-348.
- Crisp, M. D. & Cook, L. G. 2011. Cenozoic extinctions account for the low diversity of extant gymnosperms compared with angiosperms. *New Phytologist* 192: 997-1009.
- Doyle, J.A. 1994. Origin of the angiosperm flower: A phylogenetic perspective. Pp. 7-29, in Endress, P. K. & Friis, E. M. (eds), *Early Evolution of Flowers*. Springer, New York. [Plant Syst. Evol. Suppl. 8.]

- Escapa, I.; Cúneo, R. & Axsmith, B. 2008. A new genus of the Cupressaceae (sensu lato) from the Jurassic of Patagonia: Implications for conifer mergasporangiate cone homologies. *Review of Palaeobotany and Palynology* 151: 110-122.
- Friis, E.M.; Pedersen, K.R. & Crane, P.R. 2014. Welwitschioid diversity in the Early Cretaceous: Evidence from fossil seeds with pollen from Portugal and eastern North America. *Grana* 53: 175-196.
- Gao, Z. & Thomas, B. A. 1989. A review of fossil cycad megasporophylls, with new evidence of *Crossozamia* Pomel and its associated leaves from the Lower Permian of Taiyuan, China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 60: 2015-223.
- Gifford, E.M. & Foster, A.S. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*, 3^a Ed. W.H.Freeman, New York.
- Haig, D. & Westoby, M. 1989. Selective forces in the emergence of the seed habit. *Biological Journal of the Linnean Society* 38: 215-238.
- Harris, T. M. 1943. The fossil conifer *Elatides williamsonii*. *Annals of Botany* 7: 325-339.
- Hermesen, E.J.; Taylor, T.N.; Taylor, E.L. & Stevenson D. W. 2006. Cataphylls of the Middle Triassic cycad *Antarcticycas schopfii* and new insights into cycad evolution. *American Journal of Botany* 93: 724-738.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. Artmed, Porto Alegre.
- Loconte, H. & Stevenson, D. W. 1990. Cladistics of the Spermatophyta. *Brittonia* 42: 197-211.
- Lu, Y.; Ran, J.H.; Dong-Mei, G.; Yang, Z.-Y. & Wang, X.Q. 2014. Phylogeny and divergence times of Gymnosperms inferred from single-copy nuclear genes. *PlosOne* 9(9): e107679.
- Magallón, S.; Hilu, K.W. & Quandt, D. 2013. Land plant evolutionary timeline: Gene effects are secondary to fossil constraints in relaxed clock estimation of age and substitution rates. *American Journal of Botany* 100: 556-573.
- Magallón, S.; Gómez-Acevedo, S.; Sánchez-Reyes, L. L. & Hernández-Hernández, T. 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist* 207: 437-453.
- Miller, C. N., Jr. 1999. Implications of fossil conifers for the phylogenetic relationships of living families. *Botanical Review* 65: 239-277.

- Munné-Bosch, S. 2014. Perennial roots towards immortality. *Plant Physiology* 166(2): 720-725.
- Naumann, J.; Salomo, K.; Der, J. P.; Wafula, E. K.; Bolin, J. F.; Maass, E.; Frenzke, L.; Samain, M.-S.; Neinhuis, C.; dePamphilis, C. W. & Wanke, S. 2013. Single-copy nuclear genes place haustorial Hydnoraceae within Piperales and reveal a Cretaceous origin of multiple parasitic angiosperm lineages. *Plos One* 8(11): e79204.
- Nixon, K. C.; Crepet, W. L.; Stevenson, D.W. & Friis, E.M. 1994. A reevaluation of seed plant phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 484-533.
- Ren, D.; Labandeira, C.C.; Santiago-Blay, J.A. & Rasnitsyn, A. 2009. A probable pollination mode before angiosperms: eurasian long-proboscid scorpionflies. *Science* 326(5954): 840-847.
- Rothfels, C. J.; Li, F.-W.; Sigel, E.M.; Huiet, L.; Larsson, A.; Burge, D.O.; Ruhsam, M.; Deyholos, M.; Soltis, D.E.; Stewart, C.N. Jr.; Shaw, S.W.; Pokorny, L.; Chen, T.; dePamphilis, C.; DeGironimo, L.; Chen, L.; Wei, X.; Sun, X.; Korall, P.; Stevenson, D.W.; Graham, S.W.; Wong, G.K-S. & Pryer, K.M. 2015. The evolutionary history of ferns inferred from 25 low-copy nuclear genes. *American Journal of Botany* 102: 1089 – 1107.
- Rothwell, G. W.; Mapes, G.; Stockey, R. A. & Hilton, J. 2012. The seed cone *Eathiestrobus* gen. nov.: fossil evidence for a Jurassic origin of Pinaceae. *American Journal of Botany* 99: 708-720.
- Royer, D. L.; Hickey, L. J. & Wing, S. L. 2003. Ecological conservatism in the "living fossil" *Ginkgo*. *Paleobiology* 29: 84-104.
- Rydin, C.; Mohr, B. & Friis, E. M. 2003. *Cratonia cotyledon* gen et sp. nov.: A unique Cretaceous seedling related to *Welwitschia*. *Proceedings of the Royal Society B* 270(suppl.): S29-S32.
- Sakai, S. 2013. Evolutionarily stable size of a megagametophyte: Evolution of tiny megagametophytes of angiosperms from large ones of gymnosperms. *Evolution* 67: 539-547.
- Soltis, D. E.; Soltis, P. S. & Zanis, M. J. 2002. Phylogeny of seed plants based on evidence from eight genes. *American Journal of Botany* 89: 1670-1681.
- Won, H. & Renner, S.S. 2006. Dating dispersal and radiation in the gymnosperm *Gnetum* (Gnetales) - clock calibration when outgroups are uncertain. *Systematic Biology* 55: 610-622.

- Wu, Z.; Gui, S.; Quan, Z.; Pan, L.; Wang, S.; Ke, W.; Liang, D. & Ding, Y. 2014. A precise chloroplast genome of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) evaluated with Sanger, Illumina MiSeq, and PacBio RS II sequencing platforms: insight into the plastid evolution of basal eudicots. *BMC Plant Biology* 14: 289.
- Yang, Y.; Xie, L. & Ferguson, D. K. 2017. Protognetales: A new gnetoid macrofossil family from the Jurassic of northeastern China. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 28: 67-77.

AS ANGIOSPERMAS: DIVERSIDADE, ORIGEM E CARACTERIZAÇÃO



Figura 8.89. Flores do pequizeiro (*Caryocar brasiliense*, Caryocaraceae) no cerrado de Luís Antônio, São Paulo, Brasil. Muitas das novidades evolutivas das Angiospermas estão presentes nas flores.

As Angiospermas ou Magnoliophyta ou ainda informalmente as plantas com flores são o grupo mais diversificado de plantas terrestres (Embriófitas), com 295.383 espécies, segundo estimativas de Christenhurz & Byng (2016), o que corresponde a cerca de 95% das plantas terrestres viventes. Assim como as Gimnospermas, as Angiospermas são plantas que desenvolvem sementes (Espermatófitas), mas diferem das Gimnospermas principalmente por desenvolverem flores e frutos, entre outras sinapomorfias. A etimologia do nome Angiospermas facilita o entendimento do termo: angio, do grego urna, e esperma, semente, ou seja, as sementes estão encerradas em uma

estrutura em forma de urna, o fruto, em oposição às sementes desprotegidas (ou nuas - gimno) das Gimnospermas. As Angiospermas são o grupo dominante em quase todas as formações vegetais do planeta, com a exceção da taiga - florestas de coníferas

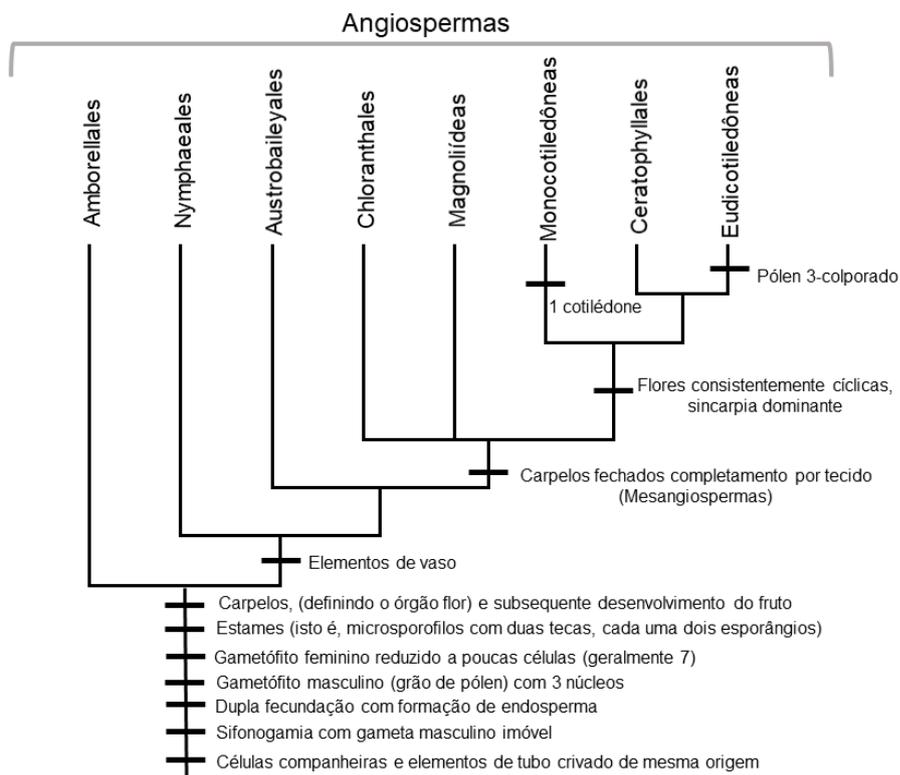


Figura 8.90. Filogenia simplificada das Angiospermas, com algumas sinapomorfias selecionadas. Baseado em APG IV (2106).

no Hemisfério Norte – e a tundra do círculo polar ártico, dominada por líquens.

Diversas sinapomorfias sustentam o grupo das Angiospermas e facilitam a distinção do grupo. Estas incluem: 1) Folha carpelar ou carpelo; 2) Estames, com duas tecas, cada uma com dois microsporângios; 3) Grãos de pólen trinucleados; 4) Sifonogamia (gametas masculinos imóveis); 5) Gametófito feminino reduzido, com oito núcleos (geralmente com sete células); 6) Megasporângios com dois tegumentos; 7) Dupla fecundação; 8) Células companheiras do floema com mesma origem dos elementos de tubo crivado.

Há outras novidades evolutivas surgidas depois da origem do grupo e que caracterizam linhagens internas. Estas novidades envolvem mudanças nos aspectos morfológicos e genéticos, em especial aquelas ligadas a aspectos florais e de polinização, reprodução e dispersão das sementes, que serão abordados no tratamento dos grandes grupos, incluindo as ordens e famílias. A seguir são apresentados detalhes adicionais em relação às sinapomorfias das Angiospermas|:

1. Presença da folha carpelar ou carpelo (Figura 8.3)

A folha carpelar ou carpelo (carpos = fruto em grego) é uma folha que durante o desenvolvimento se dobra envolvendo os óvulos e que, depois da fecundação, se desenvolve em um fruto, estrutura exclusiva das Angiospermas. Além de proteger os óvulos, os carpelos também possuem especializações ligadas à polinização e reprodução, como a presença de uma superfície estigmática onde os grãos de pólen aderem depois de serem transportados e um tecido de transferência que permite que o tubo polínico se desenvolva e conduza os gametas até os óvulos.

A presença do carpelo define o que chamamos de flor. A flor é um ramo especializado, de crescimento definido (ou seja, limitado), que porta os carpelos e também os estames, sendo na maioria das vezes também composta por elementos externos e estéreis— o perianto — formado por folhas modificadas que têm a função tanto de proteger os carpelos e estames no seu desenvolvimento quanto de atrair e direcionar os polinizadores. Na maioria das Angiospermas, o perianto inclui o cálice (elemento protetor mais externo, formado pelas sépalas) e a corola (elemento atrativo mais interno, formado pelas pétalas).

Ontogeneticamente, o carpelo corresponde a um megasporófilo que porta os megasporângios onde ocorre a meiose para a formação dos esporos e consequente desenvolvimento da geração gametofítica nas plantas terrestres.

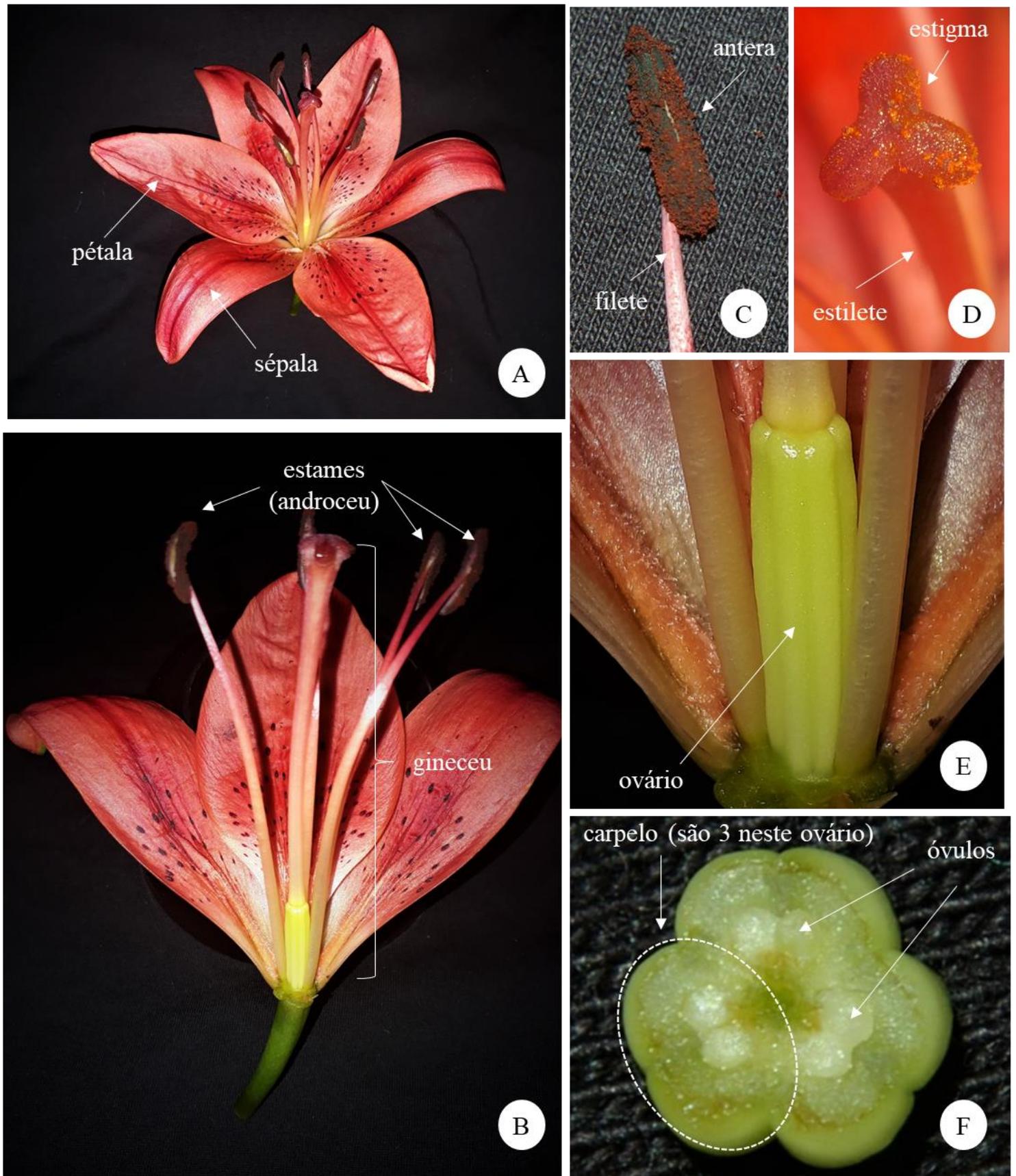
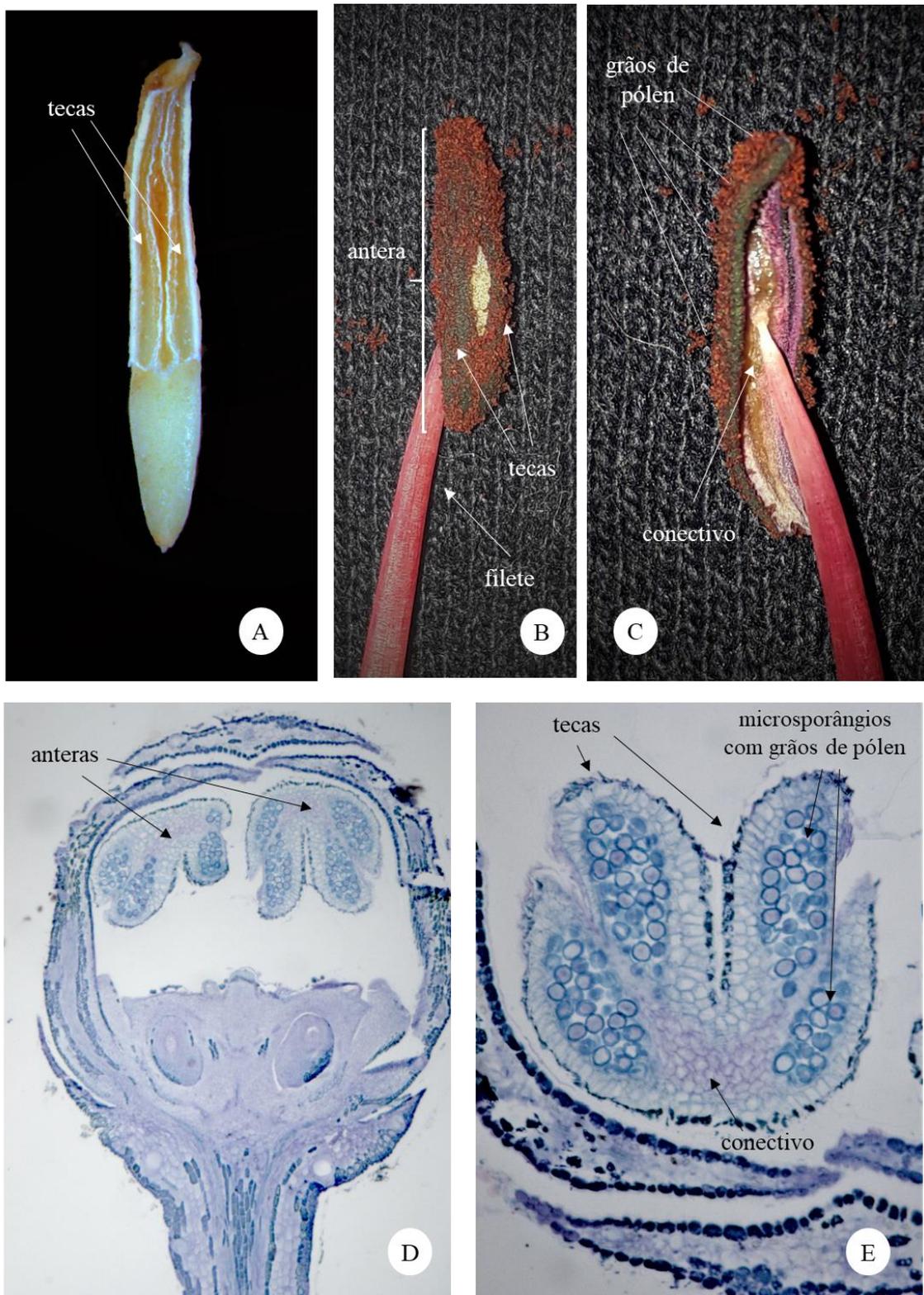


Figura 91. Aspectos da flor do lírio, uma Monocotiledônea. A. Flor em vista geral, mostrando os elementos do perianto (cálise e corola). B. estames e o gineceu. C. Detalhe de um estame. D. Estigma com grãos de pólen aderidos. E. Ovário. F. Ovário seccionado transversalmente, mostrando os três carpelos (um deles destacado e os óvulos).

exclusiva das Angiospermas - é importante quando se analisam algumas propostas de relacionamentos das Angiospermas com outros grupos, como as Gnetales (Gimnospermas) na Hipótese das Antófitas (ver discussão mais à frente neste Capítulo).

2. Estames (Figuras 8.3 e 8.4)

Os estames correspondem aos microsporófilos presentes em todas as plantas terrestres. Neles são encontradas as anteras, estruturas com duas tecas, cada uma delas com dois esporângios masculinos (ou microsporângios). Nos esporângios ocorre a meiose que resultará nos esporos, cujo desenvolvimento no interior dos esporângios levará à formação dos grãos-de-pólen., os microgametófitas na Espermatófitas.



Na maioria das Angiospermas, os estames são formados por três porções: as anteras
 Figura 8. 92. Estames. A. Estame laminar de *Magnolia champaca* (Magnoliaceae, uma Magnoliídea B e C. Estames do lírio, em vista lateral e por atrás, mostrando as suas principais partes. D e E. Flor de *Helietta apiculata* (Rutaceae), com ênfase nos estames mostrando as anteras, em D. mostrando as duas tecas, cada uma delas com dois microsporângios.

com duas tecas (em alguns grupos reduzidas a apenas uma), unidas por um tecido, o conectivo e o filete, uma porção afilada que liga as anteras ao resto da flor e que leva o suprimento de água e nutrientes para a formação dos grãos de pólen. Em grupos de divergência mais antiga das Angiospermas, porém, como no Grado ANA e em algumas Magnoliídeas o estame é pouco diferenciado e chamado de laminar, sendo formado por uma superfície achatada (a lâmina) contendo duas tecas (Figura 8.4A)

3. Grãos de pólen trinucleados (Figura 8.5)

Em Angiospermas, os grãos de pólen – que correspondem à fase inicial gametofítica masculina – são triculares, ou seja, são os mais reduzidos entre as Espermatófitas (compare com os grãos de pólen com as células protalares das Gimnospermas). Após a meiose, os esporos formados sofrem uma primeira divisão mitótica que dará origem a duas células: a célula do tubo, que formará o tubo polínico e ocupará quase todo conteúdo do grão de pólen na maturidade e a célula generativa, que sofrerá uma mitose posterior e dará origem a dois gametas, as células espermáticas, que realizarão a dupla fecundação. Com esta segunda divisão mitótica e amadurecimento da exina, o grão de pólen estará plenamente desenvolvido e poderá ser liberado na abertura das tecas, ocorrendo seu carreamento por um agente polinizador.

A diminuição de mitoses e do número de células no grão de pólen das Angiospermas pode estar relacionado a uma reprodução mais rápida se comparada com as Gimnospermas. Em Angiospermas, a chegada dos grãos de pólen no estigma acarreta um rápido desenvolvimento do tubo polínico, que se alonga atravessando o tecido do estigma e do estilete (e se nutrindo dele), com o carreamento das duas células germinativas até um óvulo e uma oosfera. A maior rapidez do processo reprodutivo nas Angiospermas, quando comparado com as Gimnospermas, permite um menor gasto de energia e a oportunidade de surgimento de plantas com ciclo de vida mais curto, o que aumenta a capacidade de ocupação de ambientes mais rapidamente.

4. Sifonogamia (gametas imóveis) (Figura 8.5)

Nas Angiospermas os gametas provenientes dos grãos de pólen são imóveis, não possuindo flagelos como nas linhagens anteriores de plantas terrestres. Assim os gametas são levados até a oosfera e à célula central (ver abaixo) diretamente pelo tubo polínico, o que é chamado de sifonogamia. Como visto em Capítulos anteriores, a

sifonogamia está presente também nas Coníferas (Gimnospermas), incluindo as Gnetales, em um evento de surgimento independente.

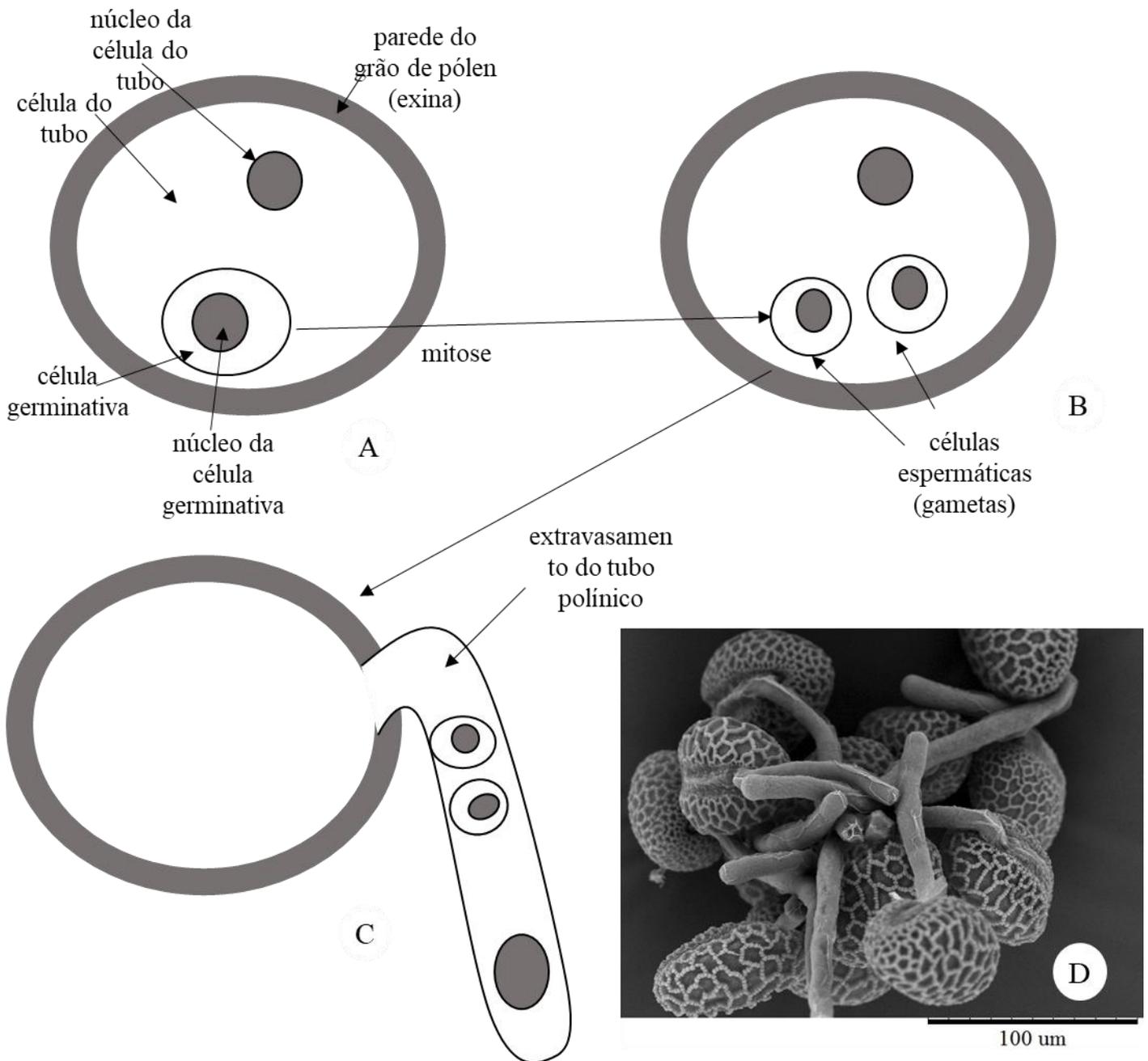


Figura 8.93. Esquemas mostrando os microgametófitos (grãos de pólen). A. Microgametófito imaturo. B. Microgametófito maduro após a meiose da célula germinativa. C. Desenvolvimento do tubo polínico pela abertura levando os dois gametas. D. Tubos polínicos se desenvolvendo em grão de pólen do lírio (uma Monocotiledônea).

5. Gametófito feminino com número reduzido de células (saco embrionário) (Figura 8.6)

Contrastando com as Gimnospermas, que também possuem gametófito feminino bastante reduzido, mas com milhares de células, nas Angiospermas há um extremo de redução e na maioria destas ele é formado por apenas oito núcleos (em sete células), sendo chamado de saco embrionário. Como o grão de pólen, o gametófito feminino nas Angiospermas é originado de poucas divisões mitóticas sofridas pelo esporo depois da meiose. Todo o processo de formação do gametófito feminino, como em todas as Embriófitas, ocorre no esporângio (neste caso, no megasporângio), e, como nas demais Espermatófitas, no interior do óvulo.

O saco embrionário, depois de seu desenvolvimento, possui formato oblongo ou elipsoide. Do lado oposto da micrópila (a abertura do óvulo), chamado de região calazal ou calaza, há três células chamadas antípodas; no lado próximo à micrópila há a célula gamética, chamada de oosfera, ladeada por duas sinérgides, que tem a função provável de apoio da oosfera. No centro do saco embrionário há uma célula central, com dois núcleos.

Embora seja o tipo mais comum entre as Angiospermas, em alguns grupos podem ocorrer variações neste arranjo com oito núcleos, em particular nos ramos que primeiro divergiram filogeneticamente. Em *Amborella* ocorrem nove núcleos e oito células (uma sinérgide a mais) e em *Penaea* (Penaeaceae, Myrtales), 12 células (e 16 núcleos – a célula central 4-nucleada). Afora *Amborella*, plantas do grado ANA (como *Hydatella*, *Nuphar* e *Schisandra*) possuem gametófitos femininos com apenas quatro células (cada uma com um núcleo) e endosperma diploide. Friedman & Ryerson (2009) sugerem que os gametófitos femininos 4-celulares do tipo *Nuphar/Schisandra* podem representar o modelo ancestral para as demais Angiospermas, com duplicações dos núcleos levando a gametófitos 8-nucleados nas Mesangiospermas (ver a frente), chamados por estes autores de tipo *Polygonum*.

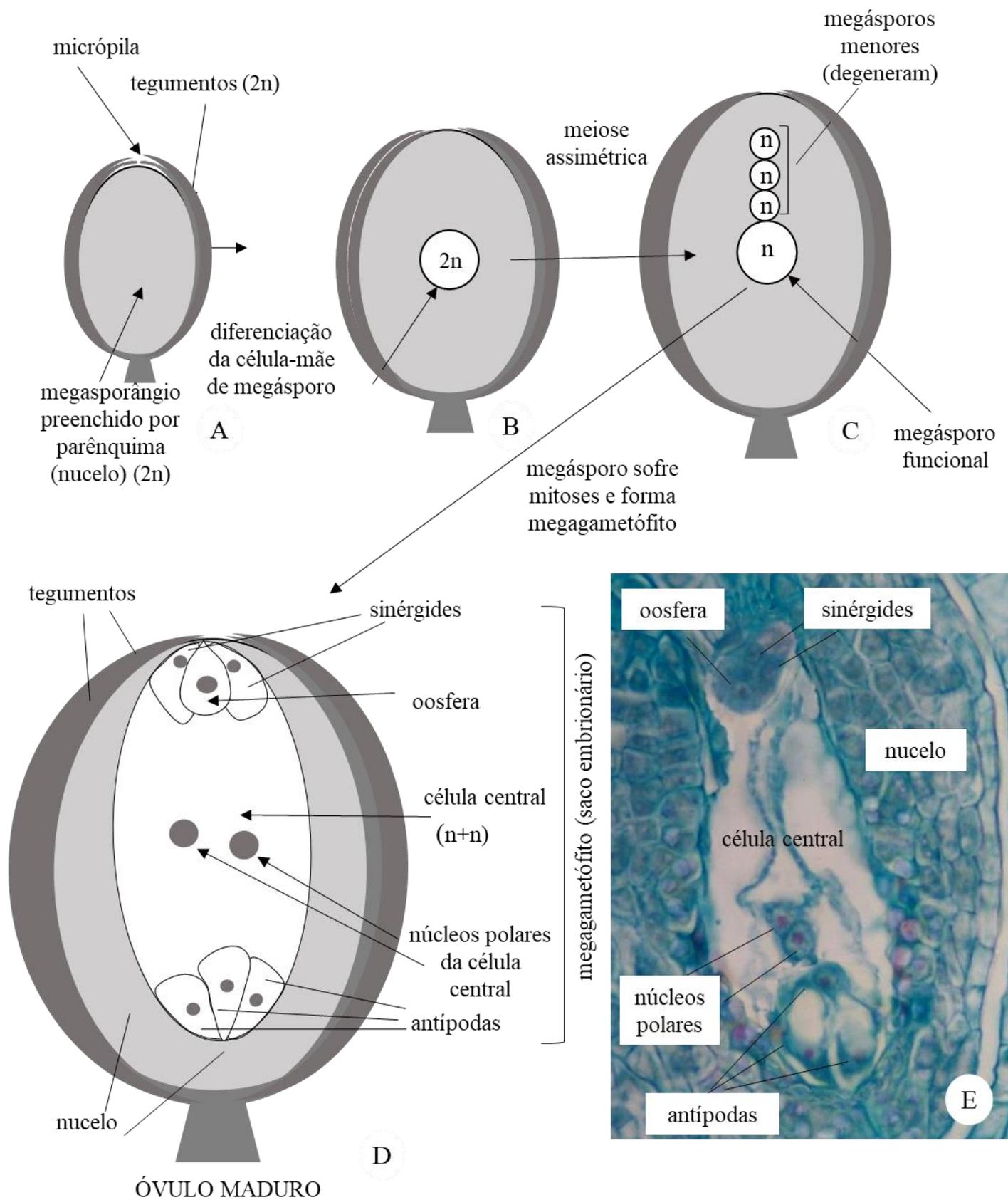


Figura 8. 94. Etapas da formação do óvulo nas Angiospermas. A. óvulo imaturo. B. Diferenciação, dentro do megasporângio, da célula-mãe-de-megásporo. C. meiose assimétrica da célula-mãe e formação dos esporos, um deles (megásporo funcional). D. Megásporo sofre poucas mitoses e forma o megagametófito (saco embrionário nas angiospermas). E. Megagametófito em corte longitudinal.

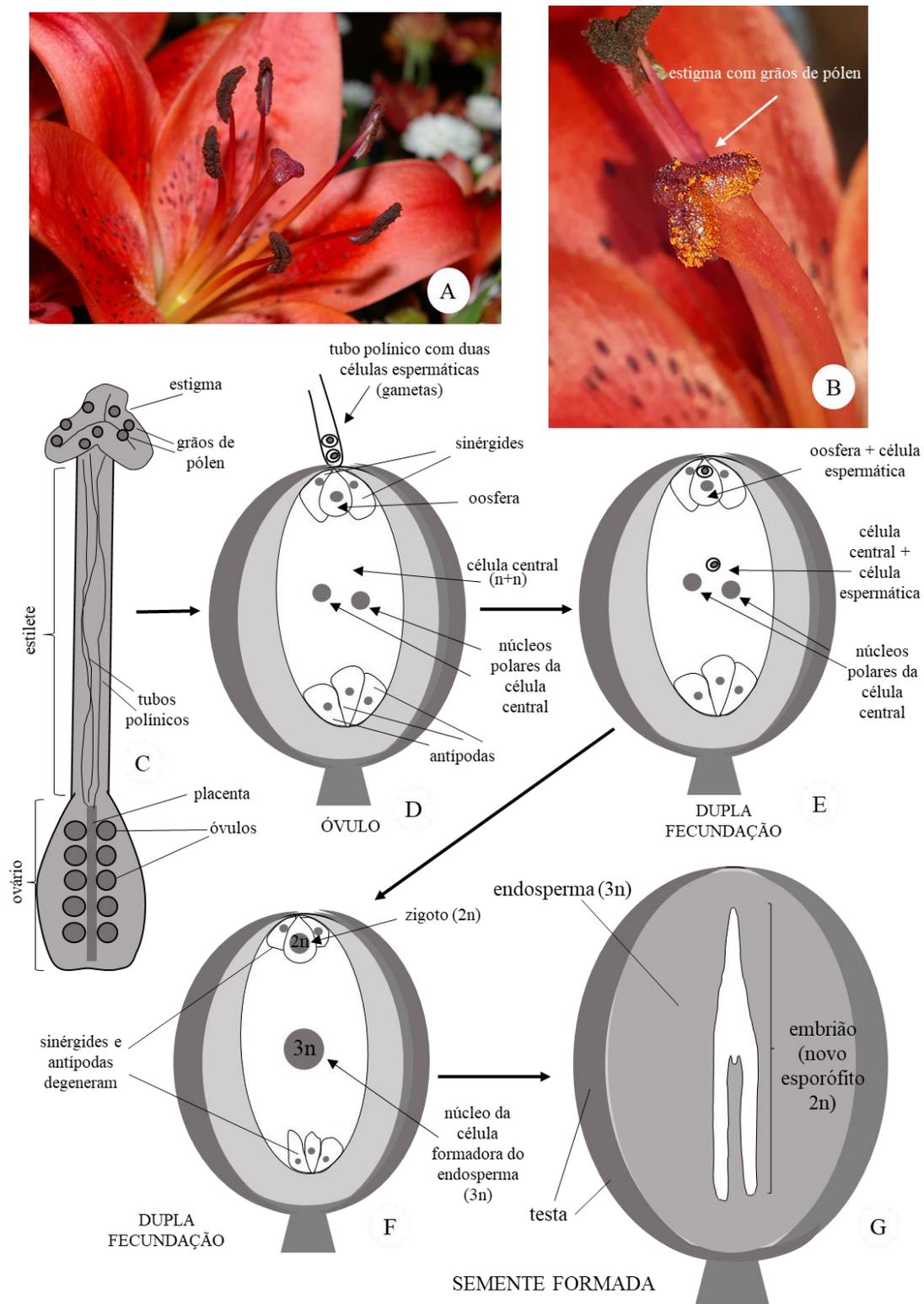
6. Óvulos com dois tegumentos (Figura 8.6)

Nas Espermatófitas, os óvulos possuem uma ou duas camadas de células mais externas que são interrompidas apenas na micrópila, localizada no ápice do óvulo e por onde penetrará o tubo polínico no processo de fertilização. Estas células constituem o tegumento que, depois da fertilização e desenvolvimento, resultará na testa (“casca”) das sementes. Em Gimnospermas os óvulos são unitegmentados, ou seja, existe apenas uma camada destas células. Em Angiospermas, entretanto, há duas camadas de células do tegumento, sendo os óvulos chamados de bitegmentados. Assim, existe a possibilidade da testa da semente nestas plantas terem especializações das duas diferentes camadas, uma mais rígida (a externa) e protetiva e outra mais interna mais permeável e não tão esclereificada. Reversões em relação a esta sinapomorfia ocorreram nas Angiospermas em grupos como as Poales na maioria das Asterídeas.

7. Dupla fecundação e desenvolvimento do endosperma (Figura 8.7)

Os grãos de pólen nas Angiospermas possuem dois gametas, as células germinativas, que são levadas pelo tubo polínico até os óvulos. Ao chegar ao óvulo, o tubo polínico passa pela micrópila e assim as células germinativas que vieram no grão de pólen realizam uma dupla fecundação. Uma das células germinativas fecundará a oosfera (gameta feminino) dando origem ao zigoto, que por sucessivas divisões formará o embrião. A outra célula germinativa fertilizará a célula central binucleada, originando uma célula triploide que, por divisões mitóticas, constituirá o endosperma. O

endosperma será o tecido que nutrirá o embrião enquanto ele se desenvolve dentro da



semente.

Figura 8.95. Dupla fecundação e formação da semente em Angiospermas. A. Flor com destaque nos órgãos reprodutivos. B. Grãos de pólen chegam ao estigma. C. Grãos de pólen desenvolvem tubo polínico passando pelo estilete até atingir os óvulos no ovário. D. Tubo atravessa a micrópila. E. Uma das células espermáticas fecunda a oosfera e a outra fecunda a célula central (dupla fecundação), formando (em F) o zigoto ($2n$) e a célula formadora do endosperma. G. Semente madura com testa (derivada dos tegumentos) embrião ($2n$) que formará o novo esporófito e o endosperma triploide (tecido que nutrirá o embrião)

O desenvolvimento do endosperma como tecido nutritivo para o embrião nas Angiospermas é uma vantagem para este grupo em relação às Gimnospermas porque o endosperma será formado somente depois da fecundação e com uma certa garantia de que a planta mãe irá gastar energia em um tecido que nutrirá um embrião já estabelecido, portanto com maior chance de sucesso. Nas Gimnospermas, onde não há formação de endosperma, a planta mãe gasta energia na nutrição de um gametófito feminino que não será necessariamente fecundado. Assim, o endosperma tomou o lugar do gametófito feminino como fonte primária de nutrientes para o embrião. O endosperma triploide também contém mais cópias de genes responsáveis pela síntese de nutrientes, que podem ser produzidos mais rapidamente. Dupla fecundação também pode ser encontrada entre as Gimnospermas em Gnetales, porém, neste caso, ocorre a formação de embriões extras, sem o desenvolvimento de endosperma, não havendo homologia.

O desenvolvimento da semente nas Angiospermas é acompanhado pela desenvolvimento da parede do ovário (e portanto dos carpelos) em fruto, que protegerá as sementes (Figura 8.8). Além da função protetiva, a diversificação da morfologia dos frutos nas Angiospermas possibilitou uma gama muito maior de possibilidades de agentes dispersores (diferentes tipos de animais, vento, água) quando comparado com as Gimnospermas, com as sementes não envoltas por carpelos

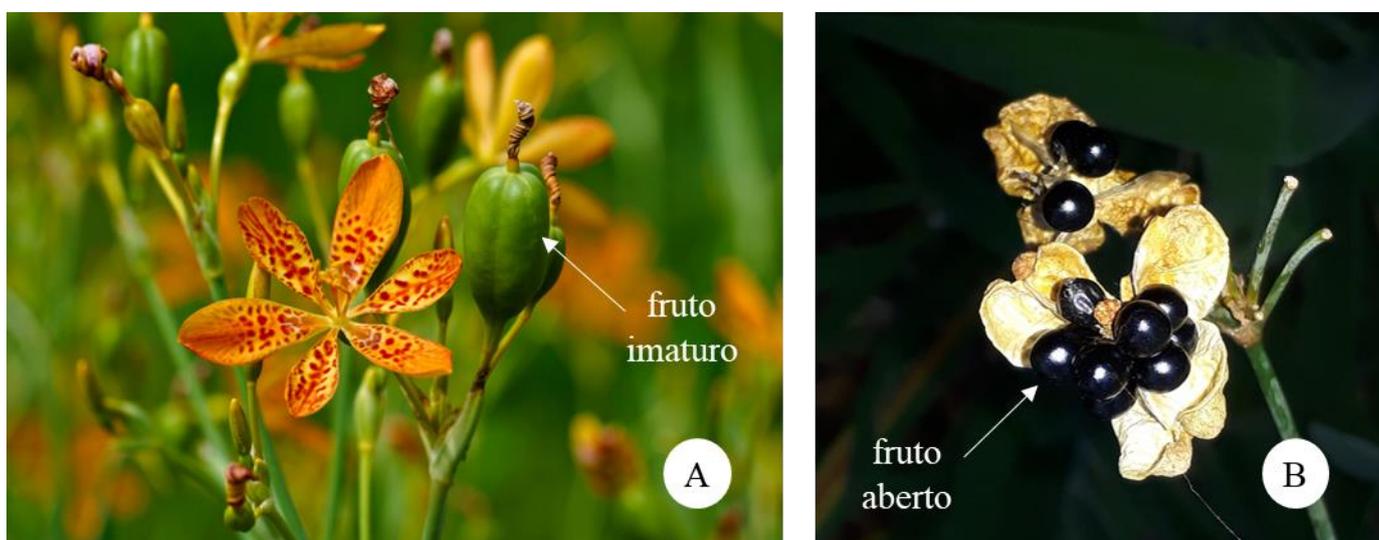


Figura 8.96. Flores e frutos da *Belamcanda* (Iridaceae, uma Monocotiledônea). O fruto é formado pelo desenvolvimento das paredes do ovário, que além de proteger a semente é elemento-chave nos mecanismos de dispersão. A. Fruto imaturo ainda fechado. B. Fruto maduro já aberto, expondo as sementes. Notar o contraste da cor das sementes com a parede do fruto seco, o que pode ser chamativo para pássaros dispersores.

8. Presença de elementos de tubo crivado no floema

As Angiospermas possuem elementos condutores de seiva elaborada no floema chamadas de elementos de tubo crivado. Além das áreas crivadas laterais, que permitem a passagem de solutos e solventes de uma célula para outra, há uma área especializada em cada extremidade da célula chamada placa crivada, com perfurações mais alargadas na região que conecta as extremidades das células. Nas Gimnospermas, por outro lado, as células do floema são chamadas de células crivadas, com placas crivadas laterais e terminais, sem uma placa crivada especializada. Estes aspectos e outros (como as células companheiras nas Angiospermas) já foram discutidos e ilustrados no Capítulo 4 (Traqueófitas).

E os elementos de vaso?

Como visto no Capítulo 4 nas Traqueófitas a água e os micronutrientes extraídos do solo são conduzidos por células especializadas do xilema, as traqueídes. Nas Angiospermas e nas Gnetales surgiu uma célula adicional com esta função, os elementos de vaso, células com as extremidades abertas (placas de perfuração), como visto no Capítulo 7 (ver por exemplo a Figura 7.2). Tanto nos elementos de vaso, como nas traqueídes, a conexão e passagem de soluto e solvente lateralmente é realizada pelas pontuações pequenas aberturas nas laterais das células, mas nas traqueídes não há placas de perfuração nas extremidades, portanto apenas as pontuações exercem essa função.

Em grupos de Angiospermas de divergência mais antiga, como em *Amborella*, não há elementos de vaso, o que leva a suposição que estes são uma novidade evolutiva que surgiu depois do surgimento da linhagem das Angiospermas, não sendo, portanto, uma sinapomorfia do grupo como um todo. Em outros grupos de divergência antiga, como em Winteraceae (Canellales, Magnoliídeas) e em Degeneriaceae (Magnoliales), parece haver uma retenção (ou uma reversão) deste estado de caráter plesiomórfico. Em outros grupos, como as plantas aquáticas da ordem Nymphaeales, esta afirmação é mais ambígua, pois há casos de perda de elementos de vasos em vários grupos aquáticos de Angiospermas, inclusive em linhagens bem mais recentes.

O fato das Gnetales (Gimnospermas) também possuírem elementos de vaso no xilema levou a especulações no passado sobre uma possível evidência de um parentesco

próximo entre estes grupos. Entretanto, a ontogenia destas células é diversa daquelas das Angiospermas e a posição filogenética de Gnetales entre as Coníferas (ver Capítulo 7) sugere que se trata de uma convergência evolutiva.

ORIGEM DAS ANGIOSPERMAS (ou o “abominável mistério” de Darwin)

A grande quantidade de sinapomorfias das Angiospermas sugere um grupo já muito bem estabelecido e com uma certa distância evolutiva em relação ao que se conhece hoje entre as Gimnospermas. Muitas destas novidades, como o gametófito masculino (grão de pólen) trinucleado ou as células companheiras de mesma origem que os elementos de tubo crivado são difíceis ou mesmo impossíveis de se visualizar no registro fóssil que é, além disso, fragmentado. Adicionalmente, há características que não exibem estados intermediários entre as espécies viventes de Angiospermas e Gimnospermas atuais. Um bom exemplo são os carpelos, uma vez que não há grupo de plantas com esporofilos “meio dobrados” ou “meio fechados” e provavelmente eles seriam pouco funcionais.

Fósseis sem dúvidas atribuídos a Angiospermas já são conhecidos do início do Cretáceo (folhas, pólen, frutos, flores). Grãos de pólen datados de cerca de 130 milhões de anos já possuem características de Angiospermas e no início do Cretáceo são encontrados microfósseis deste grupo. *Archaeofructus* (descrito apenas em 2002, ver Sun et al. 2002) é datado de 125 milhões de anos e correspondem a fósseis interpretados como ramos com carpelos de plantas aquáticas (Figura 8.9), relacionados às atuais Hydatellaceae (Nymphaeales, ver Doyle & Endress 2010). Existem fósseis bem preservados de Angiospermas do Cretáceo Médio (c.100 milhões de anos) e a grande radiação das Angiospermas parece ter ocorrido neste período. Moore et al. (2007) estimam que a irradiação de vários grupos de Angiospermas, como Chloranthaceae, *Ceratophyllum*, as Magnoliídeas e as Eudicotiledôneas já teria ocorrido antes, há cerca de 140 milhões de anos. Neste período, as Angiospermas já estariam dominando os ambientes terrestres antes ocupados primordialmente pelas Samambaias (Molilófitas) e Cicadáceas, mas apenas teriam deslocado as coníferas nos dosséis das matas como árvores dominantes no final do Cretáceo, há 66 milhões de anos, ou mesmo depois, no início do Terciário. A radiação das formas herbáceas de Angiospermas teria ocorrido bem após (Stewart & Rothwell 1993).

No século XIX, os fósseis disponíveis de Angiospermas, sempre muito semelhantes com linhagens de plantas atuais, além da aparente ausência de formas intermediárias fossilizadas entre Angiospermas e Gimnospermas levou Charles Darwin, em carta a seu amigo botânico Joseph Hooker, a considerar que a origem e aparente rápida diversificação das Angiospermas era um “mistério abominável” (Crepet 1998) e um ponto de difícil explicação para a sua hipótese de evolução lenta e gradual exposta na “Origem das Espécies”. Desde a época de Darwin, entretanto, ocorreram descobertas de fósseis que começaram a preencher parte das lacunas. Um dos mais representativos é *Archaeofructus*, uma planta provavelmente aquática, proveniente da China, hoje com duas espécies descritas e que já parecem ter carpelos (folhas dobradas) contendo sementes, o que seria uma evidência da presença de frutos. Um outro estudo sugeriu que uma planta do gênero *Schmeissneria* do início do Jurássico (cerca de 200 m.a.) tradicionalmente considerada um tipo de *Ginkgo*, pode ser a mais antiga Angiosperma conhecida (Wing 2007).

Neste ponto é importante ressaltar qual a informação que um fóssil como *Archaeofructus* ou de qualquer outro traz no sentido de idade do grupo estudado. Como é considerado uma Angiosperma, já que supostamente possui carpelos, a idade de *Archaeofructus* indicaria a idade mínima do grupo Angiospermas. Mas não significa necessariamente que a linhagem de *Archaeofructus* deixou descendentes entre as Angiospermas atuais, não sendo este considerado o ancestral do grupo. Pelo contrário, a idade deste fóssil nos indica que a linhagem que deu origem às Angiospermas deve ter divergido há mais tempo do que 125 milhões de anos. Assim, devemos fazer a distinção entre a) a idade do clado menos inclusivo que abarca todas as linhagens viventes de Angiospermas – o que chamaríamos de clado principal, ou “grupo-coroa” das Angiospermas e b) a idade da linhagem que deu origem ao grupo das Angiospermas ou, em outras palavras, a idade de divergência entre as Angiospermas e sua linhagem irmã (as Gimnospermas). Este clado que contém a linhagem das Angiospermas e as possíveis formas fósseis não carpeladas aparentadas é comumente referido como “Pan-Angiospermae” (senso Cantino et al. 2007), que poderia conter fósseis supostamente da linhagem das Angiospermas (como as as Bennettitales, Caytonales ou as Glossopteridales, ver abaixo), as quais não teriam ainda os carpelos dobrados e não

poderiam ser modernamente classificadas como Angiospermas, mas que seriam mias próximas das Angiospermas do que das Gimnospermas viventes.

As Gimnospermas viventes têm sido consideradas como as plantas terrestres mais próximas das Angiospermas, compartilhando com elas várias características morfológicas, como a posse de sementes. Com isso, elas foram muitas vezes aventadas como “ancestrais” ou parentes próximos das Angiospermas, merecendo atenção especial no entendimento da evolução de caracteres entre as Angiospermas. Mais modernamente, análises filogenéticas conduzidas com dados morfológicos na década de 1980 (por exemplo Crane 1985a e Crane 1985b) indicavam que as Gnetales (Gimnospermas) seria o grupo irmão das Angiospermas. Esta ideia era apoiada em duas



Figura 8.97. *Archeofructus*, Angiospermas do Cretáceo. A. Fóssil de *Archeofructus liagonensis*, mostrando ramos com carpelos (estruturas semelhantes a pequenas folhas. B. Reconstrução de *Archeofructus sinensis* (retirado de Su et al. 2002)

características-chave: as Gnetales seriam as únicas Gimnospermas que apresentariam, como as Angiospermas, dupla fecundação e elementos de vaso no xilema. Além disso, a observação de folhas com padrão de nervação reticulada no gênero *Gnetum* e os estróbilos das Gnetales com esporofilos masculinos semelhantes a estames e brácteas que sugeririam um perianto (ver Figura 7.15 no Capítulo anterior) , reforçariam essa hipótese. Esta hipótese de proximidade das Angiospermas com as Gnetales ficou conhecida como a “Hipótese das Antófitas” (*anthos* – flor), sugerindo eu que os estróbilos das Gnetales seriam órgãos florais, considerando o arranjo dos esporofilos

masculinos e as brácteas pequenas semelhantes a um perianto. Nesta hipótese, a flor não seria definida pela presença de carpelo (ausente nas Gnetales e em todas as outras Gimnospermas), mas sim por estes outros atributos semelhantes. Outros estudos demonstravam que as Gnetales seriam mais próximas das Coníferas (Hipótese das “Gnetíferas”) ou, mais especificamente, de *Pinus* (Hipótese “Gnepine” – pine: pinheiro em inglês), sendo o estróbilo das Gnetales apenas um estróbilo especializado e reduzido.

O reconhecimento das Gnetales como grupo-irmão das Angiospermas na Hipótese das Antófitas tornaria o grupo das Gimnospermas atuais parafilético. Entretanto, filogenias baseadas em dados moleculares (por exemplo aquela vista no Capítulo 7, baseada em de Lu et al. 2014) têm mostrado que as Gimnospermas viventes formam um grupo monofilético, irmão das Angiospermas, com as Gnetales posicionadas entre as Coníferas com forte sustentação (mas não irmão de *Pinus*) o que desfavorece a Hipótese das Antófitas e corrobora a Hipótese das Gnetíferas. Além disso, já se sabe que a dupla fecundação das Gnetales não produziria um tecido nutritivo, mas sim embriões extras (poliembrião) e que as placas crivadas dos elementos de vaso destas plantas seriam formadas por dissolução das paredes de áreas com pontoações nas terminações destas células.

Aparte os fósseis de *Archeofructus*, que já são considerados como de Angiospermas, outros fósseis que têm atraído a atenção por serem possivelmente próximos das Angiospermas são pertencentes ao grupo das Bennettitales (ou Cicadeoideas, ver Figura 8.10C e D), uma ordem extinta de plantas que aparecem em depósitos do período Triássico e se tornaram extintas no final do Cretáceo, em um intervalo de tempo de 252 a 66 milhões de anos atrás), apesar de algumas Bennettitales terem sobrevivido até o Oligoceno no leste da Austrália e na Tasmânia. Essas plantas possuíam troncos pouco ou não ramificados, com uma coroa de folhas compostas pinadas no ápice, semelhante à das Cicadáceas atuais, por isso o nome cicadeoideas. As estruturas reprodutivas nestes grupos são espiraladamente arranjadas, protegidas por camadas de brácteas na base. Em *Williamsoniella*, as estruturas bissexuadas apresentam esporofilos masculinos (microesporofilos) próximo à base e um receptáculo, em forma de cone, portando óvulos e escamas estéreis. Esta estrutura reprodutiva é ovoide ou esférica, bastante diferente dos estróbilos alongados e unissexuados das Cicadáceas. Essas estruturas bissexuadas de algumas Bennettitales permaneciam fechadas na maturação, sugerindo uma autofecundação obrigatória.

As Bennetiales foram utilizadas por Arber & Parking (1907) para desenvolver a sua Hipótese Euantial (ou Antostrobilar), que postulou que as Angiospermas teriam sido originadas de um estoque ancestral de Bennettiales e as estruturas reprodutivas destas plantas comparadas com flores rudimentares. Estes autores inferiram que as estruturas bissexuadas destas plantas, com brácteas protetoras, microesporofilos e óvulos dispostos em um cone central - todas estas espiraladamente arranjadas - seriam semelhantes às flores de algumas Angiospermas, como as *Magnolia* (Magnoliídea, ver Figura 8.12), com as peças do perianto correspondendo às brácteas. Além disso, o androceu e o gineceu - em *Magnolia* dispostos em espiral – corresponderiam respectivamente aos microsporofilos e óvulos de algumas Bennettiales. Assim, as Bennettiales e as Angiospermas foram colocadas entre o “grupo das Antófitas” por estes autores. Apesar de alguns estudos realizados com dados morfológicos terem posicionado as Bennettiales como próximas das Gnetales em um clado a parte (Crane 1985a), evidências mais recentes indicam que as Bennettiales, as Angiospermas e as Gigantopteridales (plantas fósseis do Permiano, entre 299-252 milhões de anos, provavelmente um grupo não monofilético) formariam um clado suportado pela presença nos fósseis de oleanano (um triterpeno com efeito inseticida, considerado um importante bioindicador) (Taylor et al. 2006). Foster (2016) chega a propor que pelo menos algumas Gigantopteridaceae seriam os ancestrais das linhagens de Angiospermas, e/ou Bennettiales e/ou Caytoniales – outro grupo extinto de plantas com sementes do Mesozoico (250-70 milhões de anos atrás), uma das Pteridospermas (“samambaias com sementes”) As Caytoniales também foram consideradas como “ancestrais” das Angiospermas por conta das cúpulas formadas sobre as sementes semelhantes a frutos baga (Retallack & Dilcher 1981), assim como as Glossopteridales (Pteridospermas do Permiano, 290 m.a, ver Capítulo 6). Fósseis de todos estes grupos continuam a ser descobertos, como a Bennettiales *Nilssoniopteris binggouensis* em 2014 (Na et al. 2014) e *Anomozamites sanjiaocunensis* em 2015 (Miao et al. 2015), o que pode ajudar a elucidar o quebra-cabeça da ancestralidade das Angiospermas.



Figura 8.98. Formas fósseis de Gimnospermas candidatas a serem filogeneticamente próximas das Angiospermas. A. Folha de *Sagenopteris phillipsi* (Caytonales). B. Reconstrução das estruturas de *Caytonia* (Caytonales) (redesenhado de Crane 1985a) : a) Estrutura da folha; b) detalhe da nervação; c. estrutura portando sementes pêndulas; d) grão de pólen (com vesículas aéreas semelhantes àquelas dos grãos de pólen de *Pinus*; e) estruturas com cúpulas (cada uma portando microsporângios internamente; f) cúpula com microsporângios; g) estrutura de um microsporângio; h) óvulo seccionado longitudinalmente. C. Reconstrução de *Williansonia* (Bennettitales). D. Estróbilo de *Williansoniella* (Bennettitales).

A FLOR DAS PRIMEIRAS ANGIOSPERMAS

As hipóteses vistas acima sobre quais seriam as plantas filogeneticamente mais próximas às Angiospermas influenciaram os sistemas de classificação mais modernos, que pretendiam incorporar a história evolutiva. As flores são os órgãos macroscópicos das Angiospermas que fornecem mais informações para a identificação e, assim, muito da discussão apresentada a seguir é focada neste órgão.

As diferentes edições do sistema de classificação do botânico alemão Adolph Engler (última versão Engler 1964), muito influentes no século XX, incorporavam as ideias do botânico suíço Jussieu (1863), que considerava que as flores mais antigas seriam as mais simples, unissexuadas e com perianto reduzido. Este conceito de que as tais flores simples seriam as mais “primitivas” foram melhor expostas e sintetizadas por Wettstein (1924, com edições anteriores) na chamada “Hipótese do Pseudanto” (do grego pseudo- falso; anthos – flor), que preconizava que as primeiras Angiospermas possuíam flores unissexuadas, não vistosas, pequenas e com perianto ausente ou reduzido, reunidas em inflorescências com muitas flores densamente dispostas e polinizadas pelo vento, o que acompanharia, a grosso modo, as características das estruturas reprodutivas da maioria das Gimnospermas viventes. Tais características estão presentes em muitas plantas arbóreas de áreas temperadas do Hemisfério Norte, denominadas de amentíferas, como os carvalhos, avelãs, as noqueiras e os sobreiros, com inflorescências denominadas amentilhos, que correspondem a espigas pendentes e flexíveis, geralmente polinizadas pelo vento (ver Figura 8.11). Engler assim posicionou as amentíferas na base de seu sistema de classificação para as Angiospermas, dentro da sua subclasse Archichlamydeae (“perianto arcaico”) da Classe Dicotyledoneae. Em especial, Engler reconheceu as casuarinas (*Casuarina* spp., Casuarinaceae, hoje na ordem Fagales das Eudicotiledôneas) como o grupo supostamente mais primitivo. O aspecto geral das casuarinas (Figura 8.11) com ramos e folhas semelhantes a *Equisetum* (Pteridófito) e inflorescências semelhantes aos estróbilos das Gimnospermas, associado ao crescimento monopodial, também presente na maioria das Coníferas, reforçariam



uma possível ligação das casuarinas com as Gimnospermas. O sistema geral de Figura 8. 99. A. Amentilhos da avelã (*Corylus avellana*, Fagaceae). B. Infrutescências semelhantes a estróbilos de Gimnospermas de um casuarina (*Casuarina equisetifolia*, Casuarinaceae).

classificação de Engler foi dominante na sistemática vegetal durante décadas e muito popular no Brasil até meados da década de 1980, ou mesmo depois, pois era a base da classificação utilizada pelo botânico brasileiro Ailton Brandão Joly para o seu livro “Botânica: Introdução à Taxonomia Vegetal” (Joly 1977) , durante muito tempo um dos poucos livros em língua portuguesa que tratava de grandes grupos de plantas terrestres e que foi o a principal bibliografia em sistemática utilizada em cursos de graduação e pós-graduação em todo o Brasil.

A descoberta de que as Gnetales possuíam atributos como dupla fecundação e elementos de vaso no xilema e as análises filogenéticas com base em características morfológicas e anatômicas da década de 1980 (ver Crane 1985a) deram sustentação adicional à ideia de que flores simples, como as das amentíferas, seriam as mais primitivas entre as Angiospermas, dado que as “flores” (na verdade estróbilos reduzidos) das Gnetales são estruturas pequenas, não vistosas e unissexuadas, apoiando a “Hipótese das Antófitas” e à Teoria do Pseudanto (ver acima). Como visto anteriormente, entretanto, a dupla fecundação e a presença de elementos de vaso em

Gnetales não são resultado de um mesmo processo evolutivo em relação às Angiospermas. Além disso, o posicionamento das Gnetales entre as Coníferas (Gimnospermas) em estudos filogenéticos recentes também desfavorece a hipótese de ligação das Gnetales com as hipotéticas primeiras linhagens de Angiospermas. Do mesmo modo, as filogenias recentes não mostram as Fagales, ordem onde se posicionam as amentíferas atualmente, como um grupo de divergência antiga entre as Angiospermas, mas sim como parte das Eudicotiledôneas (ver abaixo). Suas flores anemófilas e “simples” provavelmente são derivadas e especializadas e favorecem a ocupação de locais em que a disponibilidade de polinizadores bióticos não é constante, favorecendo a polinização pelo vento, como nas áreas temperadas em que habitam.

A partir da primeira metade do século XX, a Teoria do Pseudanto passou a perder força à luz de novas evidências, passando a ganhar força a Hipótese Euantial (“flores verdadeiras”, em oposição ao “Pseudanto”) ou Antostrobilar (“flores em estróbilo” ou “espiral”) de Arber & Parking (1907). A Hipótese Euantial advogava que as Bennetiales (grupos de Gimnospermas fósseis vistos acima) possuíam estruturas reprodutivas comparáveis com flores rudimentares de Angiospermas e seriam o grupo mais próximo das plantas com flores. Segundo esta hipótese, as flores das Angiospermas primitivas seriam estruturas bissexuadas, solitárias, vistosas e grandes, com numerosas partes livres e dispostas em espiral, polinizadas por besouros. Assim as flores seriam semelhantes às das atuais magnólias (ver Figura 8.12) e bem diferentes das flores das amentíferas.



Figura 8.100 Flor de *Magnolia grandiflora* (Magnoliaceae), grande e solitária, com numerosas peças florais em verticilos de tépalas (sem diferenciação entre cálice coreola) e elementos reprodutivos (androceu e gineceu) com peças livres dispostas em espiral ao longo de um eixo alongado.

Os sistemas de classificação de autores botânicos influentes nas décadas de 1980 e 1990, como Takhtajan (1980, 1991, 1997) e Cronquist (1981, 1988) adotaram a Hipótese Euantial como fio condutor de seus sistemas de classificação, posicionando as Magnoliaceae na base dos seus sistemas, apesar de algumas ideias da Hipótese do Pseudanto também serem adotadas – por exemplo na posição das amentíferas na Subclasse Hamamelidade próxima da base (ver Figura 8.13). Particularmente o sistema de Cronquist se tornou muito influente em todo o mundo e substituiu o sistema de Engler gradativamente em pesquisas e na educação de nível superior no Brasil no final dos anos 1980 e nas décadas seguintes.

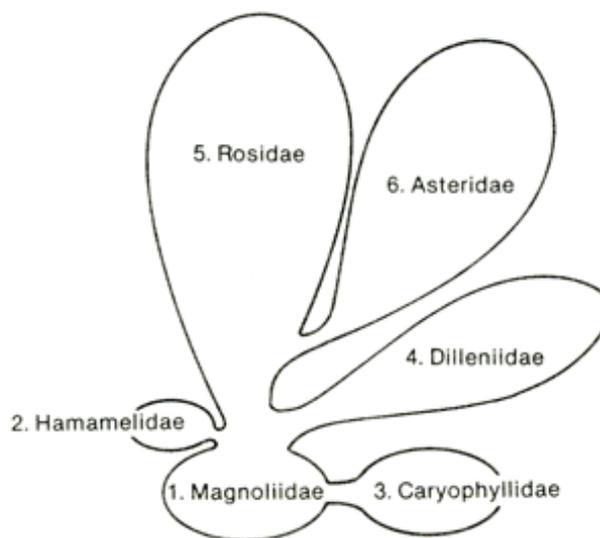


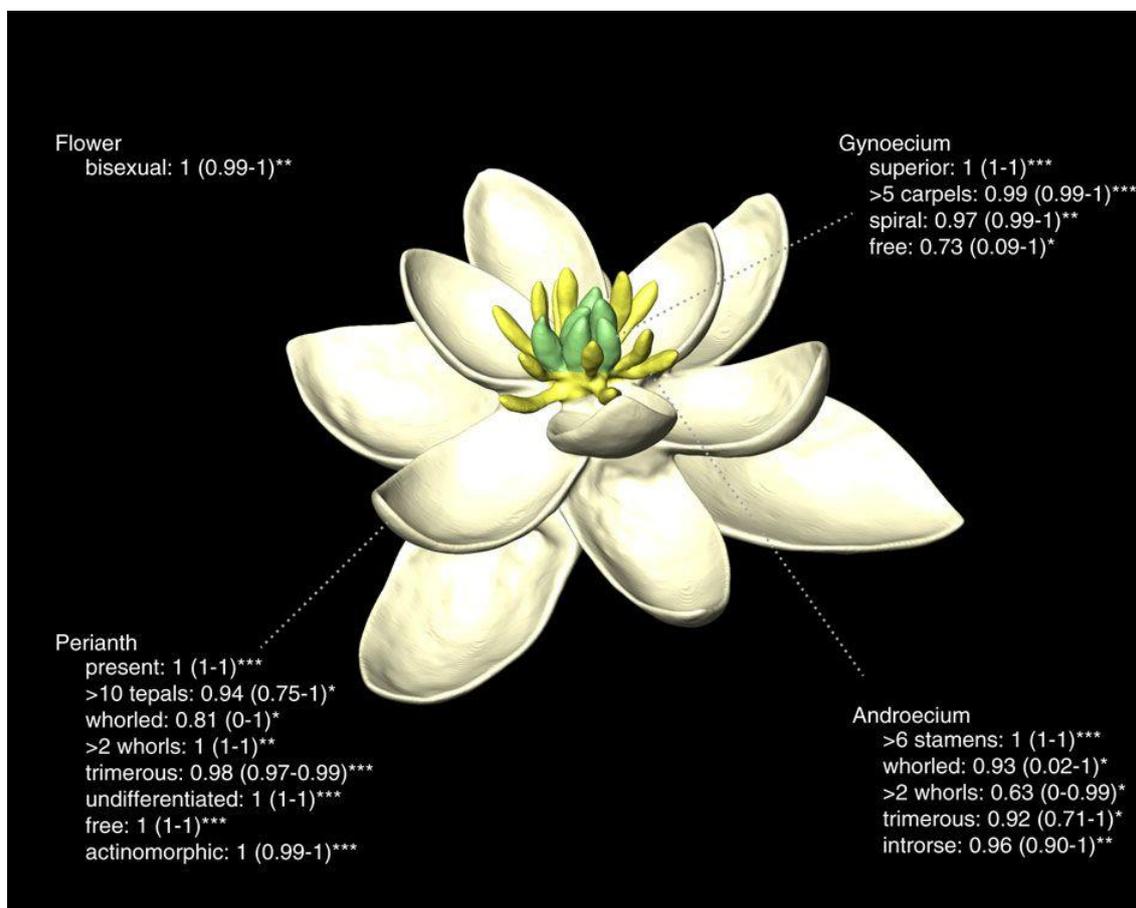
Figura 8.101. Esquema de Classificação de Cronquist (1981) para a Classe Magnoliopsida (Dicotiledôneas). Táxons no diagrama correspondem à subclasses, as Magnoliidae na base de todo sistema. Retirado de Cronquist (1981)

Apesar dos sistemas de Engler, de Takhtajan e de Cronquist serem filogenéticos, no sentido em que pretendiam expressar a ideia de evolução nas suas classificações, eles careciam de análises baseadas em algum tipo de metodologia clara, como é requerido nos dias de hoje para que o que vem sendo chamado de “Sistemática Filogenética”. Alguns sistematas que trabalhavam com filogenia de Angiospermas em grande escala – como Rolf Dahlgren (primeira versão de seu sistema em 1980) - chegaram a utilizar ferramentas cladísticas em seus trabalhos, mas isto não era apresentado nos seus sistemas de classificação. Sistematas como Dahlgren e Robert Thorne (primeiras versões de seus sistemas em 1968 e 1975, respectivamente) advogavam para as bases de seus sistemas a existência de uma “proto-angiosperma” ou um “estoque ancestral de Angiospermas” e não se comprometiam, aparentemente, com a questão sobre as flores mais primitivas para o grupo.

Os avanços dos estudos filogenéticos baseados em dados moleculares nos últimos 25-30 anos permitiram a construção de filogenias robustas que possibilitaram que as características florais das primeiras Angiospermas fossem inferidas. Sauquet et al. (2017), em uma análise de evolução de caracteres utilizando filogenias de grandes grupos atuais inferiram que as flores das primeiras Angiospermas seriam bissexuais e actinomorfas, com mais de dois verticilos de tépalas (sem diferenciação entre cálice e corola) mais de dois verticilos de três estames livres cada e mais de cinco carpelos

dispostos em espiral, o que indica um plano básico mais próximo das flores semelhantes a magnólias previstas na Hipótese Euantial de Arber & Parkin (1907). Isso não significa que o grupo das magnólias, das Magnoliídeas, corresponderiam às primeiras Angiospermas, mas apenas que alguns dos representantes deste grupo podem ter mantido características florais semelhantes às das primeiras Angiospermas.

Figura 8. 102. Reconstrução de uma flor ancestral para as Angiospermas (retirado de



Sauquet et al. 2017).

APG: UM SISTEMA DE CLASSIFICAÇÃO PARA ANGIOSPERMAS BASEADO NA SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

A confluência de fatores que incluem a utilização dos conceitos de Hennig (1966) para a sistemática filogenética (cladística), a utilização de dados moleculares provenientes de sequências de DNA, especialmente a partir da década de 1990, e o uso de metodologias de análise mais refinadas e a disponibilidade de computadores e

programas mais eficientes, permitiram a construção de filogenias mais robustas para os organismos vivos, incluindo as Angiospermas. O primeiro grande trabalho do botânico Mark Chase e colaboradores (Chase et al. 1993) utilizando sequências de *rbcL* – região do DNA do cloroplasto que contém a informação para a codificação da subunidade grande da enzima ribulose 2-fosfato carboxilase (Rubisco) - foi fundamental para um entendimento mais acurado da filogenia dos grandes grupos internos de Angiospermas. A esta região foram sendo gradativamente acrescentadas outras regiões nas grandes filogenias publicadas, como a *atpB* e as nucleares 16S e 18S.

O trabalho de Chase et al. (1993) e de outros posteriores foram os primeiros passos de um processo que culminou com uma série de publicações de um consórcio de autores intitulado APG (abreviação para “Angiosperm Phylogeny Group”). A primeira versão do APG é datada de 1998 (APG 1998), chamada agora de “APG I”. Outras versões do Sistema APG foram publicadas em 2003 (APGII 2003), 2009 (APGIII 2009) e 2016 (APGIV 2016), esta última utilizada como base neste livro. Os Sistemas APG substituíram hoje em dia todos os sistemas mais antigos de filogenias, antes calcados no conhecimento e experiência (ainda que extraordinários) de um ou poucos autores, como Engler, Takhtajan, Cronquist ou Dahlgren. O Sistema APG é alterado nas diferentes versões com base no levantamento de novos dados de filogenia para os grupos de Angiospermas, sendo um compilado de estudos. O nível taxonômico utilizado é principalmente de ordem e são listadas em cada uma das versões as famílias que compõem as diferentes ordens. Além disso, alguns grupos de ordens que formam clados são nomeados, como as Monocotiledôneas, Comelinídeas ou as Magnoliídeas sem, entretanto, a atribuição de níveis hierárquicos como superordem ou classe. Além de admitir apenas grupos monofiléticos na sua classificação, as últimas edições de APG tornaram explícitos alguns procedimentos, como evitar, sempre que possível, a proposição de ordens formadas por apenas uma família, já que esta redundância não traria informação ao nome da ordem. Entretanto, há exceções, como as Amborellales, formadas por apenas uma família (e na verdade por apenas uma espécie) e as Ceratophyllales (formada apenas pelo gênero *Ceratophyllum*). Por outro lado, algumas ordens são formadas por muitas famílias, como as Caryophyllales (37 famílias) e Malpighiales (36). Essa diferença de tamanho das ordens evidencia que qualquer grupo taxonômico de um mesmo nível acima de espécie não deve ser visto como uma unidade evolutiva equivalente, mas sim como um nome ou “caixinha” que facilita o resgate da

informação sobre este grupo. O sistema APG também tem a pretensão de evitar o

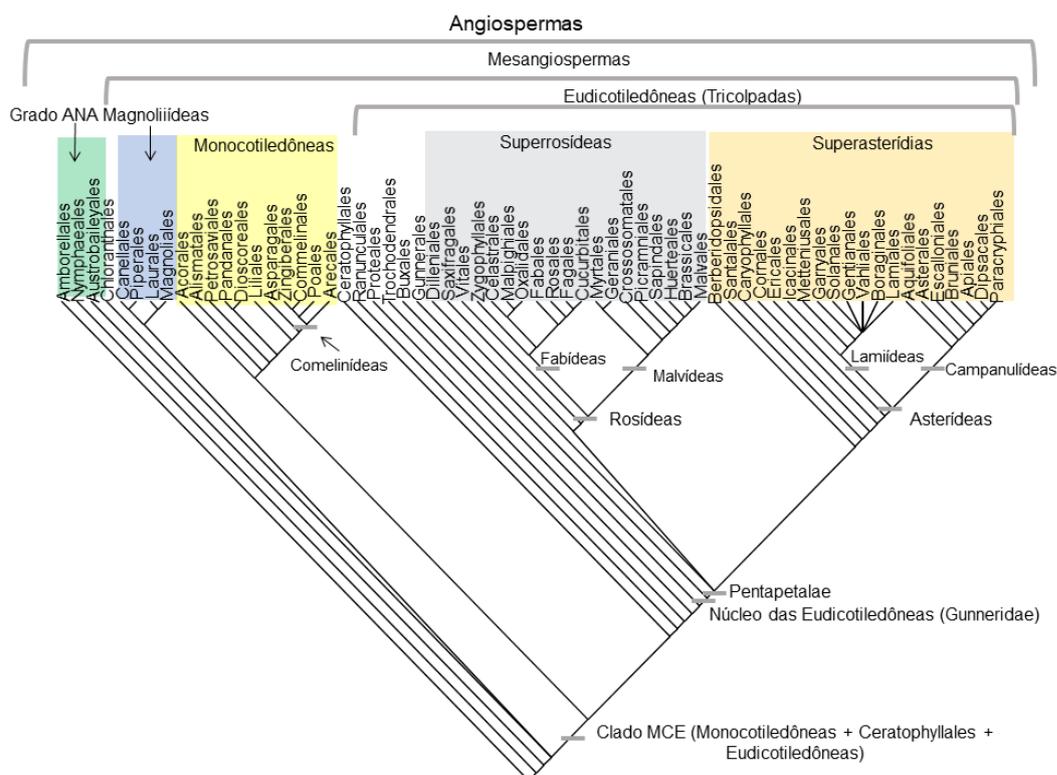


Figura 8. 103. Filogenia das Angiospermas, com ordens e grandes grupos destacados. Baseado em APG IV (2016)

abandono de ordens ou famílias que tenham sido reconhecidas previamente pela tradição botânica, desde que estes táxons correspondam a grupos monofiléticos. Assim, apesar do esforço na conservação de nomes e circunscrições de grupos, há casos de ordens e famílias que, mesmo bem reconhecidos em classificações anteriores mais tradicionais, como as Scrophulariaceae, as Liliales ou as Lamiaceae, tiveram suas delimitações consideravelmente alteradas pelo sistema APG.

A versão do APG IV (APG 2016), seguida neste livro, reconhece 64 ordens e 416 famílias de Angiospermas. Quando comparada com a versão anterior (APG III 2009) foram reconhecidas em APG IV cinco ordens novas (Boraginales, Dilleniales, Icacinaceales, Metteniusales e Vahliales) e várias famílias tiveram a sua circunscrição alterada, como Euphorbiaceae, Juncaginaceae e Aristolochiaceae. Mesmo com estas mudanças há ainda pontos que requerem mais estudos, como a delimitação de famílias em Boraginales e Santalales, entre outras.

A última versão (APG IV 2016, ver Figura 8.15 abaixo) mostra o gênero *Amborella* (com apenas uma espécie, *Amborella trichopoda* endêmica da Nova Caledônia, ver próximo Capítulo) como grupo irmão de todas as demais Angiospermas viventes. Estas plantas são lianas de áreas florestadas com flores pequenas, unissexuadas com perianto não diferenciado entre cálice e corola, estames livres entre si e carpelos pouco numerosos e apocárpicos (Endress & Igersheim 2000). Todas as partes das flores de *Amborella* são dispostas em espiral. Apesar de unissexuadas, as flores de *Amborella* possuem pistilódios nas flores masculinas e estaminódios nas flores femininas, o que sugere que os seus ancestrais portavam flores bissexuadas. Além disso, *Amborella* não possui elementos de vaso no xilema, apenas traqueídes (como visto neste Capítulo), e esta ausência pode, pela posição filogenética de *Amborella*, ser interpretada como plesiomórfica e, assim, a presença de elementos de vaso não corresponderia a uma sinapomorfia das Angiospermas.

As Nymphaeales formam a linhagem subsequente, compostas por plantas aquáticas e, juntamente com as Austrobaileyales, possuem gametófitos femininos com apenas quatro núcleos, formando um endosperma diploide. As *Amborella* possuem gametófitos femininos com nove núcleos (em oito células), com uma sinérgide a mais flanqueando a oosfera. Tanto *Amborella* (ordem Amborellales) quanto as Nymphaeales e as Austrobaileyales são denominadas em conjunto de “Grado ANA” – anteriormente referido como “ANITA” - um grupo parafilético que, de forma simplista, reúne estas três linhagens de divergência mais antiga. As demais Angiospermas possuem



Figura 8. 104. *Nymphaea colorata x capensis* (Nymphaeaceae, Nymphaeales), representante do Grado ANA. Notar o grande número de tépalas (peças do perianto não diferenciadas em cálice e corola).

gametófitos femininos com oito núcleos em sete células (a célula central binucleada) ou derivados deste tipo.

A linhagem das Angiospermas com gametófitos femininos com oito núcleos e endosperma triploide subsequente ao Grado ANA constitui as Angiospermas nucleares, ou o clado das Mesangiospermas (senso Cantino et al. 2007). Além das características dos gametófitos femininos, as Mesangiospermas possuem também os carpelos fechados por tecido epidérmico durante o seu desenvolvimento (Endress & Igersheim 2000). Nas plantas do Grado ANA, os carpelos são fechados em maior ou menor grau por secreção, o que mantém a sua unidade durante o desenvolvimento e a parte não fechada por tecido epidérmico apresenta-se na forma de uma fenda. Além disso, nas plantas do Grado ANA (e em Chloranthales, de posição incerta entre as linhagens de Angiospermas) os carpelos são ascidiados (em forma de ascídia) e apenas depois se desenvolvem em um tubo como as outras Angiospermas. Tanto a posse de carpelos fechados por tecido

epidérmico quanto os carpelos não ascidiados no começo do desenvolvimento são sinapomorfias das Mesangiospermas.

Além das características ligadas ao gametófito feminino e à morfologia e desenvolvimento carpelar, os representantes do grado ANA exibem outras características florais consideradas plesiomórficas para as Angiospermas, todas elas presentes em *Amborella*. Estas características incluem a disposição em espiral dos elementos florais, a não fixação do número de peça do perianto, que pode ser variável, as peças florais livres, sem adnação ou fusão de elementos, o que inclui os carpelos. Em muitos grupos, os estames são também pouco diferenciados em antera, filete e conectivo, sendo laminares como em *Austrobaileya*.

O clado das Mesangiospermas é formado por uma politomia com três linhagens: as Magnoliídeas, as Chloranthales e um grande ramo que inclui as Monocotiledôneas e as demais “Dicotiledôneas”. O clado das Magnoliídeas inclui membros com várias características florais consideradas plesiomórficas, como as flores actinomorfas, com vários elementos não unidos e espiralados. Estames laminares (ver Figura 8.4A) também ocorrem em alguns grupos, como nas famílias Magnoliaceae a Annonaceae. Há vários representantes neste grupo com pouca ou nenhuma diferenciação clara em cálice e corola mas verticilos já ocorrem, muitas vezes em número de 3 elementos (flores 3-meras), como nas Lauraceae, Magnoliaceae (ver Figura 8.12) e Piperaceae. Há uma grande diversidade floral no grupo, que envolve desde flores grandes e solitárias com as de Magnoliaceae até flores pequenas e reunidas em inflorescências como as Piperaceae.

Em estudos anteriores, a ordem Chloranthales, formada por uma única família, Chloranthaceae aparece como um grupo irmão das Magnoliídeas, mas em APG IV (2016) surge em uma politomia com as linhagens de Magnoliídeas e a grande linhagem Monocotiledôneas+*Ceratophyllum*+Eudicotiledôneas (chamada aqui de “Clado MCE”), o que sugere um posicionamento ainda incerto desta ordem, caracterizada por apresentar flores bastante reduzidas. As plantas do Grado ANA, as Chloranthaceae e as Magnoliídeas serão vistos no Capítulo 9.

O Clado MCE exhibe algumas características que envolvem a presença constante de flores cíclicas, sem elementos em espiral, e o gineceu com os carpelos unidos, com poucas exceções, em oposição à presença do gineceu apocárpico (dialicarpelar) encontrado na maioria das linhagens do Grado ANA e nas Magnoliídeas (ver Figura 8.17). É possível que estas duas características (sincarpia e flores cíclicas) estejam relacionadas, visto que a sincarpia poderia ser facilitada em um gineceu em que os

carpelos estão dispostos em um mesmo verticilo e não em níveis diferentes, com os carpelos espiraladamente dispostos. Neste clado também não ocorrem linhagens com estames laminares e estes são, geralmente, bem diferenciados em filete, antera e conectivo.

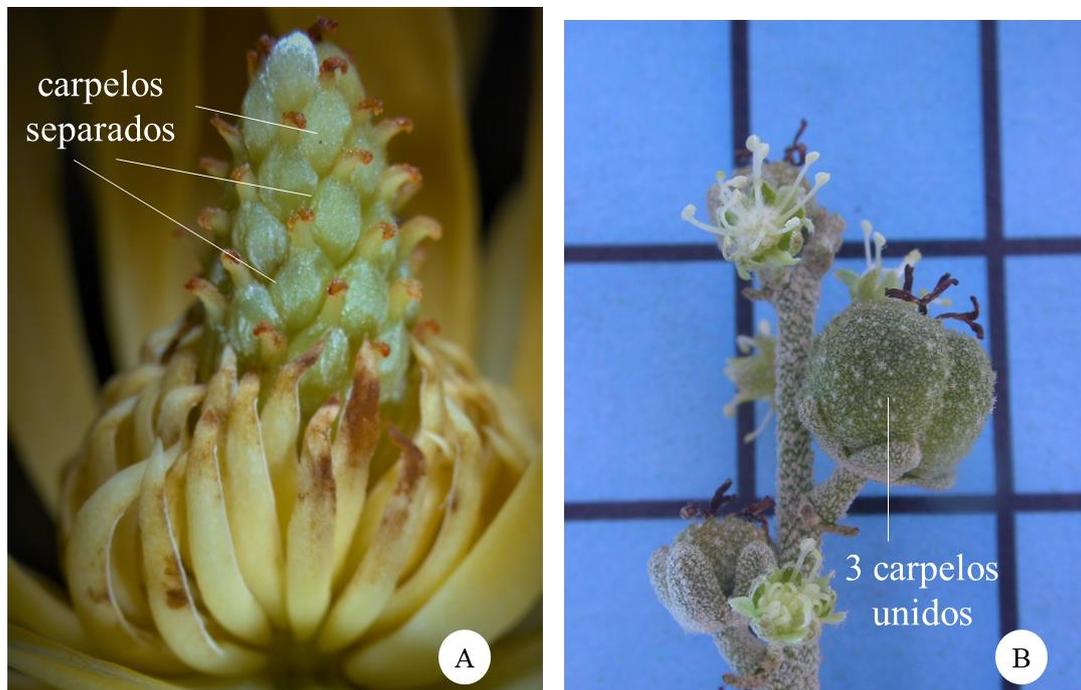


Figura 8.105. Comparação entre gineceu dialicarpelar e gamocarpelar em duas linhagens de Angiospermas. A. Carpelos separados e dispostos em espiral em um gineceu apocárpico (dialicarpelar) da magnólia-amarela, *Magnolia champaca* (Magnoliaceae, uma Magnoliídea). B. Três carpelos unidos (gineceu gamocarpelar ou sincárpico) e dispostos no mesmo plano (em um verticila) na flor pistilada (feminina) da sangra d'água, *Croton urucurana* (Euphorbiaceae, uma Eudicotiledônea)

As Monocotiledôneas são um grande grupo que engloba cerca de 74.000 espécies, com várias sinapomorfias. Neste clado são mantidas algumas plesiomorfias que estavam presentes nas linhagens anteriores, como o pólen com apenas uma abertura, estado de caráter presente já nas Gimnospermas e Magnoliídeas e as flores trímeras, também presentes em muitas Magnoliídeas. As Monocotiledôneas serão vistas no Capítulo 10.

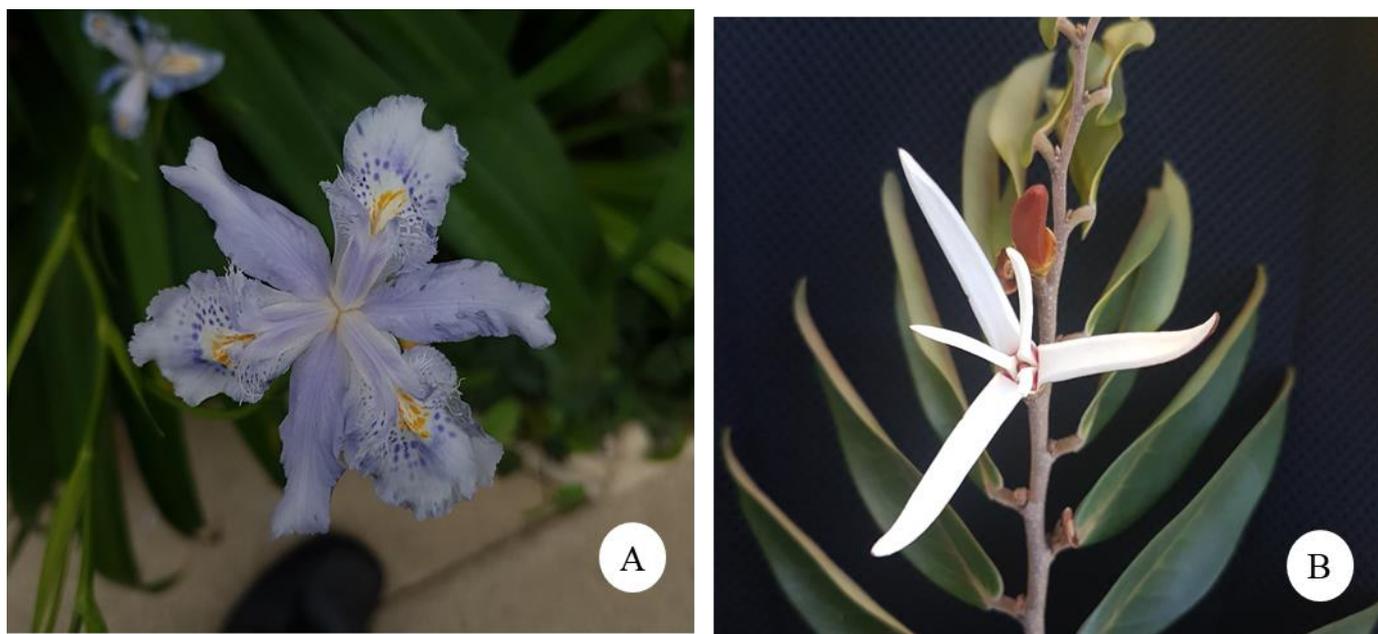


Figura 8.106. Flores trímeras em A. *Iris japonica* (Iridaceae, uma Monocotiledônea) e B. *Xylopia aromatica* (Annonaceae, uma Magnoliídea)

Além das Monocotiledôneas, o Clado MCE inclui outra linhagem formada por Ceratophyllales + Eudicotiledôneas. Ceratophyllales é constituída apenas pelo gênero *Ceratophyllum*, formada por espécies de plantas aquáticas com os grãos de pólen inaperturados (abrem por rompimento da parede do grão de pólen).

Finalmente, o restante do Clado MCE é formado pelas Eudicotiledôneas, com plantas caracterizadas pela presença de grãos de pólen com três aberturas (ver Figura no começo do Capítulo 11), os quais, segundo se supõem, seriam vantajosos em relação àqueles com apenas uma abertura, por permitirem uma chance maior de contato com a superfície estigmática e subsequente desenvolvimento do tubo polínico (Furness & Rudall 2004). Grãos de pólen com três aberturas são conhecidos no registro fóssil há pelo menos 125 milhões de anos, o que evidencia a presença das Eudicotiledôneas neste período. As Eudicotiledôneas constituem a maior linhagem interna às Angiospermas, com cerca de 210.000 espécies, a grande maioria delas pertencentes às chamadas Eudicotiledôneas Nucleares ou “Eudicotiledôneas Core”, no qual as flores tetrâmeras ou pentâmeras são quase universais (no clado interno das Pentapetalae), além de cálice e corola presentes e claramente distinguíveis entre si. Por fim, as Pentapetalae são

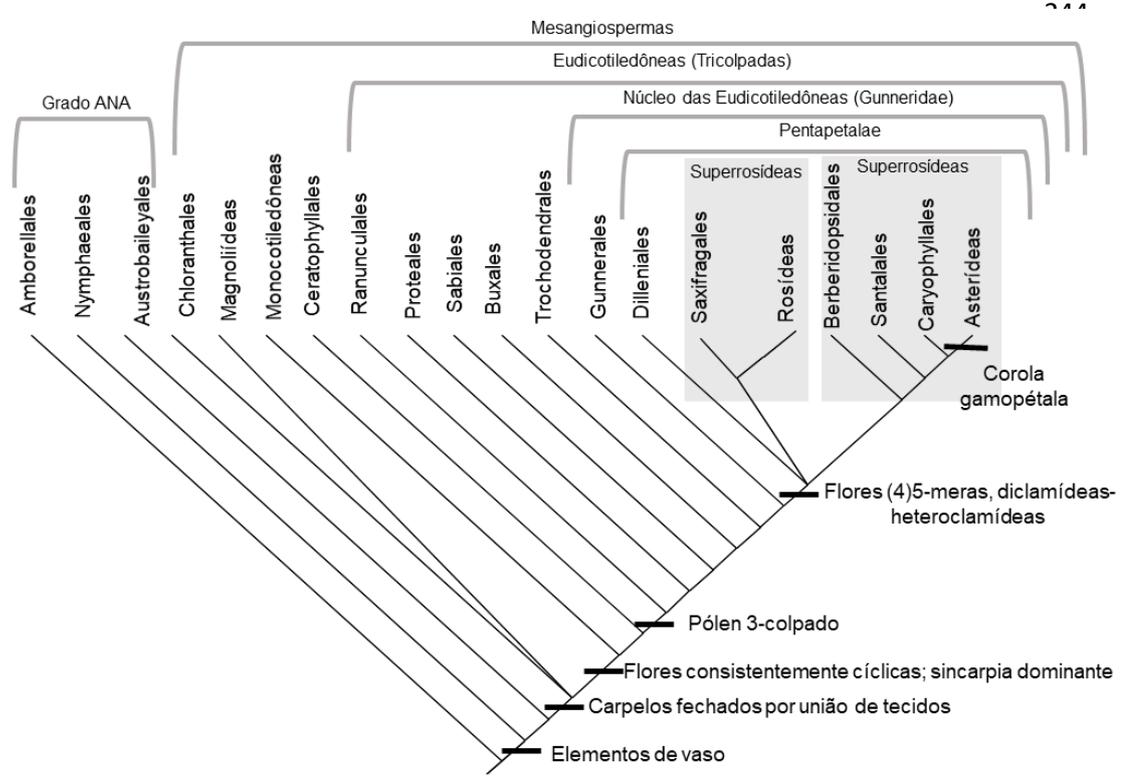


Figura 8.107. Cladograma com o resumo dos grandes grupos de Angiospermas, com algumas sinapomorfias destacadas. Topologia segundo APG IV (2016)

divididas em dois grandes clados, as Superrosídeas e as Superasterídeas(ver resumo dos grandes grupos na Figura 8.19). As Ceratophyllales e as Eudicotiledôneas serão vistas no Capítulo 11.

ANGIOSPERMAS: É POSSÍVEL DIVIDI-LAS EM DOIS GRUPOS?

Até o início do uso das ferramentas da sistemática filogenética, havia um certo consenso entre os sistemas de classificação em dividir as Angiospermas em Monocotiledôneas e Dicotiledôneas (ou respectivamente em classes, Liliopsida e Magnoliopsida), com base principalmente no número de cotilédones e em outras características assessorias, como a nervação, porte, sistema vascular e desenvolvimento da raiz primária. A reconstrução filogenética das Angiospermas, entretanto, revelou que a presença de um cotilédone não ocorreu no início da história evolutiva das

Angiospermas, mas foi um evento muito posterior a isto, correspondendo, portanto a uma sinapomorfia das Monocotiledôneas, ao passo que os dois cotilédones provavelmente estavam presentes no ancestral das Angiospermas (e em várias Gimnospermas⁰ e foram retidos por diversos grupos, incluindo aqueles que formam o Grado ANA, as Magnoliídeas e também as Eudicotiledôneas, correspondendo, assim, a uma simplesiomorfia (retenção de um estado caráter presente em grupos ancestrais). Assim, as tradicionais “dicotiledôneas” são, na realidade um agrupamento artificial, formado por grupos com um histórico evolutivo diversificado ou, em outras palavras, não correspondem a uma linhagem única. Basta dizer que as Eudicotiledôneas possuem um parentesco mais próximo com as Monocotiledôneas do que com as Magnoliídeas, por exemplo, embora as Eudicotiledôneas e as Magnoliídeas possuam dois cotilédones.

De fato, é muito comum em livros didáticos escolares quadros com as distinções entre as monocotiledôneas e as dicotiledôneas. Como visto acima, entretanto, as monocotiledôneas são um grupo monofilético “inserido” entre as plantas com dois cotilédones. O nome do clado “Eudicotiledôneas” (as dicotiledôneas “verdadeiras”) não ajuda muito, pois reforça uma ênfase em uma plesiomorfia (dois cotilédones). Assim, o nome alternativo para o clado de “Tricolporatae”(referência à a posse de grãos de pólen com três aberturas em forma de colpo) talvez fosse mais adequado, pois é ligado à principal sinapomorfia do grupo. De qualquer forma, ainda mais errado do que permanecer dividindo as Angiospermas em Monocotiledôneas e Dicotiledôneas, é dividi-las em Monocotiledôneas e Eudicotiledôneas, simplesmente alterando o nome do grupo, pois isto excluiria das Angiospermas todas as Magnoliídeas e o grado ANA.

Assim, respondendo à pergunta que está no título deste item, se seguirmos os conceitos que vêm sendo universalmente aceitos da sistemática filogenética, só há um jeito de dividir as Angiospermas em dois grupos monofiléticos, que seria reconhecer Amborellales (que só possui uma espécie) de um lado e todas as demais Angiospermas de outro, o que, do ponto de vista prático, faz bem pouco sentido.

ORGANIZAÇÃO DAS DESCRIÇÕES DOS GRANDES CLADOS, ORDENS E FAMÍLIAS SELECIONADAS

Nas próximas Capítulos (9, 10 e 11) estão incluídos comentários sobre todos os grandes clados e as ordens que compõe as Angiospermas, com ênfase em famílias importantes na flora brasileira, ou que possuam representantes nativos ou cultivados

com relevante interesse econômico. Descrições mais detalhadas das famílias podem ser encontradas em Souza & Lorenzi (2012) e nos tratamentos das famílias contidos na Flora do Brasil (Flora do Brasil 2020 em construção), no Flowering Plants of the Neotropics (Smith et al. 2004) e no site do Neotropikey (Milliken et al. 2010, continuamente atualizado). Os dados sobre número de gêneros e espécies em cada família e grande grupo foram aqueles provenientes de Christenhurz & Byng (2016), e do Angiosperm Phylogeny Website (Stevens, 2001 onwards), o qual foi utilizado também como fonte para os dados sobre as diferentes sinapomorfias dos clados, bem com Judd et al. (2008) e Simpson, (2010). Stevens (2001 onwards) também foi utilizado para os dados de distribuição geográfica dos táxons. Para os dados de distribuição e número de gêneros e espécies ocorrentes no Brasil, bem como os comentários sobre a ocorrência nos Domínios Fitogeográficos e tipos de vegetação, foi utilizada a Flora do Brasil 2020.

Referências:

- APG (Angiosperm Phylogeny Group). 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 85: 531-553.
- APG II (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.
- APG III (Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- APG IV (Angiosperm Phylogeny Group). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Arber, E.A.N. & Parkin, J. On the origino of Angioperms. *Journal of the Linnean Society of London* 38(263): 29-80
- Cantino, P.D.; Doyle, J.A.; Graham, S.W.; Judd, W.S.; Olmsstead, R.G.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S. & Donoghue, M.J. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56: 822–846.
- Chase, M.W.; Soltis, D.E.; Olmstead, R.G.; Morgan, D.; Les, D.H.; Mishler, B.D.; Duvall, M.R.; Price, R.A.; Hills, H.G.; Qiu, Y.-L.; Kron, K.A.; Rettig, J.H., Conti,

- E.; Palmer, J.D.; Manhart, J.R.; Sytsma, K.J.; Michaels, H.J.; Kress, W.J.; Karol, K.G.; Clark, W.D.; Hedrén, M.; Gaut, B.S.; Jansen, R.K.; Kim, K.-J.; Wimpee, C. F.; Smith, J.F.; Furnier, G.R.; Strauss, S.H.; Xiang, Q.-Y.; Plunkett, G.M.; Soltis, P.S.; Swensen, S.M.; Williams, S.E.; Gadek, P.A.; Quinn, C.J.; Eguiarte, L.E.; Golenberg, E.; Learn, G.H. Jr.; Graham, S.W.; Barrett, S.C.H.; Dayanandan, S. & Albert, V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- Christenhusz, M.J.M. & Byng, J.W. 2016. The number of known species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261(3): 201-217.
- Crane, P. R. 1985a. Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 716-793.
- Crane, P. R. 1985b. Phylogenetic relationships in seed plants. *Cladistics* 1: 329-348.
- Crepet, W.L. 1998. The abominable mystery. *Science* 282: 1653-1654.
- Cronquist, A.J. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Cronquist, A.J. 1988. The evolution and classification of the flowering plants, 2^a Ed. New York Botanical Garden, New York.
- Dahlgren, R. 1975. A system of classification of angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Botaniska Notiser* 128: 119-147.
- Doyle, J. A. & Endress, P. K. 2010. Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: Magnoliidae and eudicots. *Journal of Systematics and Evolution* 48: 1-35.
- Endress, P.K. & Igersheim, A. 2000. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *International Journal of Plant Science* 161 (6: suppl.: Current Perspectives on Basal Angiosperms): S211-S223.
- Engler, H.G.A. 1964. Syllabus der Pflanzenfamilien, in H. Melchior (ed.) 12^a ed. Vol. 2 Borntraeger, Berlin.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >.
- Foster, C.S.P. 2016. The evolutionary history of flowering plants. *Journal of the Proceedings of the Royal Society of New South Wales* 149: 65-82.

- Friedman, W. E. & Ryerson, K.C. 2009. Reconstructing the ancestral female gametophyte of angiosperms: insights from *Amborella* and other ancient lineages of flowering plants. *American Journal of Botany* 96: 129–143.
- Furness, C.A. & Rudall, P.J. 2004. Pollen aperture evolution - a crucial factor for eudicot success? *Trends in Plant Science* 9: 154-158.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana
- Joly, A.B. 1977. *Botânica: Introdução à Sistemática Vegetal*. Edusp, São Paulo.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F., Donoghue, M.J. 2008. *Plant systematics: a phylogenetic approach*, third ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Jussieu, A.-L. de 1843. *Cours élémentaire de histoire naturelle: Botanique*. Forin Masson, Langlois and Leclerc, Paris.
- Lu, Y.; Ran, J.H.; Dong-Mei, G.; Yang, Z.-Y. & Wang, X.Q. 2014. Phylogeny and divergence times of Gymnosperms inferred from single-copy nuclear genes. *PlosOne* 9(9): e107679.
- Miao, Z.; Sun, C.; Dilcher, D.L. & Na, Y. 2015. *Anomizamites* (Bennettitales) from Middle Jurassic Haifanggou Formation western Liaoning, China. *Global Geology* 18: 75-87.
- Miliken, W.; Klitgard, B.B. & Baracat, A. (eds) 2010 (atualizado continuamente) . Neotropikey – interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics. Disponível em:
<http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/key/index.htm>
- Moore, M.J.; Bell, C.D.; Soltis, P.S. & Soltis, D.E. 2007. Using plastid genome-scale data to resolve enigmatic relationships among basal angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(49): 19363-19368.
- Na, Y; Sun, C.; Dilcher, D.L. & Li, Y. 2014. *Nilssoniopteris binggouensis* sp. nov. (Bennettitales) from the Lower Cretaceous of Northeast China. *International Journal of Plant Sciences* 175: 369-381.
- Retallack, G. & Dilcher, D.L. 1981. Argument for a glossopterid ancestry of angiosperm. *Paleobiology* 7: 54-67.
- Sauquet, H.; Balthazar, M.V.; Magallon, S.; Doyle, J.A.; Endress, P.K; Bailes, E.; Morais, E.B.; Bull, K.; Carrive, M.; Chartier, M.; Chomicki, G.; Coiro, F.; El Ottra, J.H.L.; Epicoco, C.; Jabbour, T.; Haevermans, R.H.; Lofstrand, S.; Luna-Carsto, J.; Massoni, J.; Nadot, C.; Prieu, C.; Reyes, E.; Santos, P.;

- Schoonderwoerd, K.; Simonnet, F.; Soulebeau, Y.; Städler, G.; Tschan, A.; Leung, Wm. & Schönenberger, J. 2017. The ancestral flower of angiosperm and its early diversification. *Nature Communications* 8: 16047.
- Simpson, M.G. 2010. *Plant Systematics*, 2nd ed. Elsevier Academic Press, Oxford.
- Smith, N.; Mori, S.A.; Henderson, A.; Stevenson, D.W. & Heald, S.V. 2004 (eds). *Flowering Plants of the Neotropics*. Princeton University Press, Princeton.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2012. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III*. Nova Odessa, Editora Plantarum.
- Stevens, P.F. (2001 onwards). *Angiosperm Phylogeny Website*. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Stewart, W.N.; Rothwell, G.W. 1993. *Paleobotany and the Evolution of plants*. 2ª Edição. Cambridge, Cambridge University Press, Cambridge.
- Su, G.; Ji, Q.; Dilcher, D.L.; Zheng, S.; Nixon, K.C. & Wang, X. 2002. Archaeofractaceae, a new basal angiosperm Family. *Science (New Series)* 296 (5569): 899-904.
- Takhtajan A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) *Botanical review* 46(3): 225-359.
- Takhtajan, A. L. 1991. *Evolutionary Trends in Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Takhtajan, A. 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Taylor, D.W.; Hongqi, L.; Dahl, J.; Fago, F.J.; Zinneker, D. & Moldowan, J.M. 2006. Biogeochemical evidence for the presence of the angiosperm molecular fossil oleanane in Paleozoic and Mesozoic non-angiospermous fossil. *Paleobiology* 32(2): 179-190.
- Thorne, R.F. 1968. Synopsis of a putative phylogenetic classification of flowering plants. *Aliso* 6(4): 57-66.
- Wettstein, R. 1924. *Handbuch der Systematischen Botanik* (2 volumes) 3ª ed. Franz Deuticke, Leipzig e Viena.
- Wing, X.; Shuying, D.; Baoyin, G.; Jinzhong, C. & Yang, Y. 2007. *Schmeissneria*: a missing link to angiosperms. *BMC Evolutionary Biology* 7: 14.

ANGIOSPERMAS: GRADO ANA, MAGNOLIÍDEAS E CHLORANTHALES



Figura 9.108. *Drymis brasiliensis* (Winteraceae), espécie nativa do clado das Magnoliídeas

Grado ANA é um termo utilizado para tratar as três linhagens de divergência mais antiga de Angiospermas com representantes atuais. Cada uma dessas linhagens recebeu no sistema APG o nível de ordem e são elas as Amborellales (com apenas um gênero *Amborella*, e uma espécie), as Nymphaeales, todas aquáticas, como as ninfeias, as cambombas e a vitória-régia e as Austrobaileyales, com plantas lenhosas e aromáticas como o anis-estrelado da família Illiciaceae.

Em versões anteriores de APG, como o APG II (APG 2003), as linhagens eram conhecidas como Grado ANITA (Qiu et al. 1999), das iniciais de *Amborella*, *Nymphaeales*, *Illiciales*, *Trimeriaceae* e *Austrobaileya*. Em versões posteriores de APG as Illiciales e as Trimeriaceae foram reconhecidas como parte das Austrobaileyales.

As linhagens do Grado ANA são formadas por apenas algumas centenas de espécies e apresentam várias características plesiomórficas para as Angiospermas discutidas acima, em especial os carpelos com as bordas unidas por secreção (não unidas por tecido epidérmico) e os gametófitos femininos com 4 ou 9 núcleos. Doyle & Endress (2000) e Zanis et al. (2002) apresentam uma discussão mais detalhada sobre a evolução de caracteres das linhagens de divergência mais antiga das Angiospermas, como o Grado ANA.

AMBORELLALES

A ordem Amborellales (Figura 9.2) é formada por apenas uma família, Amborellaceae, com uma espécie, *Amborella trichopoda*, endêmica das áreas florestadas da Nova Caledônia, na Oceania. As plantas são lianas ou arbustos dioicos, com ramos apoiantes e folhas simples, alternas e sem estípulas, com margens onduladas ou serradas. As flores são pequenas e unissexuadas, com todos os elementos dispostos em espiral e perianto não diferenciado em cálice e corola. As flores estaminadas possuem 5-8 carpelos atrofiados não funcionais, enquanto as flores femininas possuem poucos carpelos livres entre si, com estaminódios residuais. Os carpelos se desenvolvem, depois da fertilização, em frutículos avermelhados indeiscentes do tipo drupídio com uma semente cada, dispersos por aves.

As flores em *Amborella* são polinizadas tanto por insetos (especialmente besouros) quanto pelo vento (anemofilia), segundo Culley et al. (2002). O exsudado de cada zona estigmática dos diferentes carpelos se une na flor, formando uma massa única, assim se os grãos de pólen forem depositados em um único estigma pode ocorrer a polinização de mais de um carpelo (Williams 2009). A ausência de elementos de vaso no xilema de *Amborella* é interpretada como uma plesiomorfia (ver discussão no Capítulo anterior).

Amborella já havia sido reconhecida como um grupo que poderia possuir divergência antiga entre as Angiospermas por Cronquist (1981) e Takhtajan (1997), que

as posicionaram na Subclasse Magnoliidae (atenção – não com a mesma delimitação das Magnoliídeas em APG).



Figura 9.109. Amborellales. *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). A. Ramos com flores estaminadas. B. Detalhe das flores estaminadas, com grande número de estames

NYMPHAEALES

As Nymphaeales (figura 9.3.) são formadas por três famílias, seis gêneros e 74 espécies, com distribuição pantropical, algumas presentes em áreas temperadas. As plantas da ordem são herbáceas aquáticas sem crescimento secundário (câmbio ausente), apresentando tecido parenquimático do tipo aerênquima que auxilia na flutuação. As flores são formadas por 4-12 tépalas dispostas em espiral, em Nymphaeaceae podendo ocorrer diferenciação entre cálice e corola. O androceu é formado por muitos estames, petaloides em Nymphaeaceae.

Além das Cabombaceae e das Nymphaeaceae, a ordem conta com a família Hydatellaceae, formada apenas pelo gênero *Hydatella*, com 10-12 espécies de pequenas ervas aquáticas presentes na Índia, Nova Zelândia e Austrália (Christenhusz & Byng 2016). As Hydatellaceae foram anteriormente consideradas como monocotiledôneas, com morfologia geral semelhante às gramíneas e às Cyperaceae e Restionaceae da ordem Poales. As flores reduzidas, com apenas um estame e um carpelo, dificultavam análises comparativas mais acuradas quando baseadas apenas em morfologia externa. Estudos filogenéticos com dados moleculares sustentam o grupo como irmão do clado formado por Cabombaceae e Nymphaeaceae. Os fósseis de *Archaeofructus*, possivelmente de plantas aquáticas com cerca de 1265 milhões de anos, têm sido relacionados às Hydatellaceae em análises morfológicas (e.g. Doyle & Endress 2010). Possíveis registros de pólen em rochas da Ilha de Wight (costa sul da Inglaterra) de 130 milhões de anos podem ser também pertencentes a esta família (ver Hoffmann & Zetter 2010).

Os representantes de Cabombaceae possuem feixes vasculares em arranjo eustelo-atactostelo no caule, semelhante às Monocotiledôneas, ao passo que as Nymphaeaceae possuem a organização dos feixes caulinares em sifonostelo-eustelo..

Chave para as famílias de Nymphaeales do Brasil:

1. Flores com 2-4, pétalas dispostas em um único verticilo; gineceu apocárpico
Cabombaceae
1. Flores com numerosas pétalas, dispostas espiraladamente; gineceu sincárpico
Nymphaeaceae

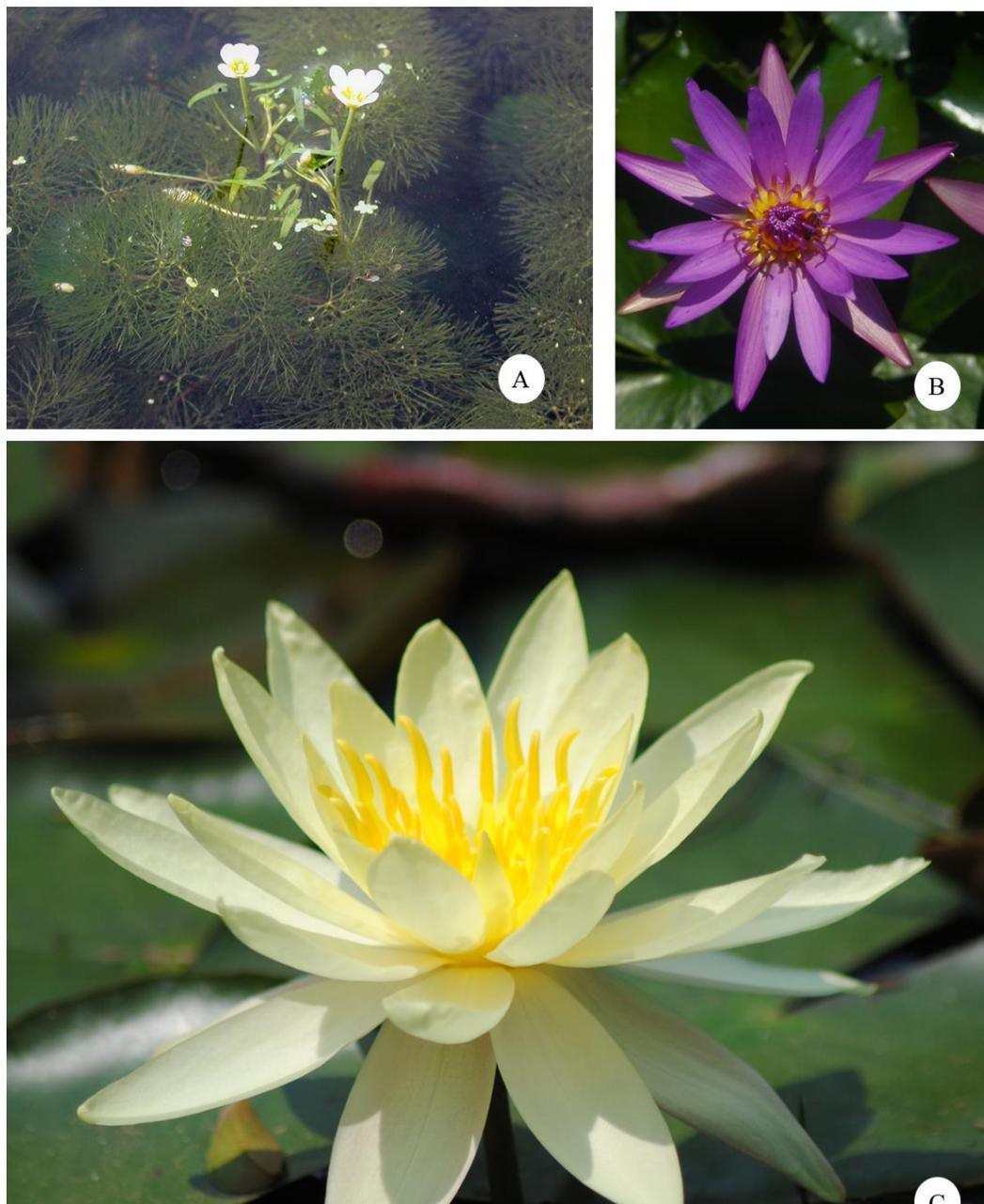


Figura 9.110. Nymphaeales. A. Cabomba (Cabombaceae). B e Nymphaeales. Duas espécies de Nymphaea

AUSTROBAILEYALES

As Austrobaileyales (Figura 3.4.) são formadas por três famílias:

Austrobaileyeaceae, com uma espécie de liana, *Austrobaileya scandens*, nativa de

Austrália; Trimeriaceae, com seis espécies de árvores e lianas nativas de áreas tropicais e subtropicais do Sudeste da Ásia, leste da Austrália e Ilhas do Pacífico e Schisandraceae (incluindo Illiciaceae), com três gêneros e 92 espécies, encontradas em áreas tropicais e temperadas do leste e sudoeste da Ásia, com uma disjunção nas Américas (sul dos Estados Unidos até as Grandes Antilhas). A ordem não tem representantes nativos no Brasil.

Diferente da linhagem das Nymphaeles, formadas por ervas aquáticas sem crescimento secundário, as Austrobaileyales são plantas lenhosas, com xilema formado por elementos de vaso isolados. A ordem contém várias características plesiomórficas para as Angiospermas, como flores actinomorfas, com o perianto formado por muitas tépalas livres entre si, sem distinção entre cálice e corola, dispostos espiraladamente. A quantidade grande de elementos é repetida no androceu, com muitos estames, laminares em *Austrobaileya*. O gineceu é apocárpico, formado por cerca de 9 carpelos. O gametófito feminino (saco embrionário), como as Nympheales, é tetranucleado, com o endosperma diploide.

Um das sinapomorfias das Austrobaileyales é a síntese de terpenoides aromáticos, presentes em óleos essenciais secretados em células oleíferas contendo drusas. Estes terpenoides estão mais presentes nas famílias Trimeriaceae e Schisandraceae. São esses terpenoides aromáticos que conferem o aroma ao anis-estrelado - *Illicium verum* (Schisandraceae) - nativo da China e sudeste asiático, usado como especiaria. O fruto é vendido seco, com os carpelos dispostos em formato de estrela, daí um dos nomes populares para a planta, que é encontrado ocasionalmente no comércio no Brasil.



Figura 3.111. Austrobaileyales. Schisandraceae. A. *Illicium anisatum*. B. o aniz-estrelado, *Illicium verum*, fruto deiscente com sementes expostas

MESANGIOSPERMAS (Angiospermas Nucleares)

As Mesangiospermas ou Angiospermas Nucleares compõe a grande maioria das Angiospermas. Esse clado possui como sinapomorfias a presença de carpelos fechados em suas bordas inteiramente por tecido epidérmico e não por secreção, como as plantas das linhagens do Grado ANA. Além disso os carpelos não são ascidiados no começo do seu desenvolvimento, o gametófito feminino possui oito núcleos (tipo *Polygonum*) e o endosperma é triploide. Por último, ocorrem no grupo alcaloides benzilisoquinolínicos, estes restritos a alguns grupos como as Magnoliídeas e Ranunculales (Eudicotiledôneas), mas ausente em várias linhagens subsequentes.

MAGNOLIÍDEAS

O clado das Magnoliídeas é formado por quatro ordens: Canellales, Laurales, Magnoliales e Piperales, englobando muitos representantes que retiveram características plesiomórficas das Angiospermas, como flores com muitos elementos livres entre si, tanto no perianto quanto no androceu e gineceu, estes últimos comumente espiralados.

Em Annonaceae e Magnoliaceae (ambas Magnoliales), os estames são laminares. Neste clado ocorrem muitos representantes com flores consistentemente 3-meras, como as Lauraceae (Laurales) e as Annonaceae (Magnoliales).

Apesar destas características apontadas acima, existem Magnoliídeas com morfologia floral muito diversa das flores grandes das Magnoliaceae, como as Piperaceae com flores muito reduzidas, não vistosas, reunidas em espigas e as Aristolochiaceae, com flores grandes, monoclamídeas, com o cálice expandido e zigomorfo especializado na polinização por moscas.

CANELLALES

As Canellales (Figura 3.5.) são formadas por duas famílias, Canellaceae e Winteraceae, com dez gêneros e cerca de 100 espécies, com distribuição pantropical. As plantas da ordem são lenhosas e possuem sesquiterpenos do tipo drimano, que é quase que exclusivo das plantas desta ordem e torna as plantas aromáticas, como nas espécies do gênero *Cinnamodendron* (Canellaceae).

As duas famílias possuem representantes nativos no Brasil. As Canellaceae (cinco gêneros, 13 espécies) ocorrem do sul dos EUA até a América do Sul e leste da África e Madagascar. No Brasil está representada pelo gênero *Cinnamodendron*, com quatro espécies ocorrentes na Mata Atlântica de Minas Gerais até Rio Grande do Sul. Das espécies do gênero no Brasil a mais comum é a pimenteira ou pau-amargo (*Cinnamodendron dinisii* Schwacke), com folhas e cascas aromáticas e de sabor picante.

Winteraceae é formada por cinco gêneros e 105 espécies, de distribuição pantropical, ocorrendo principalmente em áreas de florestas montanas. No Brasil ocorre o gênero *Drymis*, duas com distribuição mais restrita, *D. roraimensis* na Amazônia (Roraima) e *D. angustifolia* no sul do Brasil. A casca d'anta (*D. brasiliensis*) é a espécie com distribuição mais ampla, ocorrendo em florestas montanas e áreas alagadas da Bahia ao Rio Grande do Sul. As Winteraceae são um grupo com distribuição mais restrita hoje do que no passado. Poole & Francis (2000) identificaram fósseis de cerca de 84 milhões de anos da Península Antártica como *Winteroxylon*, um gênero também presente no Eoceno da Alemanha. Lenho fóssil também é registrado do final do Cretáceo da Califórnia (referências em Vink 1993). Sedimentos contendo pólen de *Pseudowinteopolis* são conhecidos do final do Cretáceo, ca 67-65,5 milhões de anos, provenientes da Austrália (Carpenter et al. 2015).

As Winteraceae não possuem elementos de vaso em seu xilema, mas apenas traqueídes, formando um lenho homogêneo semelhante aos das Gimnospermas. Associado a isto, as flores formadas por elementos dispostos em espiral, estames pouco diferenciados e carpelos livres entre si com as margens fracamente soldadas, fizeram com que as Winteraceae fossem consideradas uma das famílias de Angiospermas mais “primitivas”, de acordo com Cronquist (1981, 1988), o que não é corroborado pelos dados filogenéticos atuais. Entretanto, o registro fóssil da família descrito no último parágrafo mostra que o grupo é, de fato, muito antigo.

Chave para as famílias de Canellales do Brasil:

1. Flores pouco vistosas; pétalas 6-10; carpelos 2. Canellaceae (*Cinnamodendron*)
1. Flores vistosas; pétalas numerosas, carpelos mais de 2. Winteraceae (*Drimys*)



Figura 9. 112. Canellales. *Drymis brasiliensis*. Notar as flores com perianto formado por tépalas e gineceu com carpelos livres.

PIPERALES

As Piperales (Figura 9.6) são formadas por três famílias, com morfologia floral bastante diferente das demais Magnoliídeas, em especial Piperaceae, com flores pequenas, pouco chamativas, reunidas em inflorescências congestas e Aristolochiaceae, com flores zigomorfas, grandes e solitárias com o cálice expandido, especializadas na polinização por moscas (miofilia). Em comum as plantas desta ordem apresentam caule sem crescimento secundário ou com pouca formação de lenho, sendo a maioria herbácea ou arbustiva (poucas são árvores), com a disposição dos feixes vasculares em sifonostelo-atactostelo, semelhante ao das Monocotiledôneas.

As Piperaceae são importantes constituintes do subosque das florestas (*Piper*), principalmente em áreas de borda ou clareiras, ou como epífitas (*Peperomia*). Espécies da família são cultivadas como ornamentais, como as *Peperomia*. A caapeba ou pariparoba (*Piper umbellatum* L.) é uma espécie usada na medicina popular, enquanto a pimenta-do-reino (*Piper nigrum* L.), espécie nativa da Ásia, é cultivada para obtenção de condimento.

As Aristolochiaceae ocorrem em áreas tropicais e temperadas de todo o mundo, mas estão ausentes em áreas muito frias (circumpolares). No Brasil ocorre apenas o gênero *Aristolochia*, com 91 espécies, presentes em quase todo o território nacional em vários tipos de vegetação, geralmente como lianas lenhosas ou herbáceas em áreas de bordas de florestas ou clareiras. Espécies de *Aristolochia* são conhecidas popularmente como papo-de-peru, cipó-mil-homens, ou jarrinhas. São especializadas na polinização por moscas: o cálice gamossépalo expandido possui geralmente coloração purpúrea ou acastanhada, com flores exalando um odor de carne em decomposição ou excremento. Este é um caso de polinização por engodo (ou engano) e as moscas não têm qualquer benefício, perdendo tempo, energia e ovos, já que muitas depositam seus ovos no interior das flores, sem que exista possibilidade destes se desenvolverem.

As Saururaceae são uma pequena família, da Ásia e América do Norte, não representada no Brasil, com cerca de seis espécies, aromáticas e com flores reduzidas, de forma semelhante às Piperaceae. Em algumas espécies, a inflorescência apresenta brácteas vistosas na sua base, assemelhando-se a uma única flor.

Chave para as famílias de Piperales do Brasil:

1. Flores grandes, zigomorfas, geralmente solitáriasAristolochiaceae

1. Flores pequenas, actinomorfas, dispostas densamente em inflorescências. . Piperaceae

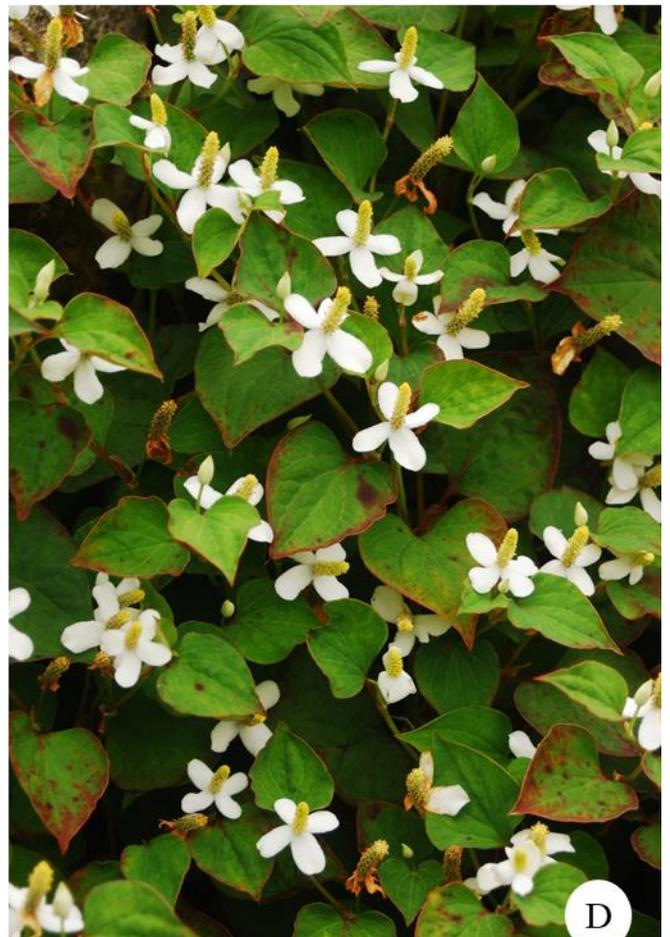
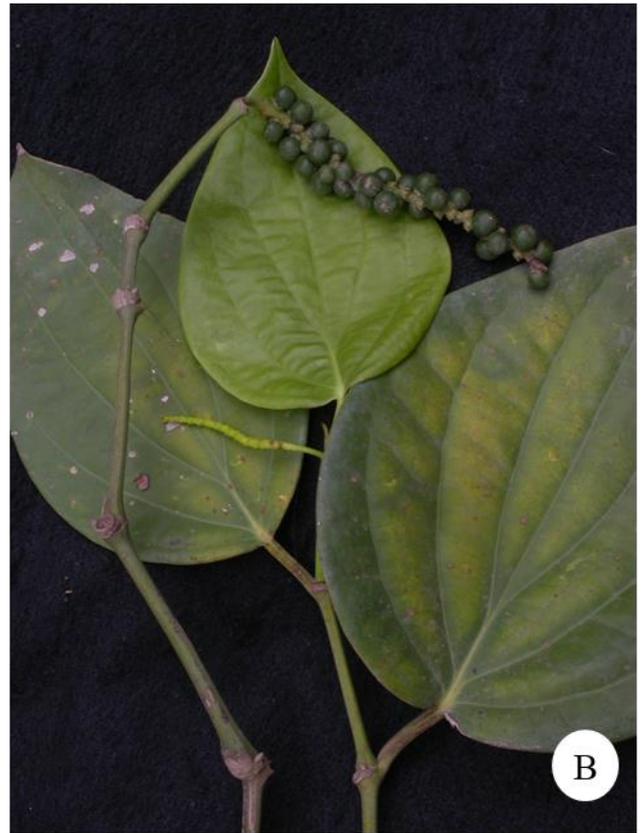


Figura 9. 113 Piperales: A *Piper gaudichaudianum* (Piperaceae); B. *Piper nigrum* (Piperaceae); C. *Aristolochia labiata* (Aristolochiaceae), evidenciando o cáliz expandido D *Houttuynia cordata* (Saururaceae)

Aristolochia labiata (Aristolochiaceae); d) *Houttuynia cordata* (Saururaceae)

LAURALES

A ordem Laurales (Figuras 9.7 e 9.8) é formada por sete famílias e está amplamente distribuída pelo mundo. Inclui principalmente representantes lenhosos, a maioria arbóreos, com folhas simples (alternas ou opostas) e flores dialipétalas com receptáculo côncavo e hipanto presente (flores períginas), muitas vezes acrescentes no fruto.

No Brasil ocorrem quatro famílias, Lauraceae, Monimiaceae, Siparunaceae e Hernandiaceae. Lauraceae é a maior família da ordem, com cerca de 50 gêneros e 2500-2850 espécies, presentes em trópicos de todo o mundo, sendo mais rica na América Tropical e sudeste da Ásia, menos expressivas em áreas temperadas. No Brasil são 24 gêneros e 438 espécies presentes em todo o território, em vários tipos de formação vegetal. As Lauraceae podem ser identificadas por serem espécies geralmente arbóreas, com as folhas simples e geralmente alternas, com margem inteira, exalando um odor característico quando esmagadas. As flores são 3-meras, com diferentes verticilos de estames e estaminódios, elementos importantes na identificação de gêneros e espécies. O fruto geralmente é acompanhado na base por uma cúpula, origina a partir do desenvolvimento do hipanto e que, muitas vezes, se torna colorida. As Lauraceae incluem várias espécies de valor econômico. Destacam-se aquelas madeiras-de-lei), como as canelas e imbuías (espécies principalmente dos gêneros *Ocotea* e *Nectandra*). O pau-rosa (*Aniba rosaeodora* Ducke) é fonte do linalol, óleo essencial utilizado na indústria farmacêutica e de cosméticos. Outras espécies incluem o louro (*Laurus nobilis* L.), usado como condimento, o abacate (*Persea americana* Mill.), e a canela (*Cinnamomum verum* J.Presl.), usada em pó ou em casca (“canela-de-pau”). Monimiaceae e Siparunaceae são mais comuns em bordas de floresta ou no subosque de áreas do domínio da Mata Atlântica, ao passo que as Hernandiaceae são mais comuns no Norte do Brasil.

Chave para as famílias de Laurales do Brasil:

1. Ovário ínferoHernandiaceae
1. Ovário súpero 2
2. Anteras com abertura rimosa ou por fenda circular. Monimiaceae
2. Anteras com abertura valvar. 3

3. Carpelos 3-numerosos. Siparunaceae
3. Carpelo 1. Lauraceae



Figura 114. Laurales. Lauraceae. A. *Nectandra megapotamica*: ramo florífero. B. flor. C *Nectandra oppositifolia*, flor; c) *Ocotea* sp.: fruto com cúpula (assinalada).

LAURACEAE. a

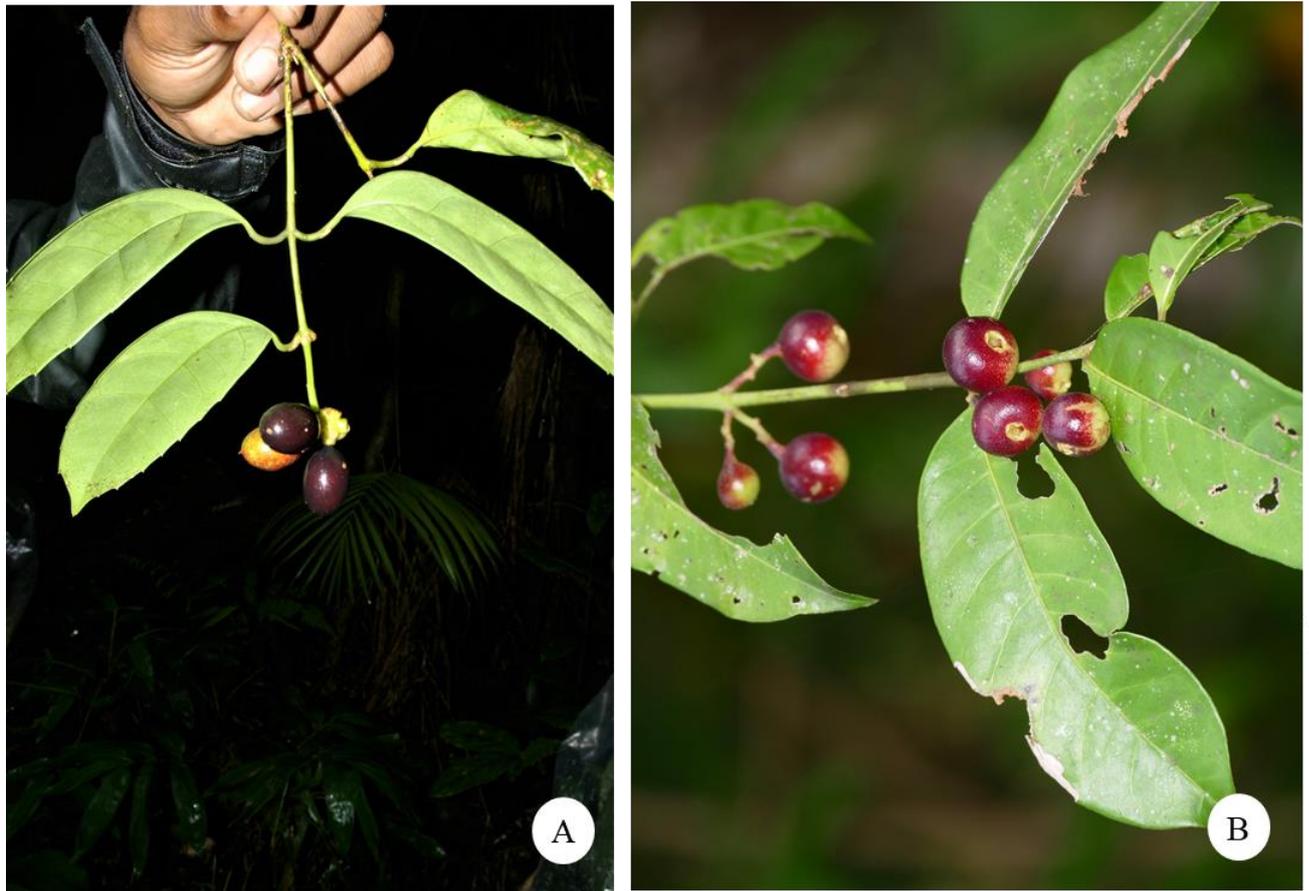


Figura 3. 115. Laurales. A. *Macrotorus utriculatus* (Monimiaceae), notar frutículos derivados de gineceu dialicarpelar (apocárpico). B. *Siparuna guianensis* (Siparunaceae), ramo com frutos

MAGNOLIALES

As Magnoliaceae (Figuras 3.9, 3.10) são formadas por seis famílias, 128 gêneros e 3140 espécies. No Brasil, ocorrem Annonaceae, Magnoliaceae e Myristicaceae. As plantas da ordem são lenhosas, arbóreas ou arbustivas, com folhas simples e alternas. As flores são usualmente grandes, trímeras, com as peças do perianto geralmente livres e pouco diferenciadas entre si e androceu e gineceu com peças livres entre si, numerosas, geralmente dispostas em um eixo espiralado (flores hemicíclicas). O androceu, em algumas famílias, é formado por estames laminares – sem a diferenciação entre filete, antera e conectivo. Uma das sinapomorfias da ordem é a presença de sementes com endosperma ruminado – com uma textura irregular e grosseiramente enrugada, ausente entretanto em alguns membros, como *Liriodendron* (Magnoliaceae)

Os membros desta ordem foram tratados em muitos sistemas de classificação como os grupos com as características mais “primitivas” entre as Angiospermas (Cronquist 1981), pela posse de flores com numerosas pétalas, elementos reprodutivos (androceu e gineceu) dispostos em espiral, lembrando estróbilos de gimnospermas, sendo as flores da ordem (principalmente as da família Magnoliaceae) próxima ao arquetípico da flor primitiva de acordo com a Hipótese Euantial (Arber & Parking (1907) discutidas anteriormente.

As Annonaceae são a família de Magnoliales mais numerosa em número de gêneros e espécies no Brasil, sendo facilmente diferenciada pelas folhas alternas dísticas, flores geralmente trímeras com as peças florais carnosas (que servem de recurso alimentar para besouros polinizadores) e carpelos livres, que podem ou não se unir na maturação do fruto. Fósséis de flores de Annonaceae – *Futabanthus*, do Cretáceo Superior do Japão (cerca de 89 m.a., Takahashi et al. 2008) são conhecidos e a família parece já ter ampla distribuição no final do Cretáceo (ca. 66 milhões de anos.), segundo Friis et al. (2011) e Wheeler et al. (2017). No Brasil são encontrados 29 gêneros e 372 espécies, presentes em todos os estados e em várias formações vegetais. No Brasil destacam-se algumas espécies de Annonaceae, como as pindaíbas ou pimentas-de-macaco, principalmente *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., (pimenta-de-macaco), uma das mais características espécies do cerrado. Outras espécies nativas incluem os araticuns, do gênero *Annona*, e o marolo, ou araticum-do-cerrado, *A. crassifolia* Mart., presente em áreas de cerrado em todo o Brasil, com frutos consumidos e comercializados pela população local. Além das espécies nativas, são

cultivadas no Brasil espécies frutíferas do gênero *Annona*, como a fruta-do-conde (*A. squamosa* L.) e a graviola (*A. muricata* L.), originárias da América Central. A atemoia (um híbrido de *A. squamosa* e *A. cherimola* Mill.) e a cherimoia (*A. cherimola* Mill.) também são cultivadas com alguma frequência.

As Magnoliaceae estão bem representadas no registro fóssil (ver Friis et al. 2011), principalmente no Hemisfério Norte – *Archaeanthus*, com datação de 96,5 m.a. do Cretáceo Superior da América do Norte, pode pertencer a Magnoliaceae (Dilcher & Crane 1984; Romanov & Dilcher 2013). As flores da família são comumente polinizadas por besouros e *Magnolia ovata* (pinha-do-brejo) é uma espécie nativa, comum principalmente em matas de brejo.

As Myristicaceae estão presentes nas regiões tropicais de todo o mundo, mas com menos representatividade na África. No Brasil ocorrem cinco gêneros e 64 espécies, a maioria pertencente aos gêneros *Iryanthera* (21 espécies) e *Virola* (35 espécies), principalmente na Amazônia. Além das espécies nativas, é cultivada a noz-moscada (*Myristica fragrans* Houtt.), uma árvore originária da Indonésia, com frutos aromáticos muito utilizados na culinária mundial.

Chave para as famílias de Magnoliales do Brasil:

- 1. Folhas alternas espiraladas, com estípulas terminais. Magnoliaceae
- 1. Folhas alternas dísticas, sem estípulas. 2
- 2. Ovário unicarpelar Myristicaceae
- 2. Ovário pluricarpelar Annonaceae



Figura 3 116. Magnoliales. Annonaceae. A. *Xylopia aromatica*, ramo florífero. B. Detalhe das flores. C. *Guatteria* sp. D. *Guatteria* sp; E. F. *Annona*. G. *Annona*, frutos e flores

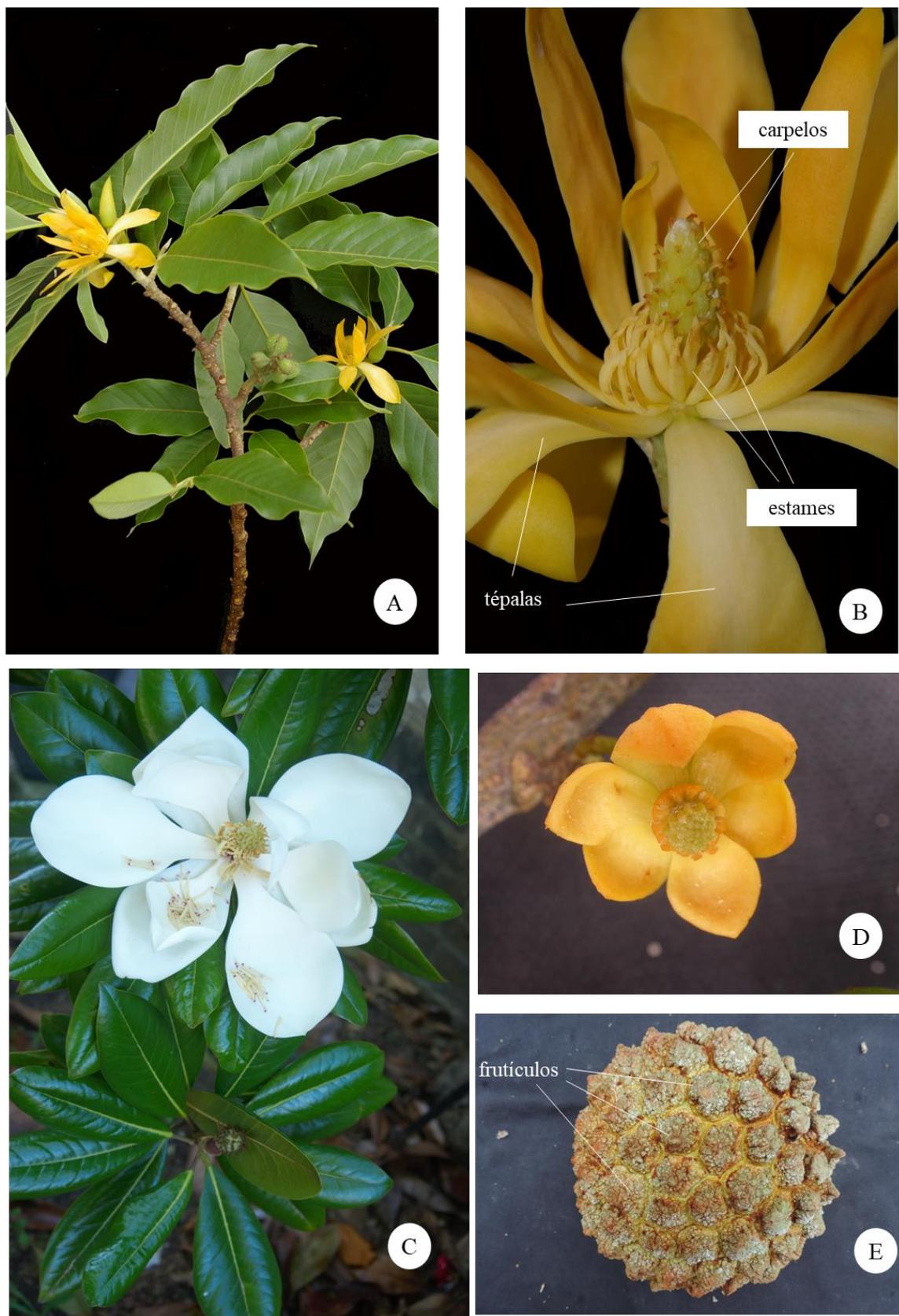


Figura 9. 117. Magnoliales. Magnoliaceae. *Magnolia champaca*. A. Ramo com lfores. B. Detahes da Flor. C. *Magnolia grandiflora*. D. *Magnolia* sp. E. Frutículos de *Magnolia* sp., derivado de flor com carpelos separados (dialicarpelar)

GRUPO DE POSIÇÃO INCERTA EM MESANGIOSPERMAS: CHLORANTHALES

A Ordem Chloranthales (Figura 9.11) é formada por apenas uma família, Chloranthaceae. O grupo foi pela primeira vez reconhecido como ordem em APG III (APG 2009), aparecendo como irmão das Magnoliídeas. Em APG IV (2016), entretanto, o grupo aparece como *insertae sedis* entre as Mesangiospermas. As Chloranthaceae são plantas de pequeno porte, atingindo, no máximo, alguns metros de altura, apresentando algumas características pouco comuns entre os grupos visto até agora, como folhas opostas, com margem serrada, concrescidas por uma ócrea ou bainha, formada pela união das estípulas interpeciolares. A família é formada por quatro gêneros, *Ascarina*, *Chloranthus*, *Hedyosmum* e *Sarcandra*, com cerca de 75 espécies de distribuição pantropical. Apenas *Hedyosmum* ocorre na Região Neotropical, inclusive no Brasil, com apenas três espécies. A espécie mais amplamente distribuída no Brasil é o chá-de-bugre ou cidreira, *Hedyosmum brasiliense* Mart. ex Miq., encontrada em áreas alagadas ou de solo úmido em vários estados brasileiros. As Chloranthaceae tradicionalmente foram incluídas em Piperales, principalmente por conta das flores pequenas, aclamídeas ou monoclamídeas, com inflorescências em espigas (e.g. Cronquist 1988, 1991). A família possui um registro fóssil relativamente comum, com distribuição ampla no mundo, já no começo do registro fóssil das Angiospermas (Friis et al. 2011, 2015, Doyle & Upchurch 2014). Grãos de pólen com características da família pertencentes à *Asteropollis* (ou a *Hedyosmum*, ver Crepet & Nixon 1996, Friis et al. 2005), são atribuídos ao período Aptiano-Barremiano do começo do Cretáceo (cerca de 125 milhões de anos – Friis et al. 1997, Doyle 1999). *Clavatipollenites*, também pólen fóssil do Cretáceo, é similar aos grãos de pólen de *Ascarina* e atribuídos à Chloranthaceae (Doyle et al. 2003).



Figura 9. 118. Chloranthales. *Hedyosmum brasiliense*, ramo florífero.

Referências:

- APG III (Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- APG IV (Angiosperm Phylogeny Group). An update of the Angiosperm Phylogeny

- Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Carpenter, R.J.; Macphail, M.K., Jordan, G.J., & Hill R.S. 2015. Fossil evidence for open, Proteaceae-dominated heathlands and fire in the Late Cretaceous of Australia. *American Journal of Botany* 102: 2092-2017.
- Crepet, W.L. & Nixon, K.C. 1996. The fossil history of stamens. Pp. 25-58, in D'Arcy, W.G., & Keating, R.C. (eds), *The Anther: Form, Function and Phylogeny*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cronquist, A.J. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Cronquist, A.J. 1988. *The evolution and classification of the flowering plants*, 2nd Ed. New York Botanical Garden, New York.
- Christenhusz, M.J.M. & Byng, J.W. 2016. The number of known species in the world and its annual increase. *Phytotaxa* 261(3): 201-217.
- Dilcher, D.L. & Crane, P.R. 1984. *Archaeanthus*: An early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior North America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 351-383.
- Culley, T. M.; Weller, S. G.; & Sakai, A.K. 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 361-369.
- Doyle, J. A. 1999. The rise of angiosperms as seen in the African Cretaceous record. Pp. 3-29, in Scott, L., Cadman, A., & Verhoeven, R. (eds), *Proceedings of the Third Conference on African Palynology*, Johannesburg, 14-19 September 1997. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Doyle, J.A. & Endress, P.K. 2010. Integrating Early Cretaceous fossils into the phylogeny of living angiosperms: Magnoliidae and eudicots. *Journal of Systematics and Evolution* 48: 1-35.
- Doyle, J.A.; Eklund, H. & Herendeen, P.S. 2003. Floral evolution in Chloranthaceae: Implications of a morphological phylogenetic analysis. *International Journal of Plant Science* 164(5 supplement): S365-S382.
- Friis, E.M.; Pedersen, K.R. & Crane, P.R. 2005. When Earth started blooming: insights from the fossil record. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 5-12.
- Friis, E.M.; Crane, P.R. & Pedersen, K.R. 1997. Fossil history of magnoliid angiosperms. Pp. 121-156. In Iwatsuki, K., & Raven, P.R. (eds), *Evolution and Diversification of Land Plants*. Springer, Tokyo.

- Friis, E.M.; Crane, P.R., & Pedersen, K.R. 2011. Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hofmann, C.C.; & Zetter, R. 2010. Upper Cretaceous sulcate pollen from the Timerdyakh formation, Vilui Basin (Siberia). *Grana* 10: 170-193.
- Poole, I. & Francis, J. E. 2000. The first record of fossil wood of Winteraceae from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Ann. Bot.* 85: 307-315.
- Qiu, Y.-L.; Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Zanis, M.J., Zimmer, E.A., Chen, Z., Savolainen, V., & Chase, M.W. 1999. The earliest angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genes. *Nature* 402: 404-407.
- Romanov, M. S. & Dilcher, D. L. 2013. Fruit structure in Magnoliaceae s.l. and *Archaeanthus* and their relationships. *American Journal of Botany* 100: 1494-1508.
- Takahashi, M.; Friis, E. M.; Uesugi, K.; Suzuki, Y. & Crane, P. R. 2008. Floral evidence of Annonaceae from the Late Cretaceous of Japan. *International Journal of Plant Science* 169: 908-917.
- Takhtajan, A. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, New York.
- Vink, W. 1993. Winteraceae. Pp. 630-638, in Kubitzki, K., Rohwer, J.G., & Bittrich, V. (eds), *The Families and Genera of Vascular Plants. II. Flowering Plants: Dicotyledons, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Springer, Berlin.
- Wheeler, E.A.; Srivastava, R., Manchester, S. R., & Baas, P. 2017. Surprisingly modern: Latest Cretaceous - earliest Palaeocene woods of India. *IAWA Journal* 38: 456-542.
- Williams, J.H. 2009. *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) and the evolutionary developmental origins of the angiosperm progamic phase. *American Journal of Botany* 96: 144-165.
- Zanis, M.J.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S.; Mathews, S. & Donoghue, M. J. 2002. The root of the angiosperms revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99: 6848-6853.

ANGIOSPERMAS: MONOCOTILEDÔNEAS



Figura 10.119. Uma canela-de-ema, *Vellozia* sp. (Velloziaceae), uma monocotiledônea nativa de áreas de cerrado e campo rupestre do Brasil

O grupo das Monocotiledôneas é um dos grandes maiores de Angiospermas e um dos mais facilmente reconhecidos e estáveis. Inclui cerca de 57.000 espécies, representando entre 22 e 23% de todas as plantas com flores. As Monocotiledôneas, como grupo coeso, foram reconhecidas já no século XVII, quando o botânico britânico John Ray, em 1674, notou a diferença nos embriões das Monocotiledôneas e das “dicotiledôneas” (também reconhecidas por ele, ver Birch 1757; Chase 2004). As Monocotiledôneas englobam vários grupos de Angiospermas, principalmente herbáceos, como as gramíneas, orquídeas, os lírios, as musáceas (parentes das

bananeiras), ou ainda alguns grupos com plantas de maior porte, como as palmeiras e os agaves.

As Monocotiledôneas possuem este nome pela posse de embrião com um cotilédone (Figura 10.2), que diferenciaria este grupo das “dicotiledôneas” (Angiospermas com dois cotilédones no embrião), o qual não corresponde a um grupo monofilético. De fato, a posse de embriões com dois cotilédones é uma plesiomorfia entre as Angiospermas, sendo que o embrião monocotiledonar surgiu posteriormente em relação a este.

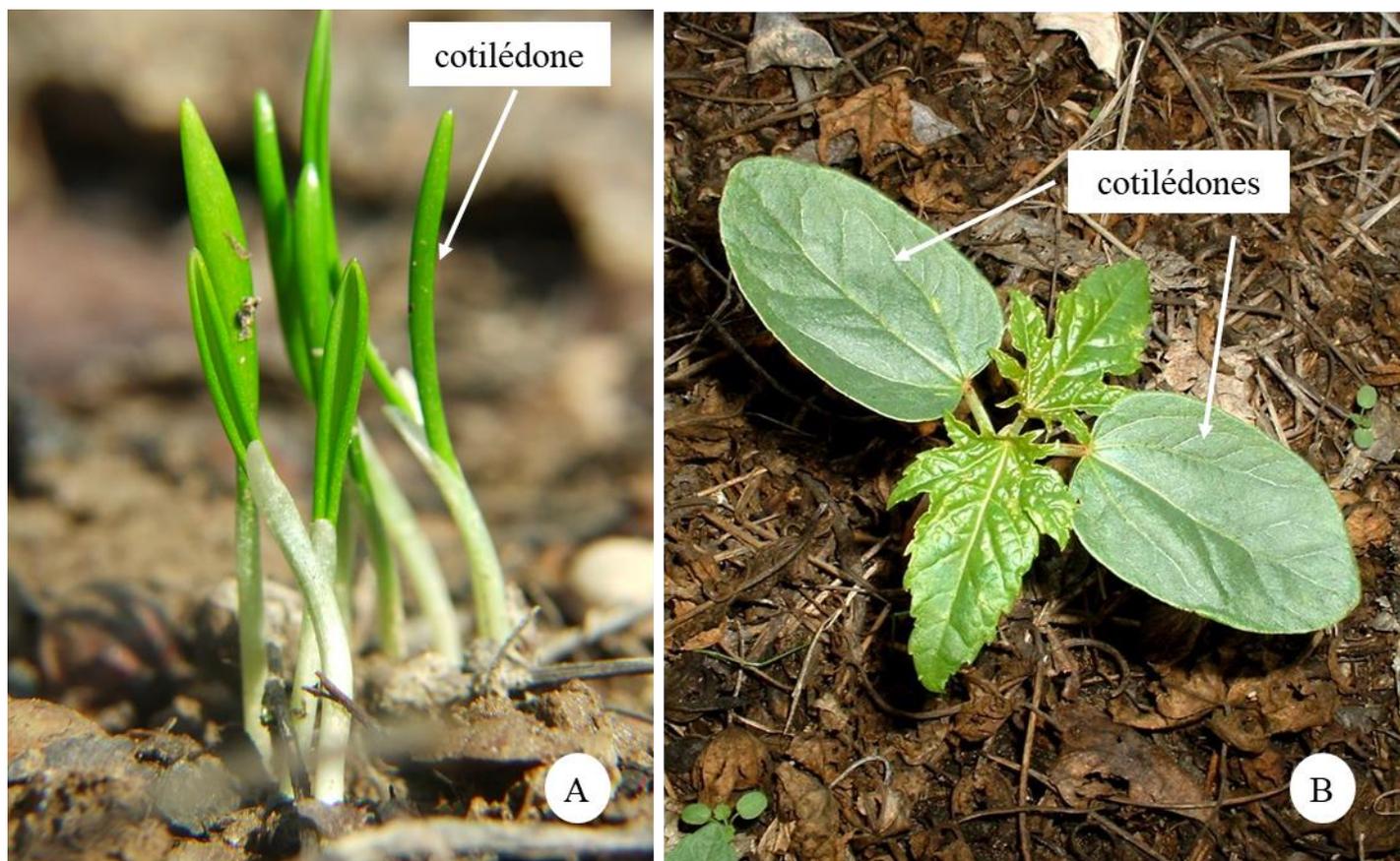


Figura 10. 120. A. Plântulas de uma monocotiledônea, *Allium ursinum* (Alliaceae), mostrando um cotilédone (sinapomorfia das Monocotiledôneas). B. Plântula da mamona, *Ricinus communis* (Euphorbiaceae), mostrando os dois cotilédones, uma pleiosamorfia para as Angiospermas

Além do embrião com apenas um cotilédone, as Monocotiledôneas podem ser reconhecidas por várias características morfológicas que incluem o hábito, preferencialmente herbáceo, com plantas de menor porte quando comparadas com os grupos arbóreos de “dicotiledôneas”, pela presença frequente de bulbos, rizomas ou cormos e pelas folhas com nervação paralelinérvea ou derivada deste tipo. Além disso, as Monocotiledôneas possuem raízes fasciculadas, o que contrasta com as outras linhagens de Angiospermas, que geralmente apresentam um sistema radicular pivotante. Muitas Monocotiledôneas possuem bainha nas folhas, uma característica relativamente rara entre as outras linhagens de plantas com flores. Por outro lado, estípulas são ausentes no grupo, bem como dentes ou serras na margem da lâmina são muito pouco frequentes. Folhas compostas também são raras no grupo (Figuras 10.3, 10.4)



Figura 10. 121. Características das Monocotiledôneas. A. *Hippeastrum* sp. (Amaryllidaceae) mostrando hábito herbáceo e flores trímeras. B. Bulbos de *Amaryllis beladonna* (Amaryllidaceae). Bulbos, rizomas e outros caules subterrâneos são comuns entre as Monocotiledôneas.

Do ponto de vista reprodutivo, as Monocotiledôneas possuem geralmente flores com os elementos em cada verticilo arranjados em múltiplo de três, em contraposição à maioria das Angiospermas (notadamente do clado das Pentapetalae) com flores 4-5-meras. As flores trímeras, entretanto, não são uma novidade evolutiva surgida na linhagem das Monocotiledôneas, mas correspondem provavelmente a um estado de caráter plesiomórfico, já que linhagens presentes entre as Magnolíideas (de divergência mais antiga) possuem flores trímeras, como em Magnoliaceae, Annonaceae e Lauraceae. O mesmo raciocínio pode ser aplicado à presença, nas Monocotiledôneas, de pólen com apenas uma abertura, uma característica presente desde as linhagens de gimnospermas e que se contrapõem em relação aos grãos de pólen com três aberturas das Eudicotiledôneas.

A idade de surgimento da linhagem das Monocotiledôneas é ainda incerto. Pólen de *Liliacidites* (atribuído às Monocotiledôneas, ver Iles et al. 2015) são datados de 125-113 m.a. anos. Datações baseadas em dados moleculares variam de 180 m.a. (Wu et al. 2014) ou mesmo 200+-20 ma (Savard et al. 1994) até 106,7 m.a. (Naumann et al. 2013). Hertweck et al. (2015) estimam em 131 m.a. a origem das linhagens de divergência mais antiga das Monocotiledôneas viventes (*Acorus*).

PRINCIPAIS SINAPOMORFIAS DAS MONOCOTILEDÔNEAS E ORIGEM DO GRUPO (Figuras 10.2 e 10.4)

A posse de flores trímeras e o pólen uniaperturado monossulcado (ver Figura no começo do próximo Capítulo) são características presentes na quase totalidade das Monocotiledôneas, mas não correspondem a sinapomorfias para o grupo. Por outro lado, há outras características morfológicas, anatômicas e ultra-estruturais que podem ser apontadas como prováveis sinapomorfias para o grupo (citadas abaixo):

a) Presença de embriões com um cotilédone. Ainda é desconhecido o valor adaptativo desta mudança e há também controvérsias se o único cotilédone das Monocotiledôneas é homólogo a um dos cotilédones das “dicotiledôneas”, com uma simples supressão do desenvolvimento de um deles. Em algumas linhagens de Angiospermas não Monocotiledôneas há a redução de um dos cotilédones, como nas Nymphaeaceae (Grado ANA), mas a morfologia do embrião é diferente daquele das

Monocotiledôneas. Burger (1988) apresenta uma interessante discussão sobre a natureza homóloga ou não do cotilédone das Monocotiledôneas e demais “dicotiledôneas”.

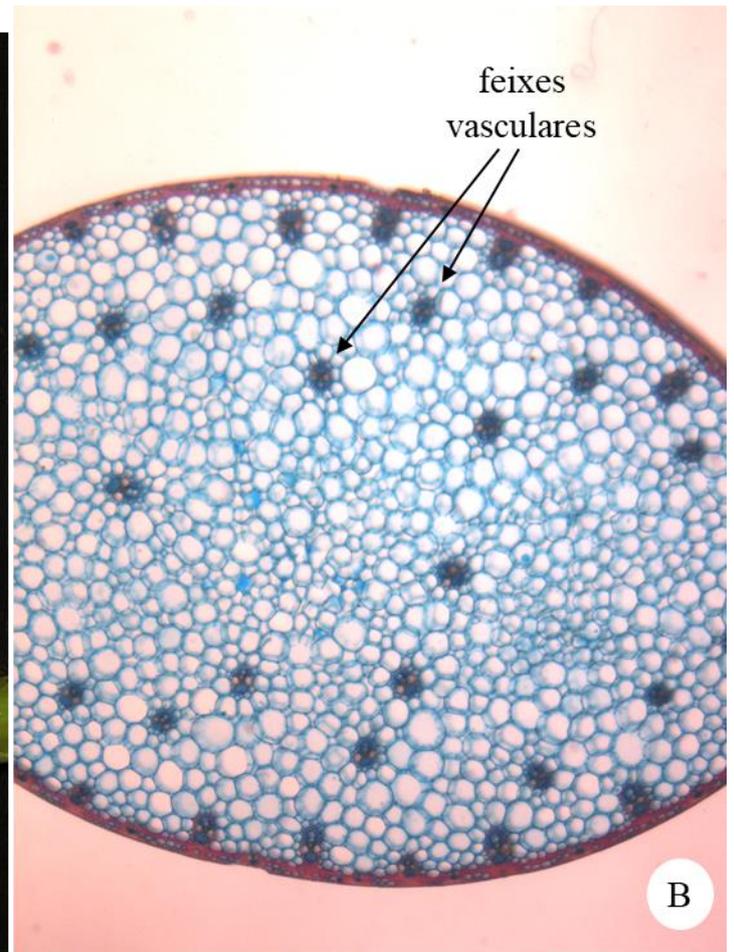


Figura 10.122. Algumas características morfológicas para as Monocotiledôneas. A. Folhas com bainha. B. Caule em secção transversal de *Paspalum* sp. (Poaceae) mostrando arranjo sifonostelo-atactotelo com feixes dispersos em uma matriz parenquimática. C. Nervação paralelodroma (=paralelinérvea) nas folhas. D. Raízes fasciculadas, sem dominância de uma raiz principal.

caracterizada pela presença de várias nervuras que correm paralelas entre si na lâmina foliar, geralmente com uma nervura média com um calibre maior. Este tipo básico de nervação sofre modificações em alguns grupos, como nas Zingiberales (bananeiras, helicônias e seus parentes), com nervação peniparalelinérvea. Neste caso há claramente uma subordinação de nervuras secundárias que correm paralelas entre si, partindo de uma nervura central. Em alguns grupos de Monocotiledôneas, como entre as Alismatales: Araceae (antúrios e filodendros), Dioscoreaceae e Smilacaceae ocorrem folhas com as nervuras semelhantes às das “dicotiledôneas”.

c) Ausência de crescimento secundário. A maioria das Monocotiledôneas não apresenta crescimento secundário e o corpo plenamente desenvolvido da planta é formado durante a fase de crescimento primário, sem atividade posterior de um tecido cambial como em grande parte das “dicotiledôneas”, não havendo, assim, a formação de uma estrutura lenhosa, como a encontrada em árvores e arbustos. A ausência de crescimento secundário resulta em organismos que são herbáceos e de pequeno porte, como a grande maioria das Monocotiledôneas. Neste grupo, quando ocorre um espessamento adicional do caule, ele não é realizado por meio de um tecido cambial contínuo, mas por meio ou de deposição de novos feixes vasculares individuais (como nas palmeiras ou nos bambus), em um crescimento primário continuado ou por meio de anéis de deposição de feixes, como nos agaves. Assim é incorreto chamar as Monocotiledôneas mais robustas como as palmeiras, bambus ou agaves de árvores, exceto quando a utilização deste termo tem um aspecto meramente prático.

d) Organização dos feixes vasculares em sifonostelo-atactostelo. As Monocotiledôneas possuem a organização dos feixes caulinares do tipo sifonostelo-atactostelo, em feixes vasculares que são observados, em seção transversal, como “pacotes” de células xilemáticas e floemáticas rodeadas por uma matriz parenquimatosa de uma maneira dispersa. Esta disposição é diferente da organização em sifonostelo-eustelo da maioria das Lignófitas (grupo maior que inclui as Traqueófitas, como visto no Capítulo 4), na qual o tecido floemático e principalmente o xilemático estão dispostos em um cilindro vascular contínuo no caule das plantas, acompanhando o câmbio, responsável pelo crescimento secundário. Em alguns grupos herbáceos fora do grupo das Monocotiledôneas ocorre também uma organização em sifonostelo-atactostelo dos feixes vasculares do caule, como nas Aristolochiaceae e Piperaceae (ambas do grupo das Magnoliídeas), ou em Nelumbonaceae (Eudicotiledônea), mas esta organização em sifonostelo-atactostelo provavelmente é uma convergência.

e) raízes fasciculadas. Durante o início do desenvolvimento de uma Monocotiledônea, a raiz primária - de onde se originariam todas as demais raízes principais - atrofia. Isto faz com que a sustentação da planta e absorção de água e nutrientes sejam realizadas por estruturas que surgem do tecido caulinar e que são denominadas de raízes adventícias. Isto faz com que o conjunto de raízes assumo o formato de um feixe (fascículo) ou cabeleira, como às vezes é denominado. Portanto, é correto dizer que em uma Monocotiledônea todas as raízes são adventícias, já que nenhuma delas se origina a partir do desenvolvimento da raiz primária.

Além dessas características mais visíveis há outras consideradas como sinapomórficas para as Monocotiledôneas, como a presença de corpos proteicos triangulares nos plastídios nos elementos de tubo crivado (floema). Em todas as Monocotiledôneas até agora estudadas ocorrem plastídios do tipo P2 nos elementos de tubo crivado do floema, que apresentam corpos proteicos triangulares ou em forma de cunha, uma sinapomorfia ultraestrutural que pode ser observada apenas em microscopia eletrônica de transmissão. Além de ocorrer em Monocotiledôneas, os corpos proteicos foram também observados em *Asarum* (Aristolochiaceae, ver Behnke 1972), ocorrência interpretada como homoplástica. Soltis et al. (2005) apresentam uma lista das principais sinapomorfias para as Monocotiledôneas.

As características apontadas acima como sinapomórficas para as Monocotiledôneas, como a predominância do hábito herbáceo, a ausência de um câmbio vascular e o sistema radicular fasciculado sugerem que o estoque ancestral que deu origem às Monocotiledôneas pode corresponder a plantas que viviam em ambientes muito úmidos ou aquáticos, com o caule lenhoso (mas não espesso) e meristemas de espessamento lateral (câmbio e periciclo) convencionais e atuantes (ver Doyle 2013). Feixes vasculares organizados em sifonostelo-atactostelo, folhas longas e flexíveis e a ausência de espessamento secundário, aliado a agrupamentos de raízes adventícias (mais facilmente fixável à ambientes lodosos) são compatíveis com esta origem aquática. (ver Schutten et al. 2005 e referências neste para a biomecânica da vida em água). Carlquist (2012) discute também a variação na anatomia do xilema no contexto de um meio ambiente aquático mais ou menos na origem do clado. A filogenia baseada em dados moleculares também sustenta esta origem aquática, já que *Acorus* (Acorales), e várias Alismatales (as Monocotiledôneas “Alismatídeas”), além de muitos outros grupos espalhados de Monocotiledôneas serem plantas aquáticas ou de áreas alagadas.

FILOGENIA DE CLASSIFICAÇÃO DAS MONOCOTILEDÔNEAS

APG IV (2016) reconhece 11 ordens em Monocotiledôneas (Filogenia na Figura 10.5) As duas primeiras ordens de divergência mais antiga (Acorales e Alismatales) são conhecidas como “Alismatídeas” e englobam vários representantes aquáticos. As ordens Petrosaviales, Pandanales, Dioscoreales, Liliales e Asparagales são conhecidas como as Monocotiledôneas “Liliídeas” por apresentarem flores diclamídeas-homoclamídeas (cálice e corola presentes, mas semelhantes em forma e textura), parecidas com o padrão visto nos lírios. Finalmente, as ordens remanescentes – Arecales, Poales, Commelinales e Zingiberales – formam o Clado das Comelinídeas. As ordens e principais famílias de Monocotiledôneas são destacadas a seguir.

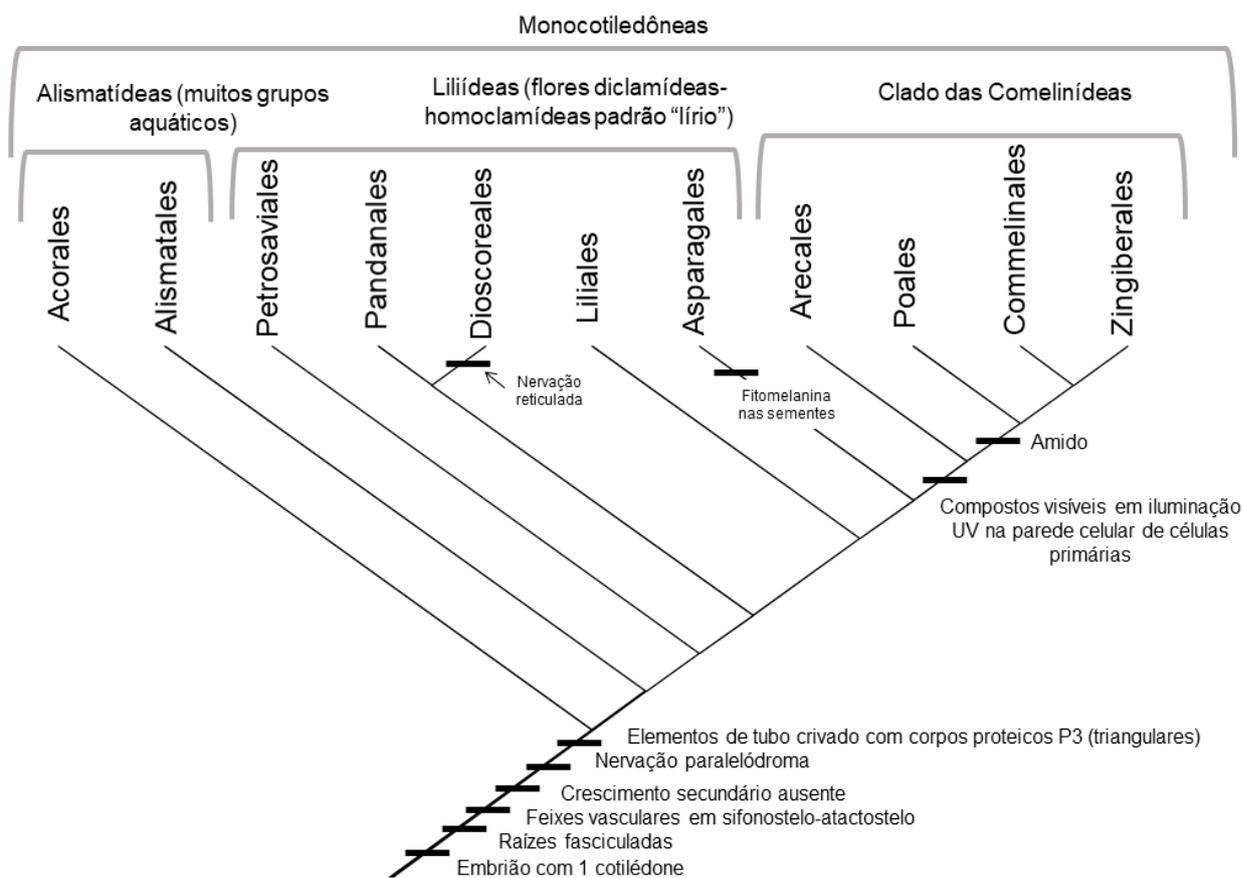


Figura 10.123. Filogenia da Monocotiledôneas, mostrando ainda grupos como Alismatídeas e Liliídeas e o Clado da Comelinídeas. Sinapomorfias principais marcadas. Filogenia segundo APG IV (2016)

ACORALES

Acorus o único gênero da ordem Acorales (Figura 10.6), o grupo de divergência mais antiga e irmão das demais Monocotiledôneas. *Acorus*, com duas a quatro espécies, é nativo da América do Norte e do sudeste asiático, mas com espécies naturalizadas em outras partes do mundo, embora esteja ausente na América do Sul. As plantas deste gênero possuem células oleíferas que conferem às plantas um odor de canela ou cítrico quando as folhas são esmagadas. As flores são pequenas, bissexuadas, sésseis, com o perianto formado por duas séries de tépalas, dispostas em inflorescências congestionadas e carnosas, semelhantes à espádice encontrada nas Araceae (com a qual já se especulou no passado estar relacionada), faltando entretanto a espata característica dessa família. As plantas do gênero *Acorus* se desenvolvem em áreas úmidas, como na beira de lagoas ou ainda em áreas pantanosas ou de mangue. *Acorus calamus* L. é usado como fonte de óleo (óleo de cálamo) em rituais religiosos, como inseticida ou ainda como aromatizantes (em bebidas por exemplo).



Figura 10.124. Acorales. *Acorus calamus* (Acoraceae). A. Planta em ambiente alagado. B. Detalhe da inflorescência.

ALISMATALES

As Alismatales (Figuras 10.7 e 10.8) são formadas por 14 famílias, 166 gêneros e cerca de 4560 espécies. São incluídas nesta ordem várias famílias com representantes aquáticos ou que vivem em áreas encharcadas ou lodosas, como as Alismataceae, Butomaceae, Potamogetonaceae e Ruppiaceae. Exceções são as famílias Tofieldiaceae, uma família de pequenas ervas terrestres com 3-4 gêneros e 28 espécies que ocorre em áreas árticas e subárticas e Araceae, com vários representantes em áreas mais secas. A presença de tricomas localizados na axila da bainha das folhas (escamas intravaginais) é apontada como uma possível sinapomorfia das Alismatales, mas isso ocorre também nas Acorales. No grupo também é comum a presença de ráfides de oxalato de cálcio, estruturas que auxiliam contra a herbivoria e que podem ser uma sinapomorfia de um grupo maior das Monocotiledôneas.

No Brasil as Alismatales estão representadas por sete famílias, cinco das quais com um número bastante reduzido de espécies: **Hydrocharitaceae**, ervas submersas de água doce ou salgada, com cinco gêneros nativos, mas mais conhecidas pelos gêneros introduzidos *Elodea* e *Vallisneria*, usados em aquarismo; **Potamogetonaceae**, com três gêneros nativos de ervas aquáticas; **Juncaginaceae**, com dois gêneros com flores bastante reduzidas, de áreas aquáticas ou paludosas; **Ruppiaceae**, formada apenas pelo gênero *Ruppia*, uma delas - *Ruppia maritima* - ocorrendo em praticamente todo o litoral do Brasil, em áreas de água salobra e em lagoas nas dunas; **Cymodoceaceae**, com duas espécies de *Halodule*, ervas marinhas submersas em águas rasas e protegidas. As duas maiores famílias no Brasil, são **Alismataceae** e **Araceae**. A primeira apresenta distribuição predominantemente pantropical e é formada por 15 gêneros e 88-115 espécies. No Brasil, ocorrem cinco gêneros e 37 espécies. As Alismataceae são ervas aquáticas laticíferas com folhas flutuantes ou aéreas, sempre pecioladas. As flores são vistosas, com carpelos livres entre si. Os grãos de pólen em Alismataceae são geralmente 2-porados ou poliporados, uma novidade evolutiva da família, derivado do tipo básico com uma abertura. Ocorrem em áreas alagáveis, como brejos ou pântanos, sendo a espécie mais comum o chapéu-de-couro - *Echinodorus grandiflorus*, utilizada como planta medicinal e também como ingrediente para a fabricação de refrigerantes. Algumas espécies são também cultivadas como ornamentais na aquaricultura.

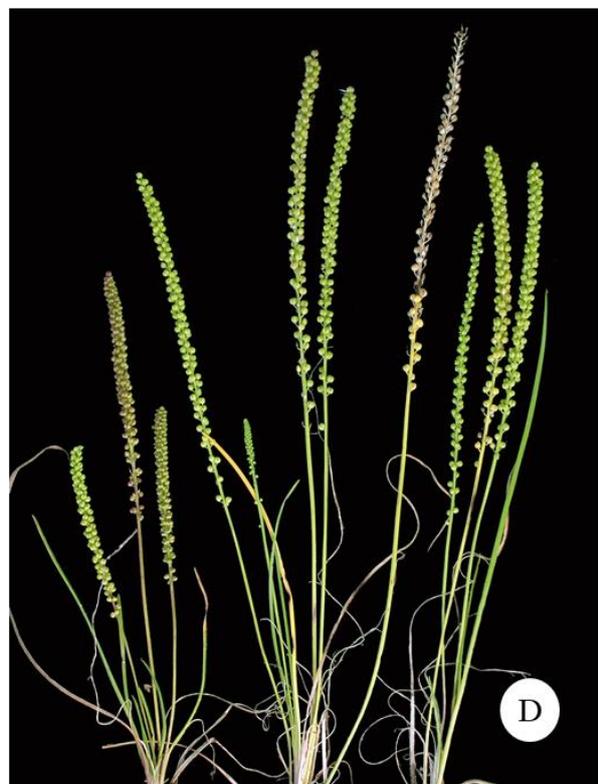


Figura 10. 125. Alismatales. Alismataceae. A. *Echinodorus*. B. *Echinodorus*. C. *Echinodorus*, detalhe da flor. D. Alismataceae.

As Araceae (Figuras 10.8 e 10.9) são formadas por 123 gêneros e 3525-5422 espécies, principalmente em áreas tropicais de todo o mundo, mas menos representada na África e Austrália. No Brasil são 38 gêneros e 508 espécies, correspondendo a uma das maiores famílias de Monocotiledôneas no Brasil. As Araceae são plantas relativamente fáceis de serem reconhecidas, por apresentarem folhas pecioladas, muitas vezes amplas, com nervação reticulada – geralmente actinódroma ou campilódroma, diferente da grande maioria das Monocotiledôneas. Muitos representantes têm folhas profundamente divididas, pinatisssectas ou palmatissectas. As flores são pequenas e pouco chamativas, mas reunidas em inflorescências do tipo espádice subtendida por uma espata que, ocasionalmente, apresenta uma coloração chamativa e contrastante com a do espádice.

Destacam-se entre as Araceae várias ornamentais, como os antúrios (*Anthurium* spp.) e o copo-de-leite (*Zantheschia aethiopica*). Algumas são cultivadas por conta de seus sistemas subterrâneos espessos com reserva de amido e utilizados na alimentação humana, como o inhame, *Colocasia esculenta*) e a taioba, *Xanthosoma sagittifolium*. As Araceae possuem canais laticíferos e também ráfides de oxalato de cálcio, características que dificultam a herbivoria. Especialmente por causa das ráfides várias espécies são venenosas, incluindo o comigo-ninguém-pode (*Dieffenbachia amoena*), com folhas variegadas e muito cultivadas como planta de interiores e jardins sombreados.

No Brasil, como em várias outras áreas tropicais, é comum a presença de espécies de Araceae como epífitas, principalmente na Mata Atlântica, incluindo principalmente espécies de *Anthurium*, *Monstera* e *Philodendron*. As alfaces-d'água, (*Pistia* spp.) ocorrem como plantas flutuantes em lagos, reservatórios e beiras-de-rios calmos; as lentilhas-d'água (*Lemna* spp.) são também plantas flutuantes, com o corpo vegetativo reduzido e taloide e inflorescência minúscula, restrita a poucas flores contidas em pequena bolsa.

Animais são os polinizadores em Araceae. Em vários grupos ocorre a polinização por abelhas. Entretanto, em outros há a polinização por moscas, como no gênero *Amorphophallus*, cujas espécies são chamadas de “flor-cadáver”, com grandes inflorescências eretas se originando diretamente do solo, produzindo um odor de carne

em decomposição. Outras espécies (cerca de 1500) são polinizadas por besouros (ver Gottsberger 2016). De fato, a cantarofilia (polinização por besouros) parece ser plesiomórfica dentro da família (ver Sannier et al. 2009), envolvendo também ovoposição. Em alguns casos ocorre produção de calor pelas inflorescências (termogênese) que aumenta a volatilização do odor, o que favorece a atração de besouros que se abrigam na câmara formada entre a inflorescência e a espata (ver, por exemplo, Meeuse & Raskin 1988; Gottsberger 2016; Milet-Pinheiro et al. 2017), podendo chegar a mais de 30°C a diferença entre a temperatura externa e a interna em *Xanthosoma robustum* Schott, da América Central (Meeuse & Raskin 1988).

Chave para as famílias de Alismatales do Brasil:

1. Flores palminérveas ou com tipos de nervação diversos. 2
1. Folhas paralelinérveas. 3
2. Flores sésseis, dispostas em uma espiga carnosa (espádice), subtendida por uma grande bráctea (espata). Araceae
2. Flores pediceladas, dispostas em umbelas ou panículas. Alismataceae
3. Ovário ínfero. Hydrocharitaceae
3. Ovário súpero. 4
4. Plantas marinhas ou de água salobra; flores aclamídeas, com dois estames. 5
4. Plantas de água doce; flores em geral monoclamídeas ou diclamídeas, estames 1-8 . 6
5. Inflorescência cimosa; flores unissexuadas. Cymodoceaceae
5. Inflorescência espiciforme; flores bissexuadas Ruppiaceae
6. Plantas geralmente submersas; flores sésseis. Potamogetonaceae
6. Plantas geralmente não submersas; flores curto-pediceladas Juncaginaceae



Figura 10. 126. Alismatales. Araceae. A. *Philodendron*. B. *Anthurium*. C. *Monstera*. D. Araceae sp.

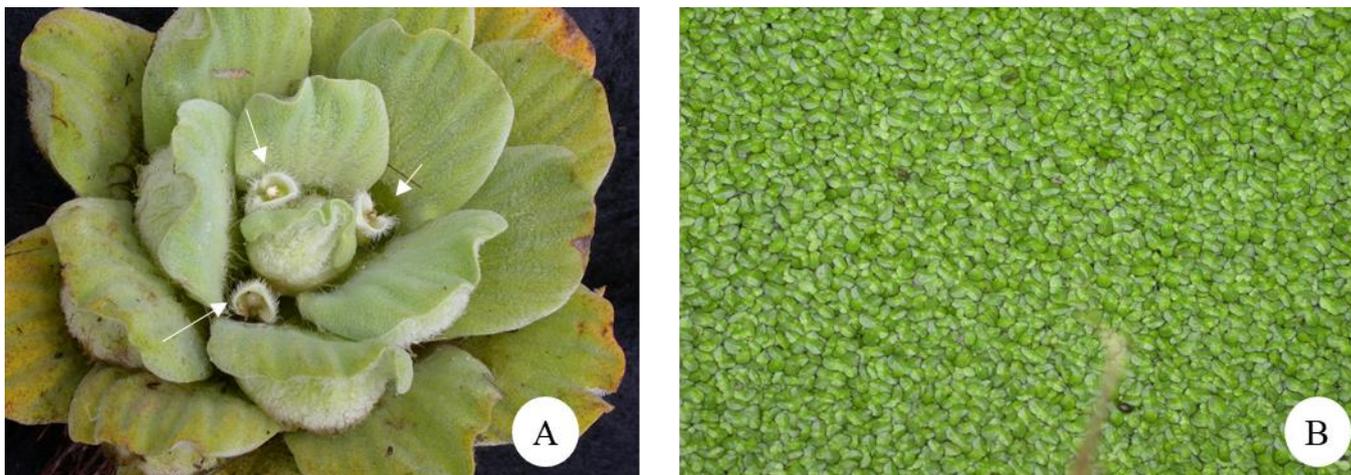


Figura 10. 127. Alismatales. Alismataceae. A. *Pistia* sp., alfice d'água. Notas as inflorescências (setas). B. *Lemna minor*, a lentilha d'água cobrindo superfície de tanque com água.

PETROSAVIALES

As Petrosaviales são formadas por apenas uma família, Petrosaviaceae, com dois gêneros – *Japonolirion* (Figura 10.10) e *Petrosavia* e quatro espécies, distribuídas no leste da Ásia – Japão, China, sudeste asiático e Bornéu (Indonésia) habitando o sub-bosque sombreado de áreas florestas em altitude elevada. São plantas herbáceas pequenas, autotróficas ou aclorofiladas ou micoheterotróficas (*Petrosavia*), com flores reunidas em inflorescências racemosas, com nectários localizados nos septos dos carpelos, estes quase distintos e fruto do tipo folículo. A segunda versão de APG (APG II 2003) reconheceu Petrosaviaceae em sua circunscrição atual, mas em clado com posição incerta entre as Monocotiledôneas. Já as versões mais recentes (APG III 2009, IV 2016) reconhecem Petrosaviales como ordem distinta.



Figura 10.128. Petrosaviales. Petrosaviaceae. *Japonolirion osense*.

DIOSCOREALES

Dioscoreales (Figura 10.11) é formada por três famílias segundo APG (2016), Burmanniaceae, Dioscoreaceae, Nartheciaceae, com 21 gêneros e ca. 1037 espécies. A ordem é morfológicamente diversa e engloba tanto plantas autotróficas, como as Dioscoreaceae, até plantas aclorofiladas e micoheterotróficas como as Burmanniaceae. No grupo, ocorrem plantas com nervação das folhas não paralelódrôma, como nas Dioscoreaceae e flores com ovário ínfero são comuns. Além disso, há a ocorrência de cristais de oxalato de cálcio nas folhas e ramos. Uma característica química é a presença de sapogeninas esteroidais nos membros da ordem. As inclusões de Thismiaceae em Burmanniaceae e de Taccaceae em Dioscoreaceae, realizadas por APG IV (2016) são

altamente questionáveis, uma vez que há evidências suficientes para o reconhecimento à parte destas famílias.

Dioscoreaceae é a maior família da ordem, com quatro a sete gêneros e 870 espécies, com distribuição pantropical. São ervas ou mais frequentemente trepadeiras herbáceas com folhas campilódromas (curvinérveas), ou actinódromas (palminérveas). Utilizando o conceito apresentado por APG IV(2016), no Brasil ocorrem dois gêneros - *Dioscorea* (141 espécies – principalmente trepadeiras de bordas de florestas em todo o Brasil) e *Tacca* (duas espécies de ervas nos estados no Domínio Amazônico).

Ainda utilizando APG IV(2016), apenas mais uma família de Dioscoreales ocorreria no Brasil. Burmanniaceae, que são ervas pequenas, geralmente aclorofiladas e micoheterotróficas, com nove gêneros e cerca de 35 espécies, encontradas principalmente no subosque de áreas florestadas.

Dioscoreales e Pandanales são grupos irmãos que divergiram há cerca de 131 m.a. (Tank et al. 2015) ou 110.5 m.a (Magallón et al. 2015). Outras estimativas para a idade deste clado estão nestes intervalos de tempo.

Chave para as famílias de Dioscoreales do Brasil:

1. Ervas eretas, pequenas micoheterotróficas, geralmente aclorofiladas 2
1. Plantas geralmente volúveis, clorofiladas. 3
2. Estames 3. Burmanniaceae
2. Estames 6. Thismiaceae (Burmanniaceae sensu APG IV)
3. Flores não dispostas no ápice de um escapo; ovário trilocular. Dioscoreaceae
3. Flores dispostas no ápice de um escapo; ovário unilocular.
- Taccaceae (Dioscoreaceae sensu APG IV)



Figura 10. 129. Dioscoreales. A. *Dioscorea* sp. (Dioscoreaceae), liana com frutos. B. *Burmannia* (Burmanniaceae), ervas saprófita (micoheterotróficas)

PANDANALES

As Pandanales (Figuras 10.12 e 10.13) são formadas por cinco famílias, 36 gêneros e ca. 1345 espécies, distribuídas em áreas tropicais de todo o mundo. Destas, Cyclanthaceae, Triuridaceae e Velloziaceae ocorrem de forma nativa no Brasil. Apesar da ordem constituir um clado bem sustentado com base em dados moleculares, o grupo é morfológicamente diverso, incluindo desde espécies arborescentes, como nas Pandanales, ou semelhantes a palmeiras (Cyclanthaceae), lianas (Stemonaceae) até ervas pequenas e aclorofiladas (Triuridaceae). Velloziaceae possui seu grande centro de diversidade nos campos ruprestres brasileiros. As flores nas Pandanales apresentam, como em outros grupos de Monocotiledôneas, cálice e corola semelhantes (3+3) e chamativos.

Stevenson et al. (2000) sugerem algumas características que poderiam constituir possíveis sinapomorfias para as Pandanales e seus clados internos, incluindo uma deleção de seis pares de base no gene plastidial *atpA* e o gineceu gamocarpelar. Segundo os mesmos autores outras características podem incluir os óvulos tenuinucelados e também o endosperma amiláceo (mais comum entre as Comelinídeas). Hertweck et al. (2015) colocam as Velloziaceae como o grupo de divergência mais antiga dentro da ordem, as demais famílias sustentadas pela ausência de nectários septais (encontrados nas Velloziaceae) e placentação parietal (axial em Velloziaceae) e pelo estigma sésil (estilete desenvolvido em Velloziaceae).

Pandanaceae (Figura 10.12) possui cinco gêneros, e 885-982 espécies, 650 destas pertencentes a *Pandanus* é um grupo que não possui representantes nativos no Brasil, ocorrendo da faixa tropical da África Ocidental até o Pacífico. São plantas arbóreas ou lianas, com crescimento do caule em espessura (quando presente) realizado por meristemas que formam os feixes em arranjo sifonostelo-atactostelo por deposição de camadas. As folhas são rígidas e espiraladas com as margens serrilhadas. No Brasil, são cultivadas algumas espécies de *Pandanus*, a mais comum *Pandanus odoratissimus* (pândano), com porte arbóreo chegando a cerca de 7-8 metros de altura, com raízes escura desenvolvidas e grandes infrutescências pêndulas. **Triuridaceae** (11 gêneros, 50 espécies, pantropical) é uma família de ervas pequenas e saprófitas (micoheterotróficas) aclorofiladas com folhas reduzidas a escamas ocorrendo em áreas sombreadas e ricas em serrapilheira de áreas florestadas. **Cyclanthaceae** (Figura 10.12) possui 12 gêneros e 225 espécies, ocorrendo na Região Neotropical. No Brasil ocorrem nove gêneros e 37 espécies, mais abundantes na Amazônia. São plantas semelhantes a palmeiras, com as folhas plissadas (dobradas) agrupadas no ápice dos ramos e caule “lenhoso”. As inflorescências são do tipo espádice com uma ou mais espatas, as flores são pequenas e congestas com os frutos bagas às vezes agregados em uma infrutescência.



Figura 10.130. Pandanales. Pandanaceae. A. *Pandanus utilis*, planta inteira. B. *Pandanus tectoris*, infrutescência. C. *Asplundia* (Cyclanthaceae).

Velloziaceae (Figura 10.13) é formada por nove gêneros e 240(306) espécies, presentes na América do Sul, África (subsaariana e Madagascar), Península Arábica e China. Na América do Sul ocorrem três gêneros - *Barbaceniopsis Barbacenia*, e *Vellozia* - os dois últimos presentes no Brasil. A família é melhor representada em áreas de campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Bahia e Minas Gerais), onde existem espécies de grande porte do gênero *Vellozia* (as “canelas-de-ema”) que são importantes na caracterização fisionômica da vegetação. As espécies de Velloziaceae são bem adaptadas ao fogo periódico, com o caule protegido pelas raízes e bainhas secas e persistentes das folhas, que são em algumas espécies consideravelmente mais espessas que o próprio tecido caulinar vivo. As Velloziaceae possuem potencial para uso paisagístico por conta das suas flores grandes e vistosas, geralmente violetas, róseas ou brancas e o seu porte, com espécies que lembram *Dracena* ou *Agave*. As espécies, entretanto, possuem crescimento lento, o que dificulta o seu uso em paisagismo.

Chave para as famílias de Pandanales do Brasil (nativas e cultivadas):

1. Ervas saprófitas, aclorofiladas Triuridaceae
1. Plantas autótrofas, clorofiladas 2
2. Flores solitárias ou dispostas em inflorescências com poucas flores Velloziaceae
2. Flores dispostas em espigas densas. 3
3. Folhas com margem serrilhada Pandanaceae
3. Folhas com margem lisa Cyclanthaceae



Figura 10.131. Pandanales. Velloziaceae. A. *Velloziaceae* sp. B. *Vellozia tubiflora*. C. *Vellozia* sp. D. Detalhe de caule de *Vellozia*, mostrando as bainhas secas persistentes.

LILIALES

A ordem Liliales (Figura 10.14) é formada por dez famílias com 67 gêneros e 1558 espécies. São encontradas na ordem muitas espécies de herbáceas com caule subterrâneo, como bulbos, tubérculos, cormos e rizomas e que perdem a porção aérea durante os períodos secos ou muito frios, rebrotando nos períodos mais favoráveis. Por conta disso, esta ordem é mais diversificada em áreas temperadas, principalmente no Hemisfério Norte, sendo relativamente pobres em áreas tropicais. Os lírios e as tulipas são bons exemplos de plantas da ordem. Importante notar, porém, que nem todos os “lírios” estão hoje posicionados entre as Liliales, como o lírio amarelo (gênero *Hemerocallis*) posicionado em Asparagales.

Outras características da ordem são a ocorrência frequente de folhas sem bainhas (bainhas são comuns entre as Monocotiledôneas), e as flores do tipo “lilioide”: flores trímeras com as três sépalas e três pétalas semelhantes entre si (flores diclamídeas-homoclamídeas), muitas vezes interpretadas como “tépalas”, estas muitas vezes com manchas ou guias de néctar, e seis estames. As flores são, muitas vezes, dispostas em inflorescências com o escapo longo e pronunciado e as anteras comumente possuem a linha de deiscência voltada para fora (anteras extrorsas). Além disso, os nectários não estão presentes ao redor do ovário, mas sim sobre os elementos do perianto. Frutos cápsula são comuns, geralmente com muitas sementes. Como características químicas há a presença de frutanos (polímeros de frutose sintetizados por microorganismos a partir de sacarose) no caule. Plantas da ordem Liliales possuem os maiores genomas nucleares entre as Monocotiledôneas (Leitch & Leitch 2013).

As Liliales, em classificações mais antigas, como as de Cronquist (1981) ou de Takhtajan (1997), era a maior ordem, em número de famílias, de Monocotiledôneas e abarcava, grosso modo, as plantas com flores de perianto do tipo lilioide e sementes não amiláceas. Entretanto, estas características são aplicadas, hoje, ao grupo das Monocotiledôneas lilioides, incluindo as ordens Dioscoreales, Pandanales, Asparagales e Liliales *sensu stricto*.

Por conta das flores vistosas, muitas plantas da ordem são cultivadas como ornamentais, a grande maioria espécies exóticas, notadamente os lírios do gênero *Lilium* (Liliaceae) e as tulipas (*Tulipa* spp.), com muitas variedades e cultivares. No Brasil as Liliales são representadas na flora nativa por plantas das famílias Alstroemeriaceae e

Smilacaceae. As **Alstroemeriaceae** são ervas ou lianas, geralmente rizomatosas, com várias espécies com as folhas torcidas em 180° deixando a face adaxial original voltada para baixo. Esta família possui distribuição restrita aos neotrópicos, com cinco gêneros e 170-254 espécies, a maioria presente nos Andes. No Brasil ocorrem 45 espécies em dois gêneros, *Alstroemeria* e *Bomarea*. As **Smilacaceae** são geralmente plantas volúveis, frequentemente armadas com espinhos rígidos e possuem sistema subterrâneo em rizóforo (caule portador de raízes). As flores são unissexuadas (plantas dioicas), pequenas e creme-esbranquiçadas, pouco chamativas e estão reunidas em inflorescências axilares umbeliformes. Diferentemente de outras Liliales, que possuem fruto do tipo cápsula, os frutos são bagas, frequentemente avermelhadas. A família conta apenas com o gênero *Smilax*, com ca. 250 espécies, 32 delas no Brasil. As espécies de *Smilax* são popularmente chamadas de salsaparrilha e, na América Central, raízes de *S. officinallis* Kunth são utilizadas para aromatizar bebidas - as *salsaparillas*. As Smilacaceae são próximas filogeneticamente de duas outras famílias em Liliales: as Ripogonaceae, formada apenas pelo gênero *Ripogonum*, com seis espécies de trepadeiras nativas da Oceania e as Philesiaceae, com dois gêneros monotípicos nativos do sul do Chile e Argentina, na Floresta temperada de Valdivia.

Chave para as famílias de Liliales do Brasil (nativas e cultivadas):

1. Ovário ínfero Alstroemeriaceae
1. Ovário súpero 2
2. Folhas com gavinha no ápice Colchicaceae (*Gloriosa*)
2. Folhas sem gavinha no ápice. Thismiaceae
3. Plantas geralmente volúveis e espinescentes, não bulbosas. Smilacaceae
3. Plantas eretas, não espinescentes, bulbosas. Liliaceae



Figura 10.132. Liliales.

ASPARAGALES

As Asparagales são a maior ordem de Monocotiledôneas, com 14 famílias, 1122 gêneros e ca. 36.200 espécies, principalmente por conta de Orchidaceae, com 880 gêneros e ca. 26.000 espécies. Apesar de ser um grupo bem sustentado e recorrente em todas as análises filogenéticas com dados moleculares, as Asparagales são difíceis de ser caracterizadas morfológicamente. Muitas das espécies são geófitas como as Liliales, formando cormos, bulbos ou rizomas e as flores são também lilioides, com 3 sépalas e 3 pétalas semelhantes (perianto diclamídeo-homoclamídeo), vistosas e frequentemente seis estames, sem amido nas sementes. De fato, grande parte das Asparagales eram antigamente posicionadas em Liliales. Em outras plantas, notadamente na subfamília Agavoideae (família Asparagaceae), ocorre uma forma de crescimento secundário “anômalo”. Uma sinapomorfia às vezes aventada para a ordem é a presença de fitomelanina na testa das sementes, que as torna escuras. Entretanto, as sementes de Orchidaceae não possuem esta característica e estas são o grupo-irmão de todas as outras Asparagales. A presença de flores com ovário ínfero é bastante comum entre as Asparagales, mas com reversões para ovário súpero em várias linhagens.

Além da ordem Asparagales ter sofrido uma mudança grande nos últimos anos, a delimitação das famílias da ordem tem sido bastante alterada. Aparte Orchidaceae, com uma circunscrição mais estável (pelo menos em nível de família), não é exagero dizer que a maior parte das famílias foi alterada nas diversas versões do sistema APG.

Cinco famílias desta ordem são nativas do Brasil, além de **Asphodelaceae** que inclui vários gêneros cultivados, como *Aloe* (babosa) e *Hemerocallis* (lírio-amarelo).

Hypoxidaceae, inclui dois gêneros nativos, um deles, mais comum, com uma espécie ruderal a grama-estrela (*Hypoxis decumbens*). (Figura 10.15)



Figura 10.133. Asparagales. Asphodelaceae. A. *Aloe vera* (babosa), notar as folhas carnosas. B. *Hemerocallis flava* (lírio-amarelo). *Hypoxidaceae*. C. *Hypoxis decumbens* (grama-estrela), D. *Curculigo* sp.

Amaryllidaceae (Figura 10.16) inclui 73 gêneros e 1605 espécies, com distribuição quase cosmopolita. A família é formada por três subfamílias, duas delas com antigo status de família: Agapanthoideae (=Agapanthaceae), com o gênero *Agapanthus* com nove espécies nativas do sul da África; Allioideae (=Alliaceae), com 19 gêneros e 795 espécies, de áreas temperadas do Hemisfério Norte; e Amaryllioideae (Amaryllidaceae “sensu stricto”), com 59 gêneros e mais de 800 espécies pantropicais a temperadas e a única com representantes nativos no Brasil, onde ocorrem 19 gêneros e 142 espécies. As Amaryllidaceae são ervas geófitas bulbosas ou menos frequentemente rizomatosas, com flores vistosas, geralmente grandes, dispostas em umbelas no ápice de um longo escapo floral. As Amaryllidoideae possuem flores com ovário ínfero, enquanto as outras duas subfamílias apresentam flores com ovário súpero, uma das características que diferenciavam as Amaryllidaceae *sensu stricto*”. Adicionalmente, as flores da subfamília Allioideae são menores e menos chamativas quando comparadas com as das outras duas. Por conta das flores geralmente grandes, duradouras e vistosas, as Amaryllidaceae são muito cultivadas e todo o mundo. São destacadas as açucenas, do gênero *Hippeastrum*, os narcisos (*Narcissus* spp.) e os agapantos, *Agapanthus africanus*. Espécies do gênero *Allium* são utilizadas na culinária, tanto os seus bulbos ou bulbilhos quanto as suas folhas, destacando-se a cebola (*Allium cepa* cebola, cebolinha (*A. fistulosum*), o alho (*A. sativum*), o alho-poró (*A. porrum*) e o nirá, ou cebolinha-japonesa (*A. tuberosum*). Entre as espécies nativas, destacam-se plantas dos gêneros *Crinum* e *Hymenocallis*, presentes em áreas alagadas e também espécies do gênero *Hippeastrum*, com a maioria das espécies ocorrendo em áreas com terreno pedregoso ou ainda como epífitas em áreas de mata no Domínio da Mata Atlântica.

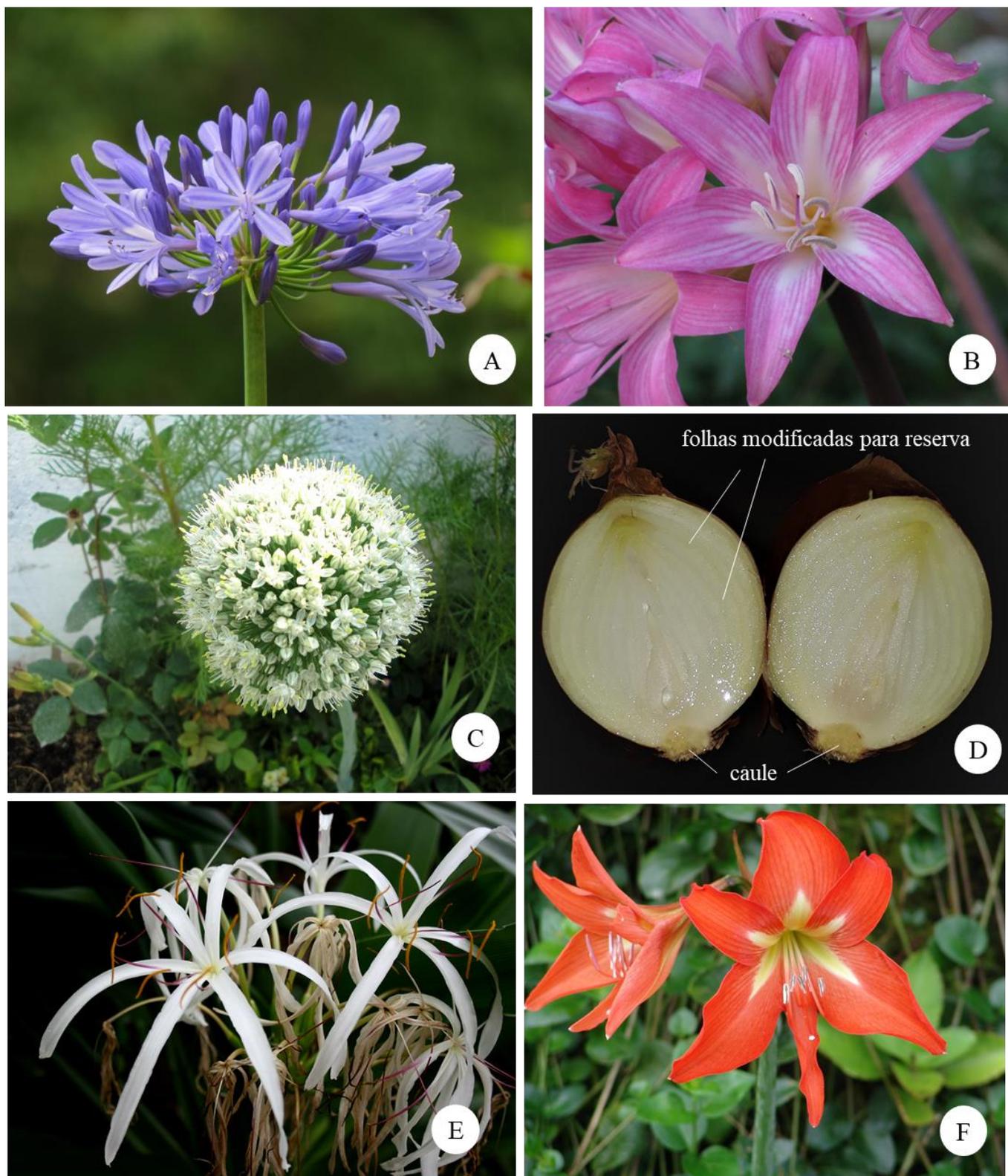


Figura 10.134. Asparagales. Amaryllidaceae. A. *Agapanthus praecox* (agapanto). B. *Amaryllis beladonna* (amarílis). C. *Allium cepa* (cebola), detalhe da inflorescência. D. a mesma espécie, mostrando o bulbo com folhas modificadas para reserva (catafilos) e o pequeno caule em forma de prato. E. *Crinum asiaticum*. F. *Hippeastrum reginae*.

Asparagaceae (Figura 10.17) é formada por 153 gêneros e 2500-2900 espécies, presentes no mundo todo (exceto regiões polares). A família é dividida em sete subfamílias e apenas espécies da subfamília Agavoideae ocorrem de maneira nativa no Brasil, com seis gêneros e 17 espécies. As Asparagaceae são muitas vezes cultivadas como ornamentais, por conta de seu porte – muitas vezes arborescente – e folhas amplas e por serem muitas vezes plantas rústicas de fácil cultivo, algumas a pleno sol ou como plantas de interior. Espécies do gênero *Asparagus* são usadas na alimentação, como o aspargo (*A. albus*) e também como ornamentais – como o aspargo “ornamental” (*A. densiflorus*) e o melindre (*A. setaceus*). Interessante notar que nestas espécies as folhas são reduzidas a pequenas escamas e que o que chamamos de “folhas” na verdade são caules articulados e fotossintetizantes (filocládios). O mesmo ocorre com *Ruscus*, gênero exótico com ramos achatados fotossintetizante semelhantes a folhas. Outras espécies de importância econômica da família pertencem ao gênero *Agave*. O sisal (*Agave sisalana*) é importante fonte de fibras, cultivada, por exemplo, na Região Nordeste nas áreas secas (caatinga). O caule do agave-azul ou agave-tequila, *A. tequilana* (nativa do México) é a fonte de carboidratos (maior parte frutose) para a fabricação da tequila, enquanto que o maguey or “American aloe”, *A. americana* L. (nativa do norte do México e áreas limítrofes dos EUA) são a matéria-prima para o pulque. As espadas-de-são-jorge e de espada-de-santa-bárbara (*Sansevieria* spp.) são exóticas cultivadas e usadas nos “vasos de sete ervas” na entrada de casas e comércios. Além das plantas exóticas cultivadas ocorrem no Brasil a pita ou pau-de-pita, *Furcraea foetida*, de ampla distribuição nas áreas tropicais americanas, encontradas no litoral e em áreas abertas, muitas vezes antropizadas. Espécies de hábito trepador dos gêneros *Clara* (principalmente na região sul) e *Herreria* são encontradas em áreas florestadas. A delimitação de Asparagaceae sensu APG IV (2016) é ampla e engloba famílias que são grupos monofiléticos e de fácil reconhecimento - como as Agavaceae, considerada uma subfamília em Asparagaceae, ou as Ruscaceae, correspondente à subfamília Nolinoideae de Asparagaceae. Não há, entretanto, uma sinapomorfia morfológica que distinga as Asparagaceae como delimitada por APG IV (2016) ou mesmo alguma característica comum além das flores do tipo lílioide, (geralmente menores em Asparagaceae se comparada com a maior parte das Amaryllidaceae, por exemplo). Assim, não deve ser descartada a possibilidade de uma nova delimitação de Asparagales em edições subsequentes do sistema APG.

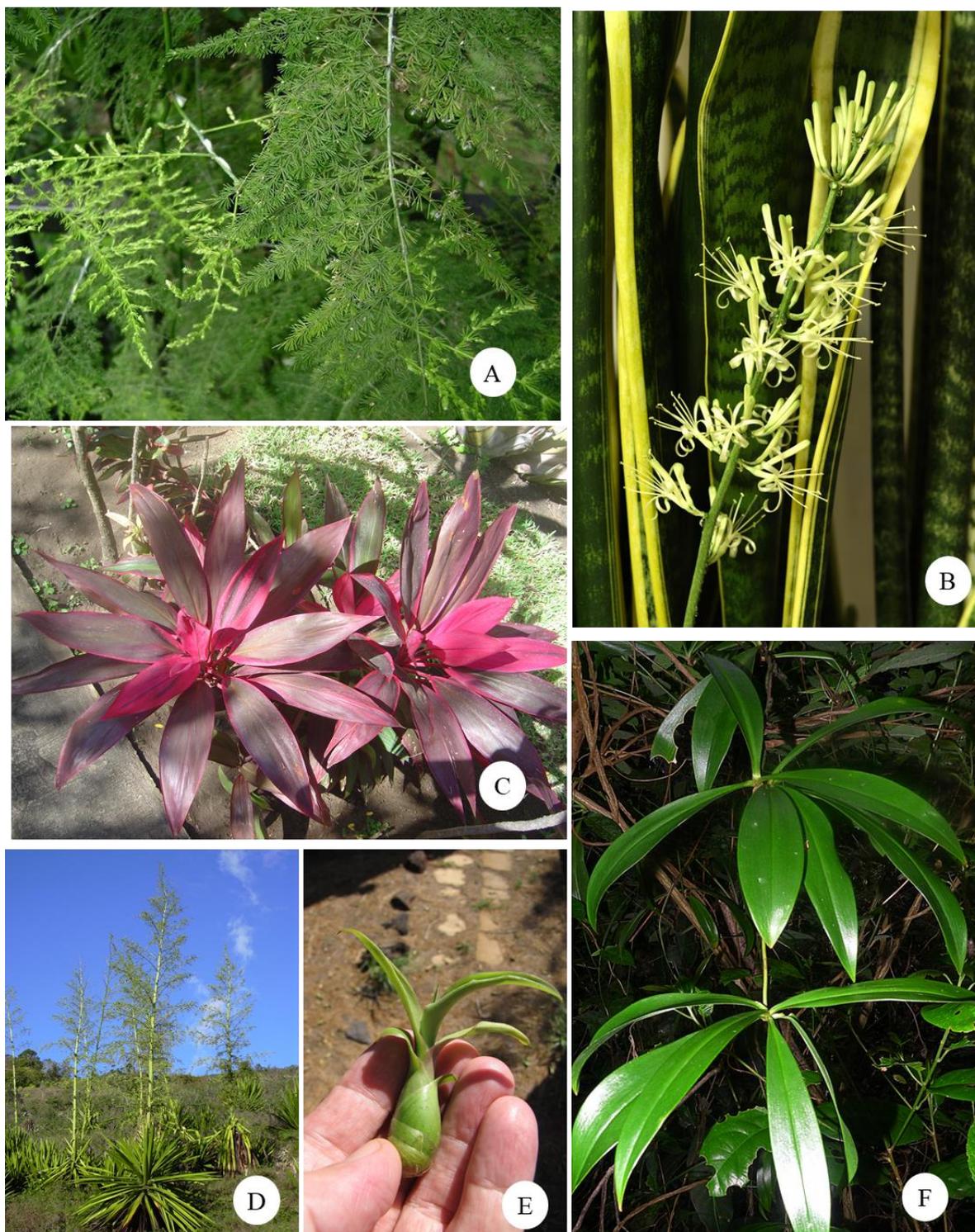


Figura 10.135. Asparagales. Asparagaceae. A. *Asparagus plumosus* (melindre), ramo com frutos ainda verdes. As estruturas que parecem folhas são caules modificados (a planta é áfila). B. *Sansevieria trifasciata* (espada-de-são-jorge). C. *Cordyline terminalis* (cordiline). D. *Furcraea foetida* (pau-de-pita), mostrando as grandes inflorescências eretas. E. Mesma espécie, mostrando um bulbilho – estrutura de reprodução assexuada) que se desenvolve junto às inflorescências. F. *Herreria glaziovii*, uma liana de mata.

As **Iridaceae** (Figura 10.18) são formadas por 66 gêneros e entre 2120-2240 espécies, presentes em todas as regiões do mundo. No Brasil ocorrem de forma nativa

22 gêneros e 198 espécies. Uma característica marcante das Iridaceae é a presença de um androceu com três estames alternos às pétalas, ao passo que a maioria das famílias da ordem apresentam seis estames. Muitas Iridaceae são cultivadas por conta das suas flores vistosas. Incluem-se plantas comumente cultivadas no Brasil como as moreias (*Dietes* spp.) e a palma-de-santa-rita ou gladiolo (*Gladiolus hortulanus*). O açafraão é extraído dos estigmas das flores de *Crocus sativus*, usado desde a antiguidade como especiaria em pratos do mediterrâneo, como na paelha espanhola. Entre as Iridaceae nativas são encontradas espécies dos gêneros *Neomarica*, *Pseudotrimezia* e *Trimezia*, tanto no interior de florestas quanto em áreas abertas, com flores vistosas de colorido chamativo em áreas de terrenos rochosos que, entretanto, abrem em um ou poucos dias do ano.

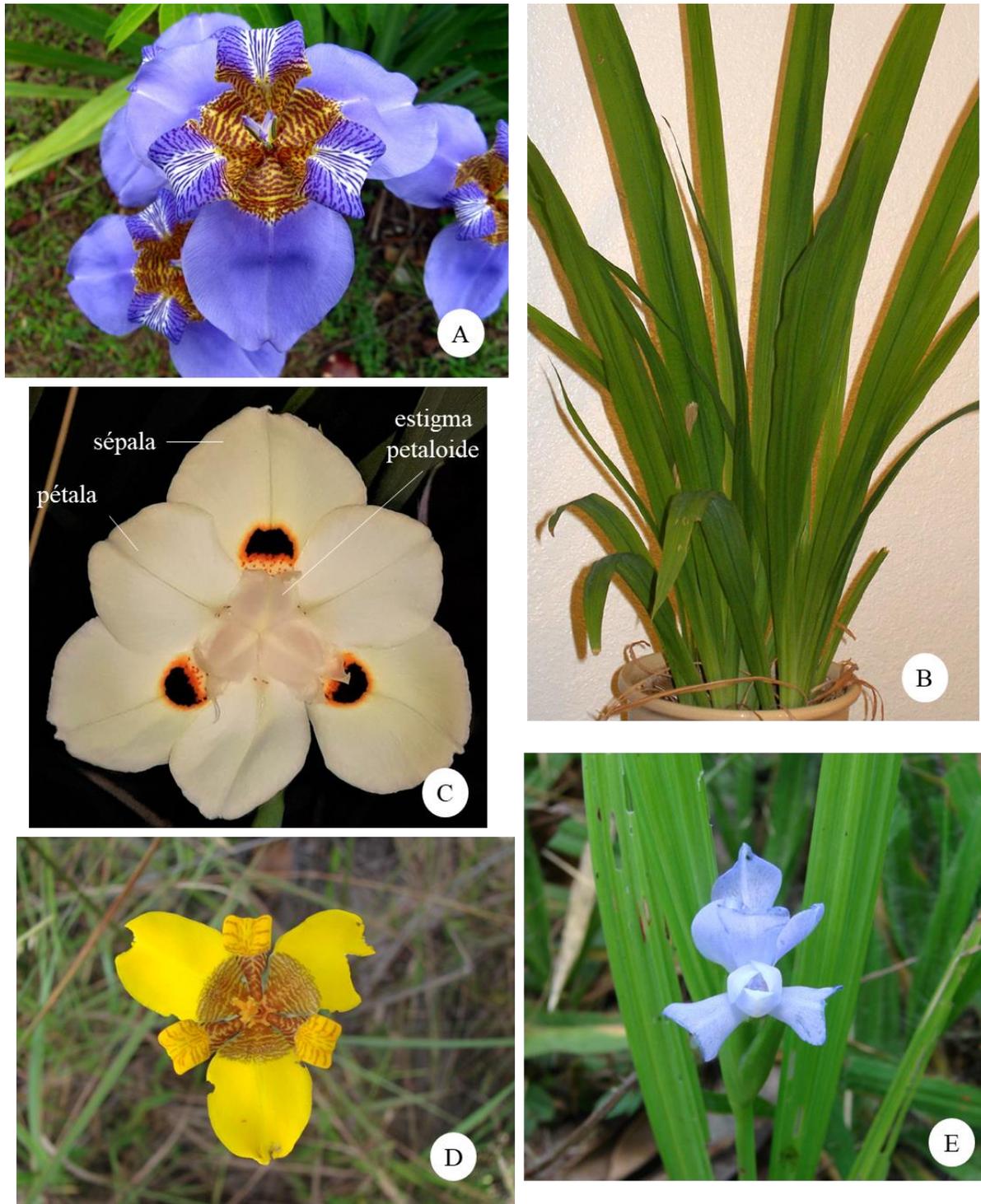


Figura 10.136. Asparagales. Iridaceae. A. *Neomarica coerulea*. B. *Neomarica longifolia*, detalhes das folhas, com bainha equitante na base. C. *Dietes bicolor* (moreia), com partes do perianto destacado e estigma petaloide. D. *Trimezia juncifolia*. E. *Cipura paludosa*.

Orchidaceae (Figuras 10.19, 10.20) é a maior família das Angiospermas, formada por 880 gêneros e ca. 26000 (excluindo variedades e híbridos criados pelo homem), ocorrendo em todo o mundo. No Brasil são 220 gêneros e 2475 espécies. Muitas espécies nativas do Brasil têm sido objeto de mudanças nomenclaturais intensas nos últimos anos, graças a novos trabalhos de filogenia com dados moleculares e especialmente no nível de gênero, envolvendo gêneros como *Oncidium*, *Cattleya*, *Hadrolaelia*, *Laelia* e *Sophranites* (consultar por exemplo Van den Berg. 2014 sobre mudanças envolvendo o gênero *Cattleya*). Cerca de 70 % das espécies de Orchidaceae são epífitas e elas podem representar mais de 2/3 de todas as espécies de Angiospermas epífitas (ver Benzing 1983, Zotz 2013).

As orquídeas apresentam algumas características morfológicas bastante peculiares, raras em outros grupos de plantas, que incluem a presença de um intumescimento do caule na base das folhas, denominado pseudobulbo, principalmente nas espécies epífitas e a presença de um tecido esbranquiçado nas raízes, o velame, que corresponde a uma epiderme pluriestratificada, com grande capacidade de absorção da água presente na atmosfera, o que está diretamente relacionado ao seu hábitat. As flores são geralmente vistosas, trímeras, geralmente ressupinadas, com uma das pétalas diferente das demais em cor e/ou formato, chamado labelo. A diferença na forma e na coloração do labelo está relacionada à polinização, sendo que a função do labelo é indicar onde está o recurso buscado pelo polinizador e fornecer um apoio para o pouso, enquanto o polinizador busca o recurso, geralmente néctar. O androceu e gineceu estão unidos, formando uma estrutura denominada coluna ou ginostêmio, posicionada logo acima do labelo, permitindo que o pólen (disposto em massas polínicas denominadas polínias) seja aderido no polinizador, sendo carregado para uma outra flor (Figura 10.19)

As Orchidaceae são divididas em cinco subfamílias – Apostasioideae, considerada a que primeiro divergiu, portando caracteres considerados plesiomórficos para a família como três estames férteis, grãos de pólen não aglutinado em polínias, ovário com placentação axial e três lóculos. Já nas duas maiores subfamílias, Orchidoideae e Epidendroidae há flores com apenas um estame fértil, os grãos de pólen são reunidos em polínias e o ovário possui placentação parietal e um único lóculo. As sementes em Orchidaceae são numerosas e muito pequenas, com um embrião não diferenciado (sem radícula) e anemocóricas (dispersas pelo vento), sem fitomelanina.

Muitas Orchidaceae são cultivadas como ornamentais, com destaque para os



Figura 10.137. Asparagales. Orchidaceae. Aspectos das flores. A-E. *Phalaenopsis* sp.. A. Perianto, notar pétala modificada (labelo). B. Labelo isolado, com as bordas afastadas para mostrar a porção interna. C. Detalhe da região da coluna e polínias. D. Coluna vista por baixo, mostrando região estigmática. E. Polínias isoladas na ponta de um palito de dente. F-G. *Laelia purpurata*. F. Flor. G. Detalhe da coluna, com destaque para as polínias e o líquido viscoso na região estigmática.

ecidas

pelo nome dos gêneros, além das chuva-de-ouro (*Oncidium* spp.) e as orquídeas olho-de-boneca (*Dendrobium* spp.), todas elas com muitos híbridos e cultivares. Dos frutos fermentados de *Vanilla planifolia* (nativa do México) obtém-se a baunilha natural, hoje com o equivalente sintético mais comercializado e barato.



Figura 10.138. Asparagales. Orchidaceae. A. *Oncidium auriferum* (= *Vitekorchis aurifera*). B. *Sophronites coccinea* (= *Cattleya coccinea*). C. *Vanilla planifolia* (baunilha). D. *Epidendrum denticulatum*. E. mesma espécie, detalhe das flores

COMELINÍDEAS

As Comelinídeas (ou clado comelinoide) são um grupo monofilético que engloba quatro ordens de Monocotiledôneas: Arecales, Commelinales, Poales e

Zingiberales. Juntas, estas ordens contêm 30 famílias, 1349 gêneros e cerca de 24450 espécies, representando cerca de 43% das Monocotiledôneas, a grande maioria da ordem Poales, principalmente em Poaceae (Gramineae).

Além de possuir suporte molecular, as comelinídeas há também uma sinapomorfia química e ultraestrutural que é a presença de ácidos felúricos semelhantes a ésteres ligados às xilanas presentes nas paredes celulares primárias não lignificadas (como no parênquima ou nos elementos de tubo crivado do floema). Por conta destes compostos estas células apresentam fluorescência azul em microscopia óptica sob luz ultravioleta. Além disso, é comum no grupo a presença de corpos silicosos (SiO_2) nos feixes vasculares das bainhas foliares. As flores geralmente não possuem o padrão de perianto comum nos grupos de Monocotiledôneas vistos anteriormente (flores trímeras homoclamídeas) havendo uma maior diferença entre cálice e corola, quando estes estão presentes.

A filogenia das Comelinídeas (Figura 10.5) mostra as Arecales como grupo irmão das demais ordens, que são, por sua vez, caracterizadas pela presença de amido como substância de reserva nas sementes. O endosperma nas Arecales é constituído por óleo ou hemicelulose. Tanto o amido das sementes das Comelinídeas, encontrado, por exemplo, em cereais da família Poaceae (milho, cevada, centeio, arroz, trigo) quanto o óleo das Areceaceae (Arecales) – óleo-de-coco, óleo-de-dendê – são importantes na alimentação de diversos grupos humanos ao longo da história e na indústria.

ARECALES

As Arecales (Figura 10.21) são formadas por duas famílias, as Arecaceae (Palmae) e as Dasypogonaceae, a primeira reunindo a maior parte da diversidade da ordem. As plantas em Arecales são geralmente monopodiais, com caule “lenhoso”, com crescimento em espessura proporcionado dado pela deposição de parênquima e feixes vasculares atactostélicos, além de folhas concentradas em coroa no ápice da planta. Além desta característica, a ordem também possui como prováveis sinapomorfias as flores sésseis, ovário com um óvulo por carpelo e fruto indeiscente.

As Arecales foram tratadas nas versões anteriores de APG como constituídas apenas da família Arecaceae, agregando as Dasypogonaceae (tratadas antes já como comelinídiads, mas *insertae sedis*) apenas na última versão (APG IV 2016).

As Dasypogonaceae são um grupo formado por quatro gêneros e 18 espécies restritas ao leste da Austrália, sendo plantas com caule ereto, monopodial ou pouco ramificado. A espécie mais conhecida é *Kingia australis* R.Br., com porte arborecente que pode atingir vários metros e seu “caule” (na verdade um pseudocaule formado pelas bainhas secas e persistentes das folhas, encimados por um tufo de folhas estreitas.

As Arecaceae são formadas por 188 gêneros e cerca de 2585 espécies, das zonas tropicais e subtropicais de todo o mundo, com alguns poucos grupos atingindo a zona temperada. No Brasil são 37 gêneros e 296 espécies. As Arecaceae são uma das famílias mais facilmente reconhecíveis, inclusive por leigos, graças ao seu porte típico que envolve um estipe lenhoso com um tufo de folhas geralmente pinadas em seu ápice. As Cyclanthaceae (Pandanales) às vezes podem ser confundidas com as palmeiras, mas as estruturas reprodutivas são bastante distintas. São reconhecidas cinco subfamílias para as Arecaceae, segundo Asmussen et al. (2006): Calamoideae, geralmente lianas do sudeste asiático; Nypoideae, restrito a *Nypa fruticans*, ervas com rizomas robustos e caule aéreo curto e dicotomicamente dividido, de áreas litorâneas do Pacífico e do Índico (principalmente mangue); Coryphoideae com 47 gêneros, pantropical, mas pouco representada na América do Sul; Ceroxyloideae, com oito gêneros, a maioria na América Central e Oeste da América do Sul, chegando à Flórida (EUA), Austrália e Madagascar; e Arecoideae, com 111 gêneros ca. 1390, pantropical e mais diversificada na América do Sul. A grande maioria das espécies brasileiras nativas pertencem a esta subfamília. Fósseis atribuídas a Arecaceae são datados de cerca de 93 milhões de anos (Harley 2006; Pan et al. 2006)

As Arecaceae são importantes como plantas ornamentais, tanto por sua beleza no porte e folhagem quanto pela rusticidade de várias de suas espécies, sendo elementos importantes no paisagismo. Também são fontes de material para construção de habitações (folhas e caules) e de fibras para fabricação de chapéus e outros objetos ou na alimentação humana. Entre as espécies alimentícias destaca-se o coqueiro-da-bahia (*Cocos nucifera*), cujo endosperma na fase líquida fornece a água de coco, e sólido é vendido triturado e utilizado na indústria alimentícia, principalmente em doces, ou na indústria como fonte de óleo (óleo de coco). As fibras do mesocarpo do coco são cada

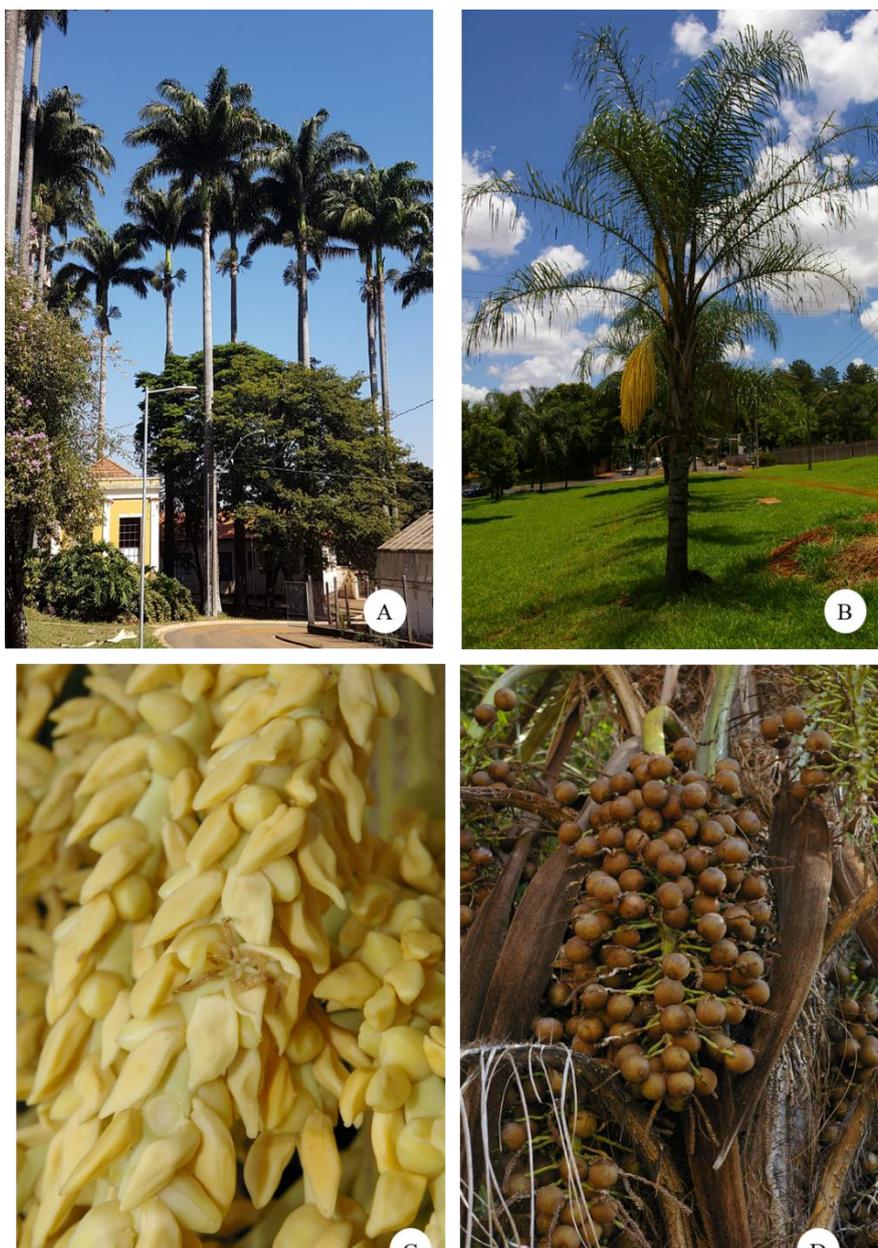


Figura 10.139. Arecales. Arecaceae (Palmae). A. *Roystonea oleracea* (palmeira-imperial). B. *Syagrus romanzoffiana* (jerivá). C Mesma espécie, com detalhe das inflorescências. D. *Acrocomia acculeata* (macaúba), frutos.

vez mais utilizadas como enchimento de móveis e bancos (estofamento) e como matéria-prima para produção de vasos. Os frutos do dendezeiro, *Elaeis guineensis* (espécie africana) são usados como matéria prima para o óleo-de-dendê. *Euterpe edulis*, característica da Mata Atlântica brasileira, é fonte do “palmito-doce” ou “palmito-juçara”, na verdade o meristema caulinar apical (e único), branco e macio protegido pelas bainhas.

O Brasil é bastante rico em palmeiras e o nome pré-cabralino Pindorama significaria “terra, região das palmeiras ou “espetáculo das palmeiras”. “Pindoba” é um nome tupi atribuído a certas palmeiras do Nordeste, especialmente ao babaçu (*Attalea speciosa*), presente no Maranhão e Piauí e tão abundante em uma larga faixa destes estados que delimita um tipo de vegetação - Babaçual. O buriti (*Mauritia flexuosa*) é importante componente de áreas úmidas ou dos pequenos rios do Brasil Central, constituindo neste último caso as veredas.

COMMELINALES

Commelinales (Figura 10.22, 10.23) é formada por cinco famílias, 68 gêneros e ca. 812 espécies, bastante variáveis morfológicamente. Do ponto de visto químico, ocorrem fenifenalenonas (ver Otálvaro et al. 2002), mas não há sinapomorfias que possam ser consideradas para o grupo além do suporte macromolecular.

No Brasil, ocorrem três famílias desta ordem: Commelinaceae, Pontederiaceae, e **Haemodoraceae**, esta última representada por apenas dois gêneros, cada um com uma espécie. As **Commelinaceae** (Figura 10.22) são compostas por 40 gêneros e 650-730 espécies, com distribuição predominantemente tropical. No Brasil ocorrem 14 gêneros e 104 espécies. As Commelinaceae apresentam geralmente folhas tenras ou carnosas com bainha fechada e nós e entrenós bem diferenciados. Uma provável sinapomorfia das Commelinaceae é a existência de tricomas pequenos (visíveis apenas ao microscópio) com três células, que recobrem o caule e as folhas. A presença de células de mucilagem contendo ráfides também é bastante frequente. No Brasil, as Commelinaceae são encontradas geralmente em áreas sombreadas de florestas ou em suas bordas. As **Pontederiaceae** (Figura 10.23) possuem também possuem distribuição predominantemente pantropical. A delimitação dos gêneros não tem sido consenso entre os autores. Pellegrini et al. (2018) recentemente reconheceu apenas dois gêneros para a família: *Heteranthera* e *Pontederia*, ambos com ocorrência no Brasil, totalizando neste

país cerca de 22 espécies. As Pontederiaceae são plantas aquáticas emergentes ou flutuantes, que ocorrem em lagos, beiras de rios, brejos ou ambientes pantanosos. As folhas são muitas vezes diferenciadas em um pecíolo e uma lâmina e caracteristicamente a lâmina da folha mais nova de um ramo envolve a folha mais velha formada antes no ramo. As flores são vistosas, no padrão lilioide, geralmente azuis ou amarelas e com uma das pétalas (dorsal ou superior) com um colorido diferente – geralmente uma mancha na sua base, servindo como guia de néctar para os polinizadores – geralmente abelhas. Os grãos de pólen das Pontederiaceae são 2(3) sulcados, diferentes dos grãos monossulcados mais comuns nas Monocotiledôneas. No Brasil as Pontederiaceae ocorrem em todo o território, sendo bem representados no domínio do Pantanal.

Chave para as famílias de Commelinales do Brasil:

1. Plantas aquáticas ou paludosas, flutuantes ou emergentes, sem cormos, bulbos ou rizomasPontederiaceae
1. Plantas terrícolas, se de áreas paludosas não desenvolvendo cormos, bulbos ou rizomas 2
2. Ervas terrícolas ou de áreas úmidas próximas a igarapés na Amazônia, geralmente com cormos, bulbos ou rizomas; folhas alternas dísticas, ocasionalmente concentradas na base da planta Haemodoraceae
2. Ervas terrestres, lianas ou epífitas, terrícolas ou de áreas úmidas, não sem cormos, bulbos ou rizomas; folhas alternas espiraladas ou dísticas, ocorrendo ao longo dos ramos Commelinaceae

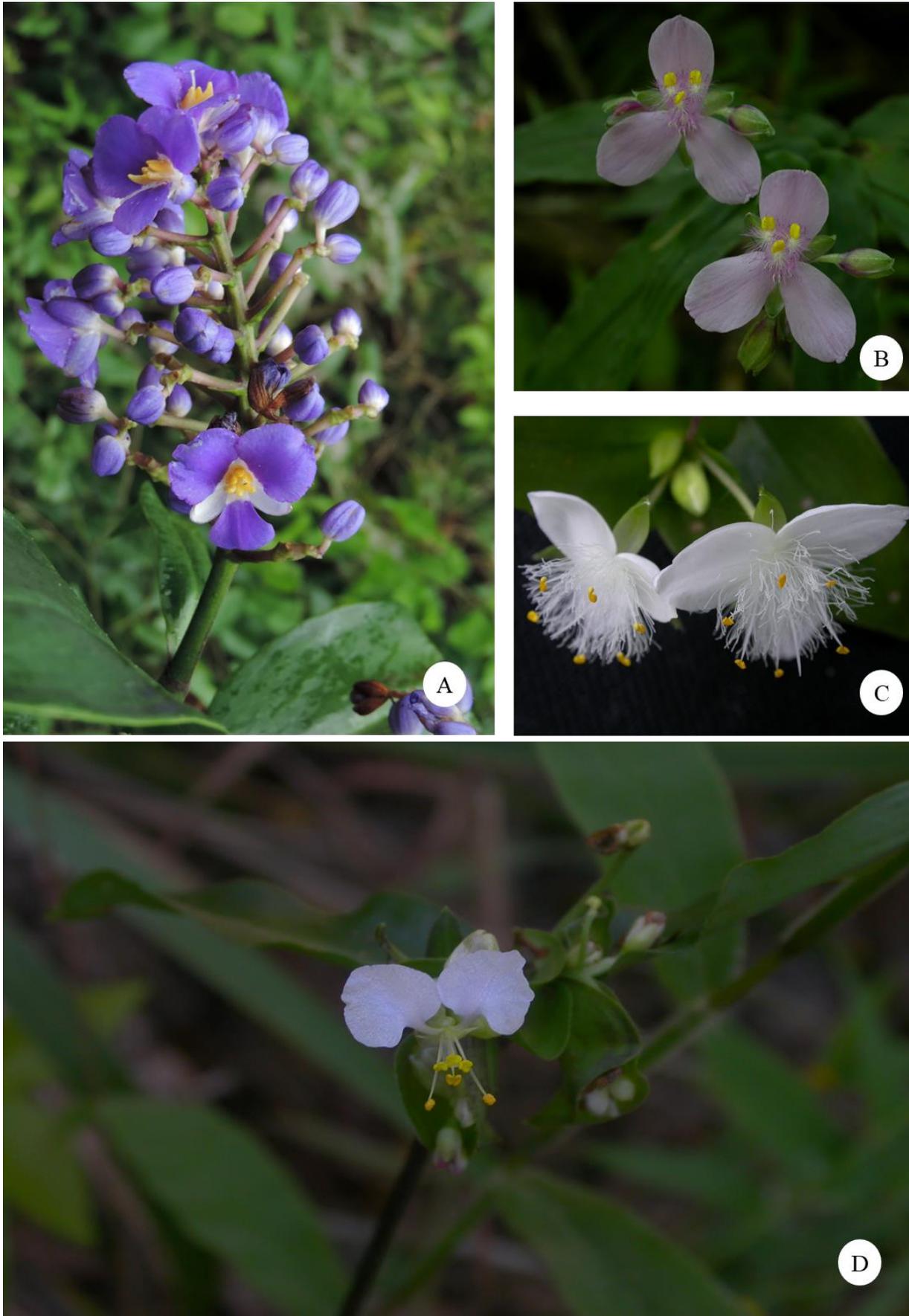


Figura 10.140. Commelinales. Commelinaceae. A. *Dychorisandra thyrsiflora*. B.. *Tradescantia* sp. C. *Tradescantia* sp. D. *Commelina*.

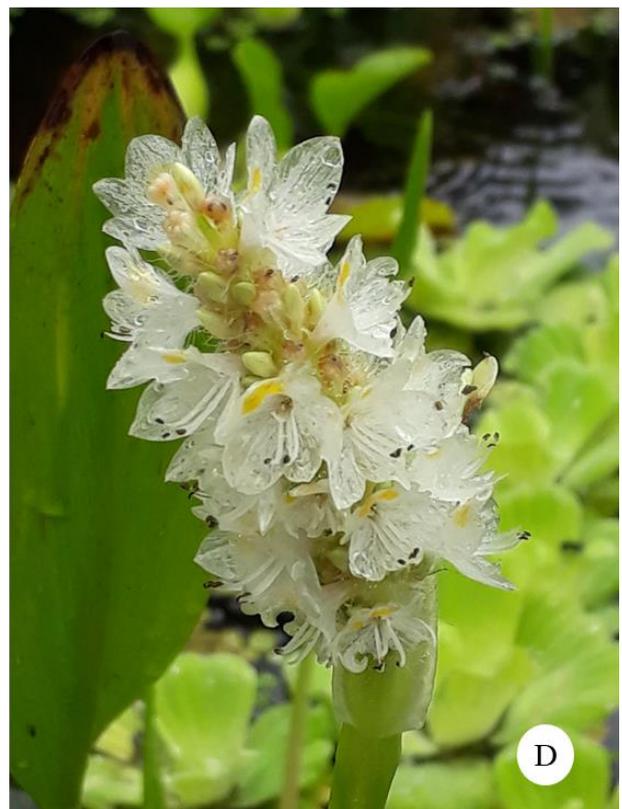
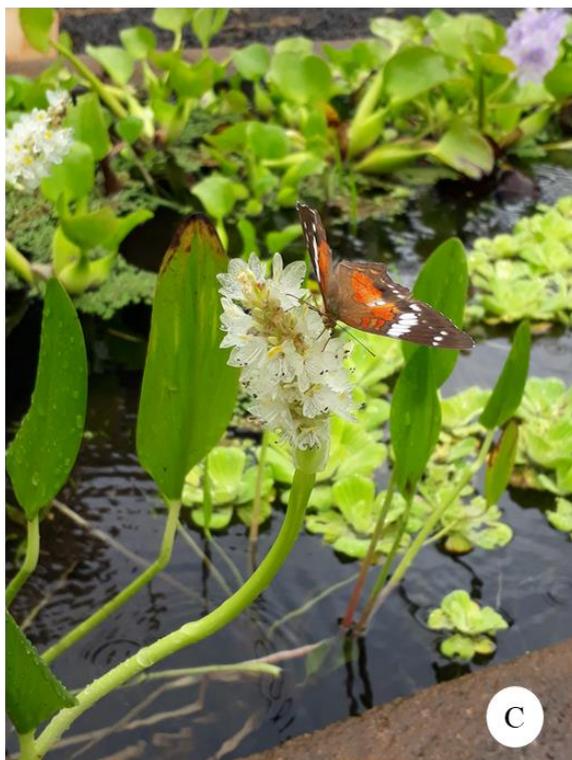


Figura 10.141. Commelinales. Pontederiaceae. A. *Pontederia azurea* (aguapé), notar os pecíolos inflados. D. Detalhe da flor. C. *Pontederia parvilifera*. D. detalhe da inflorescência

ZINGIBERALES

As Zingiberales (Figuras 10.24, 10.25) são formadas por oito famílias, 92 gêneros e 2185 espécies, presentes em áreas tropicais de todo o mundo. As Zingiberaceae e as Marantaceae são as maiores famílias, com cerca de 87 dos gêneros reconhecidos. Vários dos representantes da ordem são bastante conhecidos, como a banana, o gengibre, as helicônias e as marantas. O grupo é talvez a ordem de mais fácil reconhecimento entre as Monocotiledôneas, pois conta com algumas características morfológicas pouco comuns em outros grupos, que correspondem ou não a sinapomorfias. Várias Zingiberales são ervas robustas, às vezes formando um pseudocaule, como as bananeiras. As folhas são geralmente amplas, sendo caracteristicamente brilhantes, com pecíolo e uma bainha evidente, o que caracteriza uma folha completa. Em vários grupos, as flores são vistosas e reunidas em inflorescências grandes com brácteas também vistosas. Uma transformação de parte dos estames em estaminódios petaloides é uma característica de destaque em algumas famílias. Vários dos representantes da ordem são rizomatosos e alguns rizomas são utilizados como alimentos, como o gengibre e a cúrcuma.

Entre as sinapomorfias da ordem podem ser destacadas: a) as folhas com nervação peniparalelinérvea – com uma nervura central proeminente de onde partem as nervuras secundárias paralelas entre si, uma derivação da nervação paralelódrôma mais comum entre as Monocotiledôneas; b) a abertura das folhas supervoluta – no seu desenvolvimento as folhas são enroladas, com os lados esquerdo e direito da lâmina se sobrepondo completamente entres si; c) folhas e ramos aéreos com câmaras de ar, o que é bastante evidente no pseudocaule das bananeiras; d) brácteas grandes e vistosas nas inflorescências e) flores zigomorfas com ovário ínfero; f) grãos de pólen inaperturados com exina delgada.

A filogenia das Zingiberales (Kress et al. 2001) mostra a presença de dois “grupos” em Zingiberales: um grado musoideo, “das bananas”, que abarca as plantas com o hábito mais semelhante às Musaceae (família das bananeiras) e brácteas maiores e mais vistosas (como nas Strelitziaceae e as Heliconiaceae) e o grupo dos “gengibres”, um clado com as plantas semelhantes às Zingiberaceae, com a redução das brácteas e a redução do número de estames para apenas um fértil e a transformação dos demais em

estaminódios petaloides. Esta redução é ainda mais extrema no clado Cannaceae+Marantaceae, com apenas uma teca fértil, com a outra metade também petaloide, o que confere uma assimetria à flor como um todo.

Em Zingiberales, a polinização por animais é comum, especialmente por aves (ver Cronk & Ojeda 2008). Na Região Neotropical, a diversificação de beija-flores parece ter ocorrido em períodos próximos ao do aparecimento das Heliconiaceae, polinizadas por estes animais (Iles et al. 2016), há cerca de 20-30 milhões de anos (ver estimativas em McGuire et al. 2007, 2014 e Tripp & McDade 2013). Abelhas euglossíneas são também importantes polinizadores na ordem (ver Zucchi et al. 1969).

No Brasil ocorre a maioria das famílias da ordem. **Costaceae** (6 gêneros, 110-143 espécies, pantropical), com os gêneros *Chamaecostus*, *Dimerocostus* e *Costus*, com 24 espécies, ocorrem em áreas florestadas, tanto de terra firme como em áreas paludícolas, com folhas com disposição alterna espiralada e flores terminais reunidas em inflorescências espiciformes com brácteas vistosas róseas ou esbranquiçadas e flores vistosas. **Strelitziaceae** (3 gêneros, 7 espécies, América do Sul, Sul da África e Madagascar), com uma espécie nativa, a sororoca, *Phenakospermum guyannense*, planta arborescente, que pode chegar a dez metros de altura ou mais, com folhas amplas parecidas com bananeiras. Nesta família há também espécies cultivadas como ornamentais, como a árvore-do-viajante (*Ravenala madagascariensis*), cultivada pelas grandes folhas em arranjo dístico muito característico e as ave-do-paraíso (*Strelitzia* spp.), com as inflorescências vistosas com brácteas cimbfiformes e flores semelhantes a aves com penachos. As **Musaceae** são constituídas por dois gêneros: *Ensete* e *Musa*, com 41-91 espécies, presentes em áreas tropicais (algumas em áreas temperadas) da África, Himalaia até o sudeste asiático e norte da Austrália, ausentes na Região Neotropical. No Brasil e no mundo, a Musaceae mais cultivada é a bananeira, *Musa x paradisiaca* L. um híbrido com muitas variedades que produz a banana, produto de grande valor econômico como alimento, cultivada tanto em larga escala quanto em sítios, chácaras e quintais. A reprodução das variedades de bananeiras é assexuada, feita por divisão dos rizomas e os frutos, partenocárpicos, são formados sem a necessidade de polinização. As Heliconiaceae incluem um único gênero, *Heliconia*, com cerca de 200 espécies, a maioria na região Neotropical, com algumas espécies em ilhas do Pacífico. No Brasil são encontradas 25 espécies, principalmente na borda ou na sombra de áreas florestadas. As espécies de **Heliconiaceae** são, à primeira vista, muito parecidas com as Musaceae e em sistemas de classificação muito antigos estiveram associadas a ela.

Diferem, entretanto, pela disposição dística das folhas (espiralada em Musaceae) e pela estrutura da flor. As *Heliconia* são chamadas popularmente de caetés ou helicônias, com diversas espécies cultivadas. Iles et al. (2016) apresentam uma filogenia quase completa do gênero (e por consequência da família), correlacionando algumas características das inflorescências e flores com os polinizadores, sugerindo uma irradiação associada aos beija-flores. As **Cannaceae** são também uma família com um único gênero, *Canna*, restrito à Região Neotropical. No Brasil, são quatro espécies nativas, principalmente, em áreas florestadas. As sementes são duras e esféricas, e podem reter a sua viabilidade por até 600 anos (ver referências em Grootjen & Bouman 1988). As espécies de Cannaceae são popularmente chamadas de biri ou bananeirinha-de-jardim e algumas espécies são cultivadas como ornamentais. As flores em Cannaceae, bem como do seu grupo-irmão Marantaceae, possuem a particularidade de ter parte de seu andorceu transformado em estaminódios petaloides, que são mais chamativos que as próprias pétalas. No caso destas duas famílias, o único estame fértil possui apenas uma das tecas férteis a outra metade petaloide, assim como o estilete. As **Marantaceae** são representadas por 31 gêneros e 550 espécies, em áreas tropicais da África, Ásia e Américas, onde ocorre o maior número de gêneros (14). No Brasil são 13 gêneros e 213 espécies, 95 destas pertencentes ao gênero *Goepertia*. As folhas em Marantaceae seguem o padrão das outras Zingiberales, com a nervação peniparalelinérvea, pecíolo e bainha, mas diferentemente das demais famílias, apresentam um pulvino bem diferenciado no ápice do pecíolo. As folhas são variegadas em muitas espécies, o que também é incomum entre as demais Zingiberales. Muitas espécies de Marantaceae são cultivadas por conta das folhas variegadas. Espécies da família são também usadas como fonte de fibra ou como alimento. A araruta, *Maranta arundinacea* é cultivada devido ao rizoma, cujo polvilho é usado na fabricação de biscoitos. Espécies nativas de Marantaceae ocorrem em todo o Brasil, podendo representar o elemento herbáceo dominante em áreas de mata, principalmente em solo muito úmido e sombreado como em pequenos rios e corredeiras. As Zingiberaceae são a maior família da Zingiberales, com 56 gêneros e 1075-1370 espécies, sendo um grupo pantropical, mais diverso no sudeste da Ásia. A família é dividida em cinco subfamílias e apenas espécies da subfamília Alpinioideae ocorrem na Região Neotropical e no Brasil, todas do gênero *Renealmia*, com 21 espécies nativas. As **Zingiberaceae**, assim como as Costaceae, apresentam estaminódios petaloides, havendo nestes casos apenas um estame fértil, com ambas as tecas férteis (diferentemente de Cannaceae e Marantaceae, em que uma das

tecas é petaloide). As Zingiberaceae mais cultivadas são o gengibre (*Zingiber officinale*), com rizomas utilizados na culinária, especialmente em pratos de origem oriental e o açafrão-da-terra ou cúrcuma (*Curcuma longa*), cujos rizomas secos são pulverizados e utilizados no *curry*, tempero característico de pratos indianos. Outras espécies são utilizadas como ornamentais.

Chave para as famílias de Zingiberales do Brasil (nativas e cultivadas):

1. Androceu com 5 ou 6 estames férteis2
1. Androceu com 1 estame fértil, podendo uma das tecas ser petaloide.4
2. Folhas alternas espiraladas; duas das pétalas unidas às sépalasMusaceae
2. Folhas alternas dísticas; duas das sépalas unidas às pétalas3
3. Lóculos do ovário com um óvuloHeliconiaceae
3. Lóculos do ovário com muitos óvulosStrelitziaceae
4. Estame fértil com ambas as tecas férteis5
4. Estame fértil com uma das tecas fértil e a outra petaloide6
5. Folhas alternas dísticas.Zingiberaceae
5. Folhas alternas espiraladas.Costaceae
6. Lóculos do ovário com um óvuloMarantaceae
6. Lóculos do ovário com muitos óvulos.Cannaceae



Figura 10.142. Zingiberales. Marantaceae. A. *Canna indica* (biri). B. *Cana* sp., detalhe do estame petaloide com apenas uma teca fértil. Costaceae. C. *Costus* sp. Heliconiaceae. *Heliconia velloziana*.



Figura 10.143. Zingiberales. Musaceae. A. *Musa x paradisiaca* (bananeira), detalhe da inflorescência. Streliztiaceae. B. *Strelitzia reginae* (ave do paraíso). C. *Ravenala madagascariensis* (árvore-do-viajante). Zingiberaceae. D. *Hedychium coronarium* (lírio-do-brejo), nota flores com apenas um estame fértil.

POALES

A ordem Poales é formada por 15 famílias, 997 gêneros e 18875 espécies. A família Poaceae (ou Gramineae) é a maior da ordem, com 707 gêneros mais de 11000 espécies. A maioria das Poales são herbáceas, relativamente poucas com caules subterrâneos, como rizomas ou bulbos. A epiderme das Poales geralmente possui incrustações de sílica, uma adaptação contra a herbivoria. Ráfides, entretanto, estão ausentes. Uma sinapomorfia de Poales é a existência de uma duplicação de todo o genoma nuclear. Vários grupos de Poales ocorrem em áreas que são úmidas ou alagadas como brejos, matas paludícolas e bordas de riachos. Estes grupos incluem as Typhaceae, Rapateaceae, Mayacaceae, Thurniaceae e várias espécies das famílias Xyridaceae, Poaceae, Cyperaceae e Juncaceae.

Apesar de ocorrerem plantas com estruturas reprodutivas vistosas (flores e/ou brácteas) em Poales, como as Bromeliaceae, Mayacaceae, Rapateaceae e Xyridaceae, existem muitas linhagens na ordem (e.g. Poaceae, Typhaceae, Cyperaceae, Juncaceae) onde ocorreu uma redução das estruturas florais e uma especialização na polinização por vento (anemofilia). Nestes casos, as flores são pequenas e não vistosas, monoclamídeas ou aclamídeas e sem nectários, com grande quantidade de pólen sendo produzido e as inflorescências são congestas. Esta especialização na polinização pelo vento parece ter sido facilitada pela origem e evolução de grupos da ordem em ambientes abertos. Além disso, a distribuição das plantas majoritariamente polinizadas por vento na filogenia da ordem indica que as especializações podem ter ocorrido mais de uma vez na história evolutiva do grupo. Por outro lado, apesar das flores da família Eriocaulaceae serem pequenas e inconspícuas, como as flores anemófilas acima, a polinização parece ser realizada por insetos, ocorrendo inclusive a produção de néctar. Em Cyperaceae, apesar da maioria das espécies ser anemófila, há em alguns gêneros transição para a polinização por insetos (Wragg & Johnson 2011; Costa et al. 2017; Buddenhagen et al. 2017). Para o estudo da evolução repetida de polinização por vento em Poales, ver Givnish et al. (2010).

Typhaceae (Figura 10.26) é uma família com distribuição cosmopolita, principalmente de ambientes úmidos com dois gêneros: *Sparganium*, tratada como uma família à parte, Sparganiaceae, na versão anterior de APG (APG III 2009), e *Typha*, com três espécies, com ocorrência no Brasil, onde são conhecidas como taboa, cujas folhas fibrosas são utilizadas em cestaria e artesanato. Suas inflorescências eretas, em

espiga, portam muitas flores pequenas, unissexuadas, aclamídeas ou monoclamídeas, polinizadas pelo vento. Os frutos também são dispersos pelo vento, com um cálice persistente e que auxilia na dispersão. **Mayacaceae** (um gênero, 4-10 espécies, áreas tropicais americanas, uma espécie na África, Figura 10.26) ocorre no Brasil com quatro espécies, sendo pequenas ervas submersas com o hábito parecido com musgos e flores trímeras vistosas, diclamídeas, heteroclamídeas. **Thurniaceae** (2 gêneros, 4 espécies, sul da África e América do Sul) é representada no Brasil por duas espécies de *Thurnia* no Domínio Amazônico, em florestas de igapó e de várzea. **Juncaceae** (4 gêneros, 430 espécies, cosmopolita, Figura 10.26), ocorre no Brasil com os gêneros *Juncus* e *Luzula*, com 22 espécies (21 de *Juncus*), sendo ervas perenes e rizomatosas, semelhantes às Cyperaceae mas diferem pelas flores geralmente com perianto trímero com seis elementos escariosos e não reunidas em espiguetas e pelo fruto cápsula (aquênio em Cyperaceae). No Brasil, as Juncaceae ocorrem preferencialmente em áreas de campos de altitude ou na vegetação sobre afloramentos rochosos, em áreas alagáveis ou úmidas.



Figura 10. 144. Poales. Mayaccaceae. A. *Mayacca* sp.. Thyphaceae. B. *Typha domingensis* (taboa) . Juncaceae. C. *Juncus* sp. . Todas as plantas de áreas brejosas.

Bromeliaceae (Figuras 10.27, 10.28) é formada por 69 gêneros e 3403 espécies, quase todas Neotropicais. Apenas uma espécie, *Pitcarnia feliciana* ocorre no oeste da África (Golfo da Guiné). No Brasil são registrados 46 gêneros e 1340 espécies. São plantas epífitas, terrícolas ou rupícolas, que geralmente apresentam um caule curto e folhas em roseta, com margem lisa ou serrado-espinhosa. As inflorescências geralmente possuem brácteas vistosas, as flores são vistosas, heteroclamídeas. As espécies da família são mais comuns em áreas úmidas e são bastante diversificadas na Mata Atlântica, onde representam uma das principais famílias de epífitas. A disposição em roseta das folhas, densamente arranjadas, permite a formação de um tanque que pode acumular água e detritos, depois absorvidos por escamas peltadas que cobrem a epiderme das folhas. Este mecanismo de absorção pelas folhas é importante por conta do ambiente onde estas plantas normalmente ocorrem, em troncos de árvores ou rochas com escassez de água e nutrientes. Em função destas especializações, as raízes muitas vezes têm apenas a função de fixação no substrato. Os tanques de águas das bromélias são também importantes locais de procriação e abrigo para anfíbios e larvas de insetos. Em um grupo de bromélias, chamadas de “bromélias atmosféricas”, do gênero *Tillandsia*, as folhas não são tão estreitamente arranjadas e geralmente não formam um tanque, conseguindo absorver água e nutrientes diretamente do ar por meio das escamas peltadas, estas em grande densidade e que deixam as flores prateadas ou esbranquiçadas. Plantas deste grupo podem habitar desde troncos, rochas e até cercas ou fios elétricos. Pertence a este grupo a barba-de-velho, *Tillandsia usneoides*, presente em várias formações vegetais, com ramos longos, esbranquiçados e pendentes. As Bromeliaceae possuem grande potencial ornamental, principalmente espécies dos gêneros *Aechmea*, *Alcantarea*, *Billbergia*, *Guzmania*, *Vriesea*, e são chamadas de bromélias, caraguatás ou gravatás e, apesar de várias já terem cultivo comercial, muitas ainda são extraídas da natureza. Aparte o uso ornamental, a espécie do ponto de vista econômico mais importante é o abacaxi, *Ananas comosus*, nativo da América Tropical, mas hoje cultivado em várias partes do mundo.

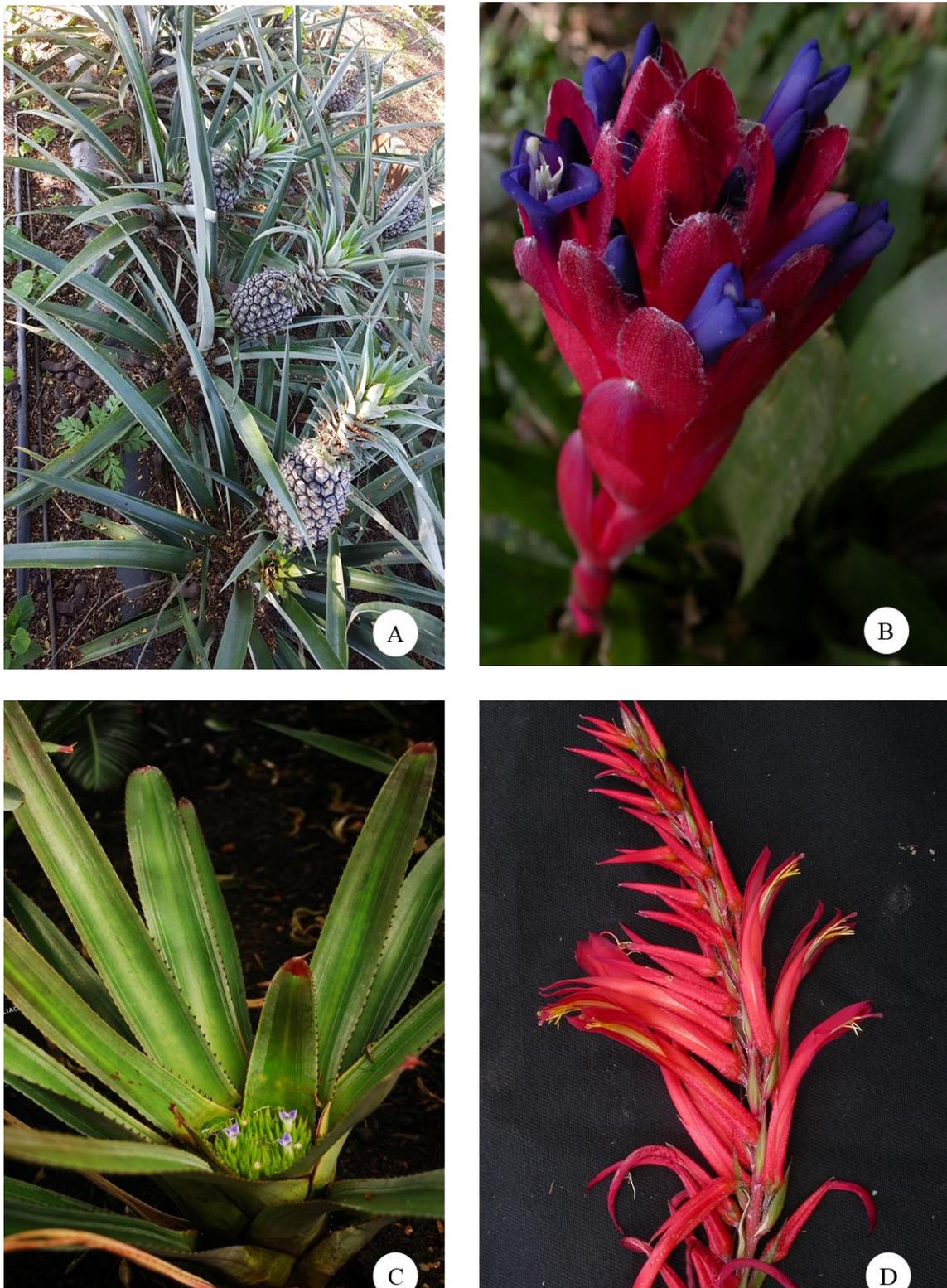


Figura 10.145. Poales. Bromeliaceae. A. *Ananas comosus* (abacaxi), infrutescências. B. Bromeliaceae sp. C. Bromeliaceae sp., notar folhas formando copo com inflorescência na região central. D. Bromeliaceae sp. Inflorescência.



Figura 10. 146. Poales. Bromeliaceae. A. Bromeliaceae sp. B. *Bilbergia* sp; C. *Tillandsia* sp. D. *Tillandsia* sp.

Eriocaulaceae (Figura 10.29) inclui de 8 a 13 gêneros e 1160 espécies distribuídas nos trópicos e subtropicais de todo o mundo e em algumas áreas temperadas, sendo especialmente diversa nas Guianas e no Sudeste do Brasil. Nesse país ocorrem oito gêneros e 633 espécies, mais comuns em áreas de campos rupestres, sendo, junto com as Velloziaceae, espécies indicadoras deste tipo de vegetação. As Eriocaulaceae são também bem representadas em áreas alagáveis ou úmidas, como em áreas de restinga. São prontamente reconhecidas por geralmente terem folhas paralelódromas em rosetas, inflorescências com escapos longos e flores muito pequenas, esbranquiçadas com corola pequena e escariosa, agregadas em capítulos densos (às vezes com centenas de flores), que podem ser solitários ou dispostos em conjuntos umbeliformes. As espécies dessa família são conhecidas como “semprevivas”, pois suas inflorescências, depois de secas, apresentam grande durabilidade e são comercializadas em arranjos florais e artesanato. Em razão disso, populações naturais de algumas espécies mais procuradas tem apresentado um declínio preocupante. Neste sentido, outra espécie é o capim-dourado, *Syngonathus nitens*, cujas folhas são utilizadas em artesanato, com grande aceitação no mercado.

Rapateaceae (Figura 10.29) inclui 16 gêneros e 94 espécies, presentes na faixa tropical da América do Sul, especialmente no Planalto das Guianas, com apenas uma espécie no oeste da África. No Brasil são registrados nove gêneros e 41 espécies, a maioria presente na região amazônica. As Rapateaceae são ervas com folhas dísticas ou em roseta, frequentemente com a base assimétrica, com mucilagem frequentemente acumulada entre as inflorescências, as quais são escaposas, com flores dispostas em arranjos capituliformes. As flores possuem perianto diferenciado em cálice e corola, com seis estames e as anteras geralmente são poricidas. As plantas da família habitam ambientes alagáveis nas regiões mais quentes do Brasil.

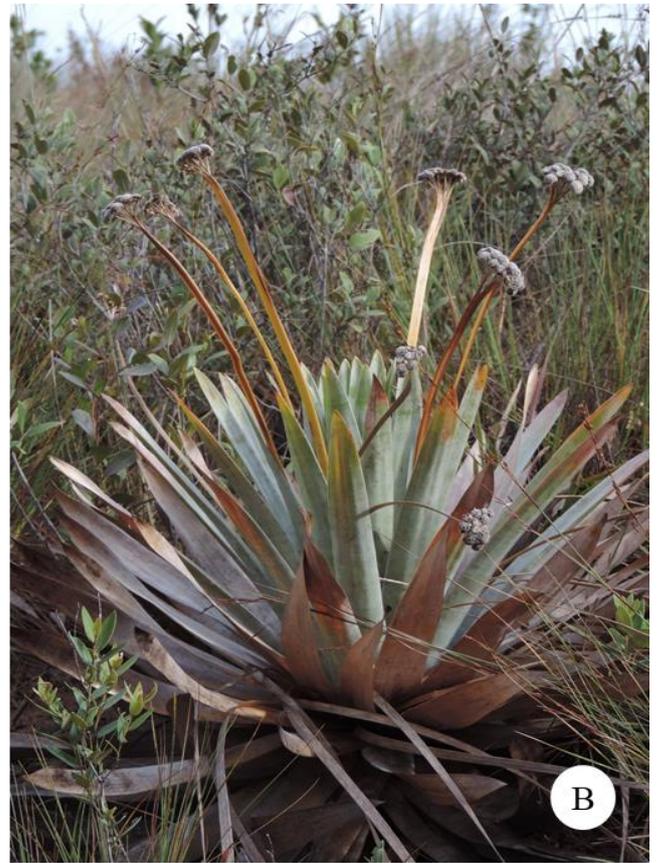


Figura 10.147. Poales. Rapateaceae. A. *Rapatea* sp. Eriocaulaceae. B. Eriocaulaceae sp. C. Eriocaulaceae sp. D. Eriocaulaceae sp.

Cyperaceae (Figura 10.30) é constituída por 98 gêneros e 5695 espécies, com distribuição cosmopolita. No Brasil ocorrem 32 gêneros e 667 espécies, presentes em todo o território. As Cyperaceae podem ter sido originadas na América do Sul, no Cretáceo tardio, com dispersão posterior no Hemisfério Norte pela Antártida (Spalink et al. 2016). As espécies da família são geralmente ervas, algumas robustas, com o caule sólido, triangular, com folhas paralelódromas com bainha fechada. O perianto é geralmente ausente – escarioso e de difícil visualização quando presente - as flores são muito reduzidas, organizadas em espiguetas, estas reunidas muitas vezes em glomérulos ou panículas. A maioria das Cyperaceae é encontrada em áreas abertas e ensolaradas, mais frequentemente em ambientes alagáveis. Em vários grupos de Cyperaceae ocorrem brácteas lineares, às vezes esbranquiçadas, na base de inflorescências glomeruliformes. A coloração das brácteas pode estar relacionada à atração de insetos para polinização, apesar das Cyperaceae serem normalmente polinizadas pelo vento. Wragg & Johnson (2011) e Costa et al. (2017) estudaram espécies de *Eleocharis* e *Rhynchospora*, nas quais as brácteas da base das inflorescências e/ou as anteras podem ser esbranquiçadas ou amarelas, refletindo os raios UV e com produção de odor, indicadores de polinização por insetos. Embora seja uma família muito diversa em número de espécies, são poucas as que apresentam uso econômico direto. Algumas Cyperaceae são utilizadas como ornamentais, como a sombrinha-chinesa - *Cyperus alternifolius* e o papiro - *C. papyrus*, os dois usados muitas vezes em jardins com pequenos lagos ou cursos d'água. O papiro também é utilizado para fabricação de papel desde a antiguidade, tendo grande importância no registro dos primeiros fatos históricos. A priporia, *C. articulatus*, nativa da Amazônia, é utilizada para produzir perfumes. Muitas espécies se comportam como invasora de culturas, genericamente chamadas de tiriricas e são agressivas e de difícil erradicação, por conta de bulbilhos e rizomas que permanecem no solo por muito tempo e possuem grande capacidade de propagação, além de serem bastante resistentes a herbicidas.



Figura 10.148. Poales. Cyperaceae. A. *Cyperus* sp. B. *Cyperus* sp. C. *Cyperus* sp. D. *Cyperus* sp.

As **Poaceae** (ou Gramineae, chamadas popularmente de gramíneas, Figuras 10.31, 10.32) são formadas por 707 gêneros e 11337 espécies, ocorrendo em todo o mundo. No Brasil ocorrem 226 gêneros e 1483 espécies, presentes em todo o território nacional. As gramíneas são plantas herbáceas, com caule cilíndrico ou achatado, folhas sésseis (sem pecíolo), paralelódromas, alternas dísticas, com bainhas abertas. No lado interno entre a bainha e a base da lâmina foliar há uma estrutura chamada lígula, que pode ter diversos formatos, fimbriada, triangular ou apenas cerdosa. As gramíneas podem ser confundidas com as Cyperaceae, mas podem ser diferenciadas com base nestas últimas características e também pela estrutura da espiguetas (Figura 10.31). As flores são pequenas, pouco vistosas, aclamídeas e unissexuadas, cada flor protegida por um par de brácteas (pálea e lema) e reunidas em espiguetas, as quais, por sua vez, estão dispostas em inflorescências com diferentes arquiteturas. As flores possuem estames com anteras versáteis, com filetes finos e flexíveis que oscilam ao vento, facilitando a dispersão dos grãos-de-pólen (com exina lisa) pelo vento. Os estigmas são grandes e plumosos, aumentando a área de captação do grãos de pólen trazido pelo vento, o principal agente polinizador na família. Apesar disso, algumas gramíneas que habitam florestas, especialmente na tribo Olyreae (como as *Olyra*, subfamília Bambusoideae) são polinizadas também por insetos (Soderstrom & Calderón 1971), que coletam o pólen e então desencadeiam a liberação do resto dos grãos para a polinização pelo vento (Ruiz-Sanchez et al. 2016). As gramíneas são, do ponto de vista econômico, indubitavelmente a família mais importante para a espécie humana. Espécies desta família são cultivados por conta dos cereais, que é o nome comum dos frutos do tipo cariopse da família, ricos em amido e que são a fonte principal de carboidratos da alimentação de vários povos do mundo, incluindo o milho (*Zea mays*), o arroz (*Oryza sativa*), o trigo (*Triticum aestivum*), o sorgo (*Sorghum bicolor*), centeio (*Secale cereale*), cevada (*Hordeum vulgare*) e outros. O caule da cana-de-açúcar, *Saccharum officinarum*, é a matéria-prima para a produção do açúcar e para a fabricação do bebidas alcoólicas como a cachaça e o rum, além do etanol, utilizado como combustível. Algumas Poaceae podem ser utilizadas como aromáticas ou medicinais, como o capim-limão (*Cymbopogon citratus*), e repelentes de insetos, como *Cymbopogon martini*. Outras são usadas como ornamentais, como os bambus e taquaras, além do capim-dos-pampas (*Cortaderia selloana*) usado em maciços isolados, geralmente no meio de

gramados. Espécies de gramíneas também são importantes na fixação do solo evitando erosão. Muitas espécies de Poaceae são utilizadas como forrageiras para alimentação de animais, ou em gramados, como a grama-batatais (*Paspalum notatum*), a grama-azul (*Poa pratensis*), a grama-esmeralda (*Zoysia tenuifolia*) entre outras. As braquiárias (hoje posicionadas no gênero *Urochloa*), e o capim-elefante ou o capim-napier (*Pennisetum purpureum*) e o capim-colonião (*Panicum maximum*) são importantes forrageiras, que juntas com outras espécies da família podem se comportar também como invasoras de culturas ou espécies ruderais.

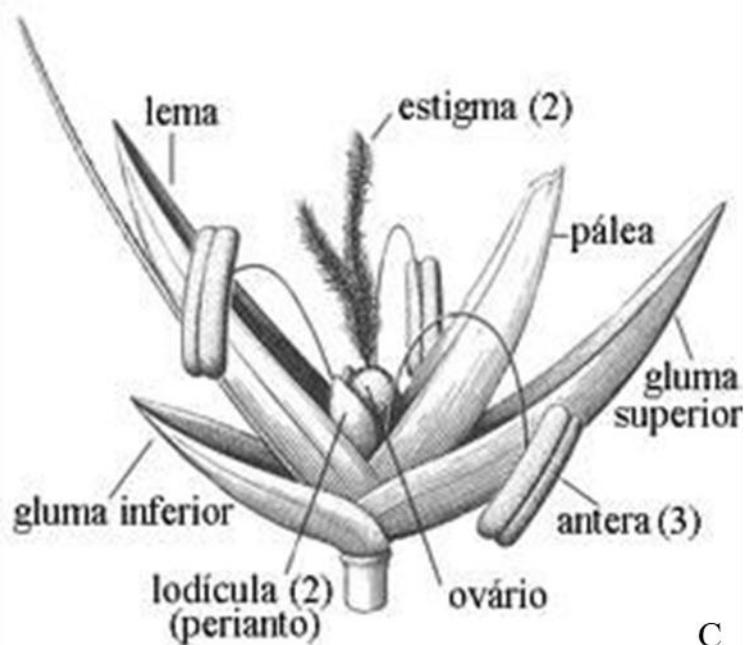
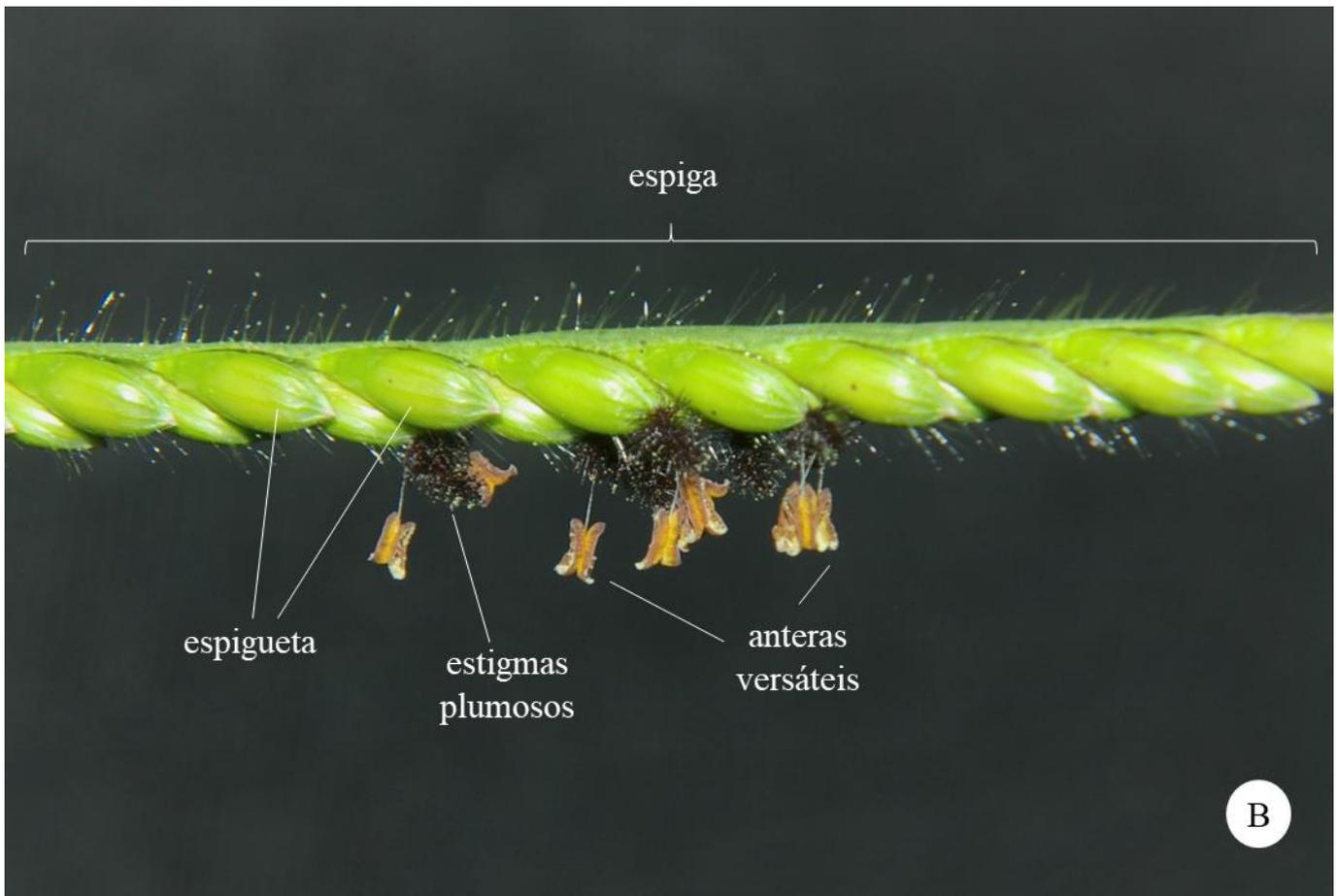


Figura 10.149. Poales. Poaceae. Aspectos das estruturas reprodutivas. A. *Paspalum* sp., uma das espigas destacada com seta. B. Detalhe da espiga, mostrando as espiguetas, com flores internas com anteras versáteis (que balançam com o vento, liberando o pólen na polinização pelo vento) e os estigmas plumosos. C. Esquema de uma espigueta, mostrando as várias brácteas protetoras e a flor interna (neste caso é uma espigueta uniflora (figura C será substituída por original).



Figura 10. 150 Poales. Poaceae. Aspectos das estruturas reprodutivas. A. Poaceae sp1, B. Poaceae sp2, Poaceae sp3, notar os estigmas plumosos. D. *Paspalum* sp.

As **Xyridaceae** (Figura 10.23) são plantas herbáceas com folhas geralmente dísticas e flores dispostas em espigas densas e ovaladas no ápice de um escapo cilíndrico ou achatado. As flores possuem corolas efêmeras, geralmente amareladas, mas também azuis arroxeadas ou alvas, com 3 estames, às vezes também com 3 estaminódios. No Brasil, a grande maioria pertence ao gênero *Xyris*, com 178 espécies, em todo o território nacional e em vários tipos de vegetação. Juntamente com o gênero *Abolboda* (com 10 espécies no Brasil) ocorre em áreas abertas e alagáveis, sendo mais diversas em áreas de campos rupestres da Bahia e Minas Gerais. Alguns estudos filogenéticos têm mostrado que as Xyridaceae podem não corresponder a um grupo monofilético, por conta da posição de *Abolboda* (Givnish et al. 2010), entretanto com amostragem limitada. *Abolboda* é distinta das demais Xyridaceae pela presença de poucas flores nas inflorescências, estas com cálice com dois ou três elementos (versus três nos outros gêneros) e estaminódios filiformes. Ver Campbell (2004) para uma análise filogenética detalhada.

Chave para as famílias de Poales do Brasil:

1. Flores não vistosas, flores aclamídeas, monoclamídeas ou diclamídeas homoclamídeas. 2
 1. Flores vistosas, diclamídeas heteroclamídeas. 7
 2. Flores reunidas em espiguetas, geralmente aclamídeas 3
 2. Flores não reunidas em espiguetas, monoclamídeas ou diclamídeas 4
 3. Caule cilíndrico ou achatado; folhas alternas dísticas, com bainha aberta e lígula; fruto do tipo cariopse Poaceae (Gramineae)
 3. Caule anguloso; folhas alternas espiraladas, com bainha fechada, sem lígula; fruto do tipo aquênio Cyperaceae
 4. Flores dispostas em capítulos Eriocaulaceae
 4. Flores dispostas em glomérulos, espigas ou cimeiras 5
 5. Flores dispostas em espigas longas, com nítida diferenciação entre região com flores masculinas e femininas. Typhaceae
 5. Flores geralmente bissexuadas, dispostas em glomérulos ou cimeiras uniformes. . . . 6
 6. Ervas robustas; escapo da inflorescência anguloso. Thurniaceae

6. Ervas esguias; escapo da inflorescência cilíndrico ou achatado. Juncaceae
7. Plantas com folhas filiformes, com aspecto geral muito semelhante a um musgo.
 Mayacaceae
7. Plantas com folhas geralmente não filiformes, com aspecto geral muito distinto de um musgo. 8
8. Estames 3, às vezes também com 3 estaminódios. Xyridaceae
8. Estames férteis 6. 9
9. Folhas alternas dísticas; estames com anteras porcidas. Rapateaceae
9. Folhas alternas espiraladas em geral; estames com anteras rimosas. . . . Bromeliaceae



Figura 10.151. Poales. Xyridaceae. A. *Xyris* sp1, B. *Xyris* sp2, detalhe da inflorescência

Referências:

- APG II (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.
- APG III (Angiosperm Phylogeny Group). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- APG IV (Angiosperm Phylogeny Group). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Asmussen, C.B.; Dransfield, J.; Deickmann, V.; Barfod, A.S.; Pintaud, J.-C. & Baker, W.J. 2006. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): Evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 15-38.
- Behnke, H.-D. 1972. Sieve tube plastids in relation to angiosperm systematics - an attempt towards a classification by ultrastructural analysis. *The Botanical Review* 38: 155-197.
- Benzing, D. H.; Friedman, W. E.; Peterson, G. & Renfrow, A. 1983. Shootlessness, velamentous roots, and the pre-eminence of Orchidaceae in the epiphytic biotope. *American Journal of Botany* 70: 121-133.
- Birch, T. 1757. The history of the Royal Society of London for improving of natural knowledge from its first rise, in which the most considerable of those papers communicated to the society, which have hitherto not been Published, are inserted as a supplement to the philosophical transactions Vol. 3. Londres: Millar. (A parte de John Ray, de 1674, está presente em “A discourse on the seeds of plants, pp. 162-169).
- Buddenhagen, C.E.; Thomas, W.W., & Mast, A.R. 2017. A first look at diversification of beaksedges (tribe Rhynchosporaeae: Cyperaceae) in habitat, pollination, and photosynthetic features. Pp. 113-126, in Campbell, L.M., Davis, J.I., Meerow, A. W., Naczi, R.F. C., Stevenson, D.M., & Thomas, W.W. (eds), *Diversity and*

- Phylogeny of the Monocotyledons. Contributions from Monocots V. New York Botanical Garden, Bronx, NY. (Memoirs of the New York Botanical Garden 118.)
- Burger, W. C. 1998. The question of cotyledon homology in angiosperms. *The Botanical Review* 64: 356-371.
- Carlquist, S. 2012. Monocot xylem revisited: New information, new paradigms. *The Botanical Review* 78: 87-150.
- Chase, M.W. 2004. Monocot relationship: an overview. *American Journal of Botany* 91(10): 1645-1655.
- Costa, A.C.G.; Thomas, W.W. & Machado, I.C. 2017. Comparative floral biology of *Rhynchospora ciliata* (Vahl) Kuhn and *R. puberula* (Vahl) Boeckeler (Cyperaceae): The role of white involucral bracts in attracting pollinating insects. *Plant Species Biology* 32: 403-411.
- Cronquist, A.J. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Doyle, J.A. 2013. Phylogenetic analysis and morphological innovations in land plants. In *Annual Review of Plant Biology* 45: 1-50 (Ambrose, B.A. & Purugganan, M. (eds). 2013. *The Evolution of Plant Form*. Wiley-Blackwell, Oxford).
- Givnish, T.J.; Ames, M.S.; McNeal, J.R.; McKain, M.R.; Steele, P.R.; dePamphilis, C.W.; Graham, S.W.; Pires, J.C.; Stevenson, D.W.; Zomlefer, W.B.; Briggs, B.G.; Duvall, M.R.; Moore, M.J.; Heaney, J.M.; Soltis, D.E. Soltis, P.S.; Thiele, K. & Leebens-Mack, J.H. 2010. Assembling the tree of the monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 584-616.
- Gottsberger, G. 2016. Generalist and specialist pollination in basal angiosperms (ANITA grade, basal monocots, magnoliids, Chloranthaceae and Ceratophyllaceae): What we know now. *Plant Systematics and Evolution* 131: 263-362.
- Grootjen, C. J. & Bouman, F. 1988. Seed structure in Cannaceae: Taxonomic and ecological implications. *Annals of Botany* 61: 363-371.
- Harley, M.M. 2006. A summary of fossil records for Arecaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 39-67.
- Hertweck, K.L.; Kinney, M.S.; Stuart, S. A.; Maurin, O.; Mathews, S.; Chase, M.W.; Gandolfo, M.A. & Pires, J. C. 2015. Phylogenetics, divergence times and

- diversification from three genomic partitions in monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 375-393.
- Iles, W.J.D.; Smith, S.Y.; Gandolfo, M.A., & Graham, S.W. 2015. Monocot fossils suitable for molecular dating analyses. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 346-374.
- Iles, W.J.D.; Sass, C.; Lagomarsino, L.; Benson-Martin, G.; Driscoll, H. & Specht, C.D. 2017. The phylogeny of *Heliconia* (Heliconiaceae) and the evolution of floral presentation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 117: 150-167.
- Kress, W.J.; Prince, L.M.; Hahn, W.J. & Zimmer, E.A. 2001. Unraveling the evolutionary radiation of the families of the Zingiberales using morphological and molecular evidence. *Systematic Biology* 50: 926-944.
- Leitch, I. J. & Leitch, A. R. 2013. Genome size diversity and evolution in land plants. Pp. 307-322, in Leitch, I. J., Greilhuber, J., Dolezel, J., & Wendel, J. F. (eds), *Plant Genome Diversity. Volume 2. Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes*. Springer, Vienna.
- Magallón, S.; Gómez-Acevedo, S.; Sánchez-Reyes, L.L. & Hernández-Hernández, T. 2015. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist* 207: 437-453.
- McGuire, J.A.; Witt, C.C.; Altshuler, D.L. & Remsen, J.V. 2007. Phylogenetic systematics and biogeography of hummingbirds: Bayesian and maximum likelihood analyses of partitioned data and selection of an appropriate partitioning strategy. *Systematic Biology* 56: 837–856.
- Meeuse, B.J.D., & Raskin, I. 1988. Sexual reproduction in the arum lily family, with emphasis on thermogenicity. *Sexual Plant Reproduction* 1: 3-15.
- Milet-Pinheiro, P.; Gonçalves, E.G.; Navarro, D. M. do A.F.; Nuñez-Avellaneda, L.A., & Maia, A.C.D. 2017. Floral scent chemistry and pollination in the Neotropical aroid genus *Xanthosoma* (Araceae). *Flora* 231: 1-10.
- Naumann, J.; Salomo, K.; Der, J. P.; Wafula, E. K.; Bolin, J. F.; Maass, E.; Frenzke, L.; Samain, M.-S.; Neinhuis, C.; dePamphilis, C. W. & Wanke, S. 2013. Single-copy nuclear genes place haustorial Hydnoraceae within Piperales and reveal a Cretaceous origin of multiple parasitic angiosperm lineages. *PLoS ONE* 8(11): e79204.

- Otálvaro, F.; Görls, H.; Hölscher, D.; Schmitt, B.; Echeverri, F.; Quiñones, W. & Schneider, B. 2002. Dimeric phenylphenalenones from *Musa acuminata* and various Haemodoraceae species. *Phytochemistry* 60: 61-66.
- Pan, A.D.; Jacobs, B.F.; Dransfield, J. & Baker, W.J. 2006. The fossil history of palms (Arecaceae) in Africa and new records from the Late Oligocene (28-27 Mya) of north-western Ethiopia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 69-81.
- Pellegrini, M.O.O.; Horn, C.N. & Almeida, R.E. 2018. Total evidence phylogeny of Pontederiaceae (Commelinales) sheds light on the necessity of its recircumscription and synopsis of *Pontederia* L. *Phytokeys* 108: 25-83.
- Ruiz-Sanchez, E.; Peredo, L.C.; Santacruz, J.B. & Ayala-Barajas, R. 2017. Bamboo flowers visited by insects: Do insects play a role in the pollination of bamboo flowers? *Plant Systematics and Evolution* 303: 51-59.
- Sannier, J.; Baker, W.J.; Anstett, M.-C. & Nadot, S. 2009. A comparative analysis of pollinator type and pollen ornamentation in the Araceae and the Arecaceae, two unrelated families of the monocots. *BMC Research Notes* 2:145.
- Savard, L.; Pi, P.; Strauss, S. H.; Chase, M. W.; Michaud & M. Bosquet, J. 1994. Chloroplast and nuclear gene sequences indicate late Pennsylvanian time for the last common ancestor of extant seed plants. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America* 91: 5163-5167.
- Schutten, J.; Dainty, J. & Davy, A.J. 2005. Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology* 93: 556-571.
- Soderstrom, T.R. & Calderón, C.E. 1971. Insect pollination in tropical rain forest grasses. *Biotropica* 3: 1-16.
- Soltis, D.E.; Soltis, P.S.; Endress, P.K. & Chase, M.W. 2005. *Phylogeny and evolution of angiosperms*. Sunderland, Sinauer.
- Spalink, D.; Drew, B.T.; Pace, M.C.; Zaborsky, J G.; Starr, J.R.; Cameron, K.M.; Givnish, T.J. & Sytsma, K. J. 2016. Biogeography of the cosmopolitan sedges (Cyperaceae) and the area-richness correlation in plants. *Journal of Biogeography* 43: 1893-1904.
- Stevenson, D.W.; Davis, J.I.; Freudenstein, J.V.; Hardy, C.R., Simmons; M. P. & Specht, C.D. 2000. A phylogenetic analysis of the monocotyledons based on morphological and molecular character sets, with comments on the placement of *Acorus* and Hydatellaceae. Pp. 17-32, in Wilson, K. L., & Morrison, D. A. (eds.), *Monocots: Systematics and Evolution*. CSIRO, Collingwood.

- Takhtajan, A. 1997. Diversity and Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, New York.
- Tank, D.C.; Eastman, J. M.; Pennell, M. W.; Soltis, P. S.; Soltis, D. E.; Hinchliff, C. E.; Brown, J. W.; Sessa, E. B. & Harmon, L. J. 2015. Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: Increased diversification rates often follow whole genome duplications. *New Phytologist* 207: 454-467.
- Tripp, E.A. & McDade, L.A. 2013 Time-calibrated phylogenies of hummingbirds and hummingbird-pollinated plants reject a hypothesis of diffuse co-evolution. *Aliso* 31: 89-103.
- Wragg, P.D. & Johnson, S.D. 2011. Transition from wind pollination to insect pollination in sedges: Experimental evidence and functional traits. *New Phytologist* 191: 1128-1140.
- Wu, Z.; Gui, S.; Quan, Z.; Pan, L.; Wang, S.; Ke, W.; Liang, D. & Ding, Y. 2014. A precise chloroplast genome of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) evaluated with Sanger, Illumina MiSeq, and PacBio RS II sequencing platforms: Insight into the plastid evolution of basal eudicots. *BMC Plant Biology* 14: 289.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 453-481.
- Zucchi, R.; Sakagami, S.F. & Camargo, J.M.F. 1969. Biological observations on a neotropical parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of the Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. *Journal of the Faculty of Science of Hokkaido University (VI, Zool.)* 17: 271-380.

ANGIOSPERMAS: CERATOPHYLLALES E EUDICOTILEDÔNEAS



Figura 11.152 Flor do Genipapo, *Genipa americana* (Rubiaceae), uma Eudicotiledônea representantes do grando clado das Pentapetales

Além das Monocotiledôneas, vistas no Capítulo anterior, o Clado MCE (ver Capítulo 8) é formado pelas Ceratophyllales e pelas Eudicotiledôneas, este considerada a linhagem mais diversificada atualmente das Angiospermas. Assim como nas Monocotiledôneas, no clado formado pelas Ceratophyllales e Eudicotiledôneas ocorre a presença constante de flores cíclicas, (em elementos em espiral, salvo rara exceções), e o gineceu é gamocarpelar (sincárpico, também com algumas exceções) em oposição à presença do gineceu apocárpico (dialicarpelar) encontrado na maioria das linhagens do Grado ANA e nas Magnolíideas. Neste clado também não ocorrem

linhagens com estames laminares e estes são, geralmente, bem diferenciados em filete, antera e conectivo. As Ceratophyllales e o grande Clado das Eudicotiledôneas serão vistos ao longo deste Capítulo.

CERATOPHYLLALES

A ordem Ceratophyllales (Figura 11.2) é formada por apenas uma família e gênero (*Ceratophyllum*), sendo plantas aquáticas submersas, com várias adaptações a este ambiente. O gênero *Ceratophyllum* aparece como grupo-irmão das Eudicotiledôneas nos estudos filogenéticos, posicionamento seguido por APG IV (2016). Entretanto, em algumas análises a posição do grupo posição varia, ou como grupo-irmão das Monocotiledôneas ou das Chloranthaceae (e.g. Kvacek et al. 2016). A presença de grãos de pólen inaperturados (sem aberturas) tem levado os autores a reconhecer este grupo como não fazendo parte das Eudicotiledôneas, que tem como sinapomorfia os grãos de pólen triaperturados.

As Ceratophyllaceae possuem ampla distribuição no mundo, incluindo cerca de seis espécies, duas das quais, *Ceratophyllum demersum* e *C. muricatum*, com ocorrência em vários estados do Brasil. São ervas aquáticas submersas, com folhas verticiladas, finamente multipartidas com a margem serreada, flores pequenas e unissexuadas, não vistosas. Plantas do gênero *Ceratophyllum* são cultivadas em aquários e tanques, com o nome popular de rabo-de-raposa. As Ceratophyllaceae possuem várias adaptações ao ambiente aquático, incluindo um corpo vegetativo reduzido ao caule (as raízes são ausentes) e folhas, as quais não possuem estômatos e a absorção de CO₂ e nutrientes é feita por difusão pela epiderme. A polinização é hipohidrófila (por baixo da superfície da água, ver Gottsberger 2016) e os acúleos dos frutos, alguns em forma de gancho, ancoram o fruto no substrato e outras plantas, auxiliando a fixação da nova planta.



Figura 11.153. Ceratophyllales. Ceratophyllaceae. A. *Ceratophyllum demersum*, cultivada em um aquário. B. Detalhe das inflorescências, que também ficam submersas.

EUDICOTILEDÔNEAS (Tricolpadas)

As Eudicotiledôneas constituem um grande clado das Angiospermas, com cerca de 210.000 espécies, equivalentes a cerca de 71% de todas as espécies de plantas com flores (Angiospermas). O nome “Eudicotiledôneas” foi proposto por Doyle & Hotton (1991) para as plantas que antes eram chamadas de “tricolpadas” (provavelmente um nome mais adequado para o grupo). O clado das Eudicotiledôneas já havia sido reconhecido através de análises filogenéticas baseadas apenas em dados morfológicos (Donoghue & Doyle 1989), o que foi prontamente corroborado nas diversas análises filogenéticas com dados moleculares. As Eudicotiledôneas envolvem todos os grupos de Angiospermas que não são do Grupo ANA, Magnólídeas, Monocotiledôneas ou Ceratophyllales. Além de sustentadas por dados moleculares, as Eudicotiledôneas possuem como sinapomorfia mais evidente a posse de grãos de pólen com três aberturas (Figura 11.3). Como visto no Capítulo 8, grãos de pólen com três aberturas seriam vantajosos em relação àqueles com apenas uma abertura, por permitirem uma chance maior de contato com a superfície estigmática e subsequente desenvolvimento do tubo polínico (Furness & Rudall 2004). Grãos de pólen com três aberturas são conhecidos no registro fóssil há pelo menos 125 milhões de anos, o que já evidencia a presença das Eudicotiledôneas neste período.

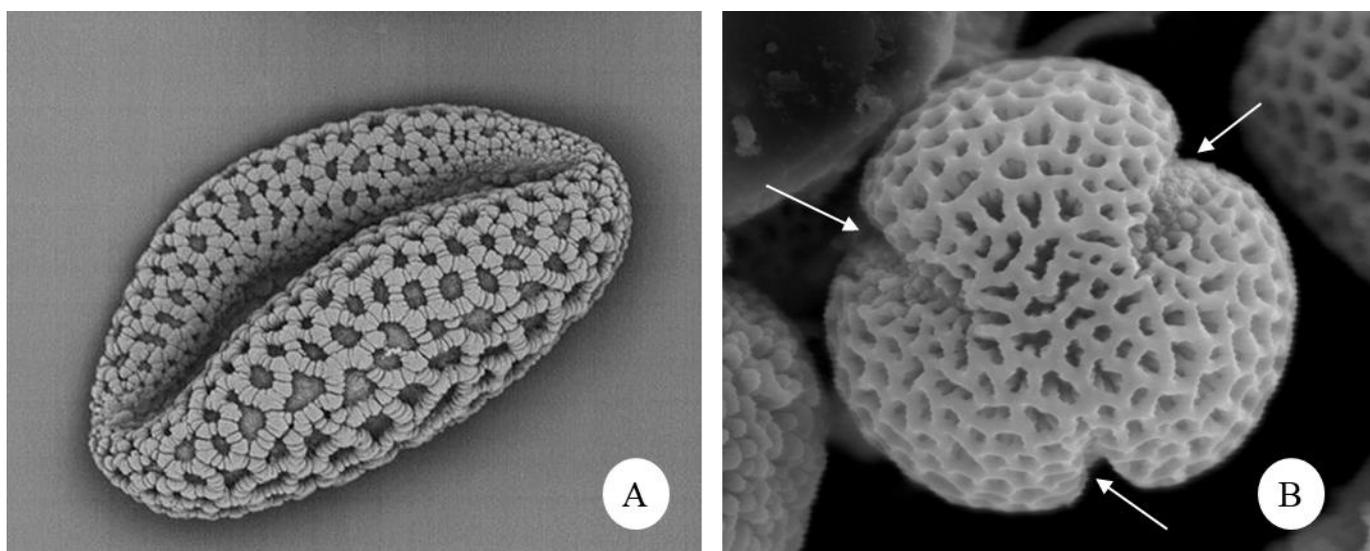


Figura 11. 154. Comparação de grãos de pólen quanto ao número de aberturas. A. pólen de *Lilium* (Liliaceae, uma Monocotiledônea), com abertura em forma de sulco (monossulcado). B. Grão de pólen 3-aperturado de *Arabis* (Brassicaceae), uma Eudicotiledônea. Grãos de pólen com uma abertura ocorrem em todas as linhagens de Espermatófitas., nas Gimnospermas e em todas as Angiospermas vistas anteriormente. A posse de grãos de pólen triaperturados é uma sinapomorfia das Eudicotiledôneas.

As Eudicotiledôneas são divididas em ordens por APG IV (2016), seguindo a

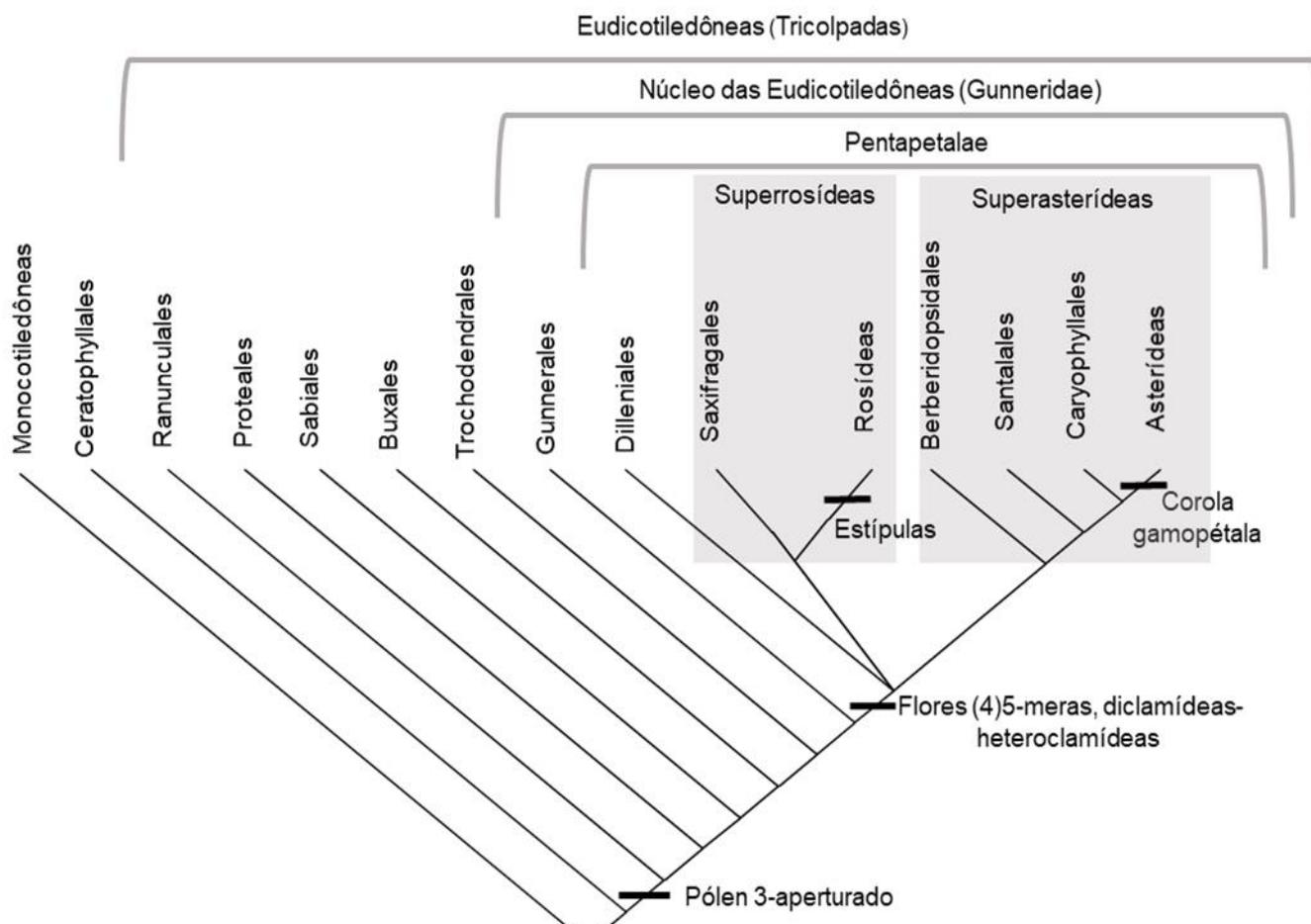


Figura 11.155. Filogenia simplificada das Eudicotiledôneas (Tricolpadas). Algumas sinapomorfias marcadas. Topologia segundo APG IV (2016)

base deste sistema para as outras Angiospermas. São reconhecidas ordens de divergência mais antiga, como as Ranunculales, Proteales, Trochodendrales e Buxales, sucessivamente grupos-irmãos (ver filogenia do grupo na Figura 11.4). As Buxales são o grupo-irmão das Gunneridae, ou o grupo Núcleo das Eudicotiledôneas (Eudicotiledôneas Core), com duas linhagens internas: Gunnerales (formada apenas pela família Gunneraceae) e as demais Eudicotiledôneas (linhagem das Pentapetalae). Pentapetalae é um grande clado que engloba a maioria das ordens de Eudicotiledôneas, sendo dividido em dois grandes grupos: as Superrosídeas e as Superasterídeas. Em posição incerta, mas fazendo parte das Pentapetalae, está a ordem Dilleniales, formada

apenas pela família Dilleniaceae, que forma uma politomia com Superrosídeas e Superasterídeas. É importante frisar que nomes de grandes clados utilizados por APG IV (2016), como “Pentapetalae”, “Asterídeas” ou “Superrosídeas” são utilizados informalmente, não possuindo níveis hierárquicos formais como os utilizados pelo Código Internacional de Nomenclatura Botânica (CINB, Turland et al. 2018). Por outro lado, as ordens e famílias reconhecidas em APG são nomes aceitos por esse Código. Para uma classificação das Eudicotiledôneas (e Angiospermas em geral) com grupos aceitos pelo CINB, ver Chase & Reveal (2009, baseado em APG III, 2009).

ORDENS DE DIVERGÊNCIA MAIS ANTIGA DE EUDICOTILEDÔNEAS

O grado formado por Ranunculales, Proteales Trochodendrales e Buxales possui muitas plantas com estados de caráter plesiomórficos, em relação às Eudicotiledôneas, como flores não claramente heteroclamídeas ou monoclamídeas, o que contrasta com as Gunneridae, com flores consistentemente diclamídeas e heteroclamídeas. Também são comuns flores trímeras (como em Berberidaceae e Ranunculales), ou com número de pétalas e sépalas não fixado em múltiplos de 4 ou 5.

As Trochodendrales, com a família Trochodendraceae (dois gêneros do sul da Àsia) e as Buxales, com a família Buxaceae (sete gêneros, 120 espécies, em locais temperados e tropicais do mundo, Figura 11.5) não possuem representantes nativos no Brasil. As Buxaceae estão presentes aqui com o buxinho (*Buxus sempervirens*), arbusto de origem asiática muito utilizado em cercas-vivas ou ainda em topiaria, pela tolerância grande a podas.



Figura 11.156. Buxales. Buxaceae. *Buxus sempervires* (buxinho). A. ramo com botões. B. Flor, notar os três estigmas e estames numerosos.

RANUNCULALES

As Ranunculales (Figura 11.6) são compostas por 7 famílias, 199 gêneros e cerca de 4510 espécies. São plantas com folhas frequentemente divididas e flores ocasionalmente (como nas Ranunculaceae e Papaveraceae) com o perianto formado por mais de dois verticilos, sem diferenciação entre cálice e corola. Em muitos grupos, o gineceu é apocárpico (como entre as Ranunculaceae e as Menispermaceae) e em outros é sincárpico, como em Papaveraceae, por exemplo. A ordem também se destaca quimicamente pela presença de alcaloides do tipo berberina (uma provável sinapomorfia da ordem, também presente em Rutaceae – Sapindales) e alcaloides benzilisoquinolínicos, esta talvez uma plesiomorfia, já que estes alcaloides também estão presentes entre grupos de Magnoliídeas. Três famílias desta ordem possuem representantes nativos no Brasil, além de **Papaveraceae**, família da papoula, que é cultivada ocasionalmente e do cardo-santo (*Argemone mexicana*), uma espécie invasora de culturas. **Berberidaceae** está representada por três espécies nativas do gênero *Berberis*, encontradas em áreas de altitude no Domínio da Mata Atlântica nos estados das Regiões Sul e Sudeste.

As **Menispermaceae** são representadas por 71 gêneros e 442 espécies, com representantes principalmente em áreas tropicais de todo mundo. No Brasil ocorrem 15 gêneros e 108 espécies – a maior parte lianas lenhosas da Região Amazônica. As flores são pequenas, unissexuadas (plantas dioicas), com o perianto trímero e gineceu apocárpico que forma posteriormente agregados de frutículos com mericarpo carnoso ou seco. Em muitas espécies ocorre cauliflora, com as inflorescências e frutos encontrados no subosque das matas, enquanto os ramos com folhas se desenvolvem no dossel, o que resulta muitas vezes em coletas insuficientes nos herbários. A família é mais conhecida por ser a fonte do curare, extraído de espécies dos gêneros amazônicos *Chondrodendron*, especialmente *C. tomentosum* Ruiz & Pav. e *Curarea*, usado tradicionalmente por povos indígenas da Amazônia (não só do Brasil) para envenenar pontas de flechas, hoje em dia com valor medicinal como relaxante muscular utilizado em cirurgias e outros medicamentos.

As **Ranunculaceae** são compostas por 62 gêneros e 2525 espécies, ocorrendo no mundo todo, mas com maior representatividade em áreas temperadas do Hemisfério Norte, sendo pouco frequentes na Região Neotropical. No Brasil ocorrem três gêneros nativos (*Anemome*, *Clematis* e *Ranunculus*) e 18 espécies. As Ranunculaceae são plantas geralmente herbáceas ou arbustos com as flores vistosas e numerosas peças florais livres, incluindo muitos estames e carpelos, estes apocárpicos. O perianto é pouco (ou não diferenciado) em cálice e corola e os elementos reprodutivos estão dispostos em espiral (flores hemicíclicas), muitas vezes em um receptáculo pouco alongado. A posse de flores com estas características: hemicíclicas, com muitas peças e estas livres entre si, aliadas à posse de alcaloides belzilisoquinolínicos, presentes também na Magnoliídeas, levou autores como Takhtajan (1980, 1991, 1997) e Cronquist (1981, 1988) a posicionar as Ranunculaceae como próximas as Magnoliídeas, posicionamento não corroborado nas análises filogenéticas posteriores.

Chave para as famílias de Ranunculales do Brasil (nativas e exóticas):

1. Flores pentâmeras. Ranunculaceae
1. Flores dímeras ou trímeras 2
2. Plantas geralmente volúveis; flores unissexuadas. Menispermaceae
2. Plantas eretas; flores bissexuadas. 3
3. Estames menos de 20 Berberidaceae
3. Estames mais de 20 Papaveraceae

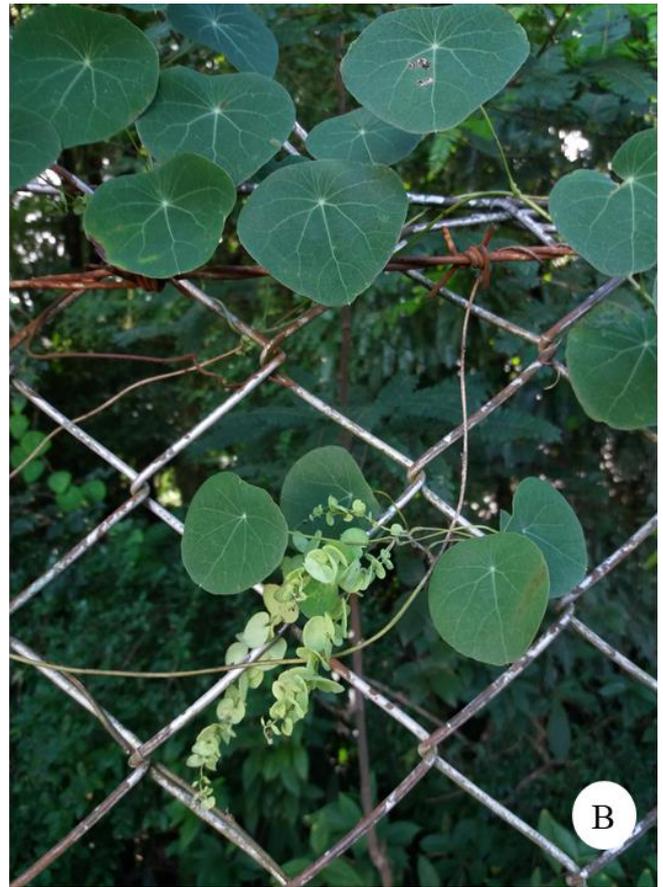


Figura 11.157 Ranunculales. Berberidaceae A. *Berberis cavaleriei*. Menispermaceae. B : *Cissampelos glaberrima*. Papaveraceae. C. *Argemone mexicana*. Ranunculaceae. D. *Ranunculus* sp.

PROTEALES

A ordem Proteales (Figura 11.7, 11.8) é formada por quatro famílias, 85 gêneros e 1750 espécies, presentes em áreas tropicais e temperadas de todo o mundo. A ordem é pouco representada no Brasil em número de espécies e morfologicamente bastante heterogênea.

No Brasil ocorrem duas famílias com representantes nativos e duas cultivadas: As **Platanaceae** são plantas arbóreas provenientes de áreas de clima temperado do Hemisfério Norte, com folhas palmatilobadas e flores unissexuadas pequenas e não vistosas reunidas em inflorescências congestas pêndulas. A família inclui dez espécies do gênero *Platanus*, além de diversos híbridos e são comumente cultivadas como ornamentais, inclusive na arborização urbana. *Platanus acerifolia* e *P. orientalis* conhecidos como plátanos, são cultivados, geralmente em áreas mais frias da Região Sul. **Nelumbonaceae** (Figura 11.7) é formada por uma ou duas espécies do gênero *Nelumbo*, provenientes da Ásia, Austrália e chegando até a Colômbia. São plantas aquáticas tuberosas de grande porte, com folhas peltadas emergentes e eretas e grandes flores róseas (*N. nucifera*) ou brancas (*N. lutea*) muito vistosas e com numerosas tépalas. *N. nucifera* é cultivada no Brasil em jardins com tanques, geralmente com temática oriental e recebe o nome popular de flor-de-lótus.

Sabiaceae, está representada no Brasil por dois gêneros nativos (*Meliosma*, *Ophiocaryon*) e nove espécies, principalmente nos Domínios da Amazônia e Mata Atlântica. São árvores com folhas alternas, simples ou compostas, sem estípulas e flores pequenas, esbranquiçadas ou creme-esbranquiçadas, pouco vistosas. As **Proteaceae** incluem 80 gêneros e 1615 espécies, presentes em sua maioria no Hemisfério Sul, especialmente Austrália e África do Sul, com uma distribuição gondwânica. No Brasil ocorrem três gêneros – *Euplassa*, *Panopsis*, e *Roupala*, e 33 espécies, presentes em quase todo o território nacional, em vários tipos de formação vegetal. São árvores ou arbustos com folhas alternas, flores monoclamídeas, sendo o elemento chamativo da flor o cálice, este 4-mero e muitas vezes zigomorfo e fendido, deixando uma das sépalas livres. Espécies nativas do gênero *Roupala* são conhecidas popularmente com o nome “carne-de-vaca”, sendo *Roupala montana* (carne-de-vaca, carvalho-vermelho) a mais comum. Além das Proteaceae nativas, ocorrem no Brasil espécies cultivadas australianas do gênero *Grevillea*, especialmente *G. banksii* - arbusto ou arvoreta de pequeno porte com flores vermelhas - e *G. robusta*, árvore de grande porte e tronco reto,

com flores alaranjadas. A Macadâmia – *Macadamia integrifolia* é cultivada por conta de suas nozes comestíveis.

Chave para as famílias de Proteales do Brasil (nativas e exóticas):

1. Ervas aquáticas. Nelumbonaceae
1. Arbustos ou árvores, terrestres 2
2. Folhas palmilobadas; flores unissexuadas. Platanaceae
2. Folhas não palmilobadas; flores geralmente bissexuadas. 3
3. Flores monoclamídeas, dispostas em espigas ou racemos. Proteaceae
3. Flores diclamídeas, dispostas em panículas Papaveraceae

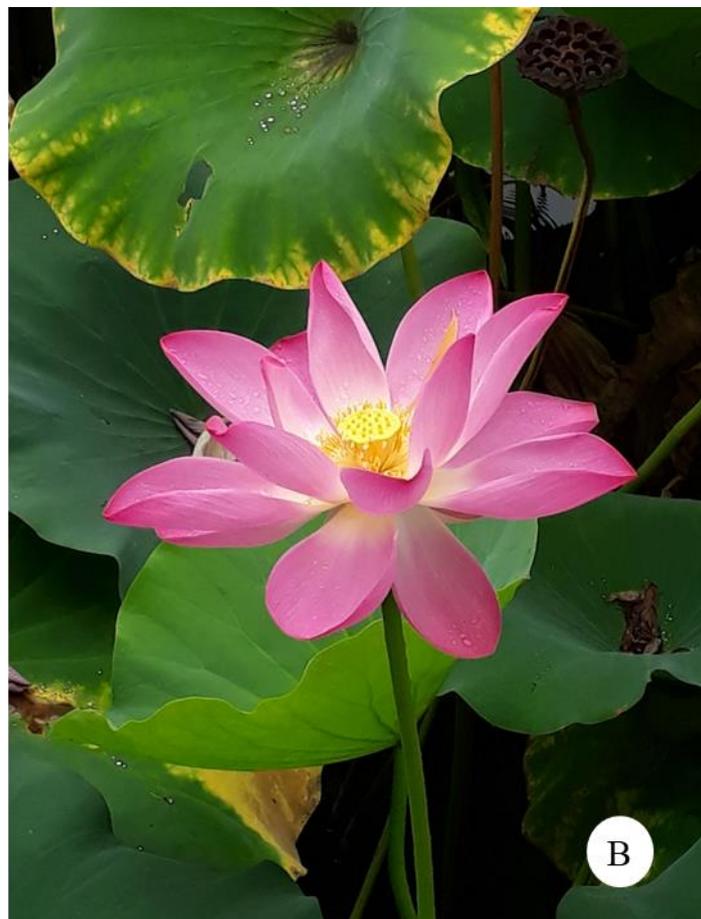
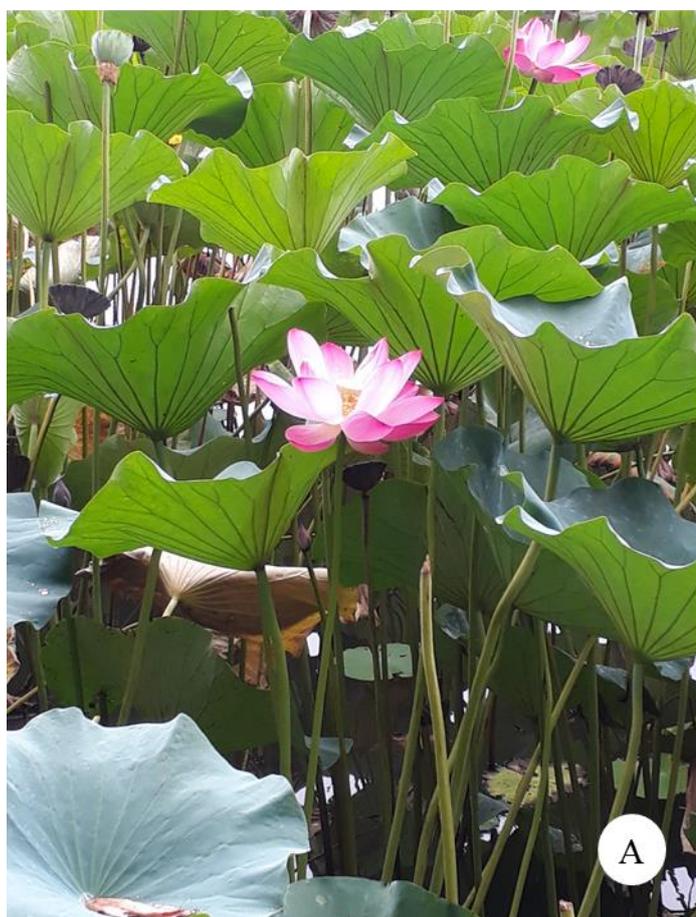


Figura 11.158. Proteales. Nelumbonaceae. *Nelumbo nucifera* (flor-de-lótus). A. População em lagoa da China. B. Flor, cerca de 30 cm de diâmetro. Notar grande número de tépalas.

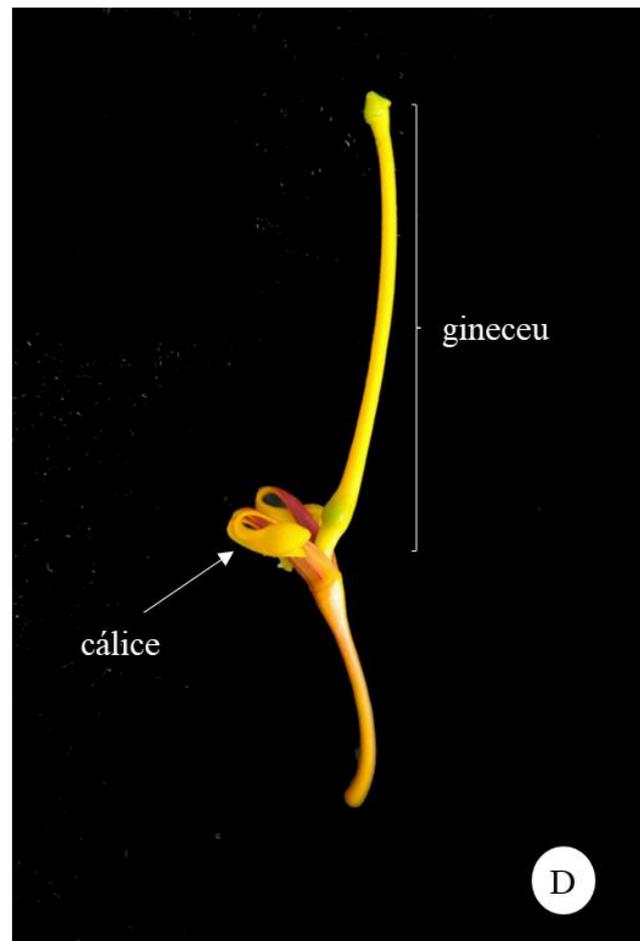


Figura 11.159. Proteales. Platanaceae. *Platanus orientalis*. Proteaceae. B. *Roupala montana* (carne-de-vaca). C. *Grevillea robusta* (grevílea). D. Flor isolada, notar flor monoclamídea, onde o cálíce é o único elemento chamativo do perianto, com gineceu também chamativo

NÚCLEO DAS EUDICOTILEDÔNEAS (GUNNERIDAE)

O Núcleo das Eudicotiledôneas (ou Eudicotiledôneas Core), ou Gunneridae (proposto por Cantino et al. 2007) é o maior clado das Eudicotiledôneas. Pode ser caracterizado pela presença de sinapomorfias químicas que incluem a síntese de dois fenóis: o ácido gálico e o ácido elágico, o último com função protetiva dos tecidos das plantas contra luz ultravioleta, bactérias, vírus e outros microorganismos. O grupo também é caracterizado pela duplicação do genoma nuclear completo (genoma γ – gama, cf. Clark & Donoghue 2017).

Dentro do Núcleo das Eudicotiledôneas a ordem Gunnerales (Figura 11. 9) aparece como grupo-irmão do clado das Pentapetalae (ver abaixo). Esta ordem é formada por duas famílias: Gunneraceae (um gênero, *Gunnera*, 60 espécies) e Myrothamnaceae (formada apenas por *Myrothamnus*, com duas espécies africanas). São plantas dioicas com flores pequenas, sendo ervas com flores dímeras (Gunneraceae) ou arbustos de zonas áridas com flores aclamídeas (Myrothamnaceae). No Brasil ocorrem duas espécies de *Gunnera*, ambas nos estados da Região Sul.



Figura 11. 160. Gunnerales. Gunneraceae. *Gunnera manicata*. A. Planta, as folhas com até 3 m de diâmetro. B Detalhes de uma inflorescência



PENTAPETALAE

O clado irmão das Gunnerales são as Pentapetalae, que correspondem a um grupo muito diversificado de plantas, com 39 ordens segundo APG IV (2016). Em comum estas plantas apresentam flores heteroclamídeas e diclamídeas, com alguns casos de redução de verticilos (flores aclamídeas ou monoclamídeas) ou proliferação de elementos do perianto (e.g. Cactaceae). Além disso, as peças do perianto estão dispostas em múltiplos de 5 (flores pentâmeras), ou 4 (flores tetrâmeras). Flores pentâmeras e diplostêmones (10 estames) são muito comuns em grupos de Pentapetalae (daí o nome do clado), mas com reduções de elementos em alguns grupos (como nas Asterídeas). Além disso, é rara no grupo a presença de flores com gineceu apocárpico ou com elementos em espiral (flores hemicíclicas). Por outro lado, plesiomorfias como corola dialipétala (um estado de caráter presente em todas as ordens vistas anteriores), são mantidas em muitos grupos internos de Pentapetalae, como nas Dilleniales, Caryophyllales e Superrosídeas, mas com modificação para corola gamopétala entre as Asterídeas.

A fixação de flores diclamídeas-heteroclamídeas e 5(4)meras nas Pentapetalae parece estar relacionada com genes de desenvolvimento MADS box (A,B, C e E), que regulam a diferenciação dos ramos em flores e determinam a identidade das peças florais (sépalas, pétalas, estames e carpelos). Nas Pentapetalae ocorre duplicação destes genes de desenvolvimento (AG, AP1, AP3, SEP) já estudados em alguns grupos, além de ocorrerem duplicações nos genes que determinam a simetria floral (ver Boyden et al. 2010). A duplicação destes genes pode estar relacionada ao evento de duplicação do genoma nuclear completo (genoma γ), uma sinapomorfia para o Núcleo das Eudicotiledôneas, com a fixação das flores pentâmeras neste clado (ver Vekemans et al. 2012 e Soltis & Soltis 2016).

A idade do Clado das Pentapetalae (extrapolações com base em dados moleculares e fósseis como calibração – estes datados de ca. 96-94 milhões de anos, ver Basinger & Dilcher 1984; Friis et al. 2011) é estimada geralmente entre 130-110 milhões de anos (Cretáceo, ver por exemplo Tank et al. 2015; Anderson et al. 2005), com mais ou menos a mesma idade para o início da divergência dos grupos de Superasterídeas e Superrosídeas há cerca de 128-114 milhões de anos ((Soltis et al.

2008 traz várias estimativas) com grande diversificação posterior. Isto significa que as grandes linhagens de Pentapetalae começaram a divergir rapidamente depois do surgimento do grupo.

De acordo com APG IV (2016), Pentapetalae é composta por três linhagens (uma politomia): duas grandes linhagens, as Superrosídeas e as Superasterídeas e um grupo de posição incerta, as Dilleniales. A nomeação dos clados Superrosidae e Superasteridae foi proposto por Soltis et al. (2011), em uma análise envolvendo 17 genes e 640 terminais de angiospermas e grupos externos, e estes nomes de clados tem sido utilizados nas publicações do Sistema APG.

As Dilleniales (Figura 11.10) são formadas por apenas uma família, Dilleniaceae, que inclui 11 gêneros e 300-500 espécies, distribuídas principalmente nos trópicos de todo o mundo. No Brasil, ocorrem seis gêneros e 76 espécies. As

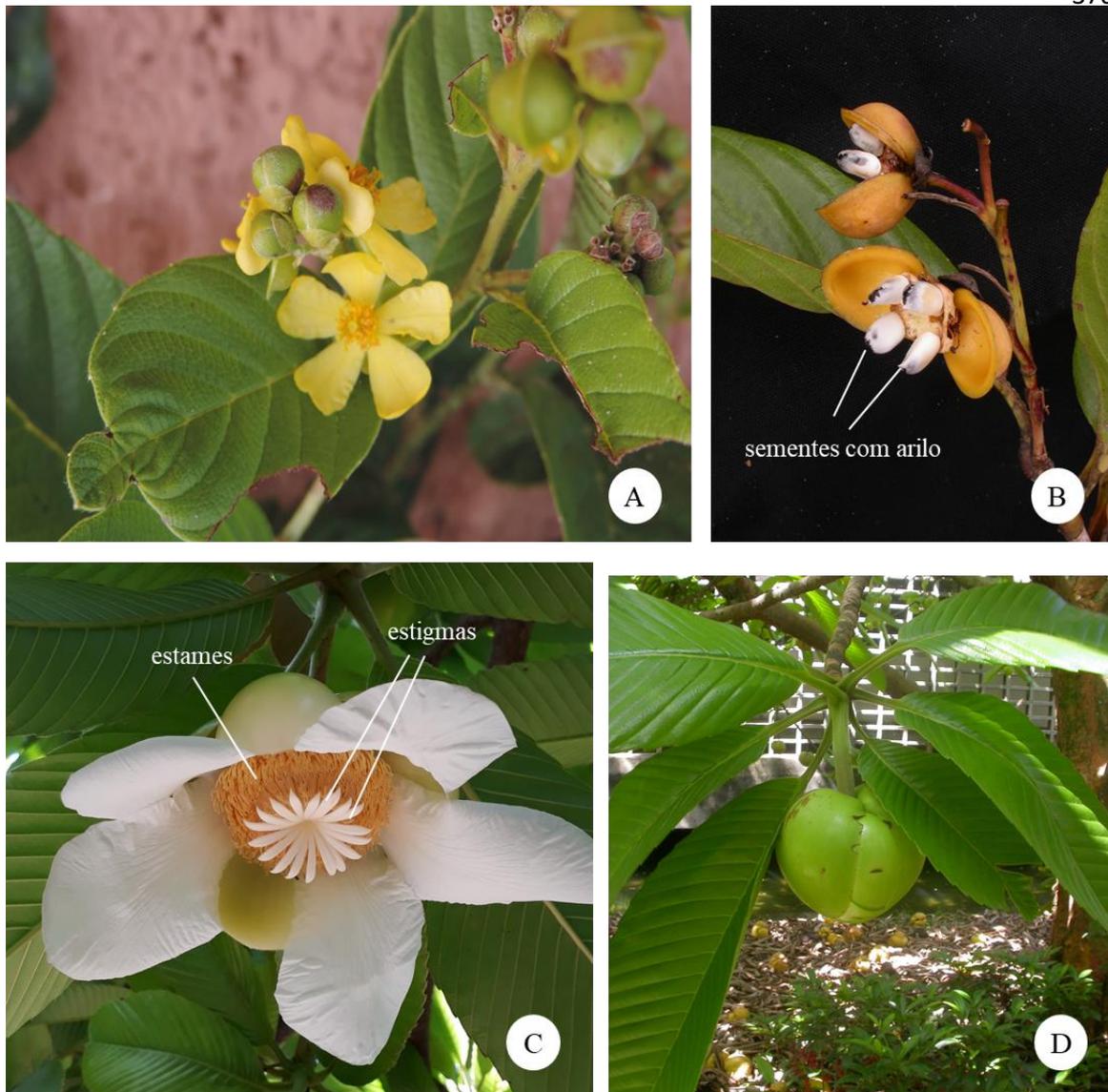


Figura 11.161. Dilleniales. Dilleniaceae. A. *Davilla elliptica*. B. *Davilla macrocarpa*, fruto aberto expondo sementes ariladas (porção esbranquiçada). C. *Dillenia indica* (maçã-do-elefante, dilenia, árvore-da-pataca), flores, cerca de 15 cm de diâmetro, mostrando grande quantidade de estames e estigmas, cada um correspondendo a um carpelo separado (gineceu dialicarpelar). D. fruto da mesma espécie, com as sépalas carnosas envolvendo o fruto externamente.

Dilleniaceae geralmente são lianas com as folhas apresentando nervuras secundárias chegando até a margem das folhas, terminando em cada dente ou serra (nervação craspedódroma). As flores são geralmente vistosas, com muitos estames e com gineceu apocárpico ou com apenas um carpelo. Além das espécies nativas é muito cultivada a maçã-de-elefante, árvore-da-pataca ou dilenia (*Dillenia indica*), árvores de origem asiática com flores grandes e brancas com grandes frutos encapsulados pelas sépalas carnosas.

SUPERROSÍDEAS

As Superrosídeas (filogenia na Figura 11.11) são um grande clado das Pentapetalae, formado por 18 ordens, contendo uma ordem de divergência mais antiga, Saxifragales, que é o grupo irmão de um clado tradicionalmente reconhecido como Rosídeas (ou Eurosídeas). Além do suporte dos dados moleculares é comum no grupo das Superrosídeas a presença de estípulas (ausente entretanto em várias linhagens internas de Superrosídeas), o que pode representar uma sinapomorfia morfológica para o grupo, apesar da presença desta estrutura (rara) em outros clados. As ordens que compõem as Superrosídeas são caracterizadas também pelas flores dialipétalas (uma plesiomorfia), muitas vezes diplostêmones ou polistêmones, mas com modificações em alguns grupos com corola gamopétala ou estames em menor número. As Rosídeas são formadas por dois clados internos, as Fabídeas (ou “Eurosídeas I” em primeiras versões de APG) e Malvídeas (ou “Eurosídeas II”).

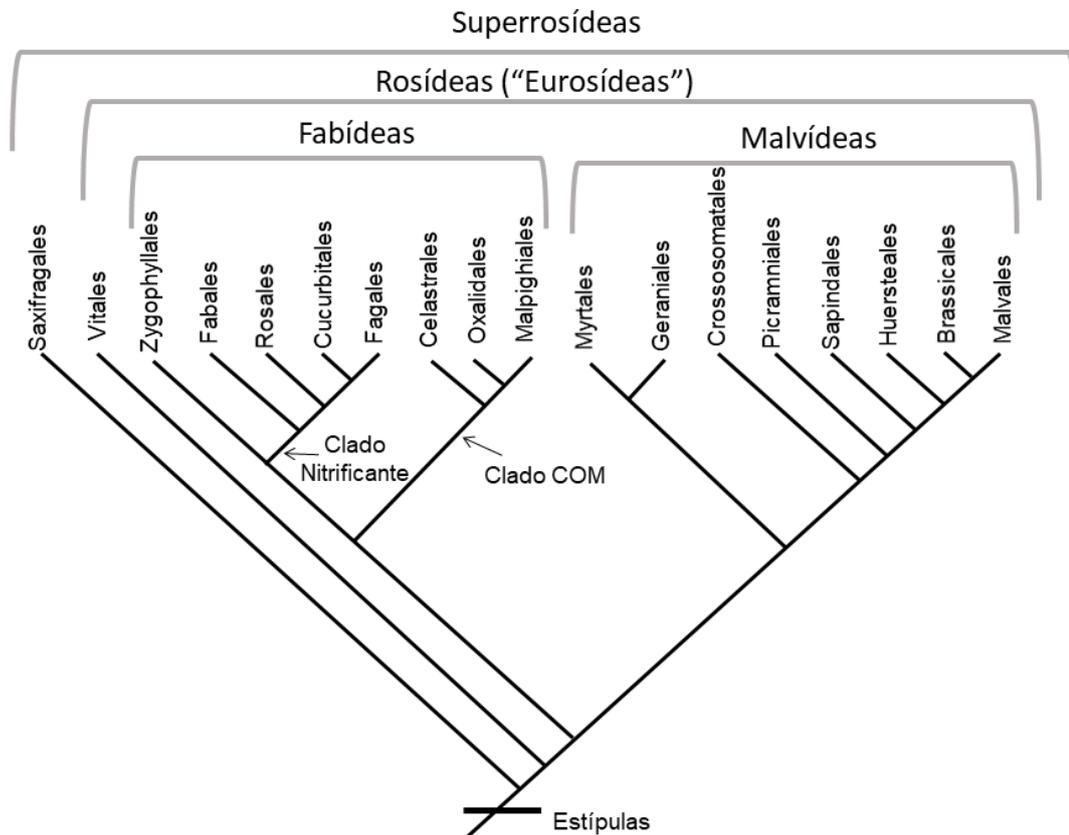


Figura 11.162. Filogenia das Superrosídeas. Topologia segundo APG IV (2016).

SAXIFRAGALES

As Saxifragales (Figuras 11.12, 11.13) são formadas por 15 famílias, 112 gêneros e 2500 espécies, pouco representadas na região tropical. A ordem possui suporte em dados moleculares, mas sinapomorfias morfológicas não são conhecidas. A ordem é formada por representantes arbóreos nos clados de divergência mais antiga, com a família **Peridiscaceae** (quatro gêneros, *Peridiscus* e *Whittonia* ocorrendo no Brasil com um espécie cada, na Amazônia) sendo o único grupo arbóreo da ordem nos Neotrópicos e irmão a todos os outros. Outros grupos preferencialmente arbóreos incluem as **Hamamelidaceae** e **Altingiaceae**, sem representantes nativos no Brasil, mas com algumas espécies cultivadas, como o hamamélis (*Hamamelis*) e o liquidâmbar (*Liquidambar*). Também ocorrem no Brasil apenas em cultivo, as famílias **Grossulariaceae**, à qual pertencem as groselhas (gênero *Ribes*) e **Saxifragaceae**, com algumas espécies, como o astilbe, cultivadas na Região Sul. Além de Peridiscaceae, apenas outras duas famílias são nativas no Brasil. **Haloragaceae** inclui espécies aquáticas emergentes ou submersas, com três gêneros nativos, incluindo o pinheirinho-d'água, *Myriophyllum aquaticum*, planta submersa com folhas verticiladas multipartidas encontrada em lagoas e outras áreas alagadas, cultivadas em aquários e tanques. As **Crassulaceae** (Figura 11.12) são compostas por 34 gêneros e cerca de 1400 espécies, ocorrendo em várias regiões tropicais e temperadas do mundo, exceto Austrália e Ilhas do Pacífico, principalmente em ambientes áridos do México e África do Sul. No Brasil ocorre apenas uma espécie, *Crassula peduncularis* (Sm.) Meigen, uma erva nativa em áreas de vegetação campestre do Rio Grande do Sul. As folhas das Crassulaceae possuem anatomia Kranz (coroa, em alemão), para os feixes vasculares, uma característica morfológica associada à fotossíntese do tipo CAM - Metabolismo Ácido das Crassulaceae – descrita primeiro para esta família mas agora já conhecida em plantas de outras famílias comuns em áreas secas, como as Cactaceae. De uma maneira geral, as folhas das Crassulaceae são opostas e carnosas, com flores geralmente gamopétalas, diplostêmones e com gineceu dialicarpela (apocárpico). Muitas Crassulaceae são cultivadas no Brasil, tanto em vasos com em jardins de pedras, como os dedos-de-moça (*Sedum* spp.), com ramos pendentes, as rosas-de-pedra (*Echeveria* spp.), e o calanchoê, *Kalanchoe bolssfeldiana* Poelln. Outra particularidade da família é a reprodução assexuada pela brotação de novos indivíduos com o plantio das folhas ou ainda a formação de novos brotos nas margens das folhas, sendo um caso muito comum de folhas com gemas com capacidade germinativa.

Chave para as famílias de Saxifragales do Brasil (nativas e cultivadas):

1. Plantas herbáceas. 2
1. Plantas lenhosas. 4

- 2. Plantas suculentas; gineceu geralmente dialicarpelar. Crassulaceae
- 2. Plantas não suculentas; gineceu geralmente gamocarpelar. 3
- 3. Plantas aquáticas ou paludosas; ovário ínfero, lóculos uniovulados . . . Haloragaceae
- 3. Plantas terrestres; ovário súpero, lóculos pluriiovulados Saxifragaceae
- 4. Gineceu com três ou quatro carpelos. Peridiscaceae
- 4. Gineceu com dois carpelos 5
- 5. Estípulas ausentes Grossulariaceae
- 5. Estípulas presentes 6
- 6. Folhas palminérveas Altingiaceae
- 6. Folhas peninérveas Hamamelidaceae



Figura 11.163. Saxifragales. Crassulaceae. A. *Sempervivum tectorium*. B. *Kalanchoe delagoensis*, notar as flores com corola gamopétala. C. *Graptopetalum praraguayense*. D. *Graptopetalum macdougallii*, flor com carpelos livres entre si (gineceu dialicarpelar). D. *Kalanchoe daigremontiana*, folhas bom brotos nas laterais. D. *Sedum* sp.



Figura 11.164. Saxifragales. Altingiaceae. A. *Liquidambar styraciflua* (liquidâmbar). Grossulariaceae. *Ribes rubrum* (groselha-vermelha). Haloragaceae. C. *Myriophyllum aquaticum* (pinheirinho-dágua). Saxifragaceae. D. *Astilbe arendsii* (astilbe)

ROSIDEAS

As Rosídeas (ou Eurosídeas) são formadas por 17 ordens (Figura 11.11). O clado é formado por uma ordem de divergência mais antiga (as Vitales), grupo-irmão das demais Rosídeas, que por sua vez é subdividido em dois ramos: as Fabídeas (anteriormente denominado de “Eurosídeas I” em versões anteriores do APG) e as Malvídeas (anteriormente denominado “Eurosídeas II”).

Vitales (Figura 11.14) apresenta apenas uma família, **Vitaceae**, com 14 gêneros e 850 espécies, em áreas tropicais de todo do mundo. Vitaceae é a família da uva ou parreira, *Vitis vinifera* L., planta originária do Velho Mundo, mas hoje cultivada em vários locais do mundo para a fabricação de vinho ou para consumo dos frutos. No Brasil ocorre de forma nativa os gêneros *Cissus* (48 espécies) e *Clematicissus* (duas espécies). As plantas da família no Brasil, assim como as parreiras, são lianas lenhosas ou herbáceas ocorrendo geralmente em bordas de áreas florestadas, com gavinhas opostas às folhas, estas frequentemente lobadas com nervação actinódroma. As flores são pequenas, esverdeadas ou creme-esverdeadas (mas vermelhas em *Cissus erosa* Rich. por exemplo) geralmente tetrâmeras e os frutos são do tipo baga.



Figura 11.165. Vitales. Vitaceae. A. *Cissus verticillata*. B. *Cissus erosa*. C. mesma espécie, notar flores 4-meras

ROSÍDEAS - FABIDEAS

As Fabídeas (ou Eurosídeas I, Figura 11.15) são um clado das Rosídeas, sustentado por dados moleculares e composto por oito ordens. As Zygothyllales (composta pelas famílias Krameriaceae e Zygothyllaceae, com 24 gêneros e 345 espécies, mas ambas pouco representativas no Brasil) é o grupo-irmão do clado formado pelas demais ordens, estas agrupadas em dois clados: o Clado COM (das iniciais de Celastrales, Oxalidales e Malpighiales), e o “Clado Nitrificante”, com as ordens Fabales, Rosales, Cucurbitales e Fagales.

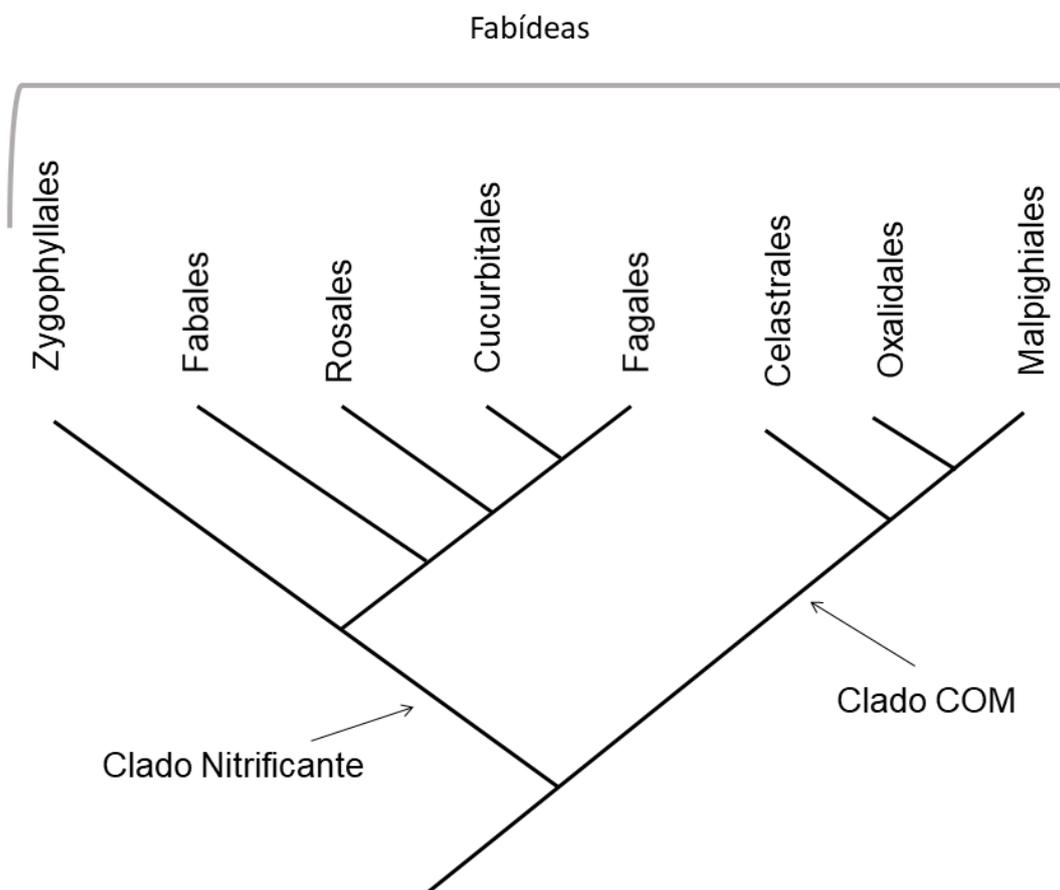


Figura 11.166. Filogenia das Fabídeas. Topologia de acordo com APG IV (2016)

FABÍDEAS – O CLADO FIXADOR DE NITROGENIO

As Angiospermas que possuem associação com bactérias fixadoras de nitrogênio atmosférico estão concentradas no clado das Rosídeas-Fabídeas. Além da fixação de nitrogênio, mais conhecido para Fabaceae (Leguminosae), as plantas do clado possuem embriões grandes e cotiledonares, que ocupam quase a totalidade do volume interno das sementes (como nos feijões), conseqüentemente com escasso endosperma. São incluídas neste clado as ordens Rosales, Fabales, Cucurbitales e Fagales.

FAGALES

As Fagales (Figura 11.16) são plantas lenhosas (maioria árvores) de áreas temperadas do Hemisfério Norte, com alguns representantes no Hemisfério Sul, como as **Casuarinaceae** (*Casuaria*, da Austrália, vistas no Capítulo 8) e **Nothofagaceae** (*Nothofagus*, do Chile e Argentina), mas sem espécies nativas no Brasil. Em comum as plantas da ordem apresentam as flores geralmente unissexuadas, pequenas e não vistosas, aclamídeas ou monoclamídeas, com ovário geralmente ínfero, reunidas em inflorescências congestas denominadas amentilhos, estas muitas vezes pêndulas, polinizadas pelo vento. Plantas com inflorescências em amentilhos são denominadas genericamente de amentíferas. A ordem inclui 7 famílias, 33 gêneros e cerca de 1005 espécies. Nas Fagales estão incluídos também os carvalhos (*Quercus*, **Fagaceae**), a avelã (*Corylus*, **Betulaceae**) e as noqueiras (*Juglans*, **Juglandaceae**).

Chave para as famílias de Fagales cultivadas no Brasil:

1. Folhas compostas Juglandaceae
1. Folhas simples. 2
2. Folhas verticiladas, escamiformes Casuarinaceae
2. Folhas alternas, não escamiformes 3
3. Flores masculinas e femininas geralmente dispostas na mesma inflorescência; carpelos geralmente 3; frutos com cúpula ou com uma estrutura espinescente. .Fagaceae
3. Flores masculinas e femininas geralmente dispostas em inflorescências distintas; carpelos geralmente 2; frutos associados com um conjunto de brácteas. Betulaceae

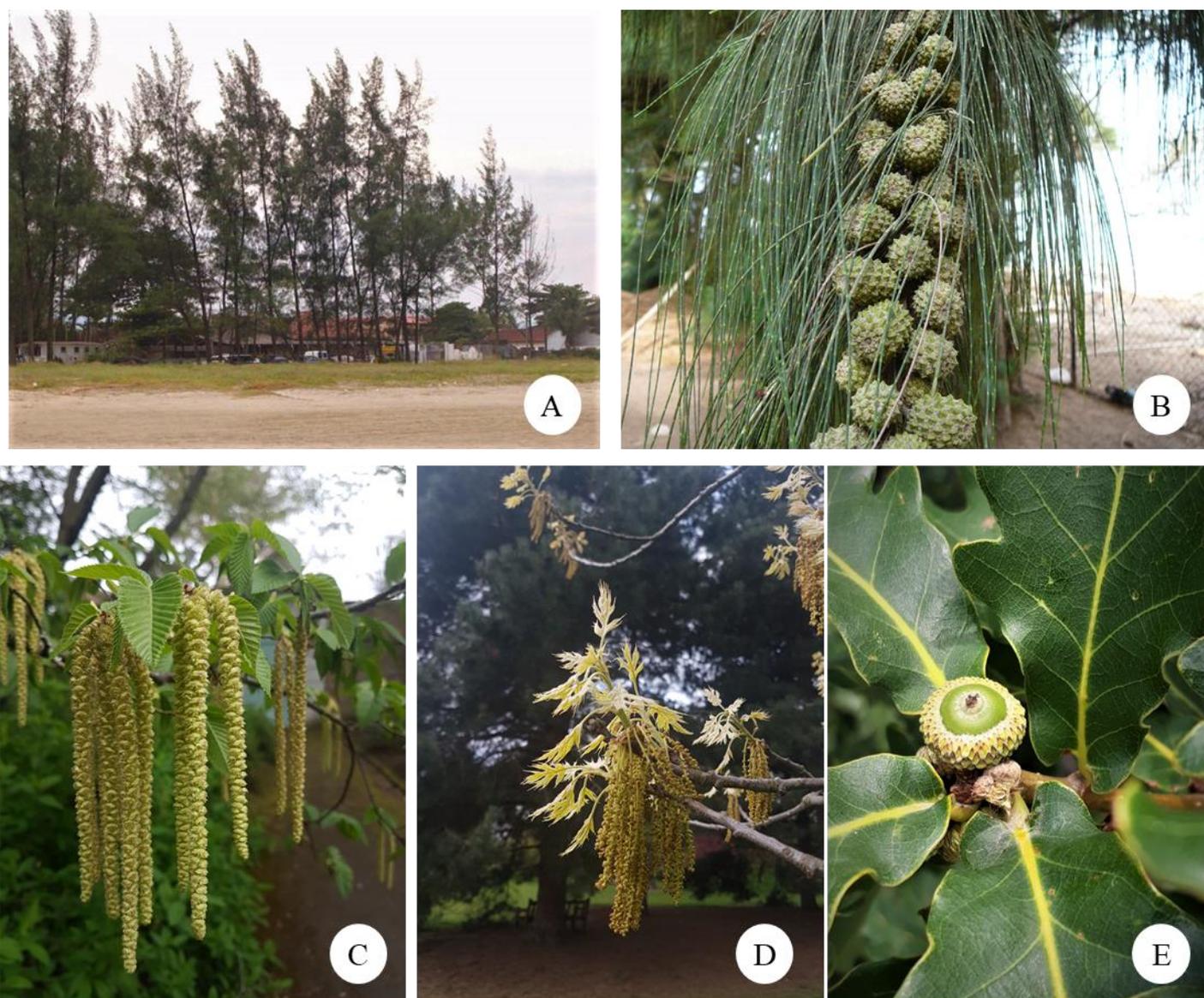


Figura 11.167. Fagales. Casuarinaceae. A. *Casuarina equisetifolia* (casuarina), árvores cultivadas em terreno arenoso, próximo à praia, litoral de São Paulo. B. Detalhes dos ramos e infrutescências. Betulaceae. C. *Corylus avellana* (avelã), inflorescências pêndulas. Fagaceae. D. *Quercus ellipsoidalis*. E. *Quercus* sp., detalhe do fruto (“bolota”). *Quercus* é o gênero dos carvalhos.

FABALES

A ordem Fabales (Figuras 11.17 até 11.25) é formada por quatro famílias – todas registradas no Brasil - 754 gêneros e 20140 espécies, destas, 19580 espécies são da família Fabaceae (=Leguminosae). As plantas da ordem possuem como prováveis sinapomorfias os embriões cotiledonares e clorofilados (verdes) e o xilema com elementos de vaso com perfurações simples. **Fabaceae** (nome alternativo **Leguminosae**) é uma das maiores famílias de angiospermas, contendo 766 gêneros e 19580 espécies, presentes em todo o mundo. No Brasil ocorrem 223 gêneros e 2844 espécies, sendo a maior família de angiospermas em número de espécies neste país. Fabaceae apresenta diversos tipos de hábito, mas quase sempre apresenta folhas compostas, com estípulas e pulvino. As flores são geralmente pentâmeras, com gineceu unicarpelar e óvulos com placentação marginal, este se desenvolvendo em um fruto do tipo legume, com modificações que incluem sâmaras, drupas, lomentos, folículos e outros. Até recentemente a família era dividida em três subfamílias (tratadas por Cronquist, 1981, como famílias separadas): Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae (= Papilionoideae). Até recentemente a família era dividida em três subfamílias (às vezes tratadas como famílias separadas): Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae (= Papilionoideae). As Caesalpinioideae seriam plantas com folhas pinadas ou bipinadas mas sempre paripinadas, e flores geralmente zigomorfas com a pétala superior (a oposta ao gineceu, ver descrição acima) interna às demais no botão, sendo esta a última a abrir, caracterizando uma prefloração denominada imbricada-imbricativa ascendente. As Faboideae seriam plantas com as folhas pinadas imparipinadas ou 3-folioladas, com flores geralmente zigomorfas do tipo papilionácea com a pétala oposta ao gineceu (pétalas superior, neste grupo chamada de estandarte) externa às demais e abrindo primeiro (prefloração imbricada-imbricativa descendente). Por último, a subfamília Mimosoideae, com folhas geralmente bipinadas, paripinadas (em *Inga* pinadas), com flores actinomorfas com a corola de prefloração valvar e as pétalas unidas. Esta divisão foi modificada pelo “Legume Phylogeny Working Group” (LPWG 2017, ver Figura 11.19), com base nas filogenias publicadas até então, propondo-se seis subfamílias, dado que as Caesalpinioideae, da forma como eram reconhecidas, emergiam como parafiléticas. Assim, foram reconhecidas as subfamílias Cercidoideae, Detarioideae, Duparquetioideae e Dialioideae e as Caesalpinioideae foram recircunscritas, englobando as Mimosoideae, agora chamadas de “Clado

Mimosoide” (ver Figura 11.17). A sexta subfamília corresponde às tradicionais Papilionoideae.

Algumas regiões do mundo possuem ecossistemas em que as Leguminosae são dominantes, como as *Acacia* na Austrália e regiões africanas. No Brasil elas são o grupo dominante na maioria das áreas florestadas, com exceção da Amazônia, onde outras famílias de arbóreas (como as Lecythidaceae e Sapotaceae) apresentam diversidade comparável com as leguminosas. Economicamente, a família está entre as mais importantes na agricultura, seja pela produção de grãos, uma vez que amendoim (*Arachis hypogaea*), soja (*Glycine max*), feijão e vagem (*Phaseolus vulgaris*), lentilha (*Lens culinaris*) e ervilhas (*Pisum sativum*), são apenas alguns exemplos de leguminosas cultivadas. Elas são importantes também por hospedar bactérias nitrificantes em nódulos das raízes, que captam o nitrogênio atmosférico e o fixam em nitratos e nitritos, fertilizando o solo. O pau-brasil – *Paubrasilia echinata* – árvore que deu origem ao nome Brasil, outrora muito comum na Mata Atlântica, é fonte de corante vermelho e madeira de excelente qualidade.



Figura 11.168. Fabales. Leguminosae. Diversidade floral na família. A. *Centrolobium tomentosum* (araribá), mostrando flor papilionácea. B. Flor do araribá dissecada, mostrando os elementos da corola. C. Androceu em tubo da flor do araribá, envolvendo o gineceu. D. *Cassia grandis*, mostrando flor zigomorfa, mas não papilionácea. E. *Calliandra brevipes* (caliandra, diadema), mostrando a flor actinomorfa, com curto tubo de estames, estes chamativos.



A



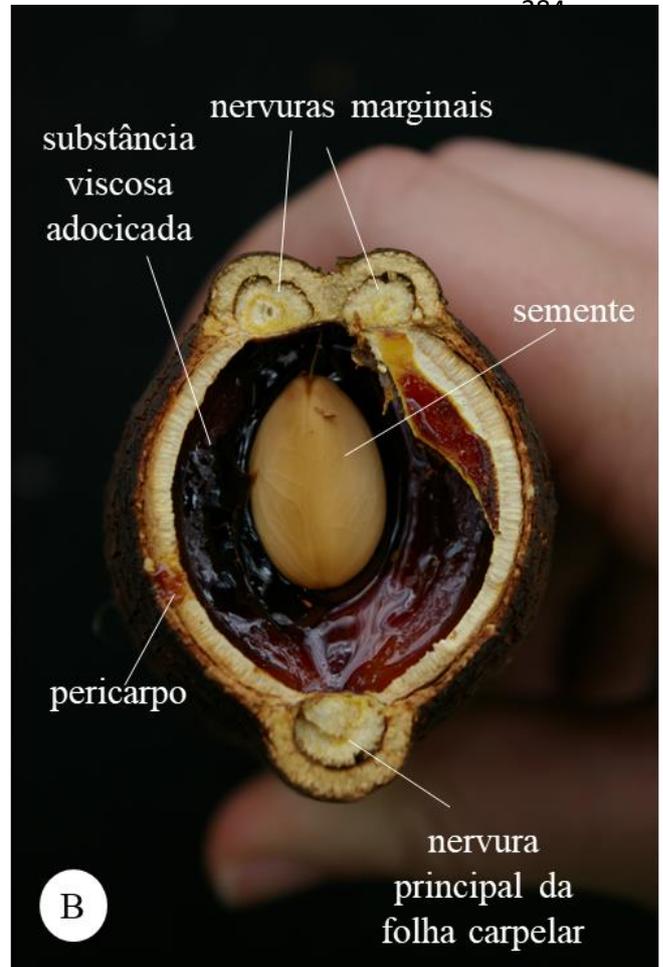
C



núcleo
seminífero

ala

D



substância
viscosa
adocicada

nervuras marginais

semente

pericarpo

nervura
principal da
folha carpelar

B



E

Figura 169. Fabales, Leguminosae. Frutos na família. A. *Cassia grandis*, legume lenhoso. B. mesma espécie, legume seccionado transversalmente, quando maduro o fruto nesta espécie abrirá longitudinalmente pela sutura, a substância viscosa é atrativa para animais (como morcegos) que dispersarão as sementes. C. *Paubrasilia echinata* (pau-brasil), frutos equinados. D. *Pterogyne nitens* (amendoim-do-campo), legume modificado em sâmara. E. *Anadenanthera macrocarpa* (angico).

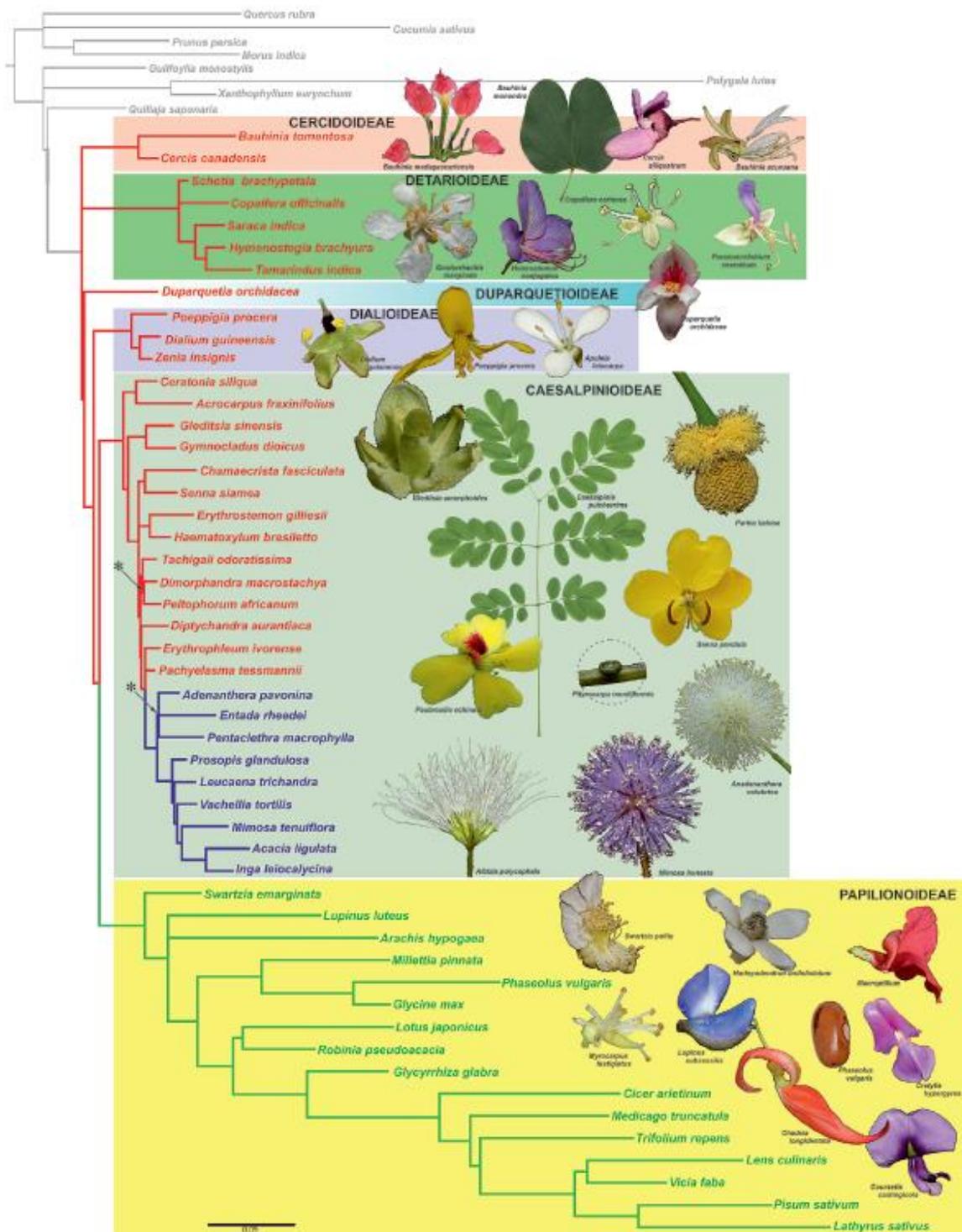


Figura 11.170. Filogenia das Leguminosae (Leguminosae), com ênfase nas subfamílias, de acordo com o Legume Phylogeny Work Group (LPWG (2017)). O Clado Mimosoide (antiga Subfamília Minoioideae) está incluído nas Caesalpinioideae (ramos em azul)

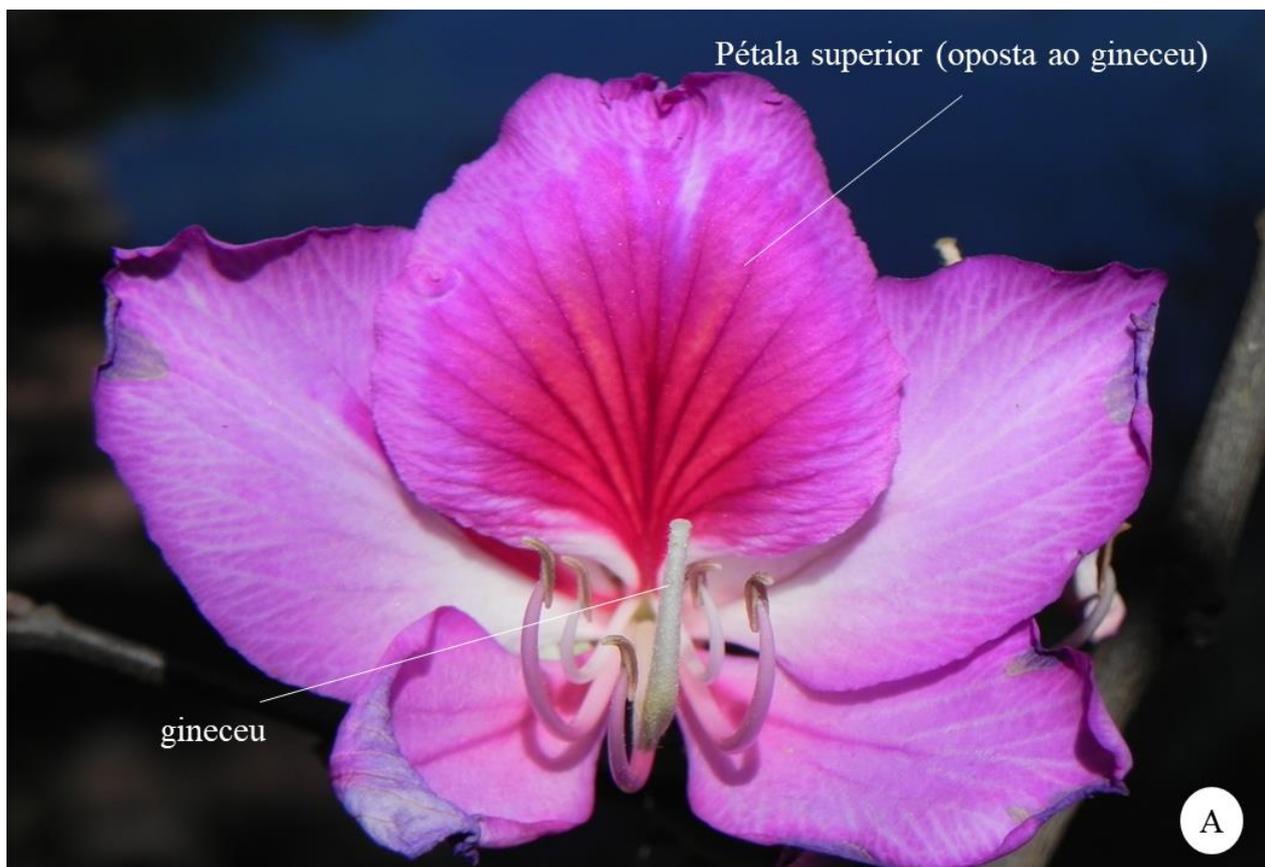


Figura 11.171. Fabales. Leguminosae. Subfamília Cercidoideae. A *Bauhinia variegata*. Notar a pétala superior, nas Leguminosae com corola zigomorfa sempre oposta ao gineceu. B. *Bauhinia forficata*, notar folhas bigeminadas. C. *Bauhinia longifolia*. O gênero *Bauhinia* tem as suas espécies chamadas popularmente de pata-de-vaca ou pata-de-cabra.

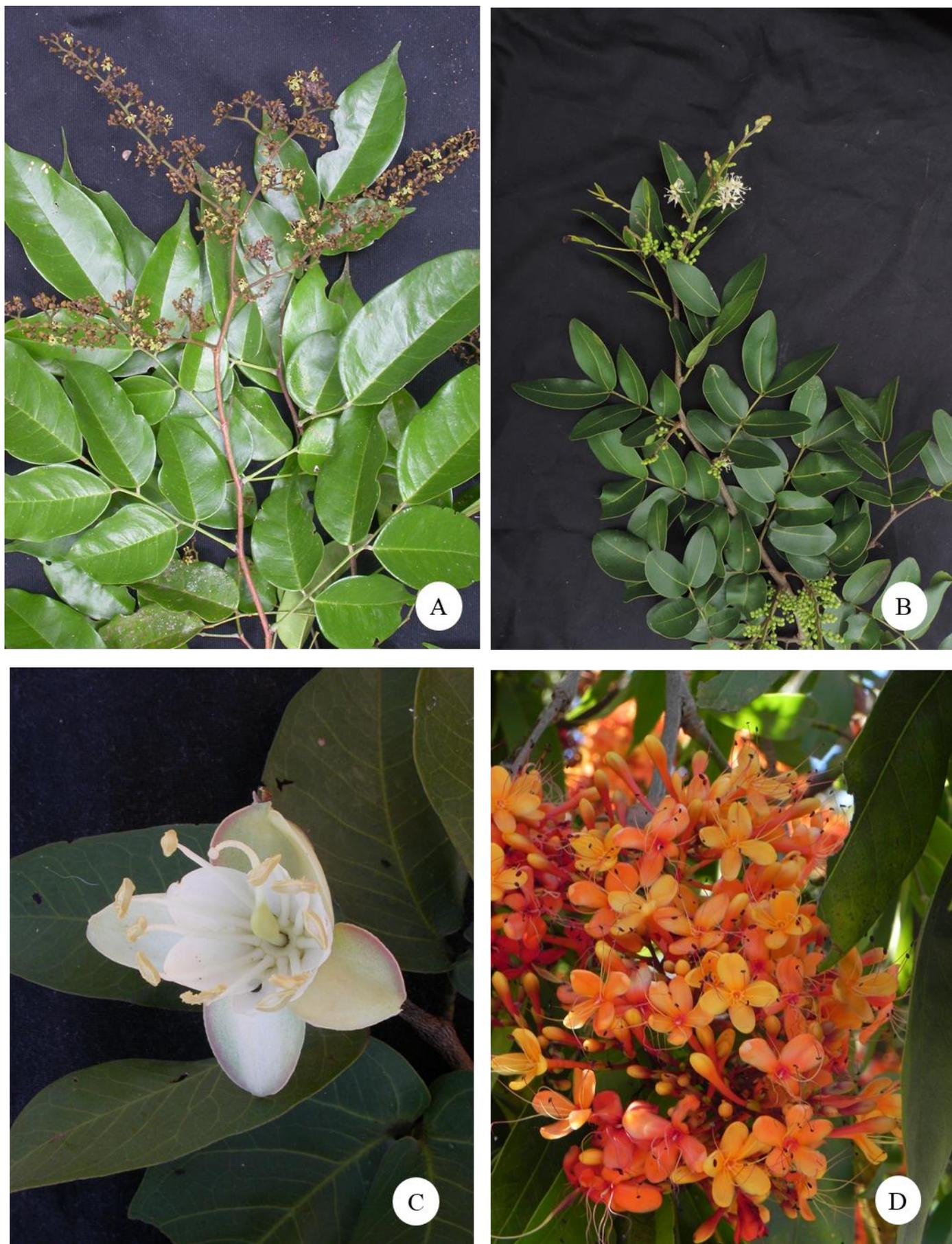


Figura 11.172. Fabales. Leguminosae. Subfamília Dialioideae. A. *Dialium guianense*. Subfamília Detarioideae. B. *Copaifera langsdorfii* (copaíba). D. *Hymenaea stigonocarpa* (jatobá-do-cerrado). D. *Saraca indica*



Figura 11.173. Fabales. Leguminosae. Subfamília Caesalpinioideae. A. *Cassia leptophylla*. B. *Paubrasilia echinata* (pau-brasil). C. *Cenostigma marginatum*. D. *Cassia ferruginea*

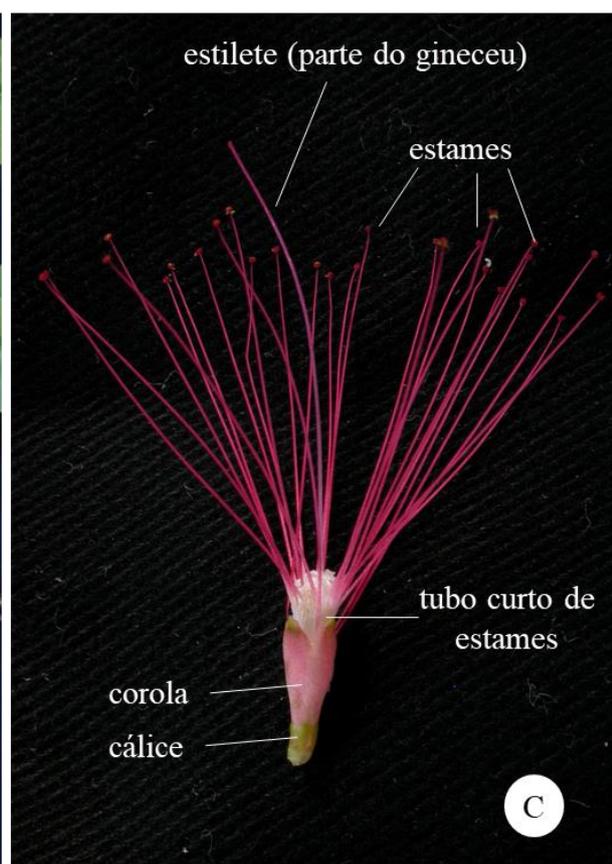


Figura 11.174. Fabales. Leguminosae. Subfamília Caesalpinioideae, Clado Mimosoide (grupos antes reconhecidos como da Subfamília Mimosoideae). A. *Inga vera* (Ingá). B. *Stryphnodendron adstringens* (barbatimão). C. *Calliandra haemotocephala*, flor com detalhes da morfologia

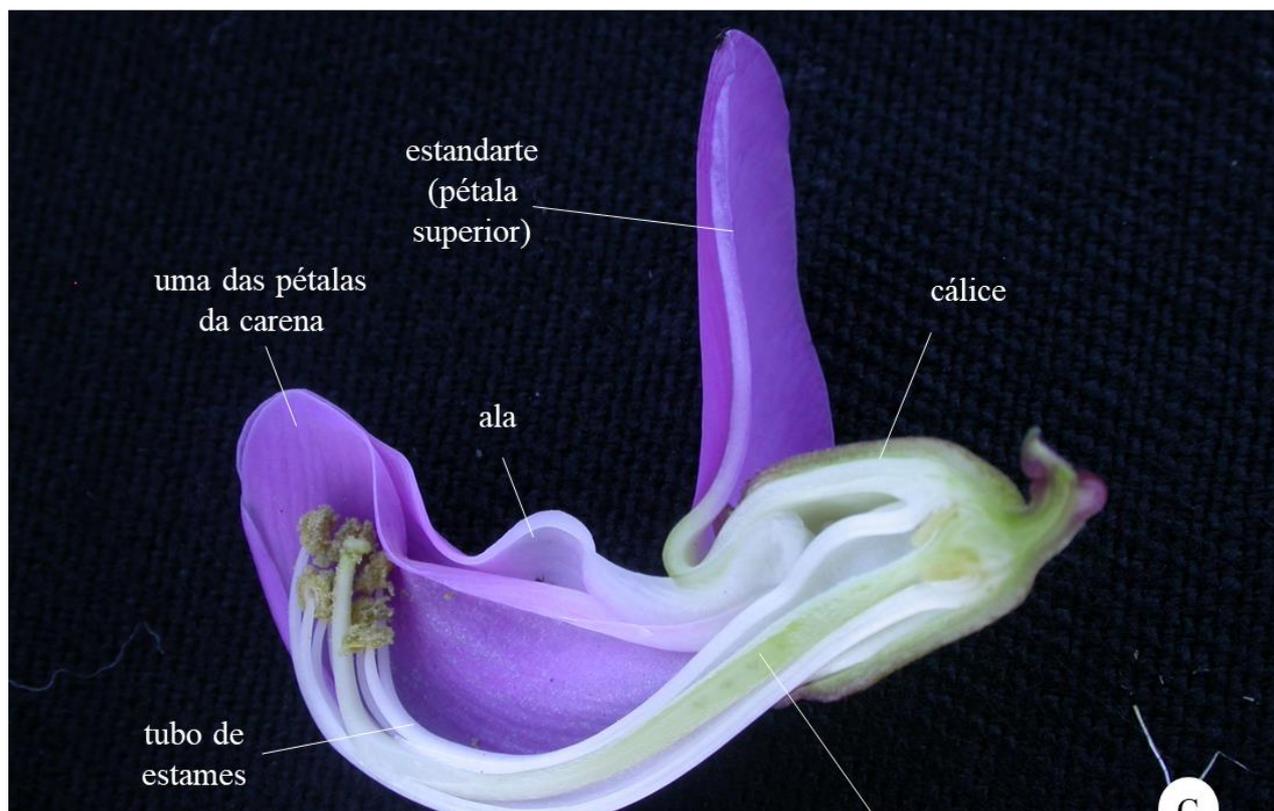


Figura 11. 175. Fabales. Leguminosae. Subfamília Papilionoideae. A. *Erythrina speciosa* (mulungu, suinã). B. *Platypodium elegans*. C. *Canavalia rósea*, flor papilionácea dissecada, mostrando as diferentes pétalas, além do gineceu envolvendo o tubo de estames.

Surianaceae é uma pequena família com distribuição pantropical, composta por cinco gêneros e oito espécies, uma das quais, *Suriana maritima*, ocorre no Brasil, próximo a áreas litorâneas. **Quillajaceae** (Figura 11.25) é exclusiva da América do Sul e inclui três espécies de *Quillaja*, representada no Brasil por *Q. brasiliensis*, na Região Sul. As **Polygalaceae** (Figura 11.25) são formadas por 21 gêneros e 965 espécies, presentes em todo o mundo, exceto em áreas polares e Nova Zelândia. No Brasil são 11 gêneros e 207 espécies. As espécies de *Polygala* são comuns em ambientes abertos, geralmente sendo herbáceas ou arbustivas, com folhas alternas e flores zigomorfas, com aparência semelhante à corola papilionácea de algumas leguminosas. As raízes das *Polygala* possuem um cheiro mentolado que lembra a cânfora.

Chave para as famílias de Fabales do Brasil:

1. Gineceu gamocarpelar, geralmente bicarpelar. Polygalaceae
 1. Gineceu unicarpelar ou dialicarpelar. 4
 2. Folhas em geral compostas; gineceu geralmente unicarpelar; flores zigomorfas ou, se actinomorfas, androceu mais atrativo que a corola ou flores monoclamídeas. .
- Leguminosae
2. Folhas simples; gineceu pentacarpelar; flores diclamídeas, actinomorfas. 3
 3. Cálice com prefloração imbricada; óvulos 1-5 em cada carpelo . . . Surianaceae
 3. Cálice com prefloração valvar; óvulos numerosos em cada carpelo . . . Quillajaceae



A



B

Figura 11.176. Fabales. Quillajaceae. A. *Quillaja brasiliensis*. Polygalaceae. B. *Polygala linoides*

ROSALES

A ordem Rosales (Figuras 11.26 a 11.30) é formada por nove famílias, 263 gêneros e 8010 espécies. É uma ordem heterogênea morfologicamente, mas há características comuns entre seus membros, como a presença de estípulas, o cálice com prefloração valvar e flores geralmente períginas ou epíginas. Entre as Rosales ocorrem famílias com flores diclamídeas e heteroclamídeas, como nas Rosaceae. Entretanto, uma das linhagens Rosales – chamada de Clado Urticaleano - inclui quatro famílias (Cannabaceae, Moraceae, Ulmaceae e Urticaceae) com representantes com pequenas flores aclamídeas ou monoclamídeas, reunidas em inflorescências congestas (filogenia na Figura 11.26). No Brasil a ordem está representada por seis famílias. **Cannabaceae**, família do cânhamo e da maconha, *Cannabis sativa*, cujos princípios ativos podem ter aplicação como medicinal ou como droga e do lúpulo (*Humulus lupulus*), utilizado para dar sabor à cerveja. A família está representada no Brasil por dois gêneros: *Celtis* e *Trema*, mais comuns em florestas secundárias. **Rhamnaceae** está representada no Brasil por 14 gêneros, com destaque para *Ziziphus*, conhecido como juazeiro, uma das mais

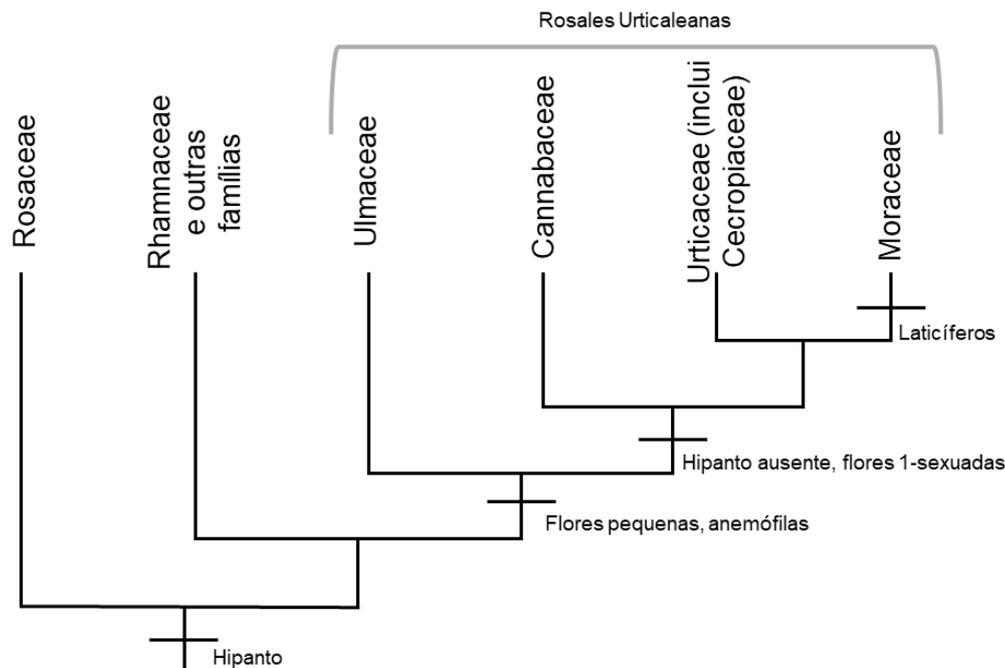


Figura 11.177. Filogenia simplificada da ordem Rosales, mostrando as Rosales Urticaleanas. Algumas sinapomorfias destacadas. Topologia segundo Systma et al. (2002)

características plantas das áreas de caatinga. **Ulmaceae** inclui sete gêneros, dois dos quais representados no Brasil (*Ampelocera* e *Phyllostylon*) e apenas seis espécies.

Rosaceae inclui 92 gêneros e cerca de 2805 espécies, presentes em todo o mundo, especialmente em áreas temperadas do Hemisfério Norte, com pouca representatividade em áreas desérticas e em florestas tropicais. No Brasil é representada por apenas sete gêneros e cerca de 25 espécies. Entretanto, há diversas espécies cultivadas, tanto do ponto de vista ornamental, com destaque para a roseira (*Rosa* spp.), com várias espécies e híbrido e espécies frutíferas, como a maçã (*Malus sylvestris*), pera (*Pyrus communis*), morango (*Fragaria vesca*), cereja (*Prunus avium*), ameixa (*Prunus domestica*), framboesa (*Rubus idaeus*), marmelo (*Cydonia oblonga*), nectarina (*Prunus persica*) e nêspera (*Eriobotrya japonica*). As Rosaceae possuem uma interessante variação na morfologia floral, ocorrendo gêneros com flores hipóginas (sem hipanto) com os carpelos livres e numerosos dispostos em espiral em um receptáculo desenvolvido (como em *Fragaria*); flores períginas, com hipanto presente, mas ovário não fusionado a ele com carpelos muitos e livres (e.g. *Rosa*); flores períginas, mas com

o gineceu sincárpico (carpelos unidos), como em *Prunus*; até flores epíginas, como em *Malus* e *Pyrus*, nestes últimos dois gêneros com os frutos sendo formados pelo ovário desenvolvido (fruto propriamente dito), envolto por hipanto carnosos, formando um pseudofruto chamado pomo. Nos morangos (*Fragaria*), por sua vez, a maior parte comestível é proveniente do receptáculo carnosos desenvolvido e os frutículos (pontos pretos do morango, originados dos carpelos livres) sendo secos e lembrando sementes (que na verdade estão dentro de cada frutículo).

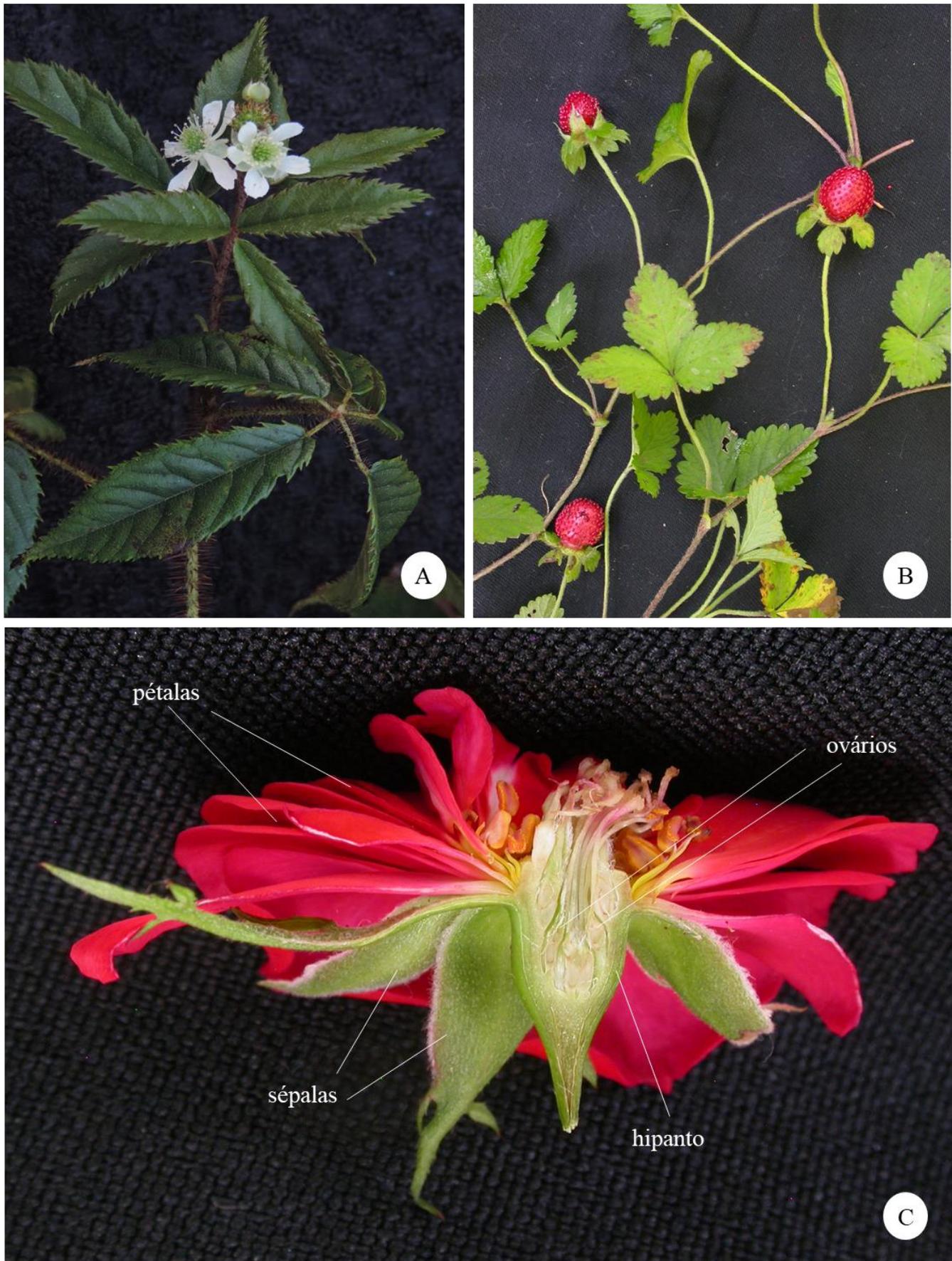


Figura 11.178. Rosales. Rosaceae. A. *Rubus erythroclados*. B. *Duchesnea indica*, com frutos semelhantes a morangos ou framboesas. E. *Rosa sinensis* (rosa), corte longitudinal da flor, mostrando hipanto e ovários livres entre si (gineceu dialicarpelar), em flor perígina.



Figura 11.179. Rosales. Rhamnaceae. A. *Zyzyphus joazeiro* (juazeiro), árvore da Caatinga com frutos. B. *Gouiana latifolia* (frutos), uma liana

Moraceae é composta por 39 gêneros e 1125 espécies, na maioria pantropical, com alguns grupos em áreas temperadas. No Brasil são 18 gêneros e 214 espécies, presentes em todo o território nacional, em todos os tipos de vegetação, sendo mais abundantes em áreas florestadas. Na família é comum a formação de frutos múltiplos, com uma massa única de frutos derivados das diferentes flores das inflorescências. Bons exemplos disso são algumas plantas exóticas cultivadas, como a jaca (*Artocarpus heterophyllus*), a fruta pão (*A. altilis*), a amora (*Morus nigra*) e o figo (*Ficus carica*). Além das características reprodutivas, as Moraceae podem ser identificadas por serem plantas latescentes, geralmente com uma estípula terminal que envolve o ápice do ramo, deixando uma cicatriz anelar depois de cair. As Moraceae nativas são representadas principalmente gênero *Ficus*, com 85 espécies, chamadas de figueiras, com muitas espécies comportando-se como hemiepífitas secundárias, germinando nos ramos de uma planta suporte de depois emitindo raízes adventícias que começam a engrossar depois de atingir o solo, podendo matar a planta suporte com o tempo, sendo as chamadas



Figura 11.180. Rosales. Urticaceae. A. *Cecropia pachystachia* (embaúba). B. *Urera baccifera*. Cannabaceae. C. *Trema micrantha*. Moraceae. D. *Arthocarpus heterophyllus* (jaca)

figueiras “mata-pau”. As espécies de *Ficus* apresentam um complexo mecanismo de polinização por vespas, em um caso interessante de coevolução.

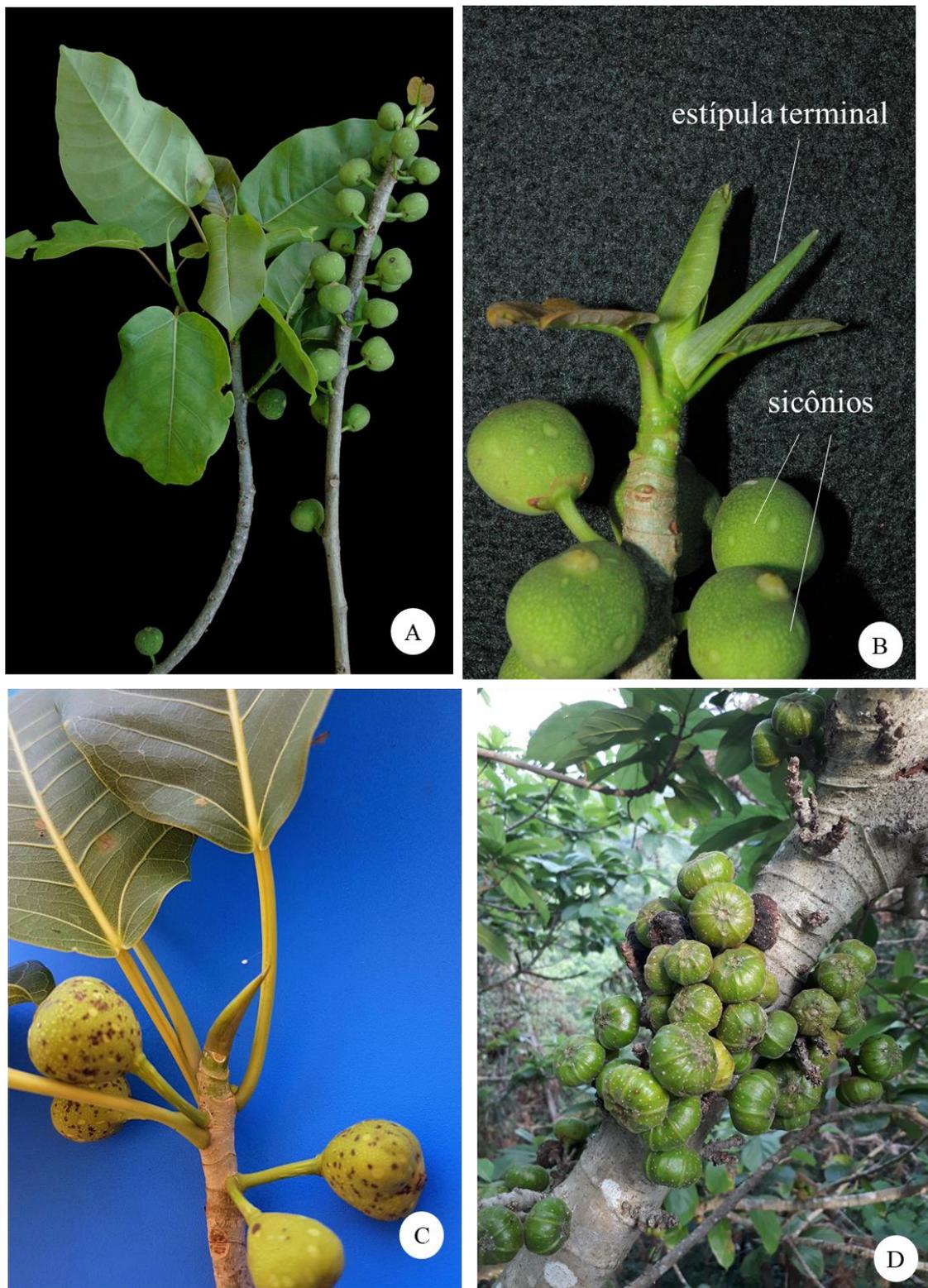


Figura 11.181. Rosales. Moraceae. Espécies de figueiras (gêneros *Ficus*). A. *Ficus citrifolia* (mata-pau), folha e sicônios. B. mesma espécie, com detalhe da estípula terminal. C. *Ficus guaranitica*. D. *Ficus* sp., com sicônios presos ao caule.

Urticaceae inclui 54 gêneros e 2625 espécies, ocorrendo no mundo todo, mas mais diversificadas nos trópicos. No Brasil, são encontrados 13 gêneros e 109 espécies.

Apesar do nome, nem todas as plantas da família possuem tricomas urticantes, presentes na urtiga. O ápice destes tricomas rompem ao contato, injetando toxinas como 5-hidroxitriptamina, serotonina e acetilcolina, causando irritação. As plantas também apresentam cristais de carbonato de cálcio, que auxiliam na proteção contra herbivoria. Entre as espécies nativas, destacam-se as embaúbas, *Cecropia* spp., com 20 espécies, plantas pioneiras com crescimento rápido e folhas palmatilobadas. As embaúbas possuem associações com a fauna que incluem os caules ocos (domácias) utilizados por formigas do gênero *Azteca* para construir ninhos e que também se alimentam dos corpúsculos de Müller, pequenos grânulos proteicos sintetizados pela planta nas chamadas triquílias (áreas triangulares do caule localizadas logo abaixo da inserção do pecíolo).

Chave para as famílias de Rosales do Brasil:

1. Plantas com látex; estípulas geralmente terminais. Moraceae
1. Plantas sem látex; estípulas terminais ou laterais. 2
2. Estames mais de 5. 3
2. Estames 2-5. 4
3. Flores diclamídeas ou, se monoclamídeas, com folhas compostas Rosaceae
3. Flores monoclamídeas, com folhas simples. . . . Ulmaceae
4. Flores geralmente diclamídeas, períginas ou epíginas, geralmente com três carpelos. Rhamnaceae
4. Flores monoclamídeas, hipóginas, com dois carpelos. . . . 5
5. Óvulos com placentação ereta Urticaceae
5. Óvulos com placentação pêndula 6
6. Estigma séssil; fruto sâmara Ulmaceae
6. Estilete desenvolvido; fruto drupa ou aquênio Cannabaceae

CUCURBITALES

As Cucurbitales (Figuras 11.31, 11.32) são formadas por sete famílias, 109 gêneros e 2990 espécies. A maioria das espécies são herbáceas, e incluem muitos representantes com flores unissexuadas, com o gineceu sincárpico e hipanto presente, sendo frequentes flores com ovário ínfero. No Brasil ocorrem quatro famílias de Cucurbitales. As **Apodanthaceae** estão representadas no Brasil por dois gêneros e cerca de 10 espécies. São plantas endoparasitas, com estrutura vegetativa semelhante à dos fungos que ficam imersos no tecido da hospedeira. A presença da planta somente pode ser notada quando floresce e frutifica. Esta família esteve posicionada em diferentes grupos taxonômicos, em parte em razão da sua morfologia tão incomum. Apenas com os últimos trabalhos em filogenia ficou evidente o seu reconhecimento (antes era tratada como parte das Rafflesiaceae) e a sua posição em Cucurbitales. **Anisophylleaceae** é uma pequena família com quatro gêneros e cerca de 35 espécies, três delas representadas no Brasil. São árvores, principalmente da Amazônia, com flores pouco vistosas. **Begoniaceae** ocorre principalmente nas regiões tropicais, sendo muito bem representada na Mata Atlântica brasileira. São reconhecidos dois gêneros e cerca de 1400 espécies, a maioria em *Begonia*, gênero representado no Brasil por cerca de 210 espécies. As plantas são herbáceas, com caules tenros, às vezes epífitas e folhas tipicamente assimétricas. Há também muitas espécies e híbridos cultivados, chamados comumente de begônias, pela beleza das folhas e flores, as masculinas 2-meras e as femininas 3-5-meras e aladas.



Figura 11. 182. Cucurbitales. Apodanthaceae. A. *Pilostyles blanchetii*, flores em caule de Angiosperma parasitada.. Begoniaceae. B. *Begonia cucullata*. C. *Begonia langerbergiana*

Cucurbitaceae são formadas por 98 gêneros e cerca de 1000 espécies, presentes em áreas tropicais e subtropicais de todo o mundo, incluindo áreas desérticas. No Brasil ocorrem 25-28 gêneros nativos e 160 espécies, amplamente distribuídas. As plantas desta família são geralmente trepadeiras herbáceas ou plantas prostradas com gavinhas e folhas alternas, muitas vezes ásperas por conta de tricomas rígidos nos ramos e folhas. As plantas são monoicas ou dioicas, com flores unissexuadas muitas vezes vistosas e grandes, com corola dialipétala ou mais frequentemente gamopétala, um dos raros exemplos de famílias gamopétalas que não pertence ao clado das Asterídeas. O ovário é ínfero, com hipanto bem desenvolvido, e a placentação é parietal. Em muitos grupos o fruto é do tipo pepônio, muitos deles comestíveis, destacando-se os melões (*Cucumis melo*), com várias variedades, a melancia (*Citrullus lanatus*), as abóboras ou jerimuns (*Cucurbita pepo*), o chuchu (*Sechium edule*), o maxixe (*Cucumis anguria*) e o pepino (*Cucumis sativa*). A maioria das Cucurbitaceae nativas são encontradas em bordas de áreas florestadas.

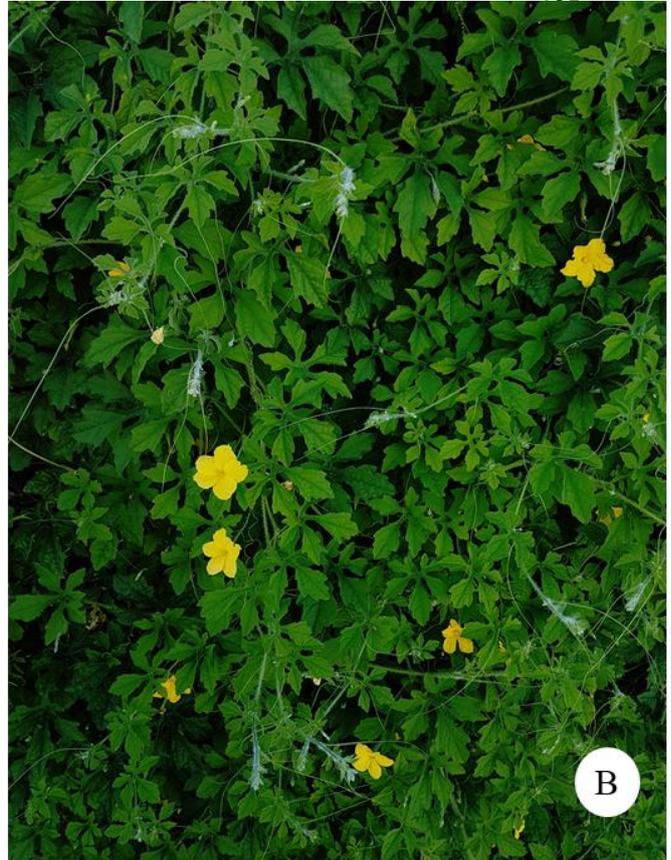


Figura 11.183. Cucurbitales. Cucurbitaceae. A. *Cayaponia espellina*. B. *Momordica charantia* (melãozinho-de-são-caetano), flores. C. mesma espécie, fruto abrindo, notar sementes com arilo vermelho. D. *Cucurbita pepo* (aboboreira).

CELASTRALES

Celastrales (Figura 11.33) é composta por duas famílias, 94 gêneros e cerca de 1350 espécies, sendo a grande maioria pertencente a **Celastraceae**. A outra família, **Lepidobotryaceae**, apresenta dois gêneros e duas espécies, com distribuição disjunta na África Ocidental (*Lepidobotrys*) e na América Central e do Sul (*Ruptiliocarpon*), não representada no Brasil. As Celastrales são plantas lenhosas, arbóreas, arbustivas ou lianas, com estípulas (se presentes) pequenas, decíduas e de difícil visualização, as flores são pequenas e pouco vistosas e o gineceu 2 ou 3-carpelar circundado por um nectário em forma de disco intraestaminal. As sementes são ariladas ou aladas em vários grupos. As Celastraceae são compostas de cerca de 92 gêneros e 1440 espécies, com distribuição no mundo todo, predominantemente em áreas tropicais e subtropicais, ausente nas regiões polares ou desérticas. Na Região Neotropical, ocorrem 27 gêneros, dos quais 20 estão representados no Brasil, com 141 espécies. O maior gênero é *Monteverdia*, com espécies anteriormente conhecidas como *Maytenus*. As espécies da família são lenhosas (árvores, arbustos ou lianas), com folhas simples, muitas vezes serreadas ou aculeadas. Nos grupos de lianas (antes posicionadas em família a parte, Hippocrateaceae) ocorrem flores com estames e gineceu 3-carpelar, diferentes das flores geralmente 5-meras e 2-carpelares nos outros grupos.



Figura 11.184. Celastrales. Celastraceae. A. *Monteverdia gonoclada*. B. *Tontelea micrantha*.

OXALIDALES

As Oxalidales (Figura 11.34) são constituídas por sete famílias, 60 gêneros e cerca de 1815 espécies. A ordem é caracterizada por serem plantas frequentemente com folhas compostas, estas com um pulvino com movimentos násticos, flores com cinco estames ou múltiplo deste número e células com mucilagem. As plantas da ordem também apresentam oxalatos, sais ou ésteres de ácido oxálico, que receberam este nome em função do gênero *Oxalis* (os “trevos” ou “azedinhas”), que dá nome à família Oxalidaceae e à ordem. Concentrações apreciáveis de oxalato podem ser encontradas no gênero *Oxalis* e em *Averrhoa* (e.g. carambola e bilimbi), entretanto, plantas de outras famílias da ordem podem também ter quantidades significativas de oxalato.

No Brasil ocorrem quatro famílias de Oxalidales. **Cunoniaceae** são árvores ou arbustos, com folhas opostas ou verticiladas, compostas, com margem geralmente serrada. **Elaeocarpaceae** está representada no Brasil pelos gêneros *Crinodendron* e *Sloanea*. introduzida azeitona-do-ceilão (*Elaeocarpus serratus* L.), espécie asiática introduzida, é ocasionalmente cultivada por conta dos frutos. Uma espécie de **Brunelliaceae**, *Brunellia neblinensis* Steyerl. & Cuatrec., ocorre no Pico da Neblina, no limite da Venezuela e Brasil, sendo uma árvore com folhas opostas imparipinadas e folíolos serrados. As **Connaraceae** são formadas por 12 gêneros e 300-350 espécies, com distribuição pantropical. No Brasil ocorrem quatro gêneros e 71 espécies. A família pode ser identificada por possuir representantes lenhosos, com folhas imparipinadas, às vezes 1-3-folioladas, com flores de 1 a 5 carpelos livres, e pelos frutos foliculares com as sementes ariladas. Representantes da família quando estéreis são muitas vezes confundidos com as leguminosas, mas diferem por não possuírem estípulas. As **Oxalidaceae** são constituídas por seis gêneros e 570-770 espécies, presentes em áreas tropicais e subtropicais de todo o mundo, mas ausentes em regiões desérticas. Cerca de 500 espécies pertencem ao gênero *Oxalis*. No Brasil ocorrem dois gêneros nativos, *Biophytum* e *Oxalis* e cerca de 103 espécies. As Oxalidaceae podem ser identificadas pela posse de folhas compostas, comumente trifolioladas, flores actinomorfas em inflorescências determinadas, com 10 estames dispostos em dois verticilos de tamanhos desiguais. Algumas espécies de *Oxalis* se comportam como invasoras de culturas ou jardins, como *O. corniculata* (cosmopolita provavelmente de origem europeia-mediterrânea), em áreas sombreadas, ou em frestas de calçadas. A carambola (*Averrhoa carambola*) é cultivada por conta dos seus frutos, sendo o principal uso econômico da família na região neotropical. O bilimbi (*A. bilimbi*), outra espécie arbórea com numerosos frutos pêndulos, é ocasionalmente cultivada como ornamental.

Chave para as famílias de Oxalidales do Brasil:

1. Folhas opostas. Cunoniaceae
1. Folhas alternas. 2
2. Estames mais de 10 Elaeocarpaceae
2. Estames 10 ou menos. 3
3. Gineceu unicarpelar ou dialicarpelar Connaraceae
3. Gineceu 3-5-carpelar, gamocarpelar Oxalidaceae

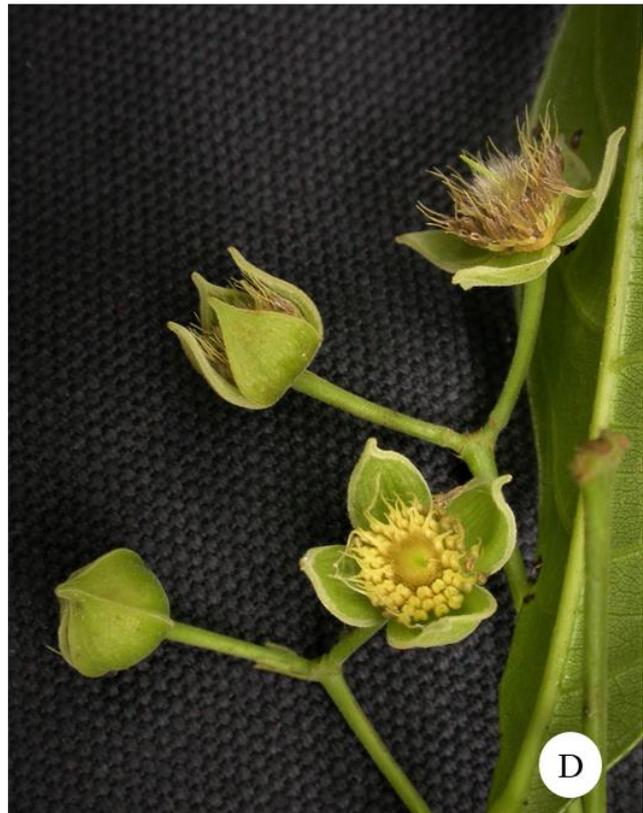


Figura 11.185. Oxalidales. Connaraceae. A. *Rourea induta*. Oxalidaceae. B. *Oxalis cytioides*. C. *Weinmannia humilis*. D. Elaeocarpaceae. *Sloanea garckeana*.

MALPIGHIALES

Malpighiales (Figuras 11.35 a 11.41) inclui 36 famílias, 716 gêneros e 16065 espécies, sendo uma das maiores ordens das angiospermas e perfazendo quase 8% das Eudicotiledôneas em número de espécies. O número de famílias varia conforme os limites de algumas famílias, como considerar as Turneraceae e Malesherbiaceae como parte de Passifloraceae e as Medusagynaceae entre as Ochnaceae. A ordem é morfológicamente heterogênea, incluindo características como a presença frequente de nectários extra-florais e o estigma seco. Outra característica é o gineceu tricarpelar, encontrado em diversas famílias. A ordem também conta com representantes de plantas endoparasitas aclorofiladas, como as asiáticas Rafflesiaceae ou ainda plantas aquáticas, da família Podostemaceae.

As relações entre as famílias de Malpighiales estão sendo pouco a pouco resolvidas com novos estudos filogenéticos com dados moleculares. Três principais clados tem emergido em análises filogenéticas recentes baseadas em dados moleculares (clados segundo Xi et al. 2012): Clado A: Clado Parietal+Euforbioides (Salicaceae-Euphorbiaceae), formado por vários representantes com placentação parietal (o “Clado Parietal”) acrescidos das Euphorbiaceae e famílias próximas, chamadas de “Euforbioides”; Clado B: Rhizophoraceae-Clusiaceae, formado por várias famílias e que inclui as Clusiaceae e famílias relacionadas (as “Clusioides) e Clado C: Chysobalanaceae-Malpighiaceae. Estas relações possuem suporte relativamente alto e as características morfológicas de alguns grupos (como para as Euforbioides e o Clado Parietal) são congruentes.

O Brasil é rico em grupos de Malpighiales, com a ocorrência de 30 famílias pertencentes à ordem. **Caryocaraceae** é uma família com representantes principalmente arbóreos, com folhas compostas e flores grandes, com muitos estames vistosos, presente principalmente na Amazônia e com uma espécie de destaque nas áreas de cerrado, o pequi (*Caryocar brasiliense*), cujos frutos são usados na culinária. ; as **Erythroxylaceae** no Brasil está representada por *Erythroxylum*, com 128 espécies, sendo árvores ou arbustos com folhas simples e alternas e estípulas intrapeciolares bastante persistentes. A espécie mais conhecida é *E. coca* Lam., fonte da cocaína e cujo chá ou folhas mascadas são muito utilizadas por povos andinos para combater os efeitos da altitude. **Phyllanthaceae**, com 14 gêneros e 128 espécies no Brasil, inclui árvores,

arbustos e ervas com flores pequenas e unissexuadas, sendo o gênero mais conhecido *Phyllanthus*, com ervas conhecidas como quebra-pedra, usadas na medicina tradicional. **Rhizophoraceae** está representada principalmente na Amazônia, sendo a espécie mais conhecida o mangue-vermelho (*Rhizophora mangle*), planta dominante em áreas de manguezais em toda a costa brasileira. Esta espécie apresenta, além de pneumatóforos (raízes adaptadas para realizar trocas gasosas com o ambiente, crescendo para cima do nível do solo) uma estratégia de fixação das plântulas no solo lodoso do mangue, pelo desenvolvimento do embrião ainda no fruto (viviparidade), com o crescimento de uma radícula rígida que, ao cair da planta-mãe, ancora o embrião-plântula no substrato (ver Figura 11.35)

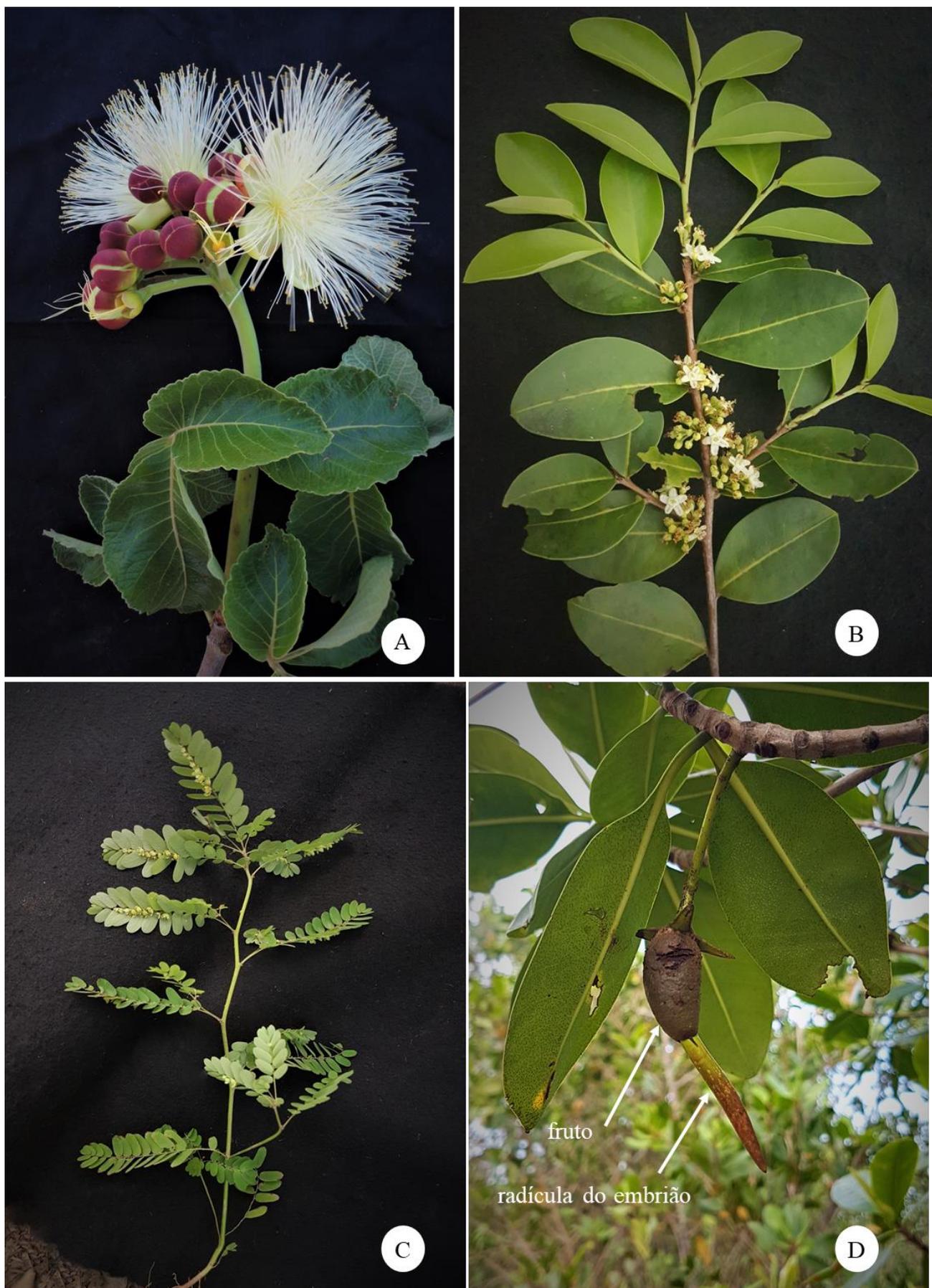


Figura 11.186. Malpighiales. Caryocaraceae. A. *Caryocar brasiliense* (pequi). B. Erythroxylaceae. *Erythroxylum suberosum*. Phyllanthaceae. C. *Phyllanthus* sp., mostrando folhas alternas dísticas que foram ramos semelhantes a folhas compostas. D. Rhizophoraceae. *Rhizophora mangle* (mangue-vermelho), fruto assinada, mostrando o desenvolvimento da radícula rígida do embrião ainda no fruto (viviparidade).

As **Calophylaceae** incluem 13 gêneros e 460 espécies, presentes em áreas tropicais de todo o mundo. No Brasil ocorrem sete gêneros e 88 espécies. Os gêneros de Calophylaceae foram tradicionalmente incluídos em Clusiaceae, posicionamento revisto com os novos trabalhos de filogenia com dados moleculares. De qualquer modo, as Calophylaceae e as Clusiaceae aparecem como filogeneticamente próximas entre as Malpighiales, no Clado Clusióide, juntamente com outras famílias como as Ochnaceae e as Rhizophoraceae. As Calophylaceae podem ser reconhecidas por serem plantas geralmente arbustivos ou arbóreas (raramente lianas), latescentes, com flores vistosas, geralmente grandes, muitas vezes solitárias, como muitos estames. Entre as Calophylaceae nativas destacam-se espécies do gênero *Kielmeyera*, encontradas nas áreas de cerrado do Brasil, conhecidas com o nome de pau-santo.

As **Chrysobalanaceae** são formadas por 18 gêneros e 530 espécies, presentes em áreas tropicais de todo o mundo, mas mais diversificadas na Região Neotropical. No Brasil ocorrem 13 gêneros e 292 espécies, principalmente na Amazônia. A família inclui representantes geralmente arbóreas, com folhas simples, com estípulas, frequentemente com um par de nectários extraflorais no pecíolo ou base da lâmina. As flores podem ser zigomorfas ou actinomorfas, perígina. Na Região Amazônica, as Chrysobalanaceae estão entre as famílias mais importantes, com destaque em levantamentos florísticos. Os limites genéricos de alguns gêneros grandes como *Couepia* e *Licania* têm sido bastante alterados nos últimos anos, depois de estudos filogenéticos com dados moleculares.

As **Clusiaceae** (Guttiferae) incluem 14 gêneros e cerca de 800 espécies, presentes em áreas tropicais de todo o mundo. No Brasil são 11 gêneros e 146 espécies. São plantas geralmente arbustivas ou arbóreas, com folhas simples, opostas ou verticiladas latescentes, com flores geralmente grandes e vistosas, brancas, róseas ou alaranjadas, com os frutos muitas vezes capsulares com sementes ariladas. Algumas Clusiaceae são cultivadas por causa dos frutos comestíveis, como o bacupari (*Garcinia garderiana*), o bacuri (*Platonia insignis*) e o mangostão (*Garcinia mangostana*).



A



B



C



D

Figura 11.187. Malpighiales. Calophyllaceae. A. *Kielmeyera rubriflora*. B. *Calophyllum brasiliense* (guanandi). Chrysobalanaceae. C. *Couepia grandiflora*. Clusiaceae. D. *Clusia fluminensis*

As **Euphorbiaceae** são uma das maiores famílias de angiospermas, com 218 gêneros e 6200-6700 espécies, presentes em praticamente em todo o mundo, sendo melhor representada em áreas tropicais. No Brasil são 64 gêneros e 950 espécies, presentes em todo o território nacional. Há uma grande diversidade morfológica na família, incluindo diversos tipos de porte, incluindo alguns grupos com aspecto cactifome. Muitas espécies são latescentes e várias apresentam nectários extraflorais, as flores são unissexuadas, geralmente monoclamídeas, com um ovário súpero, geralmente 3-carpelar, com 1 óvulo por lóculo, preso na porção apical do eixo dos carpelos. Muitas espécies apresentam autocoria, com as sementes sendo ejetadas do fruto por abertura elástica do fruto. Muitas espécies de Euphorbiaceae são cultivadas como ornamentais, como a poinsétia ou bico-de-papagaio. A seringueira, *Hevea brasiliensis*, nativa da Floresta Amazônica mas hoje é plantada em áreas tropicais de todo o mundo, cujo látex é fonte da borracha. A mandioca, aipim ou macaxeira, *Manihot esculenta*, com raízes comestíveis e fonte principal de carboidratos para vários povos do mundo. A delimitação das Euphorbiaceae foi modificada recentemente, com a exclusão de grupos de gêneros tradicionalmente posicionados nesta família, mas agora reconhecidos por APG IV (2106) como famílias a parte, como as **Peraceae** e as **Phyllanthaceae**.

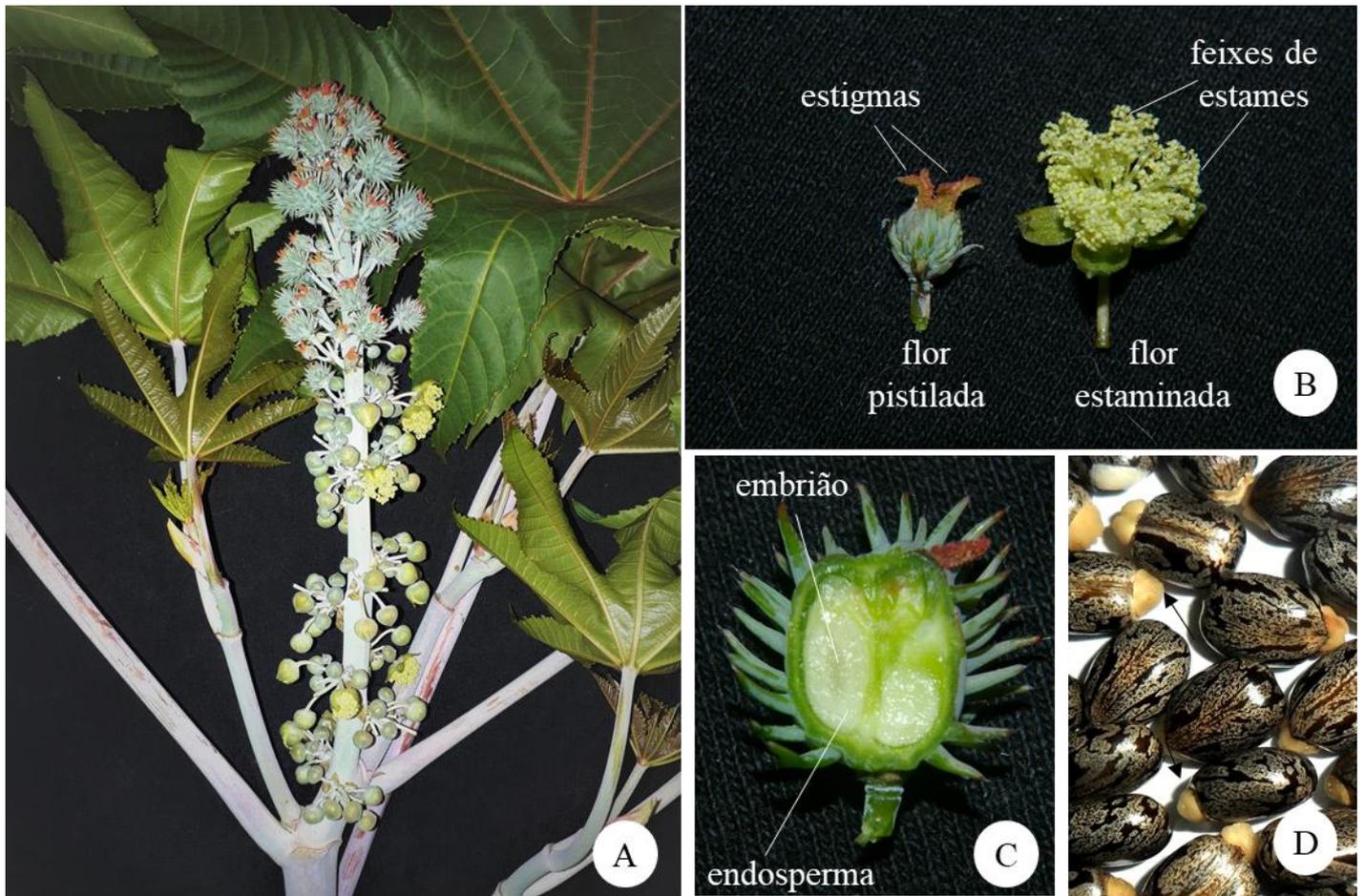


Figura 11.188. Malpighiales. Euphorbiaceae. *Ricinus communis*. A. Ramo com inflorescência, as flores estaminadas na base, as pistiladas para o ápice. B. Diferença entre a flor pistilada e estaminada, nesta última estames formando feixes (androceu poliadelfo). C. Fruto imaturo, mostrando semente com endosperma e embrião em desenvolvimento envolto pelo endosperma. D. Sementes maduras, setas evidenciando carúncula.

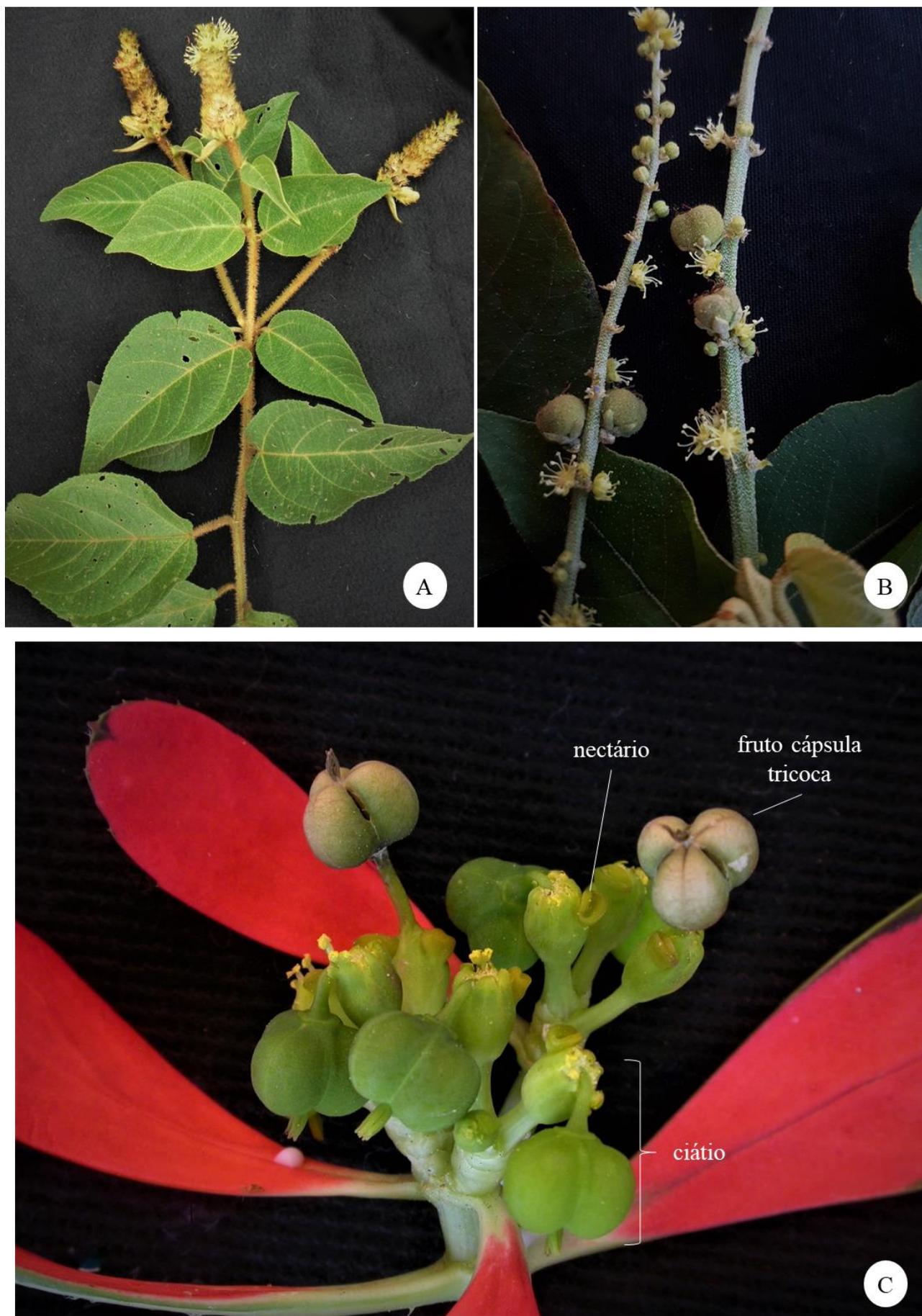


Figura 11.189. Malpighiales. Euphorbiaceae. A. *Croton triqueter*. B. *Croton urucurana*. C. *Euphorbia cyathophora*, mostrando inflorescências do tipo ciátio (flores estaminadas reduzidas a um estame circundando uma flor pistilada central)

As **Malpighiaceae** são formadas por 68 gêneros e 1250 espécies, presentes em áreas tropicais e subtropicais de todo o mundo, mais diversificadas na Região Neotropical. No Brasil ocorrem 45 gêneros e 574 espécies, presentes em todo o território nacional. A maioria das espécies de Malpighiaceae são lenhosas, incluindo árvores ou arbustos, mas com maior número de gêneros representados por lianas lenhosas. As espécies da família são reconhecidas pelas flores 5-meras com as pétalas unguiculadas (bastante finas na base e expandindo para o ápice) e pela presença de um par de glândulas de óleo (elaióforos) em cada sépala. Estes óleos são coletados por abelhas, principalmente Centridinae, e utilizados na construção de ninhos ou alimentação das larvas. A acerola – *Malpighia glabra* L., nativa da América Central e muito cultivada por conta dos frutos, é a espécie mais conhecida da família. Espécies do gênero *Byrsonima* produzem pequenos frutos comestíveis conhecidos como muricis, mais populares na Região Norte.

As **Ochnaceae** são formadas por 28 gêneros e 495 espécies, ocorrendo em áreas tropicais e temperadas subtropicais, sendo mais diversificada em áreas de tepuis da Venezuela e na Cadeia do Espinhaço, leste do Brasil. Neste país são encontrados 13 gêneros e 202 espécies, sendo plantas lenhosas, geralmente arbustivas, com folhas simples, com estípulas e a margem da lâmina muitas vezes serreada. As flores são vistosas, frequentemente amarelas, com estames com deiscência poricida. Os carpelos na maioria dos grupos que ocorrem no Brasil são separados no nível do ovário, mas unidos no estilete, que facilita a identificação da família no campo. No Brasil espécies de Ochnaceae são comuns em áreas de campos rupestres na Bahia e Minas Gerais. No cerrado são encontradas espécies como *Ouratea castanifolia*, com folhas coriáceas serrilhadas e *Ouratea spectabilis*, uma arvoreta com belas flores amarelas.



Figura 11.190. Malpighiales. Malpighiaceae. A. *Byrsonima dealbata*. B. *Byrsonima sericea*. Em A e B setas sinalizam os elaióforos (um par por sépala). Ochnaceae. C. *Ouratea semiserrata*. D. *Sauvagesia erecta* (Ochnaceae).

Passifloraceae inclui 10 gêneros e 775 espécies (625 espécies em *Passiflora*), distribuídas em áreas tropicais e subtropicais de todo o mundo, sendo mais diversas na África e na América. No Brasil são encontrados quatro gêneros: *Ancistrothyrsus*, *Dilkea*, *Mitostemma* e *Passiflora*) e 154 espécies, 146 do gênero *Passiflora*. São geralmente trepadeiras dotadas de gavinhas, com folhas alternas portando um ou dois pares de nectários extraflorais na lâmina ou pecíolo. As flores são vistosas, possuindo, além das pétalas e sépalas, uma corona de um ou mais verticilos de apêndices, geralmente coloridos e contrastante com o resto da coloração da flor. As Passifloraceae são mais conhecidas pelas diferentes espécies de maracujás (*Passiflora* spp.). Em APG III (2009, mantido em APG IV 2016) as Malesherbiaceae e as Turneraceae são reconhecidas como pertencentes às Passifloraceae, respectivamente como subfamílias Malesherbioideae e Turneroideae, ambas monofiléticas (Passifloroideae sendo a terceira subfamília, também monofilética). Assim, não haveria necessidade de reconhecimento destas famílias entre as Passifloraceae. As **Malesherbiaceae** (ou Malesherbioideae) são compostas de um gênero, *Malesherbia*, com 24 espécies no Chile e Peru, sendo ervas ou subarbustos com flores portando androginóforo. Já as **Turneraceae** (ou Turneroideae) são compostas por 12 gêneros e cerca de 220 espécies das zonas tropicais e temperadas da América e África. Na Região Neotropical são dois gêneros (*Piriqueta* e *Turnera*), com 158 espécies no Brasil sendo ervas ou subarbustos (raro árvores) com as folhas alternas espiraladas geralmente com margem serreada, com um par de nectários extraflorais na base da lâmina. Apesar de APG IV (2016) reconhecer as Turneraceae como uma subfamília de Passifloraceae, tal posicionamento não é plenamente acatado pela comunidade botânica, já que são plantas com aspecto bastante distinto das Passifloraceae. O mesmo raciocínio pode ser aplicado às Malesherbiaceae. Se considerado em senso amplo, as Passifloraceae incluiriam 27 gêneros e cerca de 1035 espécies.



Figura 11.191. Malpighiales. Passifloraceae. A. *Passiflora edulis* (maracujá) flor com corona, estames e estigmas assinados. B. mesma espécie, fruto maduro seccionado transversalmente mostrando as regiões das três placentas (setas); o fruto é derivado de flor com placentação parietal. C. *Passiflora alata*. D. *Turnera subulata*.

As **Salicaceae** são formadas por 54 gêneros e 1200 espécies, presentes em áreas tropicais e temperadas de todo o mundo. No Brasil são encontrados 18 gêneros e 100 espécies, amplamente distribuídas, 48 destas pertencentes ao gênero *Casearia*. As Salicaceae são geralmente árvores com folhas simples, alternas e dísticas, com estípulas pequenas e folhas com margem denticulada ou crenulada, com pequenas glândulas na ponta de cada dente ou crena (chamado de “dente teoide”, em alusão à família Theaceae, que possuem este tipo de glândula). Também é comum a presença de pontuações translúcidas, especialmente no gênero *Casearia*. As flores são geralmente pouco vistosas, esbranquiçadas e pequenas. A guaçatonga, *Casearia sylvestris* Sw. é a espécie de Salicaceae mais comum em vários tipos de áreas florestadas do Brasil. Entre as exóticas, destaca-se o chorão ou salgueiro (*Salix babylonica* L.), árvore de origem asiática e ramos pendentes cultivada como ornamental. Este gênero foi a primeira fonte do ácido acetilsalicílico, base para diversos analgésicos.

As **Violaceae** são formadas por 34 gêneros e cerca de 980 espécies, presentes em áreas tropicais e temperadas do mundo todo. Na Região Neotropical ocorrem 17 gêneros, dos quais 14 ocorrem no Brasil, com 75 espécies, em todos os domínios fitogeográficos. A família varia desde ervas até árvores de médio porte, com folhas alternas ou opostas, com ou sem estípulas. As flores são zigomorfas ou actinomorfas e frequentemente calcaradas. As espécies de Violaceae são mais conhecidas por apresentarem espécies ornamentais, como o amor-perfeito (*Viola tricolor*).



Figura 11.192. Malpighiales. Salicaceae. A. *Casearia sylvestris* (guaçatonga). B. *Pombalia bilocor*. C. *Viola subdimidiata*. D. *Viola hederacea*.

Chave para as famílias de Malpighiales do Brasil:

1. Plantas aquáticas, geralmente áfilas, com aspecto de um talo, presente no leito de rios encachoeirados. Podostemaceae
1. Plantas terrestres, com folhas, sem aspecto de um talo. 2
2. Ovário com um único lóculo. 3
2. Ovário com dois ou mais lóculos ou com carpelos livres 10
3. Plantas com látex. Calophyllaceae
3. Plantas sem látex. 4
4. Flores aclamídeas ou monoclamídeas. 5
4. Flores diclamídeas. 6
5. Estame 1. Lacistemataceae
5. Estames 2 a muitos. Salicaceae
6. Flores com androginóforo. Passifloraceae
6. Flores sem androginóforo. 7
7. Estilete inserido na base do ovário. Chrysobalanaceae
7. Estigma sésil ou estilete inserido no ápice de ovário. 8
8. Estames numerosos. Salicaceae
8. Estames 3-5. 9
9. Flores actinomorfas ou zigomorfas; estilete único. Violaceae
9. Flores actinomorfas; estiletos três. Turneraceae
10. Flores aclamídeas ou monoclamídeas. 11
10. Flores diclamídeas. 17
11. Flores bissexuadas. 12
11. Flores unissexuadas. 13
12. Plantas com látex; folhas sem estípulas. Calophyllaceae
12. Plantas sem látex; folhas com estípulas. Chrysobalanaceae
13. Lóculos do ovário com um único óvulo. 14
13. Lóculos do ovário com dois óvulos. 15
14. Plantas sem látex, estípulas ausentes ou muito reduzidas. Peraceae
14. Plantas com ou sem látex, estípulas bem desenvolvidas. Euphorbiaceae
15. Folhas compostas. Picrodendraceae
15. Folhas simples. 16
16. Plantas geralmente herbáceas; ovário trilobular; fruto cápsula. Phyllanthaceae

16. Plantas lenhosas; ovário bilocular; fruto drupa. Putranjivaceae
17. Folhas compostas. Caryocaraceae
17. Folhas simples.18
18. Folhas alternas.19
18. Folhas opostas ou verticiladas.34
19. Corola fortemente zigomorfa.20
19. Corola actinomorfa.21
20. Corola trímera. Euphroniaceae
20. Corola pentâmera. Trioniaceae
21. Flores unissexuadas. Euphorbiaceae
21. Flores bissexuadas. 22
22. Plantas com látex. Calophyllaceae
22. Plantas sem látex23
23. Lóculos do ovário com muitos óvulos. 24
23. Lóculos do ovário com um ou dois óvulos 26
24. Estípulas ausentes Bonnetiaceae
24. Estípulas presentes25
25. Folhas alternas dísticas; estames unidos entre si; estiletos livres. . . Goupiaceae
25. Folhas alternas espiraladas; estames livres entre si; estilete único. . . Ochnaceae
26. Estames 2-827
26. Estames 10 a numerosos31
27. Carpelos 2 a 4.28
27. Carpelos 530
28. Inflorescência unida ao pecíolo Dichapetalaceae
28. Inflorescência livre do pecíolo29
29. Flores hipóginas. Ochnaceae
29. Flores períginas Chrysobalanaceae
30. Estiletos livres entre si Linaceae
30. Estilete único Ixonanthaceae
31. Flores solitárias ou dispostas em fascículos 32
31. Flores dispostas em outros tipos de inflorescência 33
32. Estípulas intrapeciolares mais persistentes do que as folhas, formando ramentas
. Erythroxyllaceae
32. Estípulas não intrapeciolares, decíduas Linaceae

33. Antras poricidas Ochnaceae
33. Anteras rimosas Humiriaceae
34. Sépalas com glândulas conspícuas, produtoras de óleo (elaióforos); pétalas unguiculadas. . .Malpighiaceae
34. Sépalas sem elaióforos; pétalas não unguiculadas. . .35
35. Plantas com látex. 36
35. Plantas sem látex. 38
36. Estigma sésil ou subsésil. Clusiaceae
36. Estilete desenvolvido. 37
37. Lóculos do ovário com um a três óvulos. Calophyllaceae
37. Lóculos do ovário com muitos óvulos.Hypericaceae
38. Árvores. 39
38. Ervas a arbustos.40
39. Estilete único. Rhizophoraceae
39. Estiletos livres entre si. Quiinaceae
40. Lóculos do ovário com um ou dois óvulos. Linaceae
40. Lóculos do ovário com um ou dois óvulos. 41
41. Estípulas presentes. Elatinaceae
41. Estípulas ausentes. Hypericaceae

ROSÍDEAS-MALVIDEAS

O Clado irmão das Fabídeas é denominado de Malvídeas (ou “Eurosídeas II” em versões anteriores do APG), representado por oito ordens (Filogenia na Figura 11.42). Apesar de ser sustentado por dados moleculares, não há sinapomorfias morfológicas conhecidas. Destas ordens, apenas Huerteales não possui representantes nativos do Brasil.

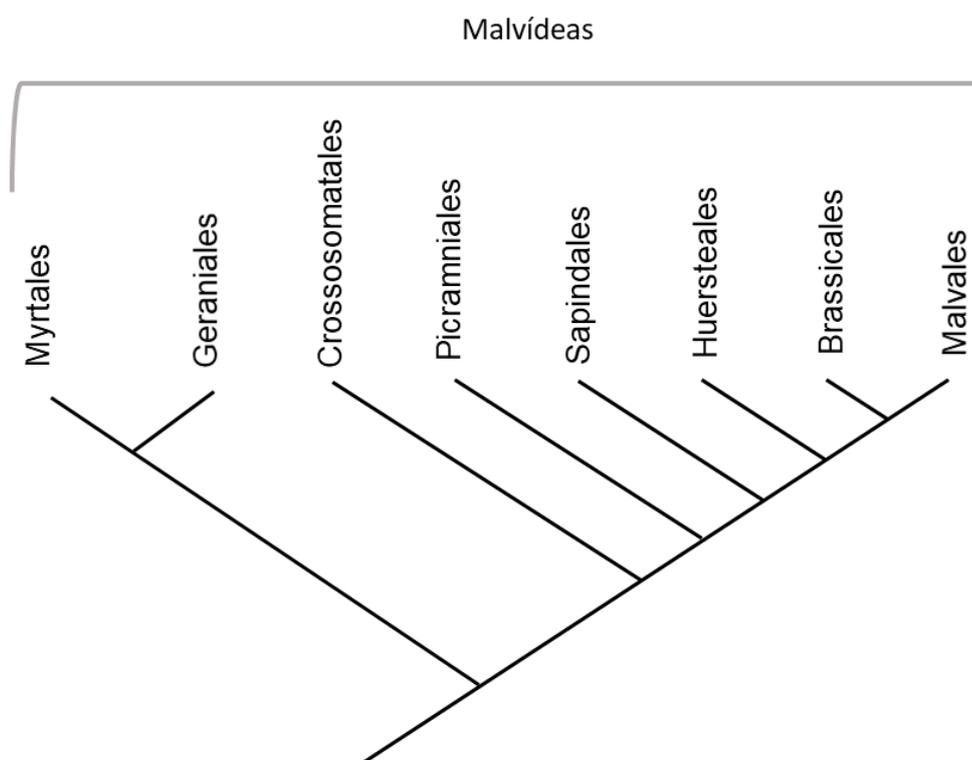


Figura 11. 193. Filogenia das Rosídeas-Malvídeas. Topologia segundo APG IV (2016)

)

Entre as ordens presentes na flora brasileira está Geraniales (Figura 11.43) , formada por duas famílias, ambas com representantes nativos, embora com reduzido número de espécies: **Geraniaceae** a família dos gerânios (gêneros *Geranium* e *Pelargonium*) e **Francoaceae**, que inclui apenas uma espécie nativa, *Caesaria albiflora*. Picramniales é uma ordem formada predominantemente por árvores, que inclui uma única família, **Picramniaceae**, um grupo neotropical com três gêneros, dois deles – *Nothotalisia* e *Picramnia* – presentes no Brasil. Os gêneros de Picramniaceae foram por muito tempo reconhecidos em Simaroubaceae (Sapindales), posicionamento não

sustentado pelas novas filogenias disponíveis. Crosossomatales está representada no Brasil por uma única família **Staphyleaceae**, com uma única espécie proveniente da Amazônia ocidental. Outras ordens de Malvídeas estão apresentadas a seguir.



Figura 11.43. Geraniales. Francoeaceae. A. *Caesaria albiflora*. Geraniaceae. B. *Geranium brasiliense* *Pelargonium x hortorum* (gerânio). D. Picramniaceae. *Picramnia ciliata*

BRASSICALES

Brassicales (Figuras 11.44, 11.45) inclui 18 famílias, 405 gêneros e 5035 espécies, presentes em todo o mundo, mas concentrada em áreas temperadas. São plantas lenhosas ou herbáceas (várias linhagens apresentam este porte) com flores frequentemente 4-meras e pétalas unguiculadas dispostas em inflorescências indeterminadas (racemosas). Além do suporte de dados moleculares, prováveis sinapomorfias incluem a presença de células de mirosina e a síntese de glucosinolatos, compostos presentes nestas plantas que evitariam a herbivoria. Apesar do gosto ruim para herbívoros, os glucosinolatos estão presentes em várias espécies de plantas da família Brassicaceae – com as couves-flores, brócolis, rabanetes e a mostarda - selecionadas pelo gosto marcante e com valor alimentício para a espécie humana.

Grupos que ocorrem na flora brasileira são **Capparaceae**, representada por gêneros como *Cynophela*, *Capparidastrum* e outros antes reconhecidos como pertencentes a *Capparis* (ver Cornejo & Iltis 2006 e 2008) e *Crateva*, com ocorrência predominante na Região Nordeste; os botões das flores em conserva da espécie do Mediterrâneo *Capparis spinosa* constituem a alcaparra; **Cleomaceae**, que inclui os gêneros *Cleome* e *Tarenaya* (Mussambê), com espécies invasoras de culturas; **Tropaeolaceae**, representada pelo gênero *Tropaeolum*, com algumas espécies nativas, mas mais conhecida por causa da capuchinha ou chagas (*Tropaeolum majus*), de origem exótica, com flores vistosas amareladas e alaranjadas comestíveis, **Bataceae**, com uma única espécie (Bata, de ocorrência pouco comum) e **Caricaceae**, a família do mamoeiro, *Carica papaya*, de origem asiática, muito cultivada em áreas tropicais de todo o mundo, com espécies nativas que incluem o jaracatiá, *Jacaratia spinosa*, espécie arbórea e espinescente e o mamoeiro-do-mato, *Vasconcellea quercifolia*. As **Moringaceae** são encontradas apenas em cultivo, representadas pela moringa (*Moringa oleifera*), espécie de arvoreta exótica de crescimento rápido, cultivada como ornamental e medicinal.

A principal família da Ordem, em importância econômica e número de espécies, é Brassicaceae, formada por 353 gêneros e 4010 espécies, presentes em

todo o mundo, mas mais diversificadas em áreas temperadas e áridas do Hemisfério Norte, principalmente na Ásia. No Brasil estão presentes 11 gêneros e 24 espécies, mas os gêneros *Brassica*, *Capsella*, *Cardamine*, *Raphanus*, *Rapistrum*, *Rorippa*, *Sinapis*, *Sisymbrium* e *Thlaspi* não são nativos e apenas *Coronopus* e *Lepidium* possuem espécies representadas na nossa flora. São plantas geralmente herbáceas, com folhas alternas espiraladas, com células de mirosina e produção de glucosinolatos sintetizados que inibem a herbivoria e deixam as plantas com um gosto azedo ou picante. As flores são relativamente pequenas, muitas vezes esbranquiçadas ou amareladas e 4-meras, com as pétalas dispostas em forma de cruz (daí o nome Cruciferae, nome alternativo para a família). Os estames são geralmente tetradínamos: dois menores, mais externos e quatro maiores e mais internos. Estas características facilitam a identificação da família, pois são pouco usuais em outros grupos de Angiospermas. As Brassicaceae possuem grande importância econômica, com numerosas plantas alimentícias, incluindo o repolho, a couve, o brócolis, a couve-de-bruxelas e a couve-flor, todas variedades ou cultivares de uma só espécie, *Brassica oleracea*. Outras plantas cultivadas incluem a canola (*Brassica napus* var. *canola*), as mostardas (*Brassica nigra* e espécies do gênero *Sinapis*), o agrião (*Rorippa nasturtium-aquaticum*), o rabanete (*Raphanus sativus*), a rúcula (*Eruca vesicaria*), o nabo (*Brassica napu*) e o wasabi (*Eutrema japonicum*). *Arabidopsis thaliana* é uma planta modelo muito utilizada em estudos de desenvolvimento e em genética de plantas e também pertence a esta família. A delimitação de Brassicaceae em APG IV (2016) segue a proposta de APG III (2009) com uma circunscrição mais restrita do grupo e o reconhecimento de duas linhagens próximas, Capparaceae e Cleomaceae, como famílias à parte.

Chave para as famílias de Brassicales do Brasil (nativas e cultivadas):

1. Folhas opostas; flores monoclamídeas ou aclamídeas, não vistosas . . . Bataceae
1. Folhas alternas; flores diclamídeas, geralmente vistosas 2
2. Flores pentâmeras. 3
2. Flores tetrâmeras. 5
3. Flores actinomorfas, unissexuadas ou bissexuadas . . . Caricaceae
3. Flores zigomorfas, bissexuadas . . . 4

- 4. Plantas herbáceas. Tropaeolaceae
- 4. Plantas lenhosas. Moringaceae
- 5. Androceu tetradínamo (4 estames maiores, dois menores) Brassicaceae
- 5. Androceu homodínamo (estames aproximadamente do mesmo tamanho). . . 6
- 6. Fruto carnosos Capparaceae
- 6. Folhas peninérveas Cleomaceae



Figura 11.44. Brassicales. Capparaceae. A. *Capparis spinosa* (alcaparra). Brassicaceae. B. *Arabidopsis thaliana*. C. *Brassica oleraceae* (planta selvagem crescendo na Alemanha). D. *Tarenaya hassleriana* (mussambê).



Figura 11.45. Brassicales. A. *Carica papaya* (mamoeiro). B. Flor pistilada do mamoeiro. C. Flor estaminada. D. *Jacaratia spinosa* (jacaratiá), árvore com frutos. Tropaeolaceae. D. *Tropaeolum tricolor*

MALVALES

Malvales (Figuras 11.45, 11.46) é formada por 10 famílias, 338 gêneros e cerca de 6000 espécies. Além dos dados moleculares, são prováveis sinapomorfias do grupo a presença de canais mucilaginosos lisígenos (presentes no quiabo, *Abelmoschus* e que confere o aspecto viscoso de seus frutos verdes), tricomas frequentemente estrelados, cálice com prefloração valvar e pétalas com prefloração imbricativa contorcida. Além disso, a maioria dos membros possui androceu polistêmone, além de ácidos graxos ciclopropenoides e flavonas, compostos químicos comumente encontrados nas Malvales.

A ordem inclui as **Bixaceae**, com os gêneros nativos *Bixa* (*B. orellana*, o urucum) e *Cochlospermum* (*C. regium*, o algodãozinho-do-cerrado, com flores amarelas vistosas); **Thymelaeaceae**, mais diversificada na Amazônia, representada no Brasil por sete gêneros e cerca de 30 espécies; **Muntingiaceae**, no Brasil conhecida pela calabura (*Muntingia calabura*), usada em arborização e em recomposição de áreas degradadas e **Cistaceae**, com uma única espécie no Brasil. Faz parte também da ordem a família **Cytinaceae**, com dois gêneros – *Cytinus* e *Bdallophytum* - com dez espécies no México, área do Mediterrâneo, Sul da África e Madagascar, que são holoparasitas de raízes, antes posicionadas em Rafflesiaceae (Malpighiales). **Malvaceae** é a maior família da ordem e é formada por 243 gêneros e cerca de 4220 espécies, presentes em áreas tropicais de todo o mundo e também em áreas temperadas. No Brasil ocorrem 73 gêneros e 791 espécies, presentes em todo território nacional em vários tipos de formações vegetais.

As Malvaceae possuem porte variado, com folhas alternas espiraladas, estipuladas, em muitos grupos com nervação actinódroma, simples ou compostas (neste caso, palmatífidas), com tricomas comumente estrelados. As flores possuem corola dialipétala, geralmente 5-meras, e em grupos como a subfamília Malvoideae ocorre um verticilo de brácteas abaixo do cálice (epicálice ou calículo). O androceu polistêmone, com os estames unidos pelos filetes em um grupo (estames monadelfos) formando um tubo, ou vários grupos de filetes unidos em feixes (estames poliadelfos) facilitam o reconhecimento desta família.

A delimitação das Malvaceae foi largamente ampliada depois da incorporação de gêneros antes reconhecidos anteriormente em Bombacaceae (hoje subfamília Bombacoideae), Sterculiaceae (hoje Sterculioideae), e Tiliaceae (Tilioideae). Bayer et al. (1999) reconheceram nove subfamílias, sendo maior as Malvoideae e que incluem a maioria das Malvaceae *sensu stricto* tradicionais. Malvoideae e Bombacoideae compartilham a presença de anteras monotecas e a presença de tubos estaminais circundando o estilete (característica bem evidente nos *Hibiscus* e em *Ceiba*). Sterculioideae (antigas Sterculiaceae) apresentam flores frequentemente unissexuais, sem pétalas (monoclamídeas), androginóforo e um gineceu apocárpico (evidentes nos frutos foliculares dos chichás, *Sterculia* spp.). Já as Tilioideae possuem as brácteas das inflorescências aladas e filetes livres. Malvaceae inclui muitas espécies de interesse econômico. Destacam-se as espécies com frutos comestíveis, como o quiabo (*Abelmoschus esculentus*), o cacau e o cupuaçu, ambos do gênero *Theobroma* (*T. cacao* e *T. grandiflorum* respectivamente), o primeiro de grande importância econômica mundial por conta da indústria de chocolates. O algodão (*Gossypium* sp.) é importante fonte de fibras, provenientes de tricomas que envolvem as sementes e é cultivado em várias regiões do mundo. As paineiras (*Ceiba speciosa* e outras espécies do gênero) fornecem paina para o enchimento de travesseiros ou outros usos, principalmente no interior do Brasil. Várias espécies são cultivadas como ornamentais, como os hibiscos ou graxa-de-estudante (*Hibiscus* spp.), a lanterna-japonesa ou brinco-de-princesa (*Abutilon* spp.), os malvaviscos (*Malvaviscus* spp.) e as dombeias (*Dombeya* spp.). No Brasil são encontradas, principalmente em estados do Nordeste, árvores de baobá (*Adansonia digitata*), espécie africana, conhecida mundialmente pelo seu grande porte.

Chave para as famílias de Malvales do Brasil:

1. Flores pouco vistosas, aparentemente monoclamídeas, graças à presença de corola bastante reduzida, na forma de escamas ou disco. Thymelaeaceae
1. Flores vistosas, claramente diclamídeas. 2
2. Cálice com prefloração imbricada. 3
2. Cálice com prefloração valvar. 4
3. Cálice trímero ou sépalas internas muito distintas das externas Cistaceae
3. Cálice pentâmero, com sépalas semelhantes entre si. Bixaceae
4. Folhas simples; estames numerosos e livres; fruto carnoso. Muntingiaceae

4. Folhas simples ou compostas; estames numerosos e unidos, raramente menos de dez e livres; fruto seco ou carnoso. Malvaceae



Figura 11.45. Malvales. Malvaceae. A. *Hibiscus rosa-sinensis* (hibisco). B. outra variedade da mesma espécie, com destaque ao tubo de estames (estames monadelfos) ao redor do estilete. C. *Pachira aquatica* (munguba, castanha-do-maranhão). D. *Sterculia* sp. (chichá).

trando

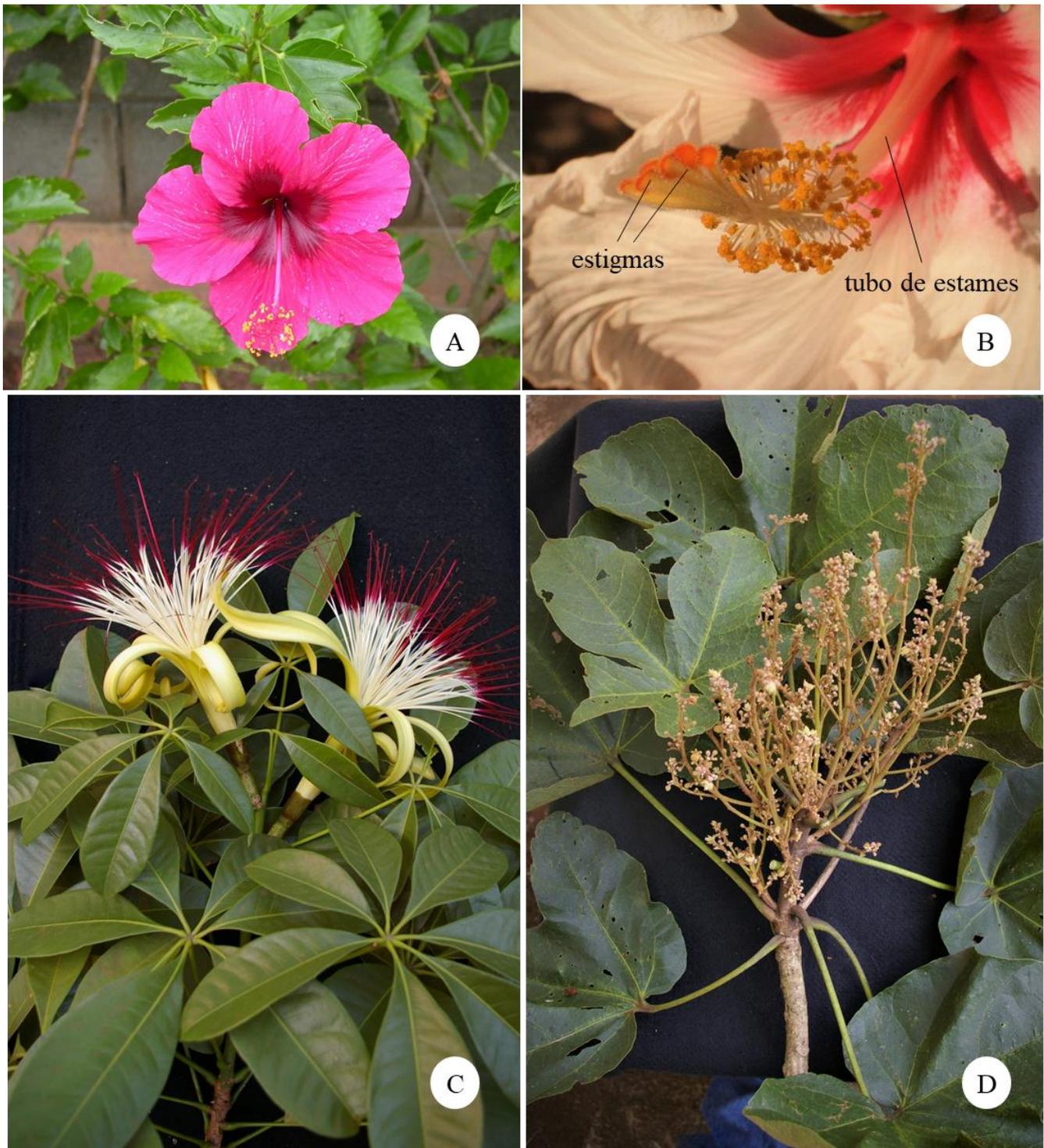


Figura 11.46. Malvales. Malvaceae. A. *Hibiscus rosa-sinensis* (hibisco). B. outra variedade da mesma espécie, com destaque ao tubo de estames (estames monadelfos) ao redor do estilete. C. *Pachira aquatica* (munguba, castanha-do-maranhão). D. *Sterculia* sp. (chichá).

MYRTALES

Myrtales (Figuras 11.47 a 11.50) é formada por nove famílias, 380 gêneros e cerca de 13000 espécies. Os representantes das Myrtales são geralmente plantas lenhosas com folhas simples e opostas. As flores possuem cálice com prefloração valvar, muitas vezes persistente no fruto. O androceu é geralmente diplo ou polistêmone e os estames muitas vezes se desenvolvem encurvados no botão. As flores possuem hipanto, com o ovário fundido a esta estrutura (ovário ínfero, flores epíginas) ou livre (ovário súpero, flores períginas). Na ordem é comum no grupo a presença de flavonoides do tipo miricetina. Apesar de alguns grupos ocorrerem em áreas temperadas, as Myrtales são mais diversificadas em regiões neotropicais, em especial na América do Sul. Berger et al. (2015) discutem a diversificação e biogeografia dos representantes da ordem.

No Brasil, as Myrtales incluem as **Vochysiaceae** (com seis gêneros e 163 espécies nativos), com os paus-de-tucano (*Vochysia*) e os pau-terra (*Qualea*), comuns em áreas de cerrado; as **Onagraceae** (quatro gêneros no Brasil, com 65 espécies), que inclui plantas do gênero *Fuchsia* (brincos-de-princesa), plantas subarbusivas com os ramos e flores pendentes e muito vistosas, com algumas espécies ornamentais cultivadas e *Ludwigia*, geralmente arbustos e subarbuscos com ramos eretos, de áreas alagadas ou brejosas, com flores geralmente amarelas e chamativas; as **Lythraceae**, representadas no Brasil por 11 gêneros e 216 espécies, com maior diversidade em áreas de campos rupestres e cerrado, sendo os gêneros *Cuphea* e *Diplusodon* os mais comuns na natureza, mas a família é mais conhecida em função de espécies cultivadas como o resedá (*Lagetroemia indica*) e o resedá-de-flor-grande (*L. speciosa*), a dedaleira (*Lafoensia pacari*), a mirindiba-rosa (*L. glyptocarpa*) e a romã (*Punica granatum*), esta última antes posicionada em Punicaceae; as **Combretaceae**, incluem cinco gêneros e 62 espécies no Brasil, com diversas espécies nativas de *Combretum* e *Terminalia*, além de *Laguncularia racemosa*, espécie arbórea presente em áreas de manguezais.

Melastomataceae é formada por 188 gêneros e cerca de 4960 espécies, presentes preferencialmente em áreas tropicais de todo o mundo, ocorrendo também em

áreas subtropicais ou temperadas. Cerca de 70% das espécies são encontradas no Novo Mundo (Veranso-Libalah et al. 2018) e, no Brasil, são encontrados 73 gêneros e 1430 espécies. Esta é uma das famílias mais facilmente reconhecidas em função de suas folhas simples, opostas-cruzadas com nervação acródroma, embora existam alguns gêneros, como *Mouriri* e *Votomita*, antes posicionados em uma família a parte, Memecylaceae, com nervação camptódroma. As flores na família são geralmente vistosas, actinomorfas mas geralmente com o androceu zigomorfo, com estames com deiscência poricida. Algumas espécies de Melastomataceae são cultivadas como ornamentais, como a quaresmeira (*Pleroma granulatum*) e o manacá-da-serra, *Tibouchina pulchra*, ambas espécies nativas de áreas da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. As Melastomataceae possuem vários gêneros que são mais diversos em áreas de campos rupestres, como *Cambessedesia*, *Lavoisiera*, *Microlicia* e *Trembleya*, geralmente plantas arbustivas ou subarbustivas. Gêneros como *Leandra*, *Miconia*, *Pleroma* e *Tibouchina* são mais encontradas em áreas florestadas no Domínio da Mata Atlântica. Na Amazônia são encontradas espécies dos gêneros *Maieta* e *Tococa*, entre outros, que apresentam associação com formigas através de domácias vesiculosas na base das folhas e pecíolo como local para nidificação.

Myrtaceae inclui 131 gêneros e cerca de 5900 espécies, ocorrendo em todo o mundo, mas com maior diversidade em áreas tropicais e temperadas, em especial na Região Neotropical e na Austrália. No Brasil ocorrem 23 gêneros e 1029 espécies, presentes em todo o território nacional. As Myrtaceae brasileiras são especialmente comuns na Mata Atlântica e em restingas, incluindo espécies principalmente dos gêneros *Eugenia* e *Myrcia*. Entre as características marcantes da família estão a casca (ritidoma) descamante, além de pontuações translúcidas nas folhas, correspondentes a áreas de produção de óleos essenciais que conferem um aroma intenso. A filotaxia predominante na Região Neotropical é oposta, enquanto nos gêneros australianos – como *Callistemon*, *Eucalyptus* e *Melaleuca* – as folhas são alternas. As flores são actinomorfas, geralmente brancas, polistêmones e apresentam ovário ínfero. As espécies nativas dos Neotrópicos possuem frutos do tipo baga, ao passo que nos gêneros australianos são cápsula. Biffin et al. (2010) demonstraram que linhagens com frutos carnosos evoluíram de forma independente dentro da família, sendo uma inovação-chave na diversificação de grupos de áreas com florestas tropicais, ligada a mecanismos de dispersão por animais. Entre as espécies de destaque na família estão os eucaliptos (*Eucalyptus* spp.), de origem geralmente australiana, plantadas em todo o mundo como

fonte de madeira e fibra de celulose na indústria de papel, além do uso como fonte de essências, como o eucaliptol. Muitas Myrtaceae fornecem frutos comestíveis, como as jaboticabeiras (*Plinia cauliflora*), pitangueiras (*Eugenia uniflora*), uvaías (*Eugenia pyriformis*), a cerejeira-do-rio-grande (*Eugenia incolucrata*), o araçá (*Psidium cattleianum*) e o cambuci (*Campomanesia phaea*), todas nativas. Frutíferas exóticas incluem os diferentes tipos de jambo (*Syzygium* spp.) e o jabolão (*Syzygium cumini*). Em relação às goiabeiras (*Psidium guajava*), ainda há certa discussão sobre ser nativa ou não no Brasil.

Chave para as famílias de Myrtales do Brasil:

1. Androceu polistêmone. 2
1. Androceu oligostêmone, isostêmone ou diplostêmone. 3
2. Folhas sem pontuações translúcidas; ovário súpero ou, se ínfero, com lóculos dispostos em diferentes níveis. Lythraceae
2. Folhas com pontuações translúcidas; ovário ínfero, com lóculos dispostos em um mesmo nível. Myrtaceae
3. Flores zigomorfas; androceu oligostêmone (1estame). Vochysiaceae
3. Flores actinomorfas ou menos frequentemente zigomorfas; androceu isostêmone ou diplostêmone. . . . 4
4. Ovário unilocular. Combretaceae
4. Ovário 2-plurilocular 5
5. Ovário súpero Lythraceae
5. Ovário ínfero (muitas vezes o ovário é unido ao hipanto através de trabéculas e, por isso, considerado súpero por alguns autores) 6
6. Folhas penínérveas; anteras rimosas, não falciformes, com conectivo inconspícuo
Onagraceae
6. Folhas geralmente curvinérveas; anteras geralmente porcidas e falciformes, com conectivo muito desenvolvido Melastomataceae



Figura 11.47. Myrtales. Combretaceae. A. *Laguncularia racemosa*. B. *Terminalia catappa*, frutos. Lythraceae. C. *Cuphea linifolia*. D. *Lagestromia indica* (resedá).

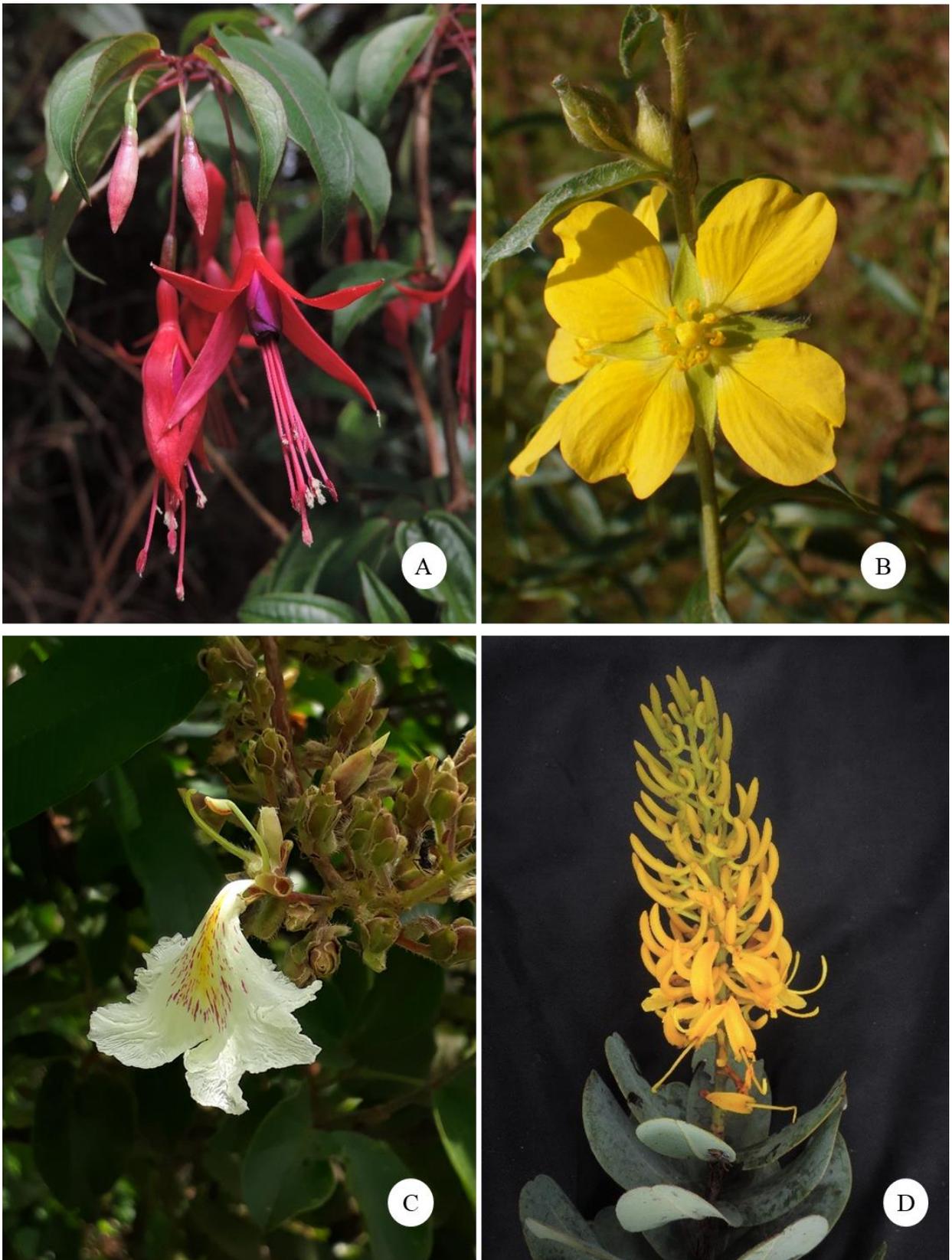


Figura 11.48. Myrtales. Onagraceae. A. *Fuchsia regia*. B. *Ludwigia* sp. Vochysiaceae. C. *Qualea grandiflora*. D *Vochysia elliptica*

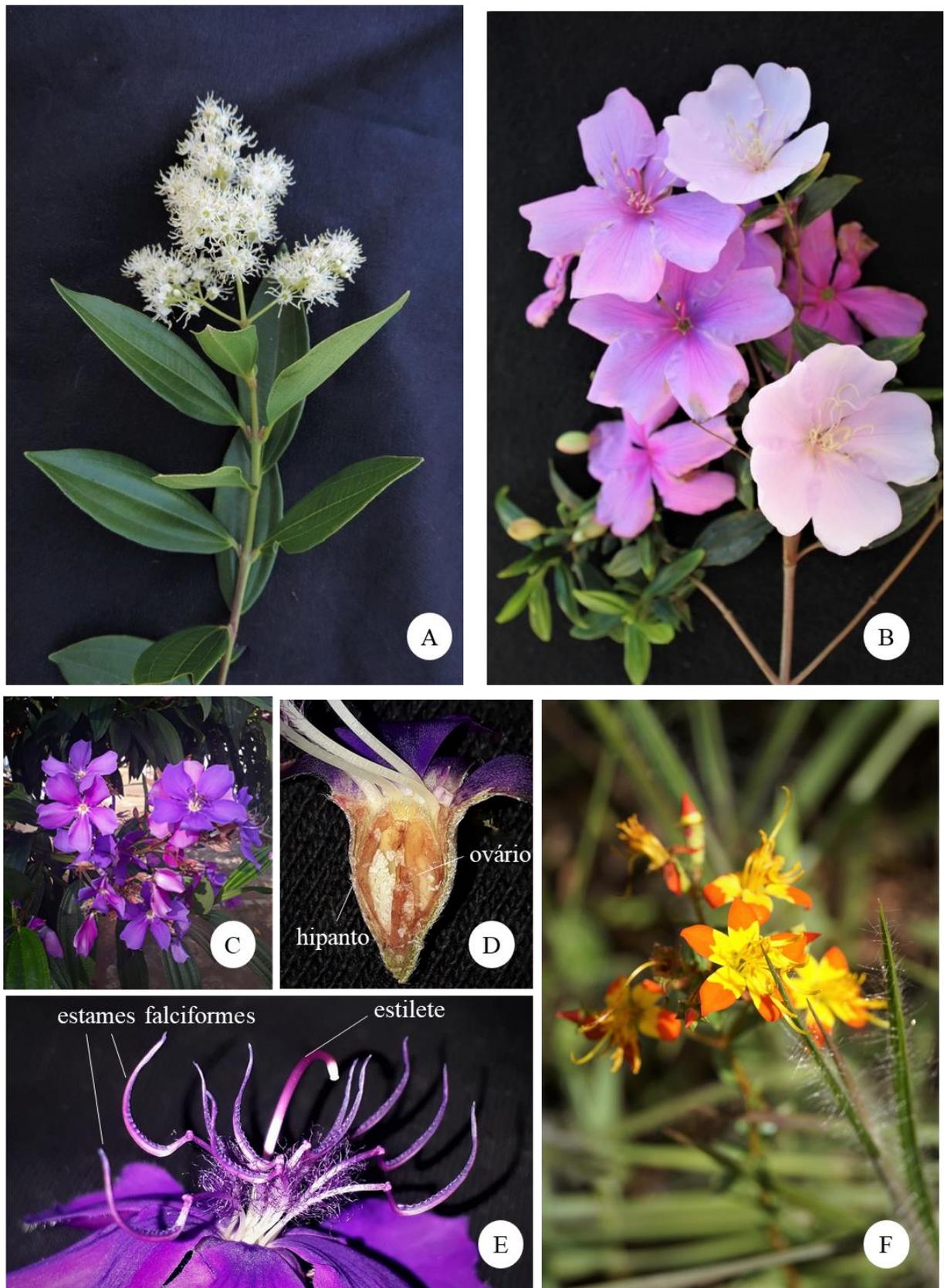


Figura 11.49. Myrtales. Melastomataceae. A. *Miconia ligustroides*. B. *Tibouchina pulchra*. C. *Tibouchina granulosa* (quaresmeira). D. Detalhe da flor seccionada longitudinalmente, mostrando o hipanto e o ovário ínfero. D. mesma espécie, mostrando estames falciformes (em forma de foice). F. *Cambessedesia hilariana*



Figura 11.50. Myrtales. Myrtaceae. A. *Campomanesia adamantium* B. *Eucalyptus ptychocarpa*. C. *Psidium guajava* (goiabeira). D. Detalhe das flores da goiabeira. E. *Eugenia uniflora* (pitanga), frutos.

SAPINDALES

Sapindales (Figuras 11.51 a 11.53) é composta por nove famílias, 479 gêneros e cerca de 6550 espécies. As espécies são lenhosas (árvores ou lianas, como várias Sapindaceae), possuem geralmente folhas compostas e alternas (com exceções), sem estípulas (estípulas em grupos de lianas de Sapindaceae). As flores possuem geralmente um disco nectarífero bem desenvolvido, intraestaminal, mas extraestaminal nas Sapindaceae, sendo isostêmones ou diplostêmones.

As principais famílias para a flora brasileira são Sapindaceae, Rutaceae, Anacardiaceae e Meliaceae (tratadas abaixo). Outras famílias nativas incluem as **Simaroubaceae** (com os gêneros *Homalolepis* e *Simarouba*) e **Burseraceae** (com muitas espécies na Amazônia), com os gêneros *Protium* e *Tetragastris*, com exsudados resinosos conhecidos como “breu” e usados na indústria cosmética ou de medicamentos.

Anacardiaceae é formada por 80 gêneros e 873 espécies, encontradas preferencialmente em áreas tropicais de todo mundo, alguns grupos em áreas temperadas. No Brasil são registrados 14 gêneros e 56 espécies, em vários tipos de formações vegetacionais. As espécies da família comumente possuem folhas compostas, mas alguns grupos como *Anacardium* e *Mangifera* possuem folhas simples. As folhas de Anacardiaceae comumente exalam um cheiro de “manga-verde” quando esmagadas, exalado por resinas presentes em canais (“dutos resiníferos”) encontrados em todas as partes das plantas, presentes também nas Burseraceae, grupo-irmão da Anacardiaceae. As Anacardiaceae são mais conhecidas pelas espécies frutíferas, como aquelas do gênero *Anacardium*, especialmente o caju (*A. occidentale*), com pseudofrutos carnosos e frutos do tipo drupa (castanha-de-caju) e grande valor comercial. Outras espécies incluem os cajás ou taperebás (*Spondias* spp.), a seriguela (*S. purpurea*), o umbu (*S. tuberosa*), a manga (*Mangifera indica*) e o pistache (*Pistacea vera*). Outras espécies fornecem madeira de qualidade, como a aroeira ou urundeúva (*Myracrodruon urundeuva*), a aroeira-branca (*Lithrea molleoides*), e o guaritá (*Astronium graveolens*). A aroeira-vermelha ou pimenteira (*Schinus terebinthifolia*) é cultivada como ornamental, com frutos usados como condimento. As Anacardiaceae possuem também interesse médico, por causa de seus efeitos alergênicos, como espécies de *Toxicodendron* e *Schinus*

(as aroeiras), que podem inclusive causar irritações cutâneas semelhantes a queimaduras em pessoas suscetíveis. Pessoas que possuem alergia a estas árvores geralmente possuem também sensibilidade por alguns frutos, como as mangas, seriguela e o caju, entre outras.



Figura 11.51. Sapindales. Anacardiaceae. A. *Anacardium humile*, flores. B. *Anacardium occidentale* (caju), fruto em desenvolvimento, mostrando o receptáculo (que se desenvolverá em fruta carnosa) e a castanha, que é o fruto. C. *Spondias monbin* (cajazeiro), árvore com frutos. D. Flores do cajazeiro, mostrando disco nectarífero interno aos estames. Burseraceae. E. *Protium trifoliolatum*.

As **Meliaceae** são formadas por 50 gêneros e cerca de 641 espécies, presentes em áreas tropicais e subtropicais de todo o mundo, mas com diversificação maior na Ásia, em áreas de florestas equatoriais. No Brasil são encontrados dez gêneros e 92 espécies, principalmente em matas primárias da Amazônia. São plantas geralmente arbóreas com folhas compostas alternas (raro opostas), sem estípulas. No gênero *Guarea* as folhas compostas possuem uma gema apical, o que facilita a identificação do gênero. Vários gêneros (e.g. *Carapa*, *Guarea*, *Trichilia*) possuem flores pequenas com os estames unidos em tubo, formados pela conação dos filetes, com a deiscência das anteras introrsa e pólen sendo depositado no interior do tubo. Como as espécies da família possuem muitas vezes o estigma alargado, é sugerido um mecanismo secundário de apresentação do pólen (cf. Ladd 1994), análogo ao que ocorre com as Asterales. Muitas espécies desta família são grandes árvores emergentes de florestas, algumas com madeira de excelente qualidade, como o mogno (*Swietenia macrophylla*), da Amazônia e o cedro-brasileiro ou cedro-branco (*Cedrela fissilis*), comum em áreas de mata do Sudeste do Brasil. O nim (*Azadirachta indica*) é cultivado como ornamental ou para obtenção do óleo-de-nim, usado como repelente de insetos.

As **Rutaceae** são formadas por 161 gêneros e cerca de 2080 espécies, provenientes de áreas tropicais e subtropicais de todo o mundo, sendo menos frequentes em regiões temperadas. A maior riqueza de espécies ocorre no leste do Brasil, Sul da África e Austrália. Na Região Neotropical a família é especialmente diversa como arvoretas ou arbustos de subosque em áreas florestais. No Brasil são encontrados 32 gêneros e 194 espécies nativas, presentes em todo o território nacional, mas mais diversas na Mata Atlântica. A família pode ser prontamente diferenciada da maioria das demais Sapindales pela presença de cavidades secretoras esféricas semelhantes àquelas que ocorrem em Myrtaceae, mais evidentes nas folhas e que podem ser observadas como pontuações translúcidas espalhadas pela lâmina ou restritas à margem. Em muitas Rutaceae da região neotropical os frutos são cápsulas ou mais frequentemente esquizocarpos deiscentes (folículos) em forma de concha, com o endocarpo elástico que ejeta a semente (como em espécies dos gêneros *Conchocarpus* e *Pilocarpus*), um mecanismo de autocoria análogo a várias Euphorbiaceae. O principal grupo de interesse econômico na família é o gênero exótico cultivado *Citrus*, com várias espécies, variedades e híbridos que produzem as laranjas, limões, tangerinas e cidras. Espécies

nativas de valor econômico incluem os jaborandis (*Pilocarpus* spp., especialmente *P. microphyllus*), fontes de pilocarpina, alcaloide usado no tratamento de glaucoma.

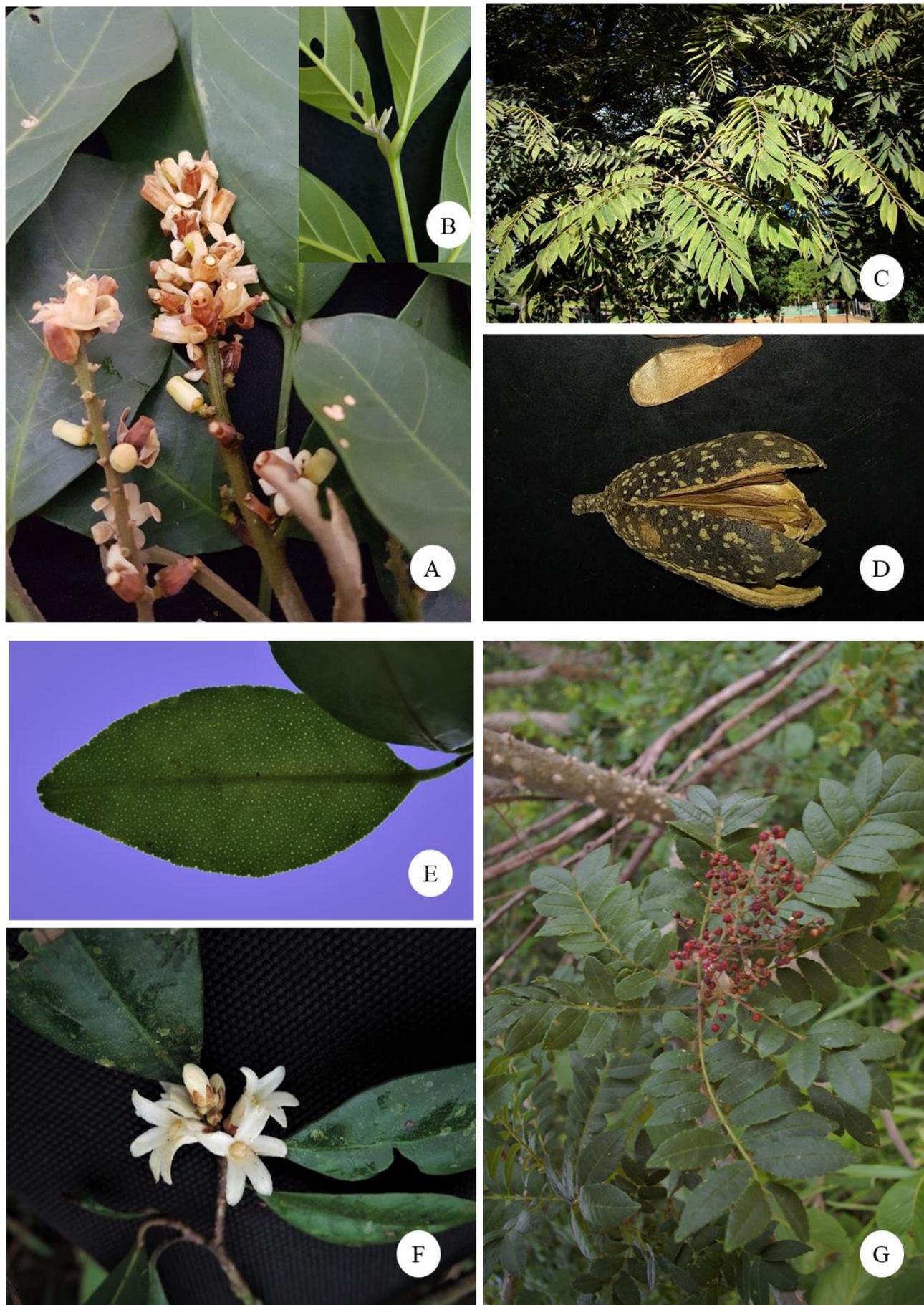


Figura 11.52. Sapindales. Meliaceae. A. *Guarea guidonia* B. Detalhe do ápice da folha composta com gema apical. C. *Cedrela fissilis*, folhas compostas. D. *Cedrela odorata*, fruto e semente alada. E. *Citrus x aurantium* (laranjeira), folha contra a luz mostrando pontuações translúcidas. F. *Conchocarpus pentantrus*. G. *Zanthoxylum rhoifolium* (mamica-de-porca), frutos.

As **Sapindaceae** incluem 144 gêneros e 1900 espécies, presentes em todo o mundo, mas mais diversificadas em áreas tropicais e subtropicais. No Brasil ocorrem 28 gêneros e 417 espécies. As Sapindaceae possuem folhas alternas, compostas (simples em *Dodoneae*), com as flores 4-5-meras e disco geralmente extraestaminal e gineceu (2)3-carpelar. As sementes podem ser ariladas (como em *Paullinia*), ou contidas em frutos do tipo samarídeo (*Serjania* e *Acer*) ou cápsulas infladas (*Cardiospermum*). Sapindaceae, junto com Bignoniaceae e Fabaceae é das famílias mais importantes na vegetação do Neotrópicos quando se analisa o componente de lianas (ver Gentry 1991), graças à diversidade principalmente dos gêneros *Paullinia* e *Serjania*. Espécies destes dois gêneros (principalmente o último) são comuns em clareiras e bordas de mata no interior no Brasil. A principal espécie de interesse econômico na família é o guaraná (*Paullinia cupana*), além disso há frutos comestíveis como a pitomba (*Talisia esculenta*), a lichia (*Litchi chinensis*) e o olho-de-dragão (*Dimocarpus longan*). A delimitação atual de Sapindaceae inclui Aceraceae e Hippocastanaceae, dois grupos de plantas de áreas temperadas do hemisfério norte antigamente reconhecidas em famílias distintas.

Chave para as famílias de Sapindales do Brasil:

1. Disco nectarífero externo em relação aos estames ou envolvendo sua base

Sapindaceae

1. Disco nectarífero interno em relação aos estames 2

2. Folhas com pontuações translúcidas 3

2. Folhas sem pontuações translúcidas 5

3. Estames livres entre si Rutaceae

3. Estames unidos entre si 4

4. Plantas geralmente com espinhos; androceu oligostêmone ou polistêmone

Rutaceae

4. Plantas inermes; androceu diplostêmone Meliaceae

5. Gineceu geralmente com apenas um carpelo desenvolvido, uniovulado

Anacardiaceae

5. Gineceu com dois ou mais carpelos desenvolvidos, geralmente com dois ou mais óvulos por carpelo 6

6. Estames unidos entre si Meliaceae

- 6. Estames livres entre si 7
- 7. Fruto deiscente Meliaceae
- 7. Fruto indeiscente 8
- 8. Plantas fortemente aromáticas; lóculos do ovário geralmente biovulados; fruto sincárpico Burseraceae
- 8. Plantas não aromáticas; lóculos do ovário geralmente uniovulados; fruto geralmente apocárpico Simaroubaceae

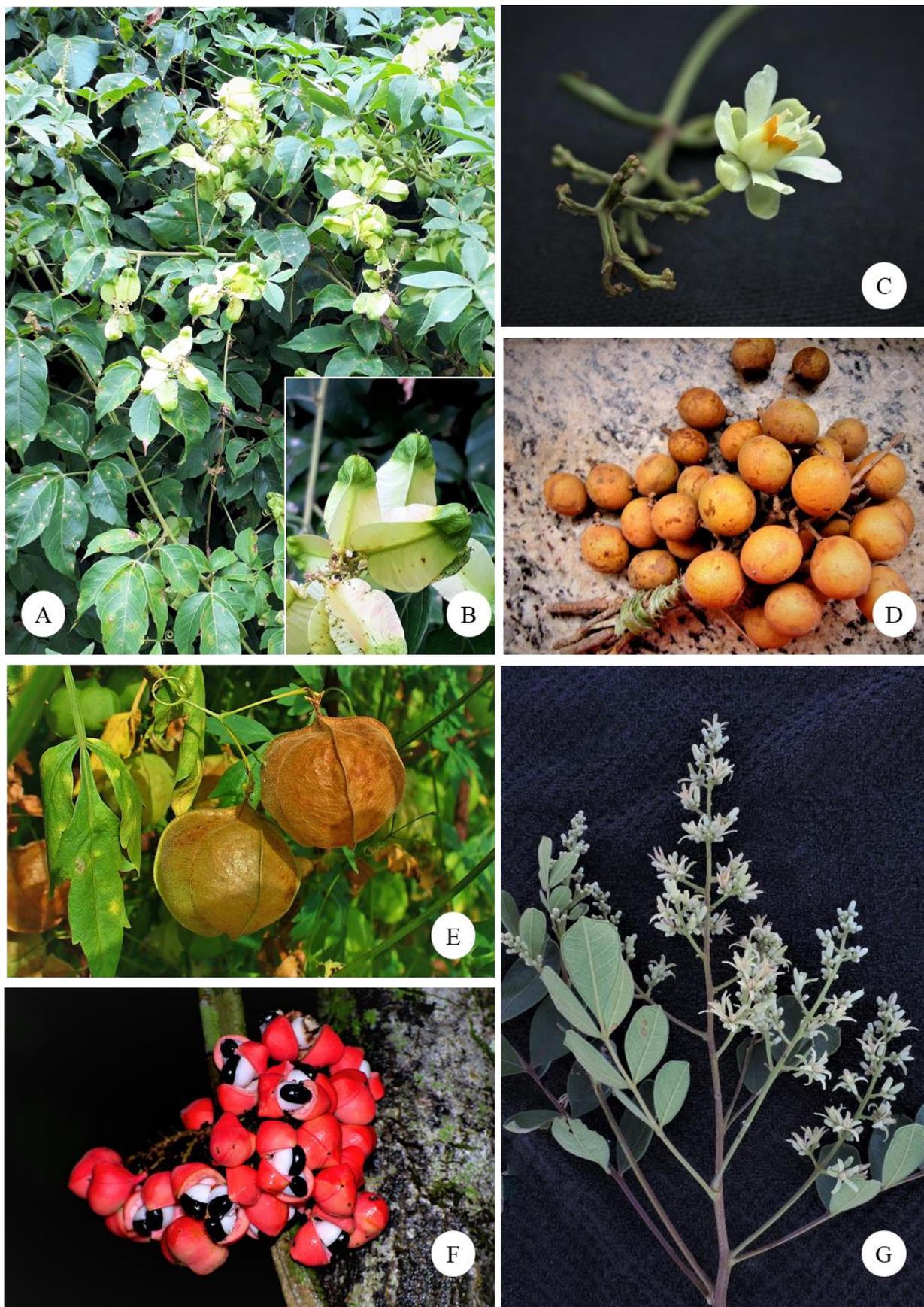


Figura 11.53. Sapindales. Sapindaceae. A. *Serjania letathis*, liana em borda de mata. B. Detalhe do fruto. C. *Serjania caracasana*, flor. D. *Tallisia esculenta* (pitoma) fruto. E. *Cardiospermum halicababum*, frutos inflados. F. *Paullinia cupana* (guaraná), frutos com sementes negras com arilo branco. Simaroubaceae. G. *Homalolepsis ferrugínea*.

SUPERASTERIDAE

As Superasterídeas (Superasteridae) compõe um clado com 20 ordens, cujas snapomorfias morfológicas são ainda desconhecidas para o grupo como um todo, que é composto por algumas ordens de divergência mais antiga - Berberidopsidales, Santalales e Caryophyllales e um clado com coesão morfológica maior, denominado de Asterídeas (Asteridae). O posicionamento de Berberidopsidales, Santalales e Caryophyllales mais próximo das Asterídeas foi inferido recentemente e as versões mais antigas de APG (como APG II 2003) não o mostravam. Uma possível sinapomorfia do clado Caryophyllales + Asterídeas é a presença de sementes exotestais, isto é, quando a camada mecânica - mais rígida e protetiva da semente, geralmente dotada de grande quantidade de esclereides lignificadas - é a mais externa (exotesta), derivada do tegumento externo, em oposição às sementes endotestais, onde a camada mecânica é formada pela endotesta, camada formada pelo desenvolvimento do tegumento interno do óvulo.

BERBERIDOPSIDALES

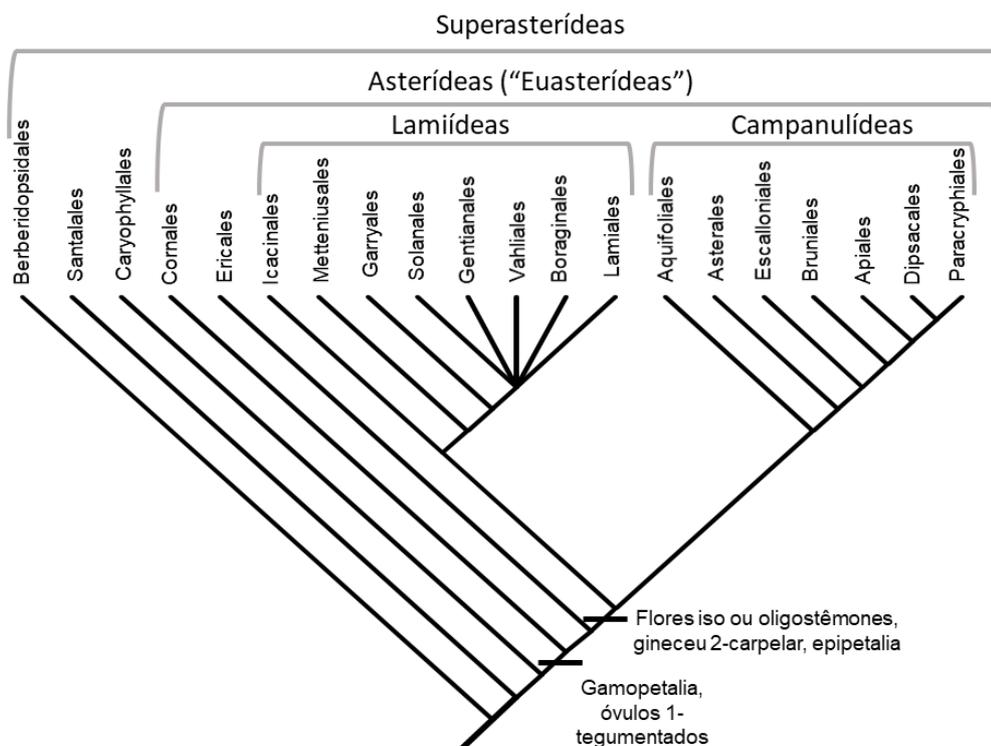


Figura 11.54. Filogenia das Superasterídeas, com algumas sinapomorfias assinaladas. Topologia segundo APG IV (2016)

Berberidopsidales é uma ordem formada por duas famílias (Aextoxicaceae e Berberidopsidaceae) com apenas três gêneros e quatro espécies. Os representantes da ordem possuem uma distribuição disjunta, ocorrendo em áreas do Chile e do leste da Austrália. Aextoxicaceae possui apenas uma espécie: *Aextoxicon punctatum* Ruiz & Pav., a qual é arbórea e proveniente do Chile. Berberidopsidaceae inclui arbustos apoiantes dos gêneros *Streptothamnus*, do leste da Austrália, e *Berberidopsis*, do Leste da Austrália e Chile.

SANTALALES

A ordem Santalales (Figuras 11.55, 11-56) é formada por 13 famílias, 151 gêneros e cerca de 1990 espécies. Uma característica marcante da ordem é o parasitismo, típico da maioria das espécies. O hemiparasitismo ocorre em grupos de plantas que são clorofilados (e realizam fotossíntese), obtendo a seiva bruta (água e micronutrientes) de outras plantas, com o desenvolvimento de haustórios - estruturas semelhantes a ventosas - com tecidos que penetram no caule ou na raiz do hospedeiro chegando ao xilema e transferindo a seiva para o corpo da parasita. As plantas hemiparasitas aéreas são aquelas que parasitam o caule – e são estruturalmente epífitas – e ocorrem nas Loranthaceae e algumas Santalaceae (como em *Phoradendron*), sendo as hemiparasitas mais evidentes. Entretanto, hoje já se sabe que existem espécies arbóreas e arbustivas parasitas de raízes em alguns grupos de Santalales, como em *Agonandra* e *Opilia* (Opiliaceae), *Misodendrum*, *Olax* e *Ximenia* (Olacaceae) e *Schoepfia* (Schoepfiaceae) (Nickrent 1998 onwards; Nickrent 2002). Como o hemiparasitismo em raízes é menos evidente que o aéreo, é provável que o número de plantas hemiparasitas de raízes seja ainda mais amplo do que o reportado atualmente e possivelmente abranja todas as Santalales.

Embora até recentemente tivesse um posicionamento incerto, APG IV (2016) reconheceu em Santalales as Balanophoraceae, um grupo pantropical formado por 16 gêneros e 42 espécies, seis deles neotropicais e ocorrendo no Brasil (*Helosis*, *Langsdorffia*, *Latrophytum*, *Lophophytum*, *Ombrophytum* e *Scybalium*). São plantas aclorofiladas e aófilas, holoparasitas de raízes de outras angiospermas, evidentes apenas na época de floração e frutificação, quando desenvolvem inflorescências em geral purpúreas ou avermelhadas, semelhantes a estruturas reprodutivas de fungos, com flores pouco vistosas, unissexuadas, actinomorfas e aclamídeas. Apesar de posicionadas em Santalales, APG IV (2016) discute o um posicionamento ainda incerto da família que

poderia ser incluída em Santalaceae. A delimitação de algumas famílias em Santalales ainda está em discussão. De acordo com APG IV (2016), Olacaceae, como tradicionalmente delimitada, poderia corresponder a um “grupo” (um grupo parafilético). Entretanto, APG IV (2016) considera que falta, ainda, uma sustentação mais robusta para a divisão desta família, proposta por outros autores, que chegam a reconhecer sete ou oito famílias independentes - Aptandraceae, Coulaceae, Erythralaceae, Octoknemaceae, Strombosiaceae e Ximeniaceae – além de Olacaceae s.s., que incluiria apenas *Olax*, *Dulacia* e *Ptychopetalum* e Schoepfiaceae (já reconhecida por APG IV 2016 como família a parte).

Outras quatro famílias de Santalales ocorrem no Brasil. Opiliaceae é uma família com distribuição pantropical, concentrada no Sudeste Asiático e Oceania, que inclui 12 gêneros e cerca de 36 espécies. No Brasil a família está representada por cinco espécies de *Agonandra*, que são árvores ou arbustos, com pequenas flores unissexuadas, presentes no cerrado e nas florestas estacionais e ombrófilas. Schoepfiaceae, assim como Opiliaceae, já esteve tradicionalmente incluída entre as Olacaceae e é uma pequena família com três gêneros e cerca de cinquenta espécies, concentrada no Sudeste Asiático. No Brasil a família é representada por dois gêneros (*Arjona* e *Schoefia*) e quatro espécies. Santalaceae é a maior família da ordem, com distribuição cosmopolita e cerca de 50 gêneros e 1000 espécies. No Brasil está representada por oito gêneros e cerca de 70 espécies, a grande maioria incluída no gênero *Phoradendron*. As plantas deste gênero são conhecidas popularmente como “erva-de-passarinho” e são plantas hemiparasitas de ramos de árvores, muito comuns em ambientes naturais e urbanos. Loranthaceae também é uma família com um número expressivo de táxons, incluindo cerca de 70 gêneros e 800 espécies, mas, ao contrário das Santalaceae, está presente predominantemente nos trópicos. No Brasil ocorrem 12 gêneros e cerca de 100 espécies, também conhecidas pelo mesmo nome popular dos *Phoradendron*, mas são, de maneira geral, mais comuns e apresentam flores mais vistosas.

Chave para as famílias de Santalales do Brasil:

1. Plantas holoparasitas, aclorofiladas, sem folhas ou com estas escamiformes
 - Balanophoraceae
1. Plantas hemiparasitas, clorofiladas, geralmente com folhas laminares 2
2. Ovário súpero 3

3. Ovário com dois a cinco lóculos, ao menos na região basal e mediana; flores geralmente bissexuadas Olacaceae
3. Ovário inteiramente unilocular; flores geralmente unissexuadas 4
4. Folhas alternas; flores diclamídeas (embora com cálice muito reduzido); ovário com um único óvulo Opiliaceae
4. Folhas opostas ou alternas; flores monoclamídeas; ovário geralmente com dois ou mais óvulos Santalaceae
2. Ovário ínfero 5
5. Flores unissexuadas Santalaceae
5. Flores bissexuadas 6
6. Plantas terrestres; ovário com três lóculos, ao menos na região basal e mediana Schoepfiaceae
6. Plantas geralmente epifíticas; ovário inteiramente unilocular Loranthaceae

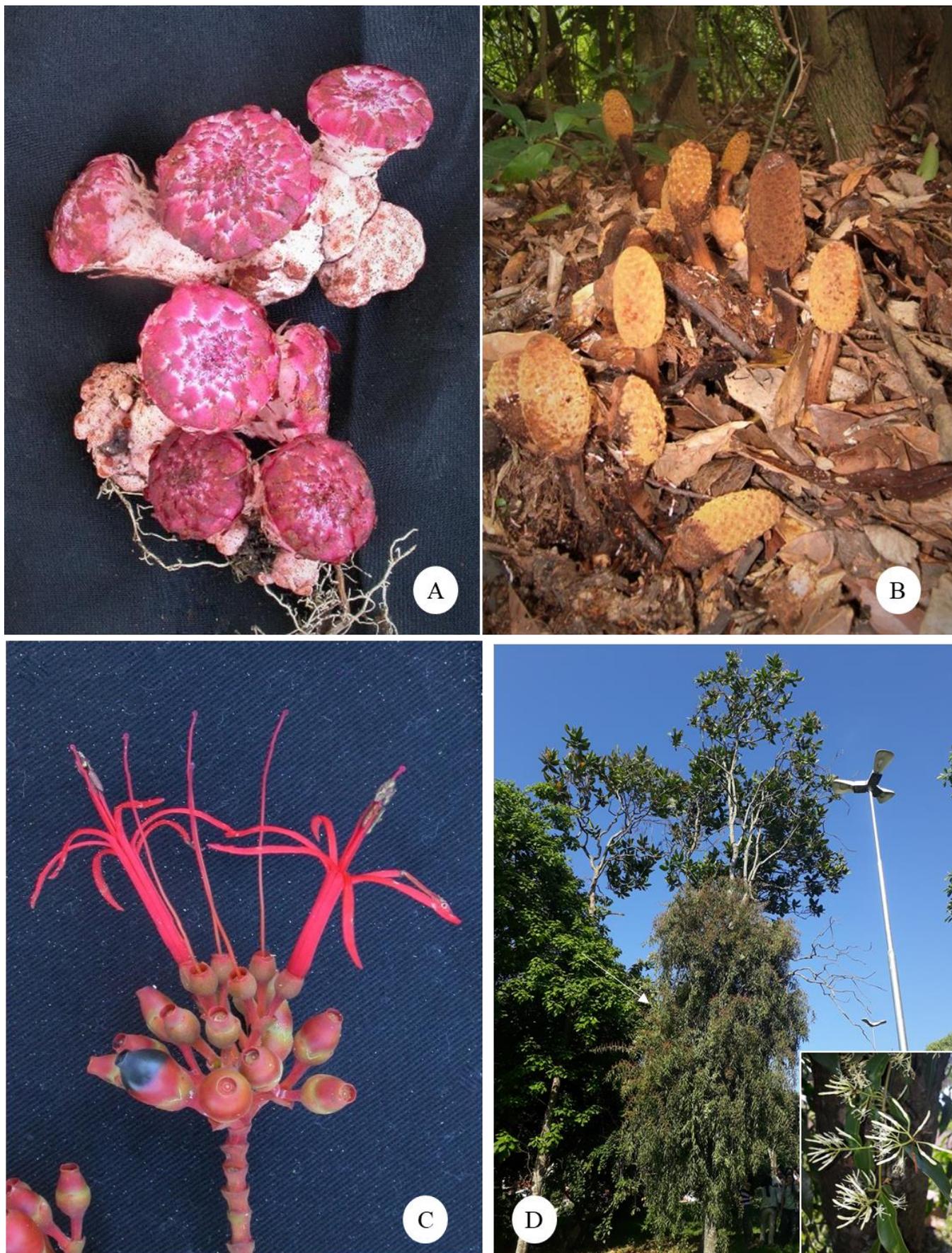


Figura 11.55. Santalales. Balanophoraceae. A. *Scybalium fungiforme*, uma holoparasita de raízes de outras Angiospermas, foto das inflorescências (ocorrem ao nível do solo). B. *Helosis cayennensis*, outra holoparasita, inflorescências. Loranthaceae. C. *Psitacanthus cordatus*, detalhe das inflorescência. D. *Tripodanthus acutifolius* (seta) parasitando um indivíduo arbóreo de *Triplaris guianensis* (novateiro), Polygonaceae. No detalhe ramos com flores da hemiparasita.

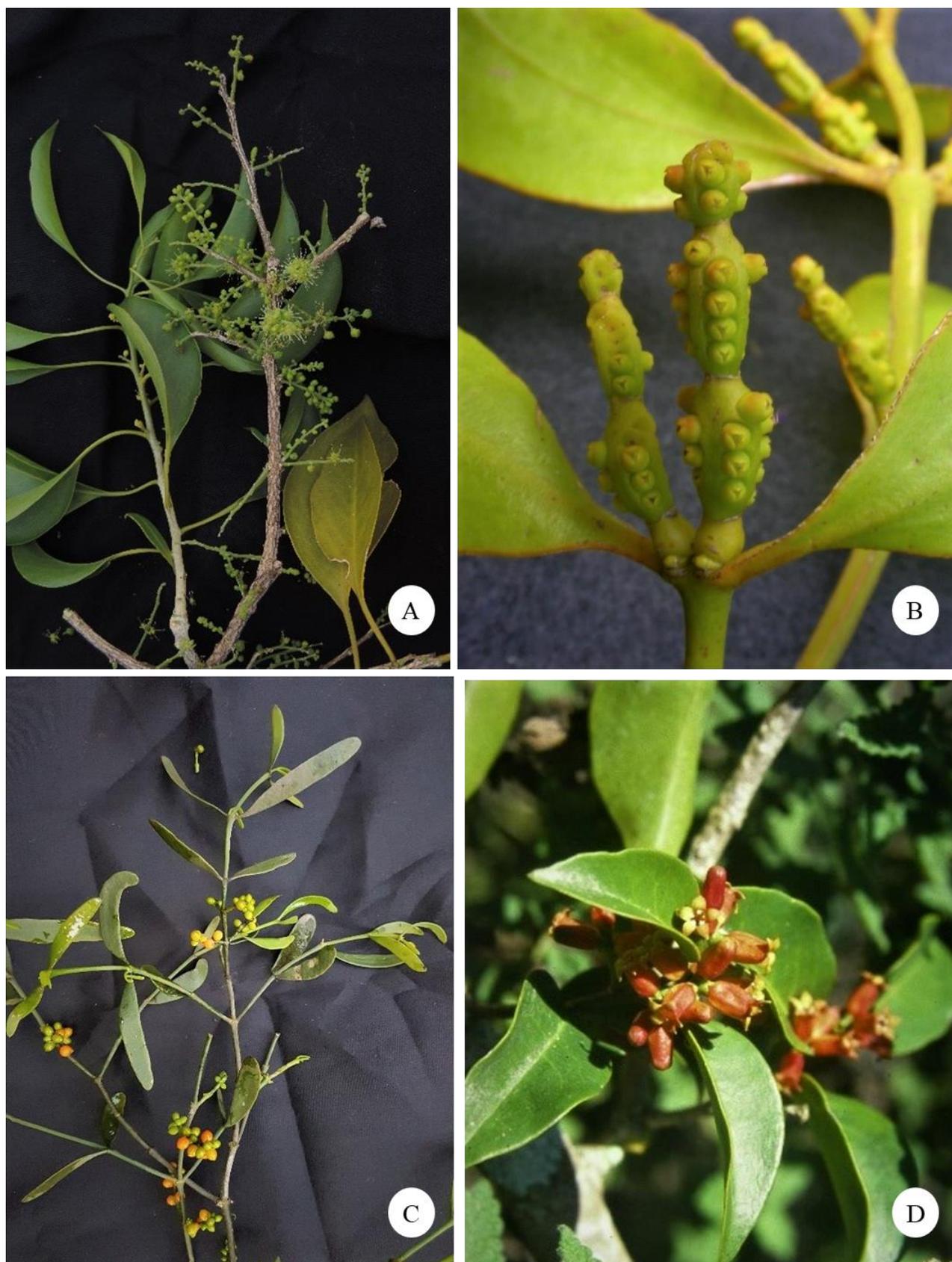


Figura 11.56. Santalales. Opiliaceae. A. *Agonandra brasiliensis*. Santalaceae. B. *Phoradendron crassifolium*, detalhe da inflorescência. C. *Phoradendron quadrangulare*. Schoepfiaceae. D. *Schoepfia brasiliensis*.

CARYOPHYLLALES

As Caryophyllales (Figuras 11.57- 11.61) são formadas por 38 famílias, 749 gêneros e aproximadamente 11620 espécies. Nesta ordem são comuns plantas herbáceas, muitas delas com adaptações ao ambiente desértico ou com pouca água disponível, como as Cactaceae e as Aizoaceae, com mecanismos fotossintéticos do tipo CAM ou C₄. Além disso, muitas plantas possuem flores pequenas e monoclamídeas, pouco vistosas, com brácteas coloridas que podem assumir o papel de atração de polinizadores, como nas primaveras (*Bounganvillea* spp.). Em famílias como as Cactaceae, por outro lado, ocorre proliferação de peças do perianto através da modificação de brácteas em elementos chamativos. Uma outra característica pouco comum entre as Angiospermas, mas frequente entre as plantas da ordem, é a posse de flores com placentação central-livre (daí um dos nomes antigos do grupo, Centrospermae), ou basal, em ovários uniloculares. Do ponto de vista químico, as Caryophyllales possuem flores e frutos com pigmentos do tipo betalaína, vindo do nome genérico da beterraba (*Beta*, Amaranthaceae), ao invés de antocianina, encontrada nas demais angiospermas. Apesar disso, plantas com antocianinas também ocorrem na ordem, como nas Caryophyllaceae. Estas particularidades fizeram com que Cronquist (1981) e outros autores reconhecessem a grosso modo o clado Caryophyllales, como sendo um ramo à parte na evolução das Angiospermas, considerando o grupo como correspondendo a uma das seis subclasses, denominada Caryophyllidae, que compunham a classe Magnoliopsida (“dicotiledôneas”).

Das 38 famílias da ordem, 17 ocorrem no Brasil, além de duas que ocorrem apenas em cultivo ou são naturalizadas: as **Nepenthaceae**, com distribuição paleotropical, comumente cultivadas como espécies carnívoras, com ápice das folhas modificado em forma de jarro que serve como armadilha para os insetos e **Tamaricaceae**, proveniente do Velho Mundo, e que no Brasil apresenta uma espécie *Tamarix gallica*, conhecida como tamarisco, naturalizada no litoral da Região Sul.

Plumbaginaceae possui distribuição cosmopolita e inclui cerca de 30 gêneros e 800 espécies e está representada no Brasil por duas espécies de dois gêneros (*Plumbago* e *Limonium*). As espécies desta família se destacam por apresentar tricomas glandulosos espalhados por toda a planta. Uma das espécies (*Plumbago auriculata*) é uma planta delicada, com flores azuis tubulosas e duradouras, comumente cultivada como ornamental e recebe o nome popular de “bela-emília”. **Polygonaceae** ocorre em todo o

mundo, mas está mais concentrada no Hemisfério Norte e inclui cerca de 40 gêneros e 1100 espécies, dos quais sete gêneros e 94 espécies ocorrem no Brasil. A família se destaca pela presença de um caráter morfológico pouco comum nas demais Angiospermas, a ócrea. **Droseraceae**, assim como Nepenthaceae, também é uma família composta por plantas carnívoras, apresenta distribuição cosmopolita, incluindo três gêneros e cerca de 100 espécies, das quais 34 do gênero *Drosera* ocorrem no Brasil. O gênero *Dionaea* também é bastante cultivado no Brasil em função de serem plantas carnívoras bastante populares. Ao contrário das *Drosera*, em que a captura dos insetos é realizada através de tricomas pegajosos, no caso das *Dionaea* a captura se dá através do fechamento da folha que aprisiona o inseto, tendo nas suas margens tricomas rígidos, semelhantes a presas. **Rhabdodendraceae** é uma pequena família, exclusiva da Região Neotropical, com um único gênero, *Rhabdodendron*, e três espécies, todas com ocorrência registrada no Brasil, principalmente na Amazônia e Sul da Bahia. Este gênero esteve em sistemas de classificação mais antigos incluído entre as Rutaceae e apenas com os trabalhos em filogenia ficou clara a necessidade de reconhecimento de uma família à parte. **Caryophyllaceae** é uma das maiores famílias da ordem, com cerca de 80 gêneros e 2300 espécies, fortemente concentrada no Hemisfério Norte, com poucos representantes na região Neotropical. No Brasil discute-se se há de fato espécies nativas ou se seriam todas naturalizadas, mas é provável que alguns gêneros e espécies com ampla distribuição tenham o Brasil como parte da sua área de ocorrência natural, como assumido por Souza & Lorenzi (2012) que reconhecem 10 gêneros e cerca de 20 espécies nativas. São plantas herbáceas, muitas delas, como o cravo (*Dianthus caryophyllus*) e o mosquitinho (*Gypsophila paniculata*), utilizadas como ornamentais, esta última empregada para dar “leveza” aos arranjos florais. Entretanto, de uma forma geral, as flores não são muito atrativas nesta família. **Achatocarpaceae** possui distribuição Neotropical, incluindo dois gêneros e cerca de 10 espécies. No Brasil ocorre uma única espécie, *Achatocarpus praecox*, mais comum no Sul e Sudeste. **Amaranthaceae** apresenta distribuição cosmopolita, com cerca de 170 gêneros e 2000 espécies, no Brasil representada por 22 gêneros e 136 espécies, além de diversas outras naturalizadas. A família é mais conhecida pelas espécies invasoras de cultura, principalmente os carurus (*Amaranthus* spp.) e os apaga-fogo (*Alternanthera* spp.). De uma forma geral, as Amaranthaceae apresentam flores pequenas, discretas e pouco chamativas, embora existam exceções como o paratudo do cerrado (*Gomphrena arborescens*); o espinafre, *Spinacia oleracea* é também uma Amaranthaceae, apesar de

no Brasil a planta chamada comumente de espinafre ser uma Aizoaceae (ver abaixo). **Aizoaceae** possui distribuição principalmente tropical, com cerca de 130 gêneros e 2500 espécies. No Brasil está pouco representada, com apenas dois gêneros (*Sesuvium* e *Trianthema*) e duas espécies nativas, concentradas em áreas litorâneas. O espinafre-da-nova-zelândia (*Tetragonia tetragonioides*), ou só espinafre, é uma espécie desta família bastante consumida no Brasil. Espécies de *Delosperma* (mesenbriântemos) são cultivadas em jardins de pedra ou canteiros. A circunscrição de **Phytolaccaceae** está sendo profundamente alterada nos últimos anos e parte destas alterações já são trazidas em APG IV (2016). Na circunscrição atual mais restrita, a família incluiria três gêneros (*Anisomeria*, *Ercilla* e *Phytolacca*) e cerca de 30 espécies, concentradas na Região Neotropical, com algumas espécies de *Phytolacca* naturalizadas ao longo de toda a região tropical. No Brasil, ocorre apenas este gênero, com três espécies. Diversos gêneros tradicionalmente reconhecidos nesta família constituem agora famílias a parte, tais como **Microteaceae**, família com um único gênero, *Microtea*, e nove espécies, com distribuição Neotropical, inclusive no Brasil e **Petiveriaceae**, com distribuição que inclui a região Neotropical e o Leste da Austrália, com nove gêneros e 13 espécies, representada no Brasil por seis gêneros (*Gallesia*, *Hillieria*, *Petiveria*, *Rivina*, *Seguieria* e *Trichostigma*) e dez espécies. **Nyctaginaceae** apresenta distribuição predominantemente pantropical, com 31 gêneros e 405 espécies e está representada no Brasil por nove gêneros e cerca de 50 espécies, com destaque para a maria-mole (*Guapira opposita*), um arbusto ou pequena árvore muito comum em diversos tipos de vegetação e para as primaveras (*Bougainvillea* spp.), espécies nativas, muito populares como ornamentais. **Molluginaceae** apresenta distribuição pantropical, incluindo 11 gêneros e 87 espécies, dos quais três gêneros e seis espécies ocorrem no Brasil, sendo *Mollugo verticillata* a espécie mais comum e amplamente distribuída no mundo, principal próximo ao litoral. **Basellaceae** ocorre na região Neotropical e na África, incluindo quatro gêneros e 19 espécies. No Brasil, apenas duas espécies de *Anredera* são referidas como nativas. **Portulacaceae**, considerando a atual circunscrição, inclui apenas *Portulaca*, com cerca de 40-115 espécies, com distribuição predominantemente tropical. No Brasil, a família está representada por cerca de 20 espécies. A circunscrição da família foi bastante alterada nos últimos anos e é possível que novas alterações sejam realizadas no futuro, principalmente em função de sua delimitação em relação às Cactaceae. **Talinaceae** é um dos grupos que foi desmembrada de Portulacaceae e apresenta distribuição nas Américas e África, com três gêneros e 27 espécies,

representada no Brasil pelo gênero *Talinum*. Por fim, **Cactaceae**, é uma família predominantemente neotropical (apenas algumas poucas espécies de *Rhipsalis* ocorrem na África), com 139 gêneros e 1866 espécies. No Brasil ocorrem 41 gêneros e 287 espécies, sendo o Nordeste brasileiro um de seus centros de diversidade.

Chave para as famílias de Caryophyllales do Brasil (nativas e cultivadas):

1. Plantas carnívoras 2
1. Plantas não carnívoras 3
2. Limbo foliar com ápice em forma de urna Nepenthaceae
2. Limbo foliar densamente recoberto por tricomas glandulosos que capturam os insetos ou com movimento ativo de fechamento com esta mesma função Droseraceae
3. Gineceu unicarpelar 4
3. Gineceu bi-pluricarpelar 6
4. Flores diclamídeas; estilete lateral; plantas amazônicas Rhabdodendraceae
4. Flores monoclamídeas (embora pareçam ser diclamídeas por apresentarem sépalas petaloides); estilete terminal; plantas amplamente distribuídas 5
5. Inflorescência cimosa; cálice gamossépalo Nyctaginaceae
5. Inflorescência racemosa; cálice dialissépalo Petiveriaceae
6. Ovário ínfero 7
6. Ovário súpero 10
7. Plantas com espinhos Cactaceae
7. Plantas sem espinhos 8
8. Ovário uniovulado Aizoaceae
8. Ovário com dois ou mais óvulos 9
9. Ovário com placentação central-livre ou ereta Portulacaceae
9. Ovário com placentação parietal Cactaceae
10. Ovário plurilocular 11
10. Ovário unilocular 13
11. Lóculos do ovário uniovulados Phytolaccaceae
11. Lóculos do ovário pluriovulados 12
12. Plantas suculentas Aizoaceae
12. Plantas não suculentas Molluginaceae
13. Ovário com um único óvulo 14
13. Ovário com dois ou mais óvulos 20

- | | |
|---|-----------------|
| 14. Gineceu com 5 carpelos | Plumbaginaceae |
| 14. Gineceu com 2 a 4 carpelos | 15 |
| 15. Folhas com ócrea | Polygonaceae |
| 15. Folhas sem ócrea | 16 |
| 16. Plantas arbustivas ou arbóreas | 17 |
| 16. Plantas herbáceas ou subarbustivas | 18 |
| 17. Estames 3-5 | Amaranthaceae |
| 17. Estames 10-20 | Achatocarpaceae |
| 18. Flores escariosas; estames geralmente unidos entre si | Amaranthaceae |
| 18. Flores não escariosas; estames livres entre si | 19 |
| 19. Carpelos 2 | Microteaceae |
| 19. Carpelos 3 | Basellaceae |
| 20. Flores claramente monoclamídeas, com brácteas e sépalas bastante semelhantes; estames geralmente unidos entre si | Amaranthaceae |
| 20. Flores diclamídeas ou monoclamídeas, mas aparentemente diclamídeas pela semelhança das brácteas com as sépalas e pelo fato destas serem atrativas; estames geralmente livres entre si | 21 |
| 21. Plantas arbustivas ou arbóreas | Tamaricaceae |
| 21. Plantas herbáceas ou subarbustivas | 22 |
| 22. Sépalas (ou brácteas semelhantes às sépalas) em número de 2 | Talinaceae |
| 22. Sépalas (ou brácteas semelhantes às sépalas) em número de 3 a 5 | Caryophyllaceae |

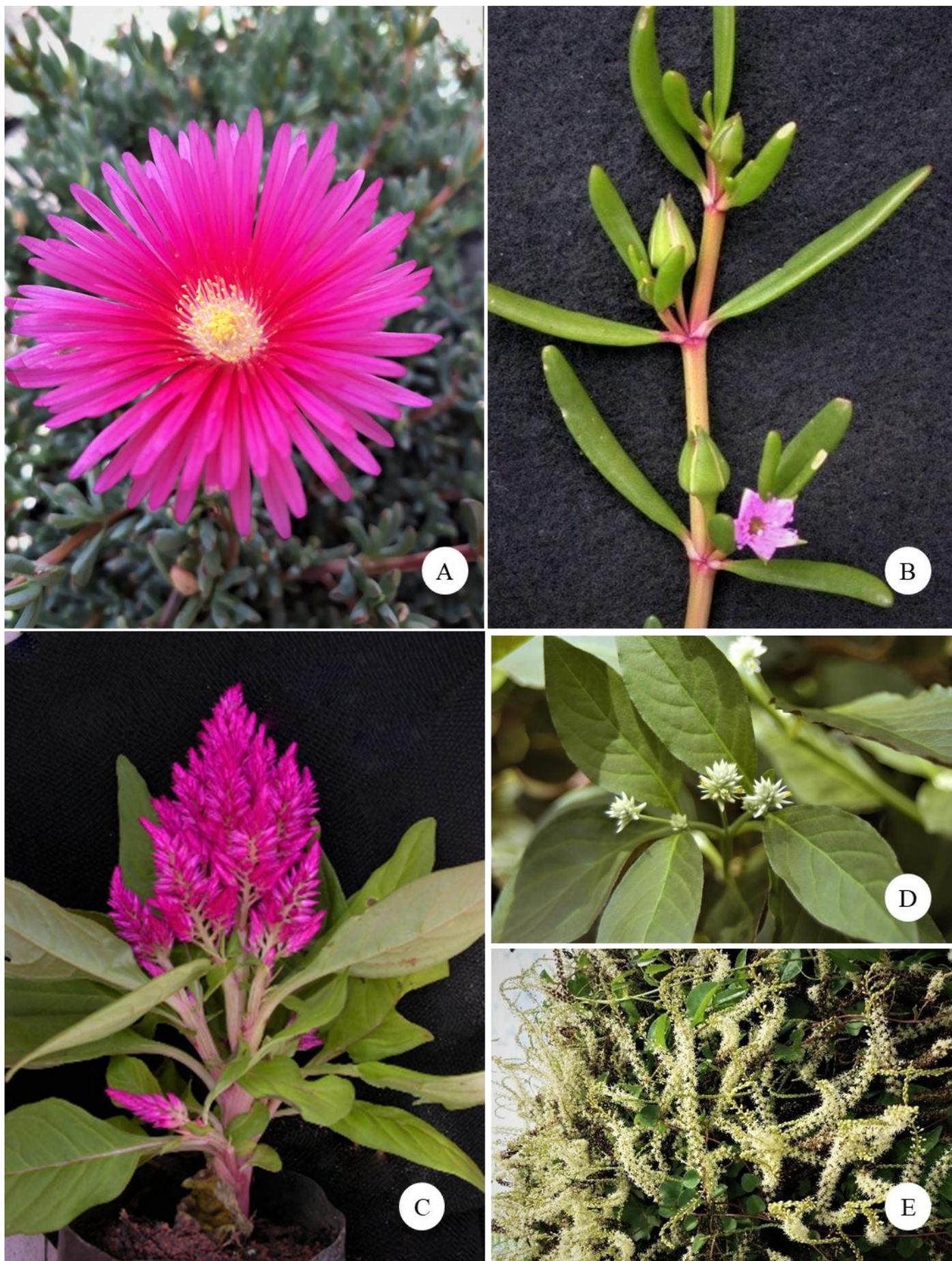


Figura 11.57. Caryophyllales. Aizoaceae. A. *Delosperma cooperi* (mesembriântemo). B. *Sesuvium portulacastrum*. Amaranthaceae. C. *Celosia argentea*. D. *Alternanthera brasiliana*. Basellaceae. E. *Anredera cordifolia*, liana em borda de mata.

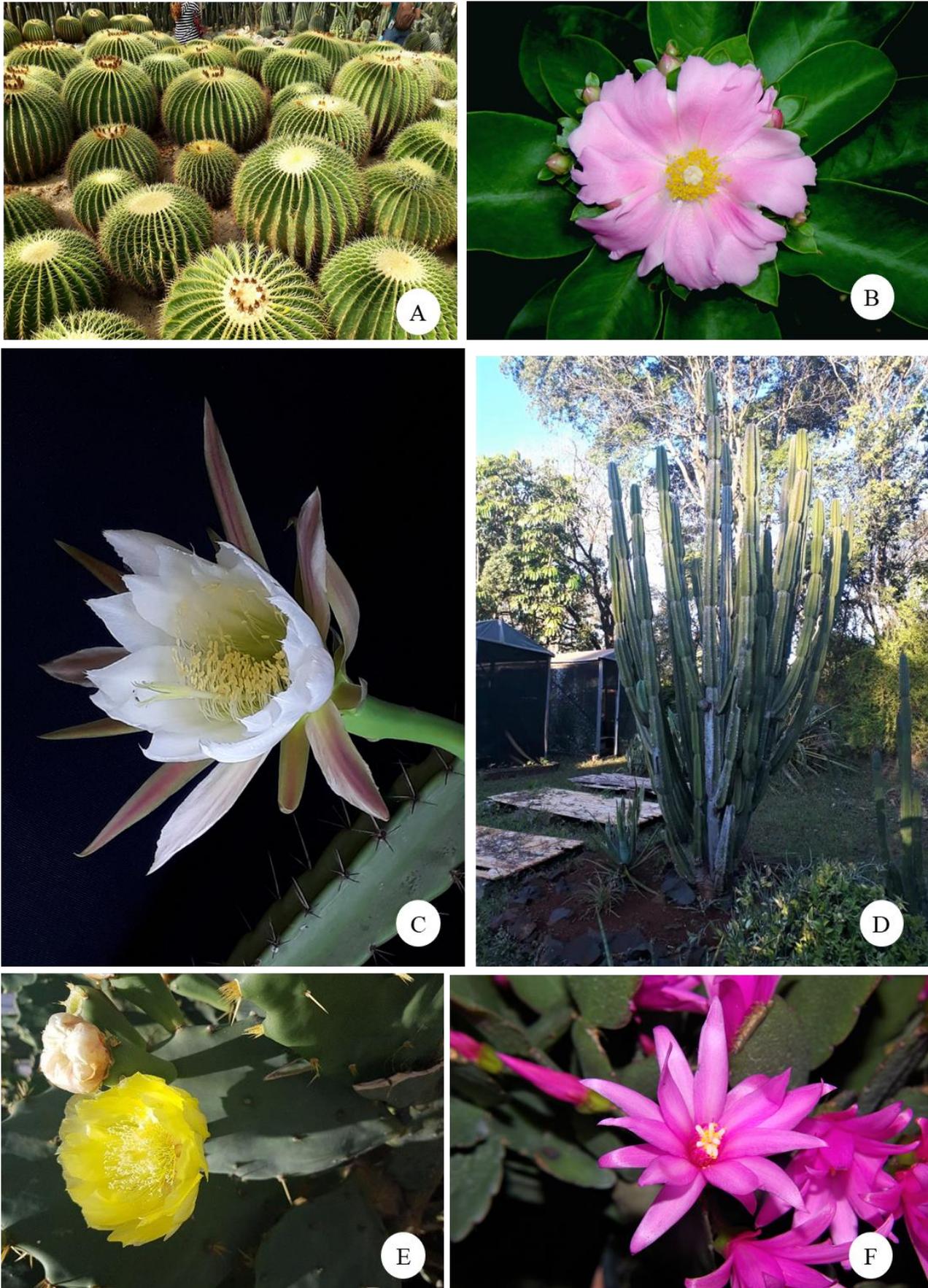


Figura 11.58. Caryophyllales Cactaceae. A. *Echinocactus grusonii*. B. *Pereskia grandiflora* (obra-pó-nobis). C. *Cereus fernambucensis*. D. *Cereus jamacaru* (mandacaru). E. *Opuntia monacantha*. F. *Schulumbergera rósea* (flor-de-outubro)

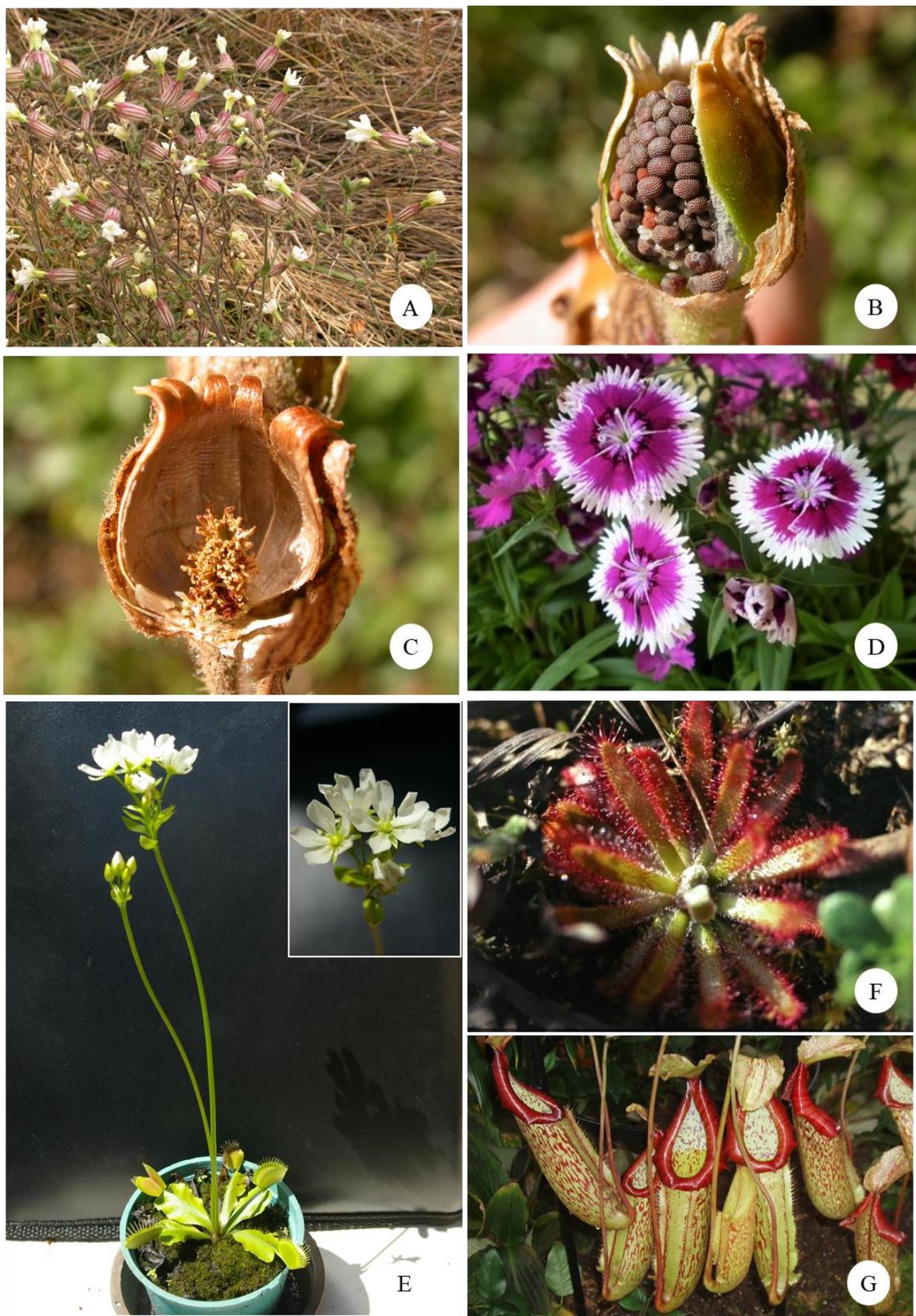


Figura 11.59. Caryophyllales. Caryophyllaceae. A. *Lychnis alba*. B. Detalhe da placentação central-livre no fruto. C. Sementes retiradas mostrando a placentação central-livre. D. *Dianthus barbatus* (cravo). Droseraceae. E. *Dionaea muscipula*, planta florida com folhas modificadas para apanhar pequenos animais, flores no detalhe. F. *Drosera* sp., mostrando folhas com tricomas glandulares e pegajosos. Nepenthaceae. G. *Nepenthes burkei*, mostrando as folhas modificadas (“jarrinhas”) adaptadas para captura de animais.

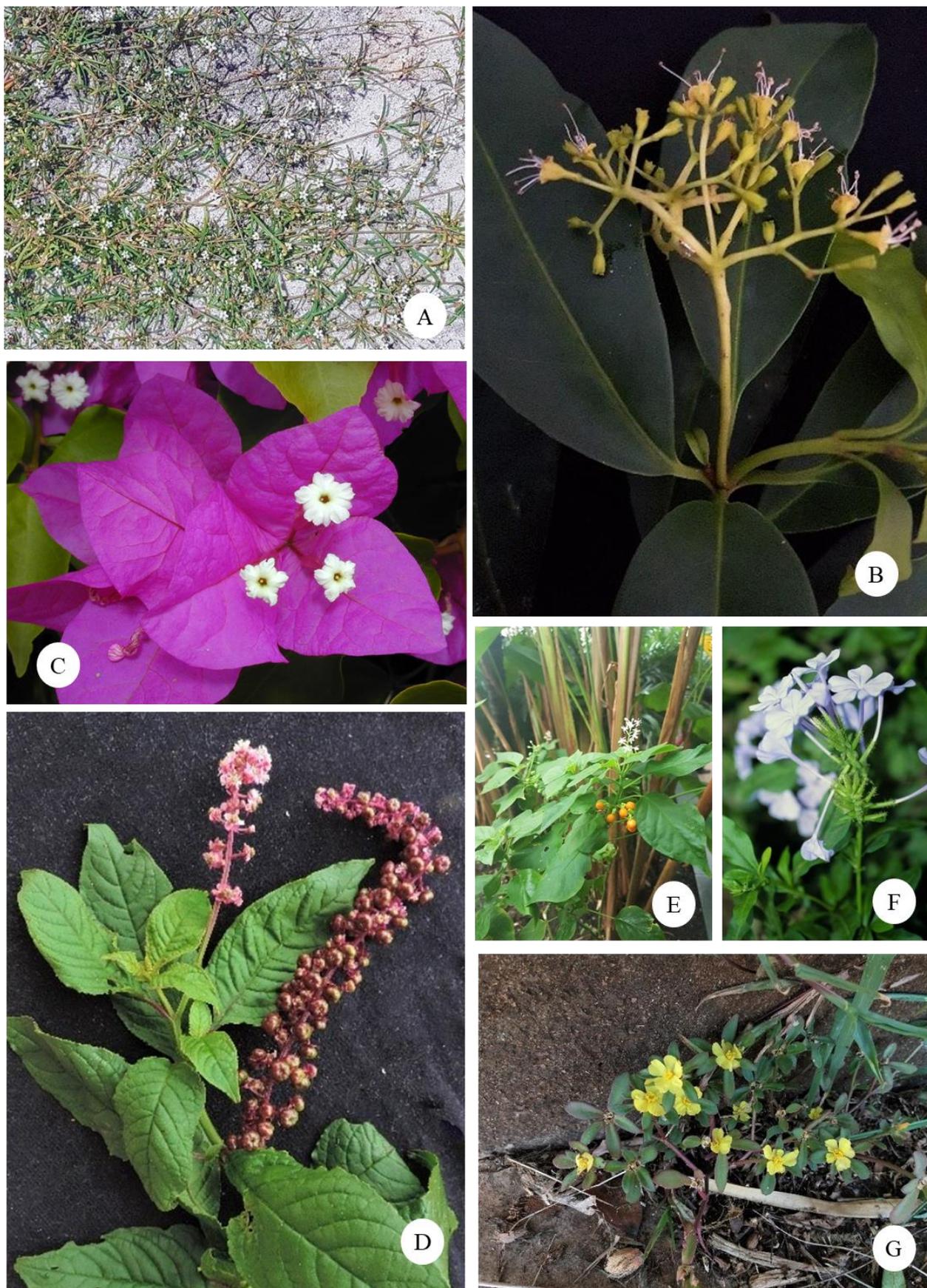


Figura 11.60. Caryophyllales. Molluginaceae. A. *Mollugo verticillata*. Nyctaginaceae. B. *Guapira opposita*. C. *Bounganvillea spectabilis* (primavera), detalhe da inflorescência 3-flora, cada flor guarnecida por uma bráctea rósea. Phytolaccaceae. D. *Phytolacca thyrsiflora*. Petiveriaceae. E. *Rivia humilis*. Plumbaginaceae. F. *Plumbago auriculata* (bela-emília). Portulacaceae. G. *Portulaca oleracea* (beldroega)



Figura 11.61. Caryophyllales. Polygonaceae. A. *Polygonum persicaria*, flores. B. Detalhe do ramo mostrando as ócreas (uma assinalada).

ASTERÍDEAS (“EUASTERÍDEAS”)

As Asterídeas correspondem a um clado que contém a grande maioria das Angiospermas com corola gamopétala (ver Filogenia Figura 11.54) uma característica presente em outros grupos de plantas (como nas Cucurbitaceae, entre as Rosídeas) mas que entre as Asterídeas é uma característica quase geral. Além disso, é comum no grupo uma diminuição dos elementos florais, com linhagens isostêmones ou oligostêmones (como nas Lamiales) e o gineceu com apenas dois carpelos. Nas ordens de divergência mais antiga, entretanto, como nas Cornales e Ericales, são encontrados representantes com mais carpelos e mais estames (flores diplostêmones ou polistêmones, como em Theaceae). Além disso, é frequente no grupo das Asterídeas a presença de estames

epipétalos. Uma sinapomorfia para o grupo é a presença de óvulos unitegumentados, em oposição aos outros grupos de angiospermas, geralmente bitegumentados.

As Asterídeas são formadas por duas ordens de divergência mais antiga (Cornales e Ericales) e pelas Euasterídeas, ou “Núcleo das Asterídeas”, formado por dois grandes clados, as Lamiídeas (com oito ordens) e as Campanulídeas (com sete ordens).

CORNALES

Cornales (Figura 11.62) é o grupo irmão das demais Asterídeas. De uma forma geral, as plantas desta ordem apresentam ovário ínfero, com nectário discoide e óvulos solitários em cada carpelo. A posição do ovário e o número de óvulos vem sendo consideradas prováveis sinapomorfias, embora esta última característica seja bastante variável no grupo. Embora bastante distinta morfológicamente do resto das Asterídeas, inclusive no que se refere à fusão das pétalas e número de estames e carpelos, a manutenção de Cornales neste grupo se deve principalmente à presença de óvulo unitegumentado e iridoides, as mais evidentes sinapomorfias das Asterídeas. Cornales inclui sete famílias, das quais apenas uma, **Loasaceae**, possui representantes nativos no Brasil. Esta família possui distribuição predominantemente tropical, concentrada nas Américas, com 21 gêneros e cerca de 350 espécies, sendo que no Brasil ocorrem cinco gêneros e 17 espécies, principalmente no Nordeste e no Sul do país. Algumas espécies, como *Aosa rupestris* (urtiga-branca), comum na caatinga, apresentam tricomas urticantes. Outra característica marcante desta família é a presença de estames dispostos em feixes opostos às pétalas. Também ocorrem no Brasil, em cultivo, duas outras famílias: **Hydrangeaceae**, família da hortênsia (*Hydrangea macrophylla*), muito cultivada em áreas mais frias do país e **Nyssaceae**, com duas espécies dos gêneros *Nyssa* e *Camptotheca* cultivadas como ornamentais.



Figura 11.62. Cornales. Loasaceae. A. *Aosa rupestris* (urtiga-branca), flor no detalhe. Hydrangeaceae. B. *Hydrangea macrophylla* (hortênsia).

ERICALES

De uma forma geral, as Ericales (Figuras 11.63, 11.64) apresentam folhas simples, alternas espiraladas, sem estípulas, com nós unilacunares, flores pentâmeras, taninos não hidrolisáveis, ácido elágico, hidroquinonas e triterpenoides. Há poucas características morfológicas que possam ser consideradas como prováveis sinapomorfias, com exceção dos dentes teoides (que apresentam uma venação simples e uma capa opaca decídua, às vezes glandulosa). Da mesma forma que nas Cornales, nesta ordem a maioria das características marcantes das Asterídeas não estão presentes, como a corola gamopétala, ausente em diversas famílias, o androceu mais frequentemente diplostêmone ou polistêmone e o gineceu com número bastante variável de carpelos, mais comumente cinco. Ericales inclui 22 famílias, 346 gêneros e aproximadamente 12.000 espécies, sendo relativamente bem representada no Brasil, onde ocorrem como nativas 14 famílias, além de três outras em cultivo:

Balsaminaceae, a família da maria-sem-vergonha (*Impatiens walleriana*);

Polemoniaceae, à qual pertence a cobeia (*Cobaea scandens*), estas duas espécies

introduzidas como ornamentais, mas que se comportam como ruderais e **Actnidiaceae**, a família do quiuí (*Actinidia deliciosa*), uma fruta já bastante popular, cultivada em alguns locais da Região Sul. **Marcgraviaceae** é uma família exclusivamente neotropical, com sete gêneros e 130 espécies, dos quais seis gêneros e 34 espécies são nativos no Brasil. Uma característica marcante desta família, formada principalmente por trepadeiras e hemiepífitas, é a presença de brácteas modificadas em forma de urna, onde ocorre a produção e acúmulo de néctar utilizado por beija-flores, o principal agente polinizador das espécies. **Tetrameristaceae** é uma pequena família com distribuição na Malásia, América Central e norte da América do Sul, com apenas três gêneros e cinco espécies, uma delas recentemente reportada para o Brasil.

Lecythidaceae é uma família pantropical, concentrada na região neotropical e oeste da África, com 25 gêneros e cerca de 353 espécies, a maioria árvores de grande porte das florestas tropicais. No Brasil a família está muito bem representada, com 10 gêneros e cerca de 120 espécies, principalmente na região amazônica. Entre as características marcantes desta família, estão a presença de um labelo na flor formado pelos estaminódios e o fruto lenhoso, geralmente com abertura circuncisa, denominado de pixídio. A família inclui uma das mais marcantes espécies da nossa flora, a castanha-do-pará (*Bertholletia excelsa*), uma árvore robusta, emergente, cujos frutos fornecem a castanha-do-pará ou “brazil-nut”, fundamental como fonte de renda para populações locais na Amazônia. **Pentaphylacaceae**, família tradicionalmente incluída nas Theaceae, possui distribuição pantropical, com 11 gêneros e cerca de 345 espécies e está pouco representada no Brasil, com um único gênero, *Ternstroemia*, e cerca de 20 espécies, principalmente na Amazônia. **Sapotaceae** também apresenta distribuição pantropical, com cerca de 53 gêneros e 1200 espécies, correspondendo a uma das maiores famílias de Ericales. No Brasil ocorrem 12 gêneros e cerca de 235 espécies, representando uma das principais famílias da floresta amazônica, com muitas espécies robustas, com difícil delimitação taxonômica. Este é um dos poucos representantes de Ericales que produzem látex e muitos dos frutos são comestíveis, inclusive os sapotis. **Ebenaceae** possui distribuição predominantemente tropical, com quatro gêneros e cerca de 855 espécies, ocorrendo no Brasil dois gêneros (*Diospyros* e *Lissocarpa*) e cerca de 63 espécies. Esta é a família de uma das frutas mais populares do país, o caqui (*Diospyros kaki*). **Primulaceae** é uma família cosmopolita, que inclui 58 gêneros e cerca de 2500 espécies, representada no Brasil por 12 gêneros e cerca de 140 espécies. O gênero mais marcante desta família no Brasil é *Myrsine*, cujas espécies conhecidas

como “capororoca” são comuns em diversas formações florestais. **Theaceae** apresenta distribuição predominantemente subtropical, incluindo nove gêneros e cerca de 200 espécies, sendo um grupo pouco representado na flora brasileira, com apenas uma espécie: *Laplacea fruticosa*. A família apresenta uma espécie muito popular em todo o mundo, o chá (*Camellia sinensis*), uma das bebidas quentes mais consumidas em todo o mundo. **Symplocaceae** apresenta distribuição tropical nas Américas e Ásia, incluindo dois gêneros e cerca de 300 espécies. No Brasil ocorrem apenas *Symplocos*, com cerca de 45 espécies, distribuídas principalmente na porção mais ao Sul do país. **Styracaceae** possui distribuição predominantemente pantropical, mas está representada também na região mediterrânea, contando com 11 gêneros e cerca de 160 espécies. No Brasil ocorre apenas *Styrax*, com cerca de 25 espécies. **Sarraceniaceae** ocorre desde o Canadá até o Norte da América do Sul, incluindo três gêneros e 32 espécies. No Brasil ocorre apenas *Heliamphora*, com cinco espécies, provenientes de áreas de altitude da Amazônia, na divisa com a Guiana. Esta família destaca-se por ser carnívora, com armadilhas para os insetos formadas pelo enrolamento da folha, que assume a forma de um tubo. **Clethraceae** é uma pequena família com distribuição pantropical, que inclui dois gêneros e cerca de 75 espécies. Os dois gêneros ocorrem no Brasil, um deles, *Purdiaea*, próximo ao Pico da Neblina, na divisa entre Brasil e Venezuela. No total são três espécies, uma de *Purdiaea* e duas de *Clethra*, uma delas, *Clethra scabra*, amplamente distribuída, principalmente em áreas de altitude. **Cyrillaceae** também é uma família muito pequena, com apenas dois gêneros monotípicos, com ocorrência dos Estados Unidos ao Norte da América do Sul. No Brasil, ocorre uma única espécie, *Cyrilla racemiflora*. Por fim, **Ericaceae** é a maior família da ordem, com 126 gêneros e cerca de 4215 espécies, com distribuição predominante no Hemisfério Norte, sendo proporcionalmente pouco representada na Região Neotropical. No Brasil ocorrem 12 gêneros e cerca de 100 espécies. Uma das espécies ornamentais mais populares no Brasil, a azaleia (*Rhododendron simsii*), pertence a esta família.

Chave para as famílias de Ericales do Brasil (nativas e cultivadas):

- | | |
|--|----------------|
| 1. Plantas carnívoras | Sarraceniaceae |
| 1. Plantas não carnívoras | 2 |
| 2. Plantas com látex | Sapotaceae |
| 2. Plantas sem látex | 3 |
| 3. Brácteas modificadas em forma de urna, com função nectarífera | Marcgraviaceae |

3. Brácteas não modificadas em forma de urna e não nectaríferas	4
4. Flores calcaradas	Balsaminaceae
4. Flores não calcaradas	5
5. Corola dialipétala	6
5. Corola gamopétala	11
6. Ovário ínfero	Lecythidaceae
6. Ovário súpero	7
7. Estames 5	Tetrameristaceae
7. Estames 10 a numerosos	8
8. Fruto carnoso	9
8. Fruto seco	10
9. Lóculos do ovário com 2-5 óvulos	Pentaphylacaceae
9. Lóculos do ovário pluriovulados	Actinidiaceae
10. Estames numerosos	Theaceae
10. Estames 10-12	Clethraceae
11. Fruto carnoso	12
11. Fruto seco	17
12. Ovário unilocular	Primulaceae
12. Ovário com 2 ou mais lóculos	13
13. Pétalas unidas até a região mediana ou além	14
13. Pétalas unidas apenas na base	15
14. Lóculos do ovário biovulados	Ebenaceae
14. Lóculos do ovário pluriovulados	Ericaceae
15. Ovário ínfero	Symplocaceae
15. Ovário súpero	16
16. Cálice com prefloração imbricada	Pentaphylacaceae
16. Cálice com prefloração valvar	Styracaceae
17. Estames 5	18
17. Estames mais de 5	21
18. Fruto deiscente	19
18. Fruto indeiscente	20
19. Ovário 2-5-locular	Polemoniaceae
19. Ovário unilocular	Primulaceae
20. Cálice com prefloração valvar ou aberta	Styracaceae

- | | | |
|--|-------------|-------------|
| 20. Cálice com prefloração imbricada | Cyrillaceae | |
| 21. Fruto indeiscente; cálice com prefloração valvar | | Styracaceae |
| 21. Fruto deiscente; cálice com prefloração geralmente imbricada | 22 | |
| 22. Pétalas unidas além da sua porção mediana | | Ericaceae |
| 22. Pétalas unidas apenas na base | 23 | |
| 23. Estames numerosos | Theaceae | |
| 23. Estames 10-12 | Clethraceae | |

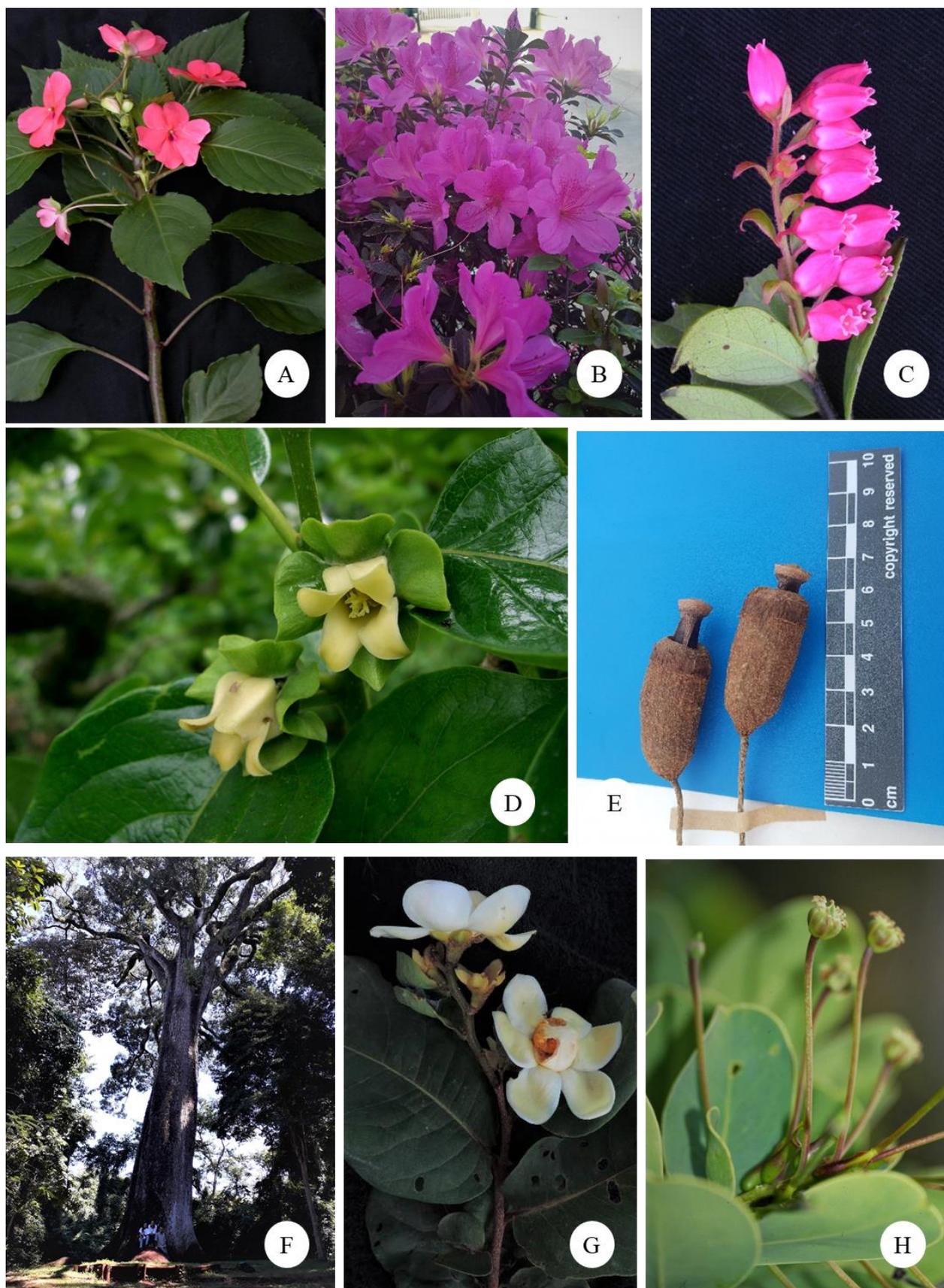


Figura 11.63. Ericales. Balsaminaceae. A. *Impatiens walleriana* (beijo). Ericaceae. B. *Rhododendron simsii* (azeleia). C. *Gaylussacia brasiliensis*. Ebenaceae. D. *Diospyrus kaki* (caqui). Lecythidaceae. E. *Cariniana legalis* (jequitibá-rosa). F. mesma espécie, indivíduo de cerca de 40 m, Parque Estadual de Vassununga (Santa Rita do Passa Quatro, SP). G. *Eichweillera nana*. Marcgraviaceae. H. *Marcgraviastrum cuneifolium*.

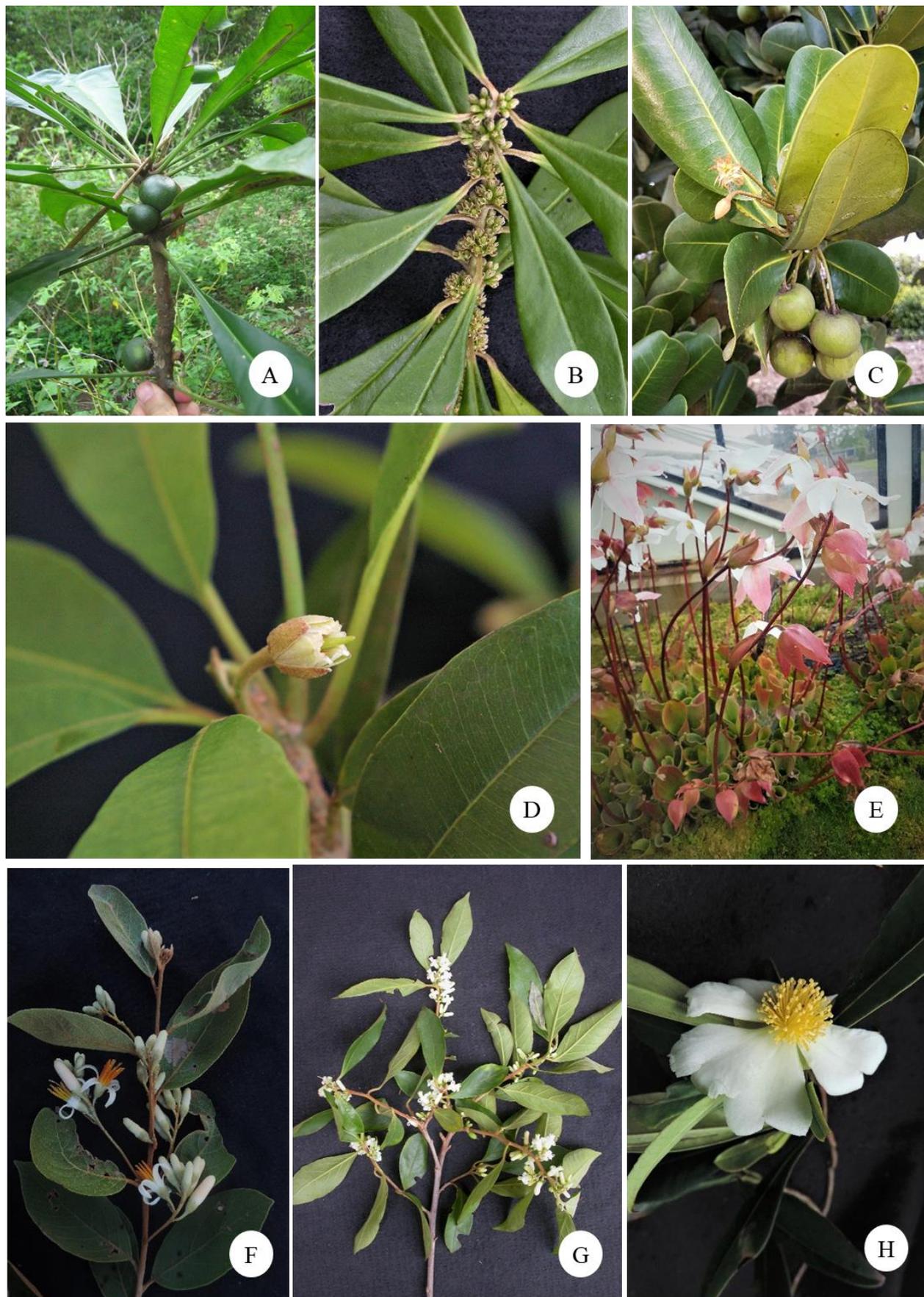


Figura 11.64. Ericales. Primulaceae. A. *Clavija nutans*, frutos. B. *Myrsine coriacea*. Sapotaceae. C. *Labramia bojeri* (abricó-de-praia). D. *Manilkara sapota* (sapoti). Sarraceniaceae. E. *Heliamphora nutans*. notar na base as folhas modificadas em armadilhas (“jarras”). Styracaceae. F. *Styrax camporum* (Styracaceae). Symplocaceae. G. *Symplocos pubescens*. Theaceae. H. *Laplacea fruticosa* (Theaceae).

ASTERÍDEAS - LAMIÍDEAS

O maior clado existente dentro das Asterídeas compreende dois ramos: as Lamiídeas e as Campanulídeas. As Lamiídeas são constituídas por oito ordens, três das quais de divergência mais antiga: Icacinales, Metteniusales e Garryales e um clado interno formado por cinco ordens: Gentianales, Vahliales, Solanales, Boraginales e Lamiales, que constituem as Lamiídeas Nucleares. O posicionamento das Icacinales como grupo irmão do resto das Lamiídeas ainda não está totalmente esclarecido, mas em APG IV (2016) este posicionamento é assim mantido. Não há sinapomorfias morfológicas conhecidas que sustentem os nós sucessivos entre as Icacinales, Metteniusales e Garryales. Já no clado Garryales + Lamiídeas Nucleares, o gineceu é quase sempre bicarpelar. Também as relações filogenéticas entre as ordens das Lamiídeas Nucleares não estão claras e em APG IV (2016) estas aparecem como uma grande politomia. De uma forma geral, o clado das Lamiídeas Nucleares compreende representantes principalmente herbáceos, com a corola gamopétala, os estames adnatos às pétalas (estames epipétalos) e geralmente muitos óvulos por lóculo, mas estas características surgem de maneira apenas eventual nas demais ordens de Lamiídeas.

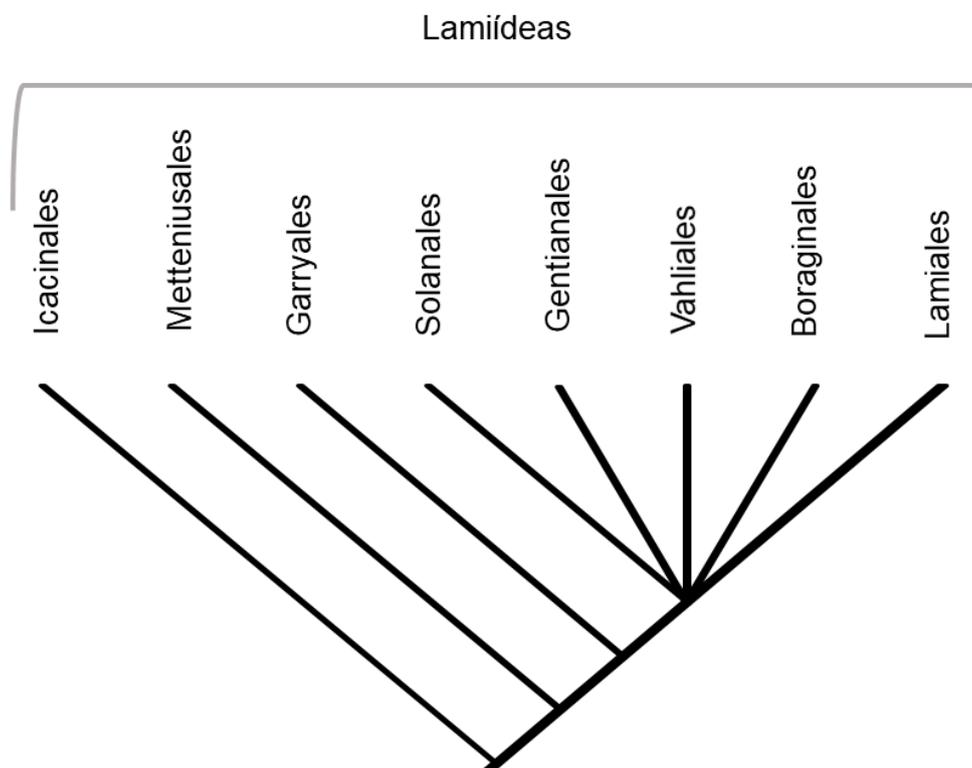


Figura 11.65. Filogenia das Asterídeas Lamiídeas. Topologia segundo APG IV (2016)

ICACINALES

As Icacinales (Figura 11.66) são formadas por duas famílias, Icacinaceae e Oncothecaceae, com 24 gêneros e cerca de 200 espécies. São árvores, arbustos ou lianas principalmente de florestais tropicais. As **Oncothecaceae** são formadas por apenas um gênero – *Oncotheca* – com duas espécies arbóreas restritas à Nova Caledônia. As **Icacinaceae** apresentam distribuição pantropical e são árvores ou arbustos com os ramos apoiantes ou escandentes ou lianas, com 23 gêneros. No Brasil são três gêneros, *Casimirella*, *Leretia* e *Mappia* e 11 espécies, presentes em vários tipos de formações vegetais. A circunscrição de Icacinaceae foi bastante alterada nos últimos anos, com gêneros como *Citronella* transferido para Cardiopteridaceae, *Discophora* transferido para Stemorunaceae (ambas famílias da ordem Aquifoliales) e *Calatola*, *Dendrobangia*, *Emmotum* e *Poraqueiba* para Metteniusaceae (Metteniusiales)

METTENIUSALES

As Metteniusales (Figura 11.66) são formadas unicamente pela família **Metteniusaceae**, com 11 gêneros e 55 espécies, com distribuição pantropical. São árvores ou arbustos com folhas alternas e simples, flores uni ou bissexuadas, geralmente actinomorfas (zigomorfas em *Calatola*), pétalas livres (unidas em *Dendrobangia*) e pouco chamativas, com fruto drupa. No Brasil ocorrem quatro gêneros (*Calatola*, *Dendrobangia*, *Emmotum* e *Poraqueiba*) e 16 espécies. Ocorrem geralmente em áreas florestais, a maioria na Amazônia. *Emmotum nitens* (Benth.) Miers, a faia ou sobre, é um arbusto relativamente comum no Domínio do Cerrado.

GARRYALES

As Garryales (Figura 11.66) são formadas por duas famílias, **Eucommiaceae** e **Garryaceae**, com três gêneros: *Eucommia* (Eucommiaceae) e *Garrya* e *Aucuba* (Garryaceae), em um total de 18 espécies. São árvores ou arbustos perenes, dioicos, latescentes em Eucommiaceae, com as flores pequenas e a corola com pétalas livres e fruto baga. **Plantas da ordem ocorrem na América do Norte e Ásia. *Aucuba japonica* Thunb. (loureiro-do-japão) é um arbusto cultivado como ornamental no Brasil, nas regiões Sul e Sudeste, principalmente pelas folhas brilhantes, com pequenas manchas creme.**

VAHLIALES

Vahiales (Figura 11.66) inclui apenas uma família, Vahliaceae, e um gênero, *Vahlia*, com 5-6 espécies distribuídas pela África e Ásia (subcontinente indiano). São plantas herbáceas, com folhas opostas e densamente cobertas por tricomas glandulares, flores pentâmeras e pequenas (menos que 5 mm de diâm.), o cálice e corola apresentam prefloração valvar, esta última rotácea, com pétalas unguiculadas. O gineceu é tricarpelar, com ovário ínfero e fruto cápsula septicida, com muitas sementes pequenas.

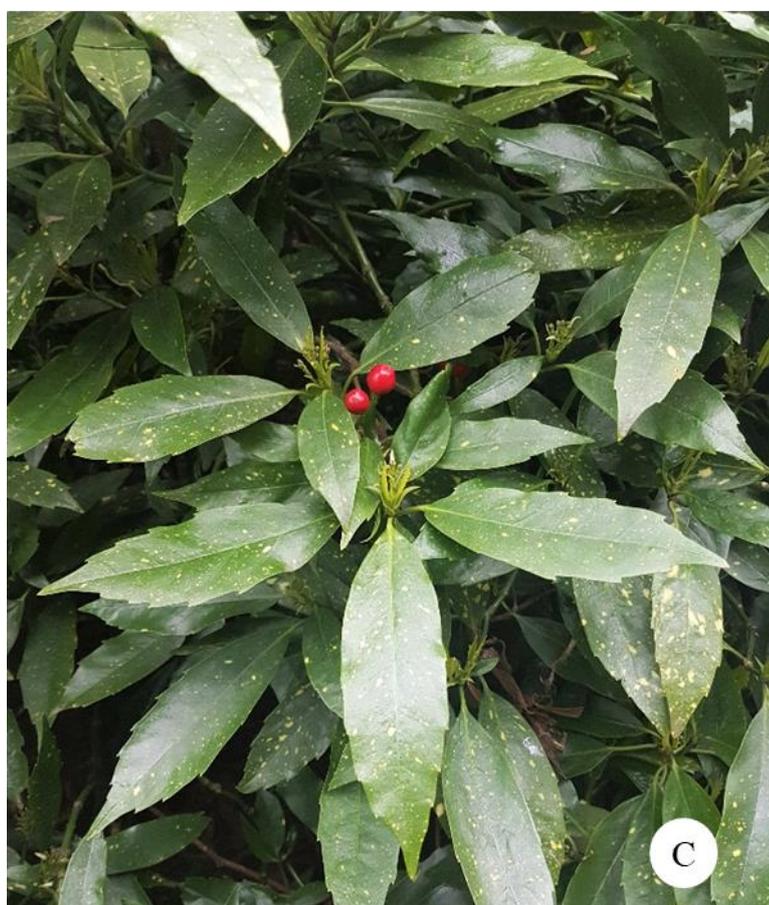


Figura 11.66. Icacinales. Icacinaceae. A. *Mappia foetida*. Metteniusales. B. *Emmotum harleyi*. Garryales. C. *Aucuba japonica*. Vahliales. D. *Vahlia capensis*

SOLANALES

A ordem Solanales (Figura 11.67)- é formada por cinco famílias, 165 gêneros e cerca de 4120 espécies. São árvores, arbustos, ervas ou lianas, com as folhas simples, alternas espiraladas, sem estípulas, flores geralmente actinomorfas (ligeiramente zigomorfas em alguns grupos), pétalas unidas e comumente plicadas, androceu isostêmone e epipétalo. Ocorrem na ordem diversos tipos de alcaloides, mas não iridoides.

No Brasil, quatro famílias são encontradas de forma nativa e apenas Montiniaceae, grupo irmão das demais Solanales, com ocorrência na África, não ocorre neste país. **Hydroleaceae** possui distribuição pantropical, com apenas um gênero, *Hydrolea* e 12 espécies, das quais três ocorrem no Brasil. A mais comum é *Hydrolea spinosa* L. (carqueja-do-pântano), um arbusto ereto espinhoso com flores azuis frequente em áreas brejosas do Brasil, às vezes invasora de culturas. **Sphenocleaceae** é uma família pantropical, composta apenas pelo gênero *Sphenoclea*, com duas espécies, sendo ervas anuais com inflorescências espiciformes. No Brasil ocorre *Sphenoclea zeylanica* Gaertn., erva de ampla distribuição em áreas tropicais do mundo e que ocorre em áreas alagadas no Brasil (há dúvidas se é nativa ou naturalizada), especialmente no Norte e Centro-Oeste, comportando-se também como invasora de cultura, como em campos alagados de arroz. **Convolvulaceae** é uma família cosmopolita, que conta com 59 gêneros e cerca de 1.880 espécies, formada em sua maioria por plantas volúveis, ocasionalmente com látex. A principal espécie da família é a batata-doce (*Ipomoea batatas*), cultivada como alimentícia em diversos países da região tropical. **Solanaceae** também possui distribuição cosmopolita, representando uma das maiores famílias de Angiospermas, com 102 gêneros e cerca de 2.480 espécies. Esta é uma das principais famílias de interesse econômico, incluindo plantas como o tabaco (*Nicotiana tabacum*) e diversas espécies alimentícias, como o tomate (*Solanum lycopersicum*), a batata-inglesa (*Solanum tuberosum*) e a berinjela (*Solanum melongena*), entre inúmeras outras.

Chave para as famílias de Solanales do Brasil:

1. Plantas geralmente volúveis; cálice dialissépalo; lóculos do ovário com 1 ou 2 óvulos

Convolvulaceae

- | | |
|--|----------------|
| 1. Plantas geralmente eretas; cálice gamossépalo; lóculos do ovário geralmente pluriovulados | 2 |
| 2. Inflorescência racemosa (espiga) | Sphenocleaceae |
| 2. Inflorescência cymosa | 3 |
| 3. Estiletes livres entre si | Hydroleaceae |
| 3. Estilete único | Solanaceae |



Figura 11.67. Solanales. Hydroleaceae. A. *Hydrolea spinosa*. Convolvulaceae. B. *Ipomoea pes-caprae*. Solanaceae. C. *Callibrachoa paranaensis*. D. *Solanum betaceum* (tomate-de-árvore), flor. E. mesma espécie, frutos seccionados mostrando placentação e sementes. F. *Solanum lycopersicum* (loberia, fruta-do-lobo).

GENTIANALES

As Gentianales (Figuras 11.68-11-70) são formadas por cinco famílias, 1118 generos e 19840 espécies, sendo uma das maiores ordens de Angiospermas. As plantas possuem hábitos variados, com folhas simples, geralmente opostas, com a presença de coléteres ou estípulas interpeciolares (em Rubiaceae e Loganiaceae), flores actinomorfas (zigomorfas em alguns poucos grupos), com a prefloração imbricativa-contorta. Vários compostos químicos são conhecidos, como iridoides. A ordem possui representantes no mundo todo e é bem representada na flora neotropical e brasileira, onde ocorrem todas as famílias de Gentianales. **Gelsemiaceae** possui distribuição pantropical e é formada por três gêneros e 11 espécies, sendo arbustos ou lianas. *Mostuea* ocorre de forma nativa no Brasil, com duas espécies (*M. muricata* e *M. surinamensis*). **Rubiaceae** é o grupo irmão das demais Gentianales, possui distribuição cosmopolita e inclui 614 gêneros e cerca de 13.235 espécies. Morfologicamente, a família se destaca em relação às demais da ordem pela presença de um ovário ínfero na maioria dos seus representantes. No Brasil, ocorrem 141 gêneros e cerca de 1500 espécies. A principal espécie de interesse econômico entre as Rubiaceae é o café (*Coffea arabica*), planta originada da África e amplamente cultivada no Brasil. **Loganiaceae** possui distribuição predominantemente pantropical, incluindo 13 gêneros e cerca de 420 espécies. A família compartilha com as Rubiaceae a presença de estípulas interpeciolares, característica pouco usual entre as Angiospermas. No Brasil ocorrem cinco gêneros e cerca de 140 espécies. **Gentianaceae** possui distribuição cosmopolita, incluindo cerca de 100 gêneros e 1740 espécies, dos quais 36 gêneros e cerca de 130 espécies ocorrem no Brasil. **Apocynaceae** possui distribuição quase cosmopolita, concentrada nos trópicos, incluindo cerca de 400 gêneros e 4500 espécies, dos quais 91 gêneros e cerca de 800 espécies ocorrem no Brasil. A família apresenta um grande número de espécies ornamentais, devido à presença de flores grandes e vistosas. Muitas Apocynaceae são volúveis e látex pode ser encontrado em quase todos os representantes, ao contrário das demais Gentianales.

Chave para as famílias de Gentianales do Brasil:

- | | |
|--|--------------|
| 1. Plantas sem estípulas interpeciolares | 2 |
| 1. Plantas com estípulas interpeciolares | 3 |
| 2. Plantas sem látex; ovário único | Gentianaceae |
| 2. Plantas com látex; gineceu geralmente com dois ovários livres, unidos pelos estiletes | Apocynaceae |
| 3. Ovário ínfero; lóculos do ovário geralmente com um ou poucos óvulos | Rubiaceae |
| 3. Ovário súpero; lóculos do ovário geralmente pluriovulados | 4 |
| 4. Corola com prefloração valvar | Loganiaceae |
| 4. Corola com prefloração imbricada | 5 |
| 5. Corola com 5 pétalas | Gelsemiaceae |
| 5. Corola com 8 a 10 pétalas | Loganiaceae |

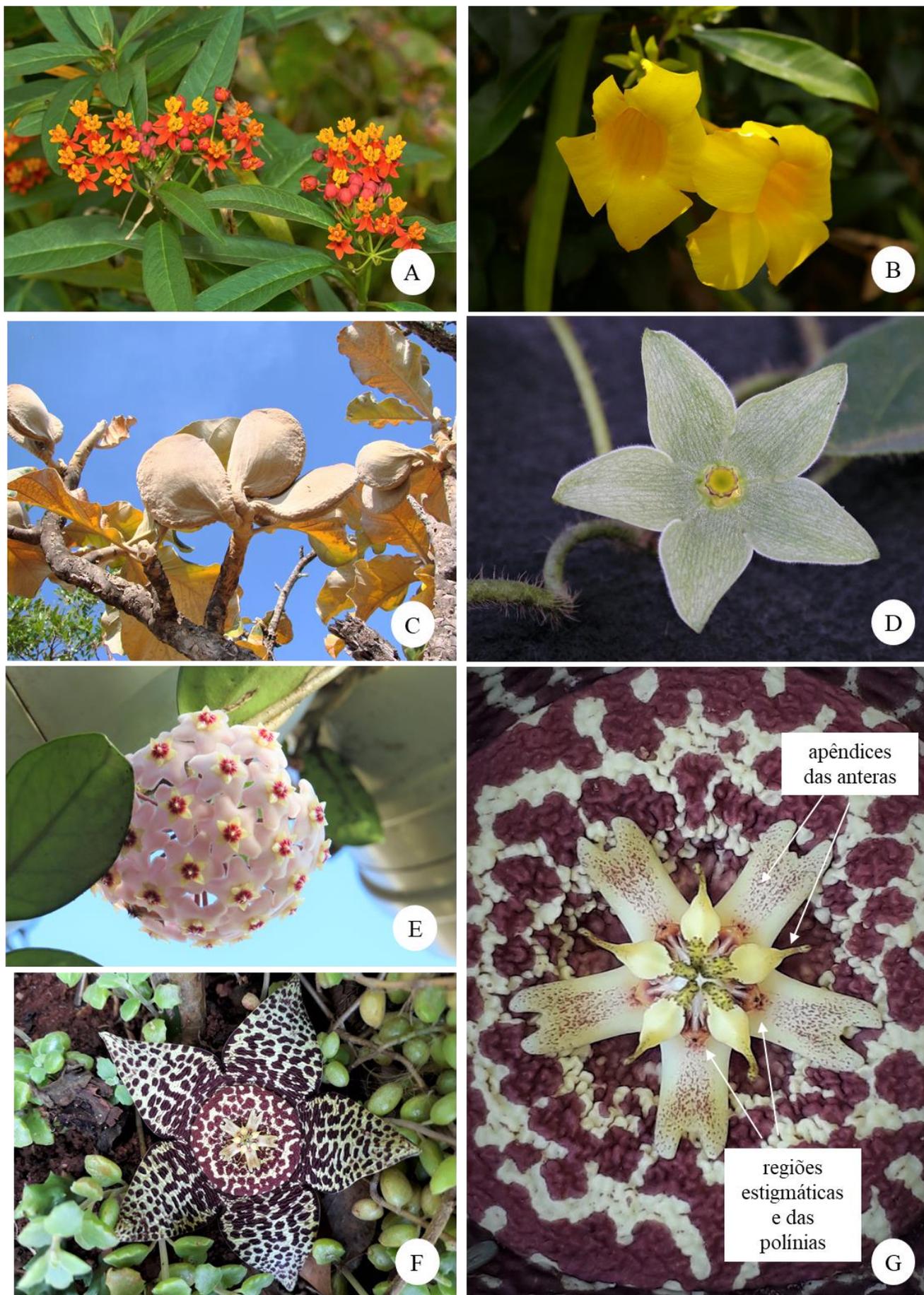


Figura 11.68. Gentianales. Apocynaceae. A. *Asclepias curassavica*. B. *Allamanda catartica*. C. *Aspidosperma macrocarpon*. D. *Matelea denticulata*. E. *Hoya pubicalyx*. F. *Orbea variegata*. G. Destaque para a estrutura central - ginostêmio - da flor de *Orbea*, formado pela adnação de elementos do androceu e do gineceu.



Figura 11.69. Gentianales. Gelsemiaceae. A. *Monstuea muricata*. Loganiaceae. B. *Spigelia beyrichiana*. Gentianaceae. C. *Dejanira nervosa*



Figura 11.70. Gentianaceae. Rubiaceae. A. *Morinda citrifolia* (noni). B. detalhe da estípula interpeciolar do noni. C. *Hillia parasitica*. D. *Psychotria colorata*. E. *Guettarda viburnoides*

LAMIALES

Lamiales (Figuras 11.71-11.73) é uma das maiores e mais complexas ordens entre as angiospermas, com 24 famílias, 1059 gêneros e cerca de 23.800 espécies. As Lamiales estão distribuídas em todo o globo, predominando representantes herbáceos ou arbustivos. As folhas são geralmente opostas, sem estípulas e as flores geralmente zigomorfas, com androceu com menos elementos do que a corola (flores oligostêmones) e didínamo e o ovário é quase sempre súpero. Do ponto de vista químico, a ordem possui representantes com flavonas G-oxigenadas, oligossacarídeos cornoisídeos e verbascosídeos (glucosídeos feniletanoide cafeiol), que ocorrem na ordem, são uma possível sinapomorfia química, assim como a ausência de iridoides. O limite de algumas famílias em Lamiales foi bastante modificado nos últimos anos, em função da ampliação do conhecimento sobre sua filogenia. Mudanças significativas ocorreram em Lamiaceae e Verbenaceae e principalmente em Scrophulariaceae.

Das 24 famílias de Lamiales, várias possuem representantes nativos no Brasil. Além disso, muitas espécies são cultivadas como ornamentais, pela ocorrência de flores zigomorfas vistosas, com cores chamativas. Estudos filogenéticos com dados moleculares (e.g. Olmstead et al. 2001; Oxelman et al. 2005) demonstraram que as tradicionais Scrophulariaceae correspondiam a um grupo não monofilético e, subsequentemente, vários gêneros reconhecidos como pertencentes a esta família foram transferidos para outras ou reconhecidos como famílias novas, como Calceolariaceae, Linderniaceae, Orobanchaceae, Paulowiaceae, Phymaceae, Plantaginaceae e Stilbaceae. Com estas mudanças, as **Scrophulariaceae** “sensu stricto” são agora formadas por 59 gêneros e 1880 espécies, em todo o mundo nas faixas tropical e temperada e, no Brasil, a família conta com apenas dois gêneros nativos: *Capraria* (uma espécie, *C. biflora* L.) e *Buddleja* (14 espécies), uma grande diminuição de gêneros comparado com os 30 gêneros antes reconhecidos para o Brasil por Souza & Giuliatti (2009). De maneira geral, as famílias que foram alteradas pela divisão das Scrophulariaceae são semelhantes morfológicamente e possuem limites pouco claros. Para um tratamento geral das Scrophulariaceae, veja Fischer (2004) e especialmente Souza & Giuliatti (2009) para os grupos brasileiros. Tank et al. (2006) apresentam uma análise do complexo de famílias de “Scrophulariaceae sensu lato”. A delimitação morfológica das famílias de Lamiales é bastante complexa e imprecisa, principalmente em função da proliferação de pequenas

famílias que ocorreu recentemente. Assim, a chave de identificação apresentada a seguir apresenta algumas simplificações em relação à variação morfológica das famílias.

Oleaceae reúne algumas características plesiomórficas na ordem, como a simetria actinomorfa da corola. A família possui distribuição quase cosmopolita, concentrada na Ásia, ocorrendo no Brasil três gêneros nativos e cerca de 11 espécies. A família é mais conhecida pela presença de gêneros que são cultivados, como *Jasminum*, com várias espécies de arbustos e trepadeiras, conhecidos como jasmim. *Olea europaea* L., a oliveira, produtora da azeitona, originária da região do mediterrâneo é muito cultivada na América do Sul, principalmente na Argentina e no Chile. **Calceolariaceae** são ervas ou pequenos arbustos de folhas opostas e flores vistosas zigomorfas e perianto sacado, com 2(-3) estames. A família é composta de dois gêneros (*Calceolaria* e *Jovellana*) - tradicionalmente reconhecidos em Scrophulariaceae - e cerca de 260 espécies, a maioria em *Calceolaria* e apesar de ter a maioria dos seus representantes na América Tropical, principalmente região andina, não possui representantes nativos no Brasil. Apenas *C. tripartita* Ruiz & Pav., uma erva com folhas pinatissectas e flores amarelas é naturalizada em bordas de matas úmidas de Minas Gerais ao Rio Grande do Sul. Espécies de *Calceolaria* são cultivadas pela beleza e aspecto diferente da corola – como o sapatinho-de-judeu ou calceolária (*Calceolaria herbeo hybrida*). **Schlegeliaceae**, com quatro gêneros e entre 28-37 espécies, é uma família exclusiva da região neotropical, com o gênero *Schlegelia* (sete espécies) ocorrendo no Brasil, principalmente no Domínio Amazônico, mas com *S. parviflora* nativa da Mata Atlântica. Tradicionalmente houve divergência sobre a inclusão deste grupo entre as Scrophulariaceae ou Bignoniaceae e apenas com os trabalhos em filogenia ficou esclarecido seu melhor posicionamento como uma família à parte. **Martyniaceae** (cinco gêneros e 16 espécies, América Tropical e Subtropical) ocorre no Brasil com o gêneros *Craniolaria*, *Ibicella* e *Holoregmia*. São ervas, subarbustos, arbustos ou arvoretas geralmente com as folhas e ramos com tricomas glandulares, o que torna as plantas bastante viscosas. O tipo de fruto (uma cápsula com rostro ou espinhosos) também é característica presente em muitos representantes da família. **Linderniaceae** (17 gêneros, e cerca de 255 espécies, pantropical e temperado) está representada no Brasil por quatro gêneros e oito espécies. São plantas herbáceas ou menos frequentemente arbustivas quatro estames ou mais frequentemente com dois estames férteis surgindo da fauce da corola e dois estaminódios apendiculados. As espécies de Linderniaceae foram tradicionalmente posicionadas entre as Scrophulariaceae. **Orobanchaceae** (99 gêneros,

ca. 2060 espécies) e uma famílias cosmopolita e mais diversificada em áreas temperadas. No Brasil ocorrem 12 gêneros e 42 espécies. As Orobanchaceae são geralmente ervas ou arbustos, com folhas opostas e as flores vistosas, zigomorfas e quatro estames. No Brasil as Orobanchaceae são mais encontradas em áreas de vegetação mais aberta, como os campos rupestres da Bahia e Minas Gerais ou áreas de cerrado, em áreas com solo úmido, como espécies dos gêneros *Agalinis*, *Buchnera*, *Esterhazyia* e *Physocalyx*. Pertence às Scrophulariaceae o gênero *Striga*, com espécies que ocorrem de forma nativa em áreas tropicais da África e Ásia (mas hoje espalhadas por vários países, inclusive EUA) e são hemiparasitas de raízes de outras angiospermas, consideradas algumas das pragas agrícolas mais nocivas e de difícil controle, ocorrendo de maneira mais aguda em plantações de milho, sorgo e cana-de-açúcar. Estas plantas são popularmente conhecida como erva-de-bruxa e o nome do gênero é uma referência a uma lenda do folclore albanês (também presente em outros países do leste europeu) que conta como as bruxas-vampirescas (*Striga*) se alimentam do sangue de crianças à noite enquanto elas dormem, transformando-se depois em um inseto voador (um mariposa, abelha ou mosca) para ir embora. A família foi tradicionalmente reconhecida por incluir plantas holoparasitas, com ovário unilocular, o que a diferenciaria das Scrophulariaceae s.l. Entretanto, os recentes trabalhos em filogenia evidenciaram a necessidade de transferir os gêneros parasitas de Scrophulariaceae s.l. para esta família, apesar de possuírem ovário bilocular. **Lentibulariaceae** (três gêneros e 350 espécies), cosmopolita, mas ausente em áreas desérticas ou regiões polares está presente no Brasil com os gêneros *Genlisea* e *Utricularia*, com 82 espécies. São ervas dispersas por todo o Brasil que ocorrem em locais alagados e abertos, com folhas reduzidas ou produzindo folhas em época do ano diversa da floração; as flores são fortemente zigomorfas e calcaradas. As plantas da família são carnívoras e as espécies formam pequenas bolsas aquáticas – os utrículos – que capturam nematóides, larvas de insetos ou pequenos crustáceos aquáticos. **Gesneriaceae** inclui cerca de 147 gêneros e 3400 espécies, com distribuição pantropical e está representada no Brasil por 32 gêneros e cerca de 226 espécies, em sua maioria proveniente do interior das florestas ou de áreas de campos rupestres. Muitas espécies desta família, como a violeta-africana (*Saintpaulia ionantha*), são cultivadas como ornamentais. **Plantaginaceae** inclui 90 gêneros e cerca de 1900 espécies, com distribuição cosmopolita, mas concentrada no Hemisfério Norte, incluindo 90 gêneros e cerca de 1900 espécies. No Brasil ocorrem 18 gêneros e cerca de 130 espécies. A circunscrição da família foi bastante alterada recentemente com a

inclusão de diversos membros tradicionalmente reconhecidos em Hippuridaceae, Callitrichaceae e parte das Scrophulariaceae s.l. Souza & Lorenzi (2012) questionam a abrangência desta família e consideram que já há sustentação suficiente para o reconhecimento das tribos Gratioleae e Angeloneae como famílias à parte: Gratiolaceae e Angeloniaceae. **Pedaliaceae** inclui 15 gêneros e cerca de 70 espécies com distribuição predominantemente paleotropical. No Brasil a família é encontrada apenas em cultivo, já que o gergelim (*Sesamum orientale*) é cultivado em algumas regiões. **Acanthaceae** é uma das maiores famílias da ordem, com 220 gêneros e cerca de 4000 espécies, com distribuição predominantemente pantropical. No Brasil a família é representada por 38 gêneros e cerca de 460 espécies, com ocorrência principalmente em áreas sombreadas das florestas úmidas. Muitas espécies são cultivadas como ornamentais, principalmente em função de apresentar comumente flores e brácteas vistosas e coloridas, que permanecem por muito tempo na planta. A partir dos recentes trabalhos em filogenia, a família passou a incorporar o gênero *Avicennia*, bastante típico dos manguezais e que, em sistemas tradicionais, era posicionado ora como uma família à parte (Avicenniaceae), ora em Verbenaceae. **Bigoniaceae** inclui 110 gêneros e cerca de 800 espécies, com distribuição pantropical, concentrada na América do Sul. No Brasil ocorrem 32 gêneros e cerca de 400 espécies. Em sua maioria, as Binoniaceae são árvores ou lianas, com folhas opostas, androceu com um estaminódio e fruto capsular, com sementes aladas. **Verbenaceae** inclui 31 gêneros e cerca de 920 espécies, com distribuição quase cosmopolita, mas concentrada nos trópicos. No Brasil ocorrem 17 gêneros e cerca de 315 espécies, a maioria em áreas abertas de campos e cerrados. Parte dos gêneros de Verbenaceae, como *Aegiphila* e *Vitex* foi transferida para as Lamiaceae, fazendo com que a diferenciação morfológica destas passasse a ser feita pelo tipo de inflorescência: cimoso em Lamiaceae e racemoso em Verbenaceae e não mais pela posição do estilete: ginobásico em Lamiaceae e terminal em Verbenaceae. **Lamiaceae** é a maior família da ordem, amplamente distribuída no mundo, com 236 gêneros e cerca de 7280 espécies. No Brasil, ocorrem 54 gêneros e cerca de 520 espécies, principalmente em campos e cerrados, além de diversas espécies, em sua maioria exóticas, cultivadas por serem aromáticas, o que inclui a hortelã (*Mentha* spp.), o alecrim (*Rosmarinus officinalis*), a erva-cidreira (*Melissa officinalis*), o orégano (*Origanum vulgare*) e muitas outras. **Mazaceae** é uma pequena família, com três gêneros e cerca de 35 espécies, com ocorrência exclusiva na Ásia e que, no Brasil, está representada por uma espécie naturalizada: *Mazus pumilus*. Também os gêneros desta

família estiveram tradicionalmente incluídos entre as Scrophulariaceae s.l.

Paulowniaceae apresenta dois gêneros e oito espécies, exclusivamente asiáticos. No Brasil, algumas espécies de *Paulownia*, conhecidas como quiri, são cultivadas como ornamentais ou com espécies florestais para a produção de madeira, uma vez que são árvores com rápido crescimento. O fato das plantas desta família serem árvores, característica pouco comum nas Lamiales, fez com que tivessem sido tradicionalmente incluídas em Bignoniaceae, a qual também possui muitos representantes com este tipo de porte, embora alguns autores já preferissem seu reconhecimento como uma família à parte ou, ainda, como mais um elemento da polimórfica família Scrophulariaceae s.l.

Chave para as famílias de Lamiales do Brasil (nativas, naturalizadas e cultivadas):

- | | | |
|--|----|------------------|
| 1. Flores aclamídeas ou diclamídeas, actinomorfas | 2 | |
| 1. Flores diclamídeas e zigomorfas | 3 | |
| 2. Flores vistosas; estames 2 | | Oleaceae |
| 2. Flores não vistosas; estames geralmente 3 ou 4 | | Plantaginaceae |
| 3. Folhas compostas | 4 | |
| 3. Folhas simples | 5 | |
| 4. Ovário com muitos óvulos por lóculo | | Bignoniaceae |
| 4. Ovário com 1 ou 2 óvulos por lóculo | | Lamiaceae |
| 5. Ovário unilocular | 6 | |
| 5. Ovário bilocular ou tetralocular | 9 | |
| 6. Plantas carnívoras; estames 2; corola calcarada | | Lentibulariaceae |
| 6. Plantas não carnívoras; estames geralmente 4; corola não calcarada | 7 | |
| 7. Estames unidos pelas anteras | | Gesneriaceae |
| 7. Estames livres entre si | 8 | |
| 8. Fruto cápsula | | Martyniaceae |
| 8. Fruto bacáceo | | Bignoniaceae |
| 9. Lóculos do ovário com 1 ou 2 óvulos | 10 | |
| 9. Lóculos do ovário com mais de 2 óvulos | 12 | |
| 10. Inflorescência geralmente com brácteas vistosas; óvulos empilhados (um sobre o outro); fruto geralmente com retináculo | | Acanthaceae |
| 10. Inflorescência geralmente com brácteas não vistosas; óvulos emparelhados (um ao lado do outro); fruto sem retináculo | 11 | |
| 11. Inflorescência racemosa; óvulos com placentação ereta | | Verbenaceae |
| 11. Inflorescência cimosa; óvulos com placentação axial ou pêndula | | Lamiaceae |

12. Cálice gamossépalo	13
12. Cálice dialissépalo	20
13. Pelo menos dois estames inseridos no ápice da corola	Linderniaceae
13. Estames inseridos na base ou porção mediana do tubo da corola	14
14. Inflorescência geralmente com brácteas vistosas; óvulos empilhados (um sobre o outro); fruto geralmente com retináculo	Acanthaceae
14. Inflorescência geralmente com brácteas não vistosas; óvulos não empilhados; fruto sem retináculo	15
15. Flores com estaminódio	16
15. Flores sem estaminódio	17
16. Sementes aladas	Bignoniaceae
16. Sementes não aladas	15
17. Plantas eretas ou rastejantes	18
17. Plantas volúveis	19
18. Plantas nativas, geralmente subarbusivas ou arbustivas, hemiparasitas (embora não evidentemente); corola bilabiada ou não, sem cristas na entrada da corola	Orobanchaceae
18. Plantas herbáceas, com menos de 10 cm de altura, naturalizadas, não hemiparasitas; corola fortemente bilabiada com duas cristas na entrada do tubo	Mazaceae
19. Cálice espatáceo; corola alaranjada	Orobanchaceae
19. Cálice não espatáceo; corola geralmente alva	Schlegeliaceae
20. Inflorescência geralmente com brácteas vistosas; óvulos empilhados (um sobre o outro); fruto geralmente com retináculo	Acanthaceae
20. Inflorescência geralmente com brácteas não vistosas; óvulos não empilhados; fruto sem retináculo	21
21. Inflorescência cimosa	22
21. Inflorescência racemosa	25
22. Corola com lábio inferior inflado	23
22. Corola com lábio inferior não inflado	24
23. Estames 4	Scrophulariaceae
23. Estames 2	Calceolariaceae
24. Árvores	Paulowniaceae
24. Ervas a arbustos sublenhosos	Plantaginaceae



Figura 11.71. Lamiales. Acanthaceae. *Ruellia affinis*. B. *Thunbergia grandiflora*. Bignoniaceae. C. *Pyrostegia venusta* (flor-de-são-joão). D. *Handroanthus impetiginosus* (ipê-roxo). E. mesma espécie, detalhe das flores. F. *Tecoma stans* (amarelinho). Utriculariaceae. G. *Utricularia reniformis*

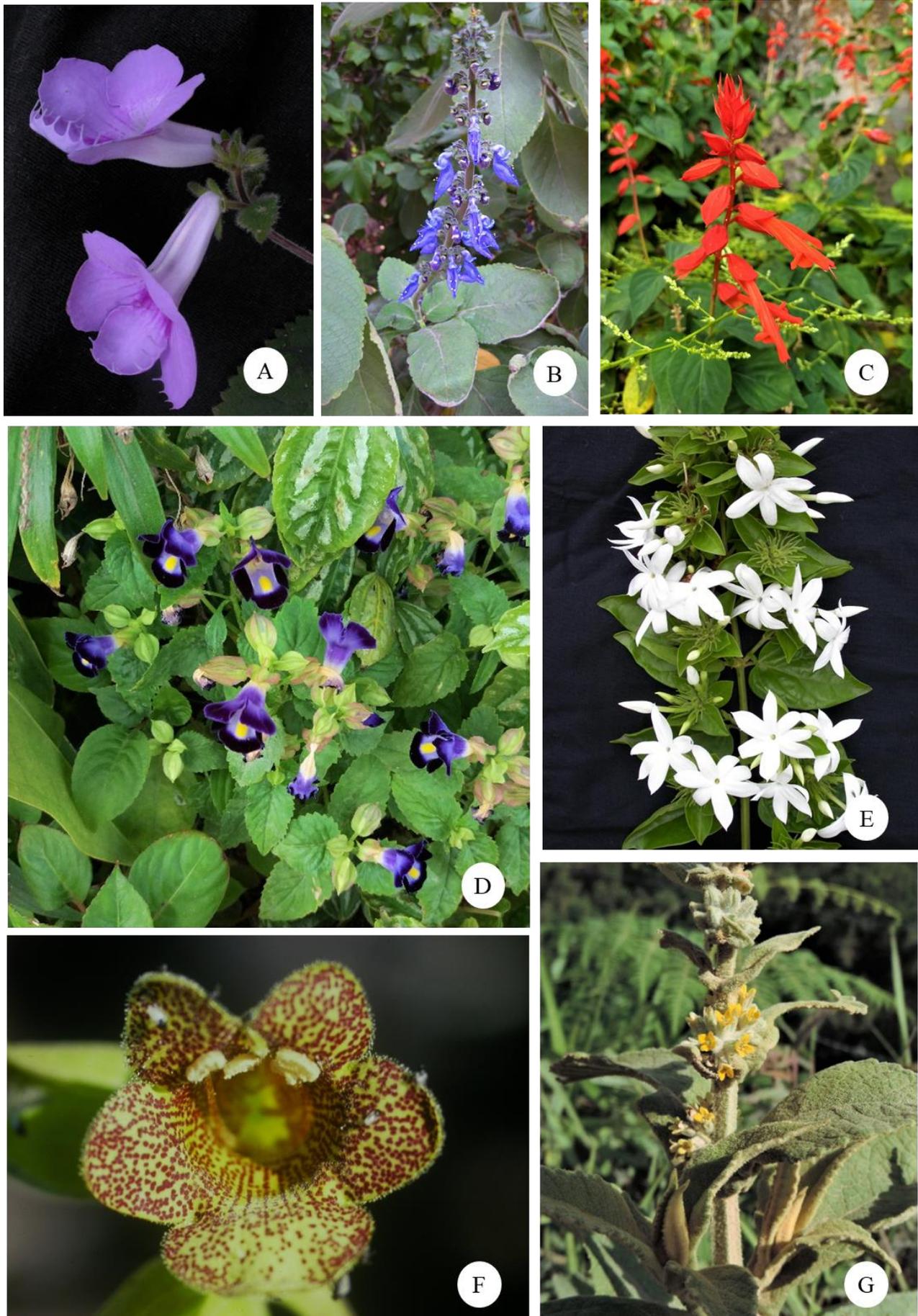


Figura 11.72. Lamiales. Gesneriaceae. A. *Mandirola multiflora*. Lamiaceae. B. *Plectanthus barbatus*. C. *Salvia splendens*. Linderniaceae. D. *Torenia fournieri*. Oleaceae. E. *Jasminum multiflorum*. Martyniaceae F. *Holoregmia viscida*. Scrophulariaceae G. *Buddleja stachioides*

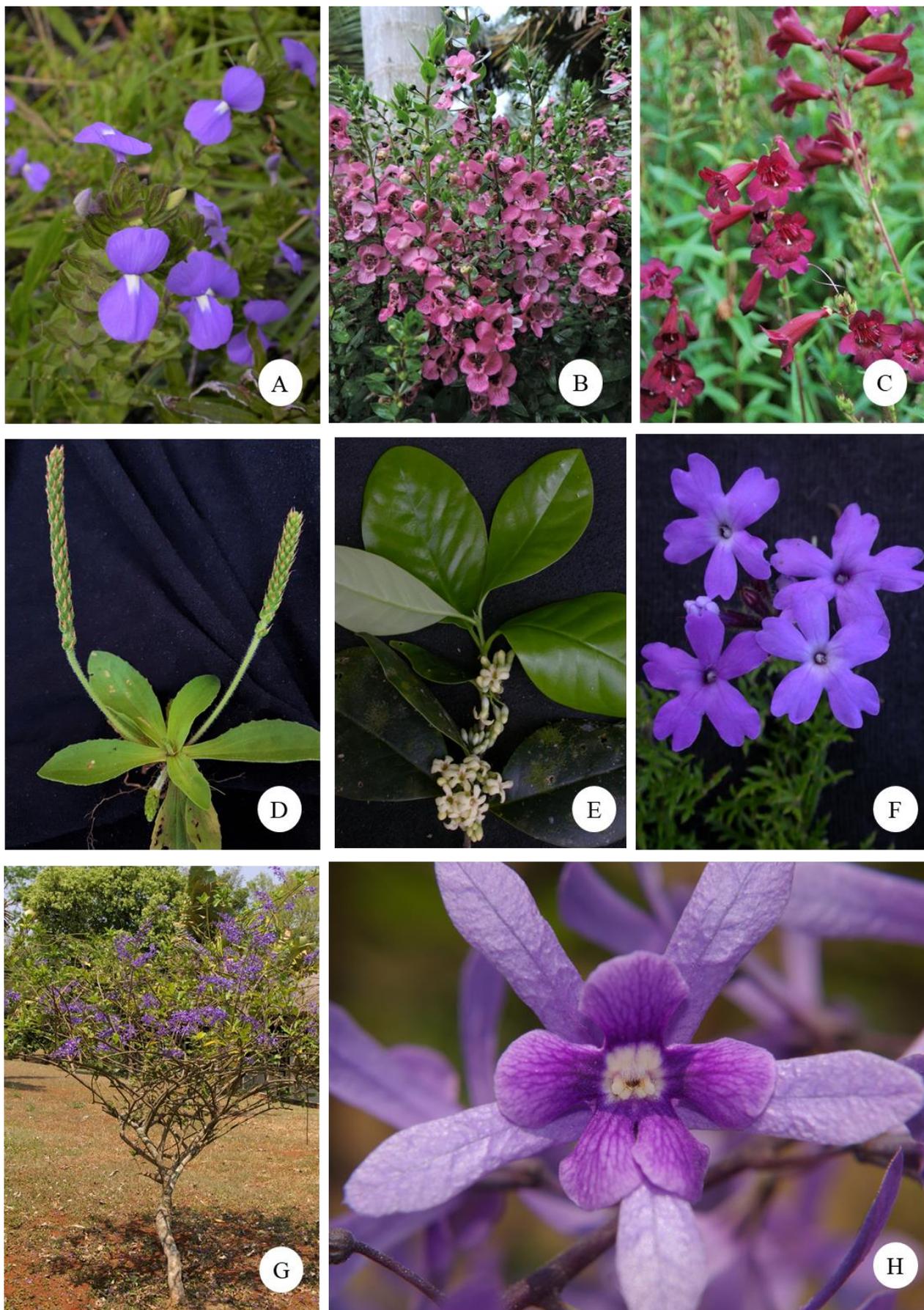


Figura 11.73. Lamiales. Plantaginaceae. A. *Achetaria fluminensis* (tribo Gratiolleae); B. *Angelonia angustifolia* (tribo Angeloneae); C. *Penstemon* sp. (tribo Cheloneae). D. *Plantago australis* (tribo Plantagineae). Schelegiaceae. E. *Schlegelia parviflora*. Verbenaceae. F. *Glandularia catharinae*. G. *Petra serrulata*. H. mesma espécie, detalhe da flor

BORAGINALES

As Boraginales (Figura 11.74) são compostas por uma a oito famílias (ver discussão abaixo), com 150 gêneros e 3095 espécies, distribuídas por toda a faixa tropical e temperada do globo. As Boraginales apresentam hábito variado (ervas, árvores ou até lianas) com folhas alternas e simples, a maioria disposta em espiral. Uma sinapomorfia para a ordem é a presença de inflorescências terminais ou axilares determinadas, escorpioides, flores geralmente actinomorfas, com corola mais ou menos rotácea e gineceu 2-carpelar, geralmente 4-lobado e 4-ovulado. A ordem apresenta inulina como carboidrato de reserva e alcaloides do tipo pirrolitizidinas (também presentes nas Asteraceae e Leguminosae). APG IV (2016) comentam que reconheceram a ordem Boraginales para acomodar a família Boraginaceae, com posição incerta entre as Lamíideas. De fato, em análises recentes com dados moleculares, Boraginaceae aparece como grupo-irmão de Lamiales (Refulio-Rodriguez & Olmstead 2014) ou Gentianales (Stull et al. 2015). Lueber et al. (2016) apontam as Lamiales como grupo-irmão das Boraginales e sugerem que as Boraginaceae deveriam ser divididas em oito (ou sete) famílias distintas, incluindo Cordiaceae e Heliotropaceae, as quais são baseadas em *Cordia* e *Heliotropum*, gêneros que ocorrem no Brasil. Estas propostas de divisão das Boraginaceae já haviam sido sugeridas por outros autores (e.g. Weigend & Hilger 2010 e autores mais antigos). Christenhusz et al. (2015) comentam, entretanto, que a necessidade de se desmembrar as Boraginaceae sensu lato, um grupo monofilético em todas as análises recentes realizadas, é questionável e possui pouca adesão da comunidade científica. Além de APG (2106), a Lista da Flora do Brasil (Flora do Brasil 2020 em construção) também segue a opção do reconhecimento de Boraginaceae em seu sentido amplo, o que é acatado aqui.



Figura 11.74. Boraginales. Boraginaceae. A. *Cordia superba*. B. *Heliotropium elongatum*

ASTERÍDEAS- CAMPANULÍDEAS

As Campanulídeas são formadas por sete ordens, 29 famílias e cerca de 34200 espécies, das quais cerca de 20.000 apenas da família Asteraceae. Entre as Campanulídeas, como nas outras Asterídeas, a gamopetalia é largamente encontrada, com a união das pétalas ocorrendo em estágios mais precoces do desenvolvimento da flor quando comparado com o seu grupo irmão – as Lamiídeas. Flores dialipétalas ocorrem nas Campanulídeas na ordem Apiales – famílias Apiaceae e Araliaceae – um caso de dialipetalia secundária (ver discussão deste tópico na ordem). As Campanulídeas também não apresentam o metabólito miricetina. Das sete ordens de Campanulídeas, duas não ocorrem no Brasil: Bruniales (duas famílias, 14 gêneros e 79 espécies) e Paracryphiales (uma família, três gêneros e 36 espécies).

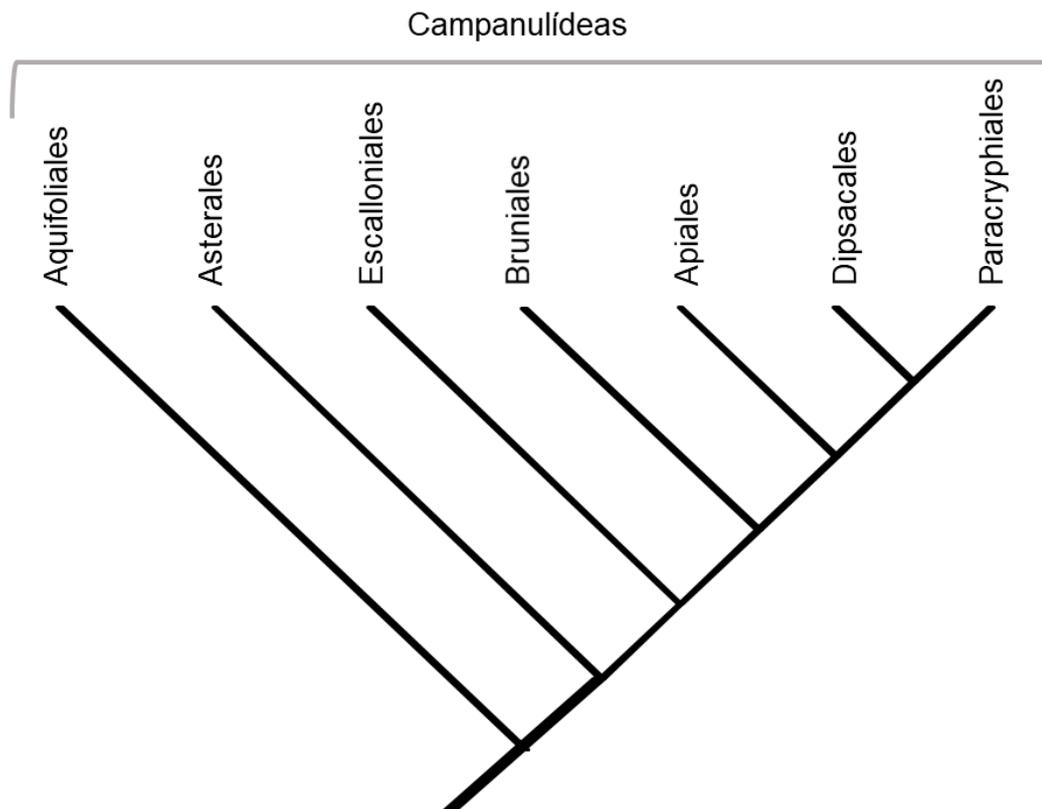


Figura 11.75. Filogenia das Asterídeas Campanulídeas. Topologia segundo APG IV (2016)

AQUIFOLIALES

A ordem Aquifoliales (Figura 11.76) inclui cinco famílias, 21 gêneros e 536 espécies, está representada principalmente por arbustos ou árvores, com folhas alternas, simples, inflorescência determinada e flores unissexuadas (plantas geralmente dioicas), actinomorfas, androceu isostêmone, adnato ao tubo da corola, ovário súpero, 2-6-carpelar, com um ou dois óvulos por lóculo, estigma séssil ou subséssil e fruto drupáceo. O número de carpelos da ordem é pouco usual entre as Asterídeas, que geralmente possuem apenas dois. No Brasil ocorrem três famílias de Aquifoliales. **Stemonuraceae**, com distribuição pantropical, inclui 12 gêneros e cerca de 95 espécies, representada no Brasil por uma única espécie: *Discophora guianensis* Miers, ocorrente na Amazônia e na Mata Atlântica do Nordeste. Os gêneros desta família estiveram tradicionalmente incluídos entre as Icacinaceae. **Cardiopteridaceae** também possui distribuição pantropical, com cinco gêneros e cerca de 43 espécies. No Brasil ocorre

apenas um gênero, *Citronella* e cerca de seis espécies. Também este gênero esteve tradicionalmente incluído entre as Icacinaceae. **Aquifoliaceae** possui distribuição cosmopolita, incluindo um único gênero, *Ilex*, com cerca de 400 espécies, das quais 58 ocorrem no Brasil, sendo a erva-mate (*Ilex paraguariensis*) a que apresenta maior destaque.

Chave para as famílias de Aquifoliales do Brasil:

- | | |
|---|-------------------|
| 1. Corola gamopétala (pétalas unidas na base); gineceu 4-6-carpelar | Aquifoliaceae |
| 1. Corola dialipétala; gineceu 2-3-carpelar | 2 |
| 2. Folhas com domácias urceoladas; fruto globoso a ovoide, não achatado | Cardiopteridaceae |
| 2. Folhas sem domácias urceoladas; fruto elíptico a oblongo, achatado | Stemonuraceae |

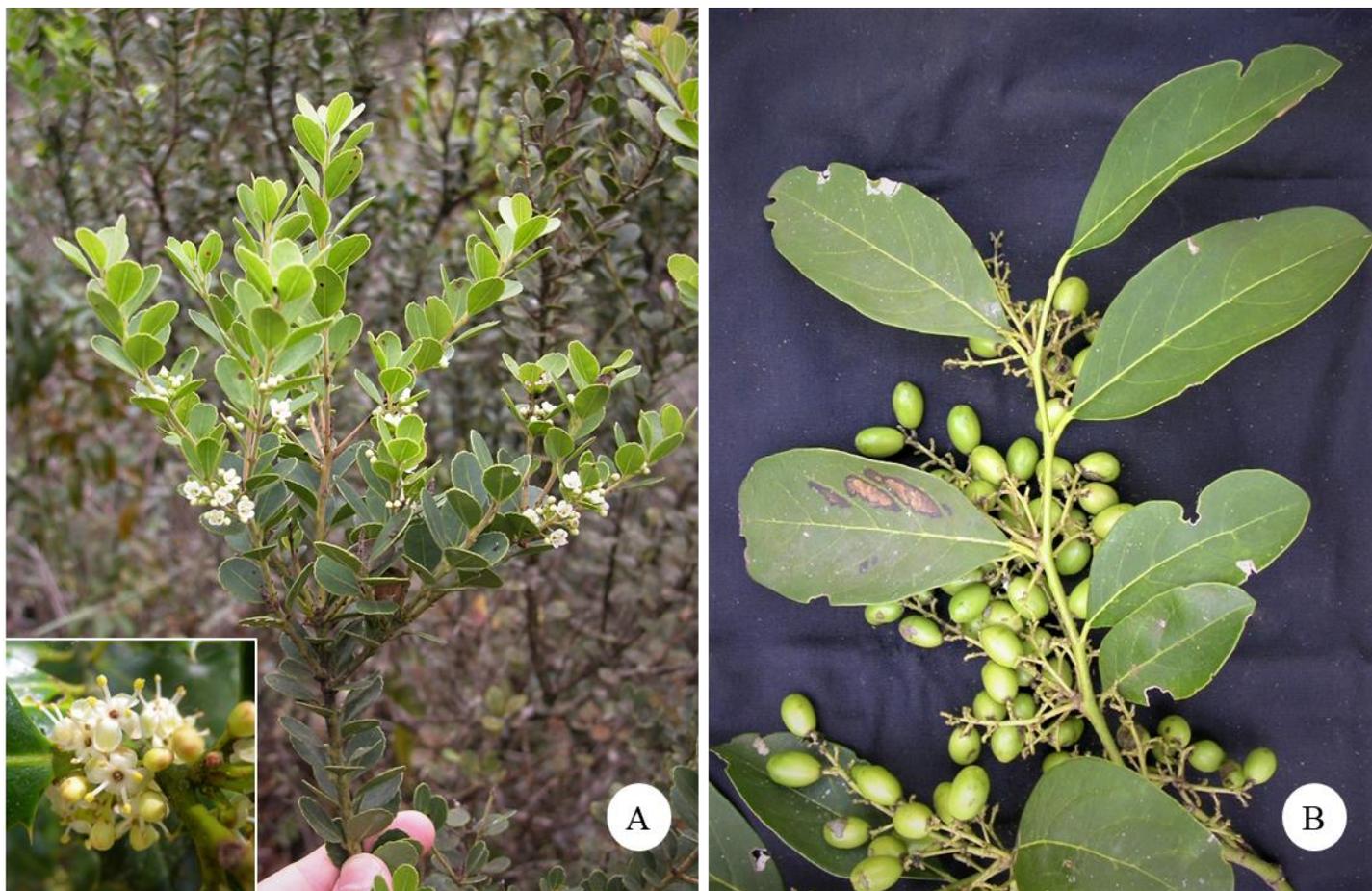


Figura 11.76. Aquifoliales. Aquifoliaceae. A. *Ilex dumosa*, no detalhe flores de outra espécie, *Ilex aquifolia* (azevinho). Cardiopteridaceae. B. *Citronella paniculata*

ASTERALES

A ordem Asterales (Figuras 11.77-11.79) inclui 11 famílias, 1743 e 26.870 espécies, a grande maioria em uma única família, Asteraceae. Morfologicamente a ordem se caracteriza por apresentar androceu isostêmone, com estames geralmente unidos entre si através das anteras (androceu sinântero), com o estilete atravessando este tubo e empurrando o pólen, tornado este disponível para os polinizadores para, em seguida, ocorrer a abertura do estilete, tornando-se receptivo. O ovário na maioria das famílias é ínfero e a corola geralmente apresenta prefloração valvar. A maioria das famílias está concentrada na Oceania e, no Brasil, ocorrem cinco famílias de Asterales. **Campanulaceae** apresenta distribuição cosmopolita e inclui 84 gêneros e cerca de 2400 espécies, dos quais seis gêneros e cerca de 55 espécies ocorrem no Brasil. Muitas espécies desta família são cultivadas como ornamentais em todo o mundo, embora isto não seja tão comum no Brasil, exceto por algumas espécies de *Lobelia*. **Menyanthaceae** apresenta distribuição cosmopolita e inclui 5 gêneros e cerca de 60 espécies, a grande maioria plantas aquáticas ou paludosas. No Brasil ocorre uma única espécie, *Nymphoides indica*, aquática, enraizada no fundo de lagos, com folhas flutuantes e flores emersas. **Goodeniaceae** apresenta distribuição cosmopolita e inclui 12 gêneros e cerca de 430 espécies, algumas poucas destas fora da Austrália ou de regiões litorâneas. No Brasil está representada por uma única espécie, *Scaevola plumieri*, relativamente comum em dunas litorâneas. **Calyceraceae** é uma das poucas famílias da ordem com distribuição exclusiva no Novo Mundo, principalmente na sua porção mais austral. Inclui quatro gêneros e cerca de 60 espécies. No Brasil, ocorrem três gêneros e cerca de cinco espécies, com destaque para *Acicarpa spathulata*, espécie bastante comum nas dunas litorâneas. **Asteraceae** é a maior família das Eudicotiledôneas, inclui cerca de 1620 gêneros e 25.000 espécies, com distribuição cosmopolita. No Brasil, a família está representada por 277 gêneros e cerca de 2.000 espécies, principalmente em campos e cerrados. Muitas espécies apresentam interesse econômico, tanto alimentar, como o alface (*Lactuca sativa*) e a alcachofra (*Cynara scolymus*), quanto ornamental, como a margarida (*Leucanthemum vulgare*) e o girassol (*Helianthus annuus*) e também medicinal, como a carqueja (*Baccharis* spp.) e a camomila (*Matricaria recutita*). A família apresenta uma série de particularidades morfológicas, como a disposição das flores em capítulos e a presença de cálice

frequentemente modificado em *pappus* plumoso ou cerdoso que auxilia na dispersão dos frutos.

Chave para as famílias de Asterales do Brasil:

- | | |
|--|---------------|
| 1. Plantas aquáticas; anteras livres entre si; ovário súpero | Menyanthaceae |
| 1. Plantas geralmente terrestres; anteras unidas entre si; ovário ínfero | 2 |
| 2. Flores dispostas em capítulo | 3 |
| 2. Flores dispostas em outros tipos de inflorescências | 4 |
| 3. Óvulo com placentação ereta | Asteraceae |
| 3. Óvulo com placentação pêndula | Calyceraceae |
| 4. Plantas com látex; lóculos do ovário pluriúvulosos | Campanulaceae |
| 4. Plantas sem látex; lóculos do ovário uniuúvulosos | Goodeniaceae |

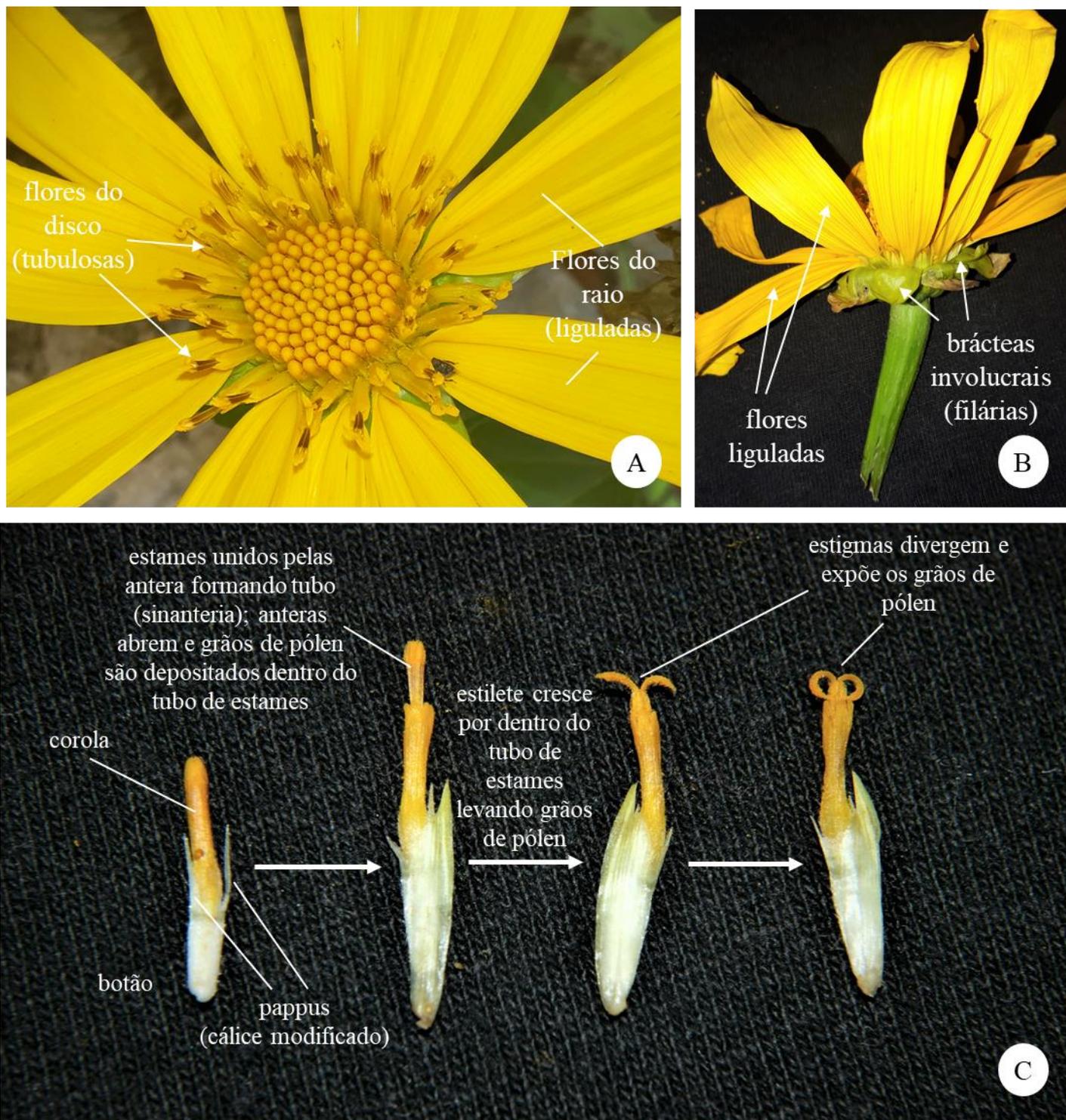


Figura 11.77. *Tithonia diversiflora* (margaridão), uma Asteraceae. Em A e B características dos capítulos (uma sinapomorfia das Asteraceae), com flores centrais (flores do disco) nesta espécie tubulosas e as flores do raio (periféricas), nesta espécie liguladas. B. Imagem mostrando as filárias (brácteas involucrais ou filárias) do capítulo. C. Desenvolvimento de uma flor de Asteraceae, mostrando a sinanteria (união dos estames pelas anteras) e o mecanismo de apresentação secundário dos grãos de pólen. A sinanteria e o mecanismo de apresentação do pólen são sinapomorfias da ordem Asterales.

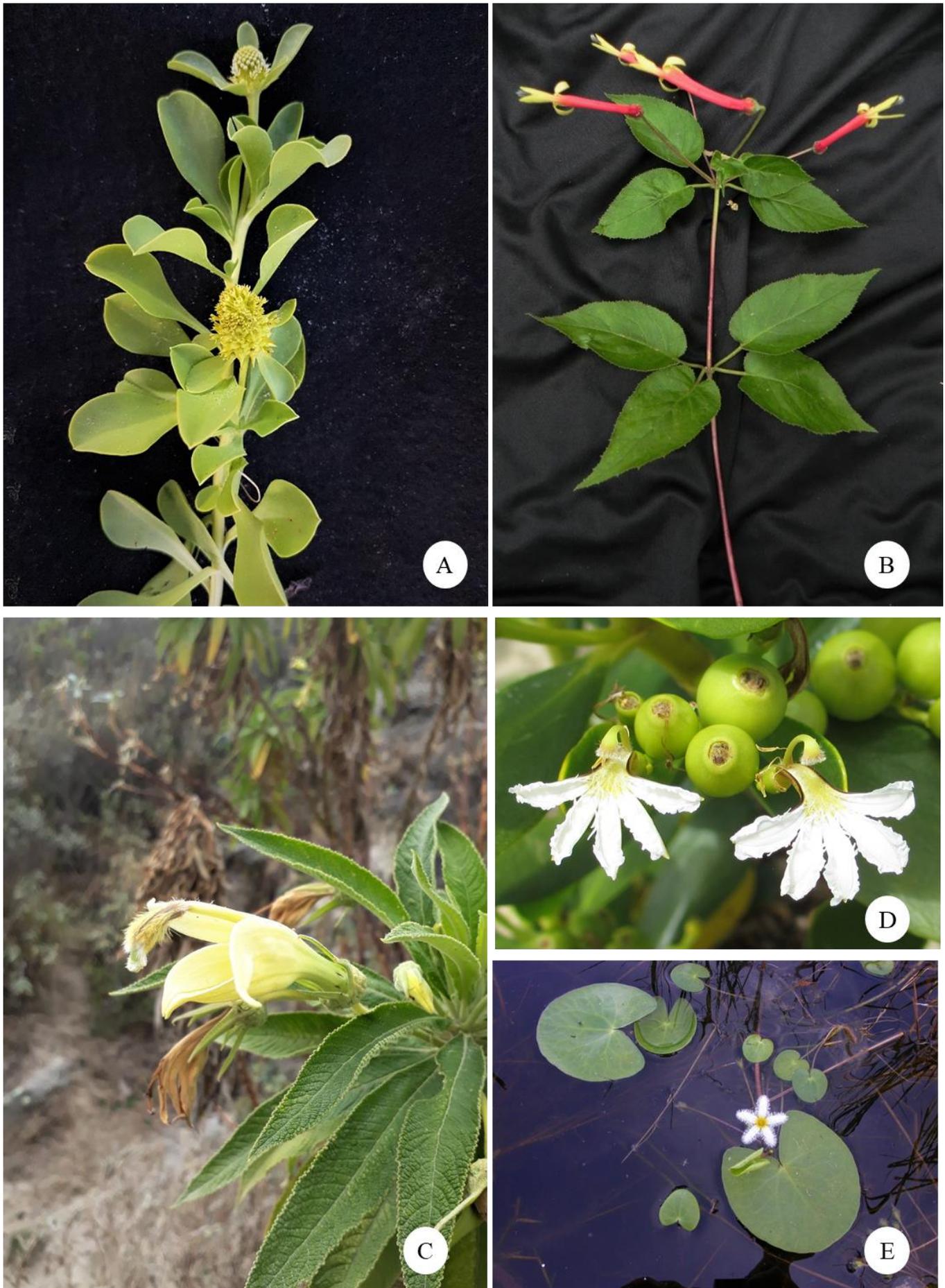


Figura 11.78. Asterales. Calyceraceae. A. *Acicarpha bonariensis*. Campanulaceae. B. *Siphocampylus fluminensis*. C. *Siphocampylus* sp. Goodeniaceae. D. *Scaveola plumieri*. Menyanthaceae. E. *Nymphoides* sp.



Figura 11.79. Asterales. Asteraceae. A. *Chuquiraga jussieui* (Chile) . B. *Dendranthema grandiflorum* C. *Trichogonia salviifolia* D. *Vernonia ferruginea* E. *Taraxacum* sp. (Chile)

ESCALLONIALES

A ordem Escalloniales (Figura 11.80) inclui uma única família, nove gêneros e cerca de 130 espécies. **Escalloniaceae** possui distribuição apenas na Oceania e América do Sul e Central. No Brasil ocorrem 37 espécies de *Escallonia*, com ocorrência principalmente em áreas de altitude do Sul e Sudeste. Este gênero esteve tradicionalmente associado às Saxifragaceae ou às Grossulariaceae.



Figura 11.80. Escalloniales. Escalloniaceae. A. *Escallonia farinacea*. B. *Escallonia laevis*

APIALES

A ordem Apiales (Figura 11.81) inclui sete famílias e cerca de 500 gêneros e 5.500 espécies. De uma forma geral, são plantas com folhas alternas simples (frequentemente pinatisectas) ou compostas, flores pequenas, cálice bastante reduzido, corola dialipétala (mas gamopétala nos primeiros estágios de desenvolvimento), androceu isostêmone, carpelos 2-5, ovário ínfero, com estilete comumente formando um estilopódio, 1-2 óvulos por carpelo e fruto drupáceo. No Brasil ocorrem quatro famílias. **Griselinaceae** ocorre apenas no sul da América do Sul e na Oceania, incluindo um único gênero e seis espécies. No Brasil ocorre apenas *Griselinia ruscifolia*, principalmente em áreas de altitude, correspondendo a uma espécie com hábito bastante variável, podendo se comportar como uma árvore ou como uma liana. **Pittosporaceae** é uma família com distribuição paleotropical, que inclui nove gêneros e cerca de 200 espécies e que no Brasil ocorre apenas em cultivo, com uma das espécies, *Pittosporum undulatum* (pau-incenso) naturalizada e com comportamento agressivo na invasão de florestas nativas. **Araliaceae** possui distribuição cosmopolita, incluindo 43 gêneros e cerca de 1450 espécies. No Brasil está representada por cinco gêneros e cerca de 100 espécies. Um dos gêneros de maior destaque é *Hydrocotyle*, presente principalmente em dunas litorâneas e áreas de altitude e que tradicionalmente esteve incluído entre as **Apiaceae**. Esta família apresenta ampla distribuição cosmopolita, com maior diversidade no hemisfério norte e inclui cerca de 434 gêneros e 3.780 espécies. No Brasil, a família é pouco representada, incluindo nove gêneros e cerca de 70 espécies, a grande maioria em *Eryngium*, um gênero com morfologia bastante particular, com folhas semelhantes às das Monocotiledôneas, dispostas em rosetas, sendo relativamente comum em campos do Sul do Brasil. Algumas espécies são cultivadas para alimentação como a cenoura (*Daucus carota*), a mandioquinha ou batata-baroa (*Arracacia xanthorrhiza*), a salsinha (*Petroselinum crispum*), mas também plantas venenosas, como a cicuta (*Conium maculatum*). Apiaceae e Araliaceae são bastante similares morfologicamente e os limites, neste sentido, pouco precisos, o que se reflete na chave de identificação apresentada a seguir.

Chave para as famílias de Apiales do Brasil (nativas e cultivadas):

1. Flores dispostas em umbelas ou glomérulos	2
1. Flores dispostas em cimeiras ou panículas	3
2. Plantas lenhosas	Araliaceae
2. Plantas herbáceas	3
3. Folhas compostas ou sectas	Apiaceae
3. Folhas simples	4
4. Flores sésseis	Apiaceae
4. Flores pediceladas	5
5. Brácteas ausentes ou muito reduzidas	Araliaceae
5. Brácteas conspícuas, dispostas na base da umbela	Apiaceae
6. Ovário súpero	Pittosporaceae
6. Ovário ínfero	Griselinaceae

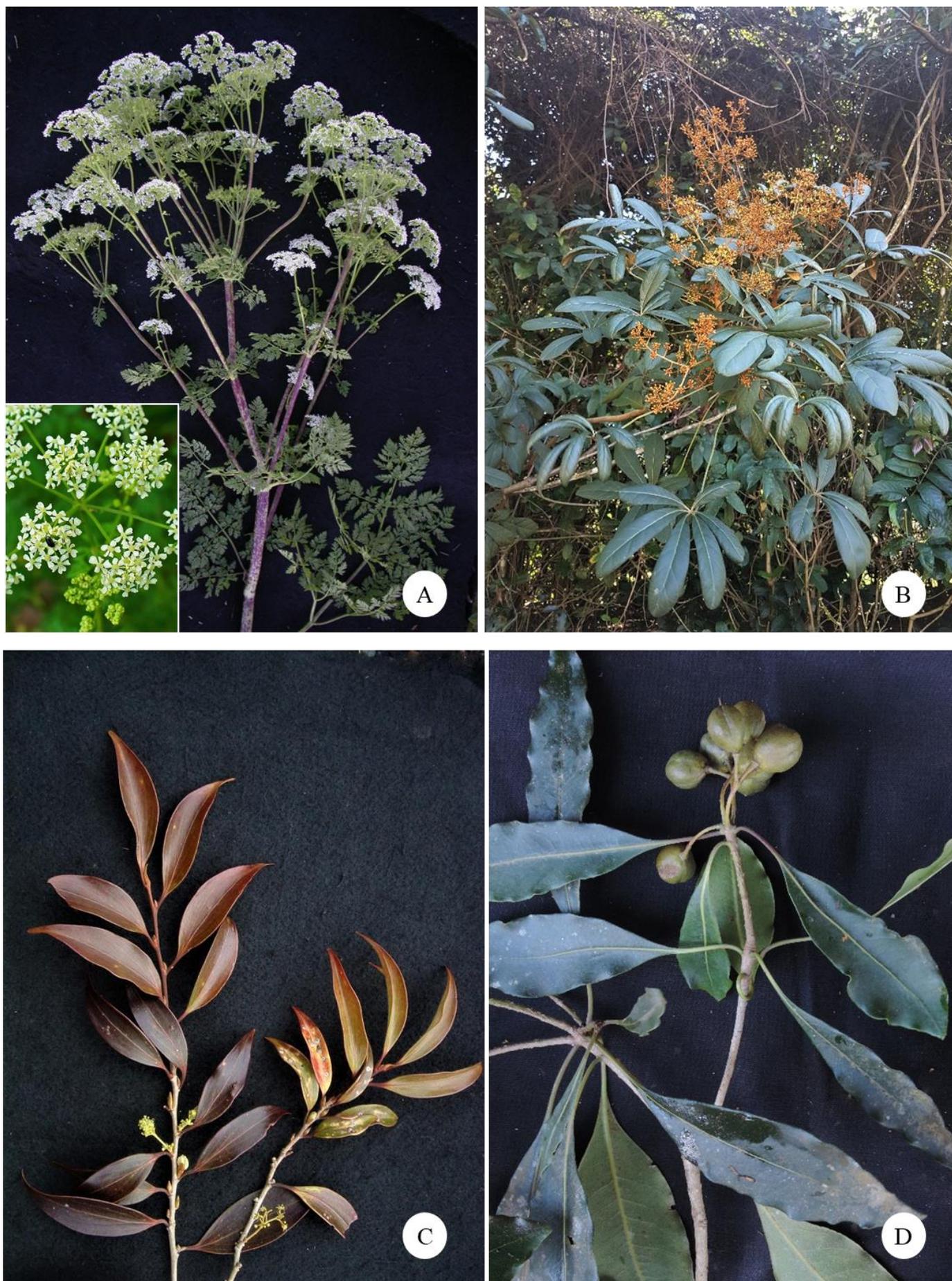


Figura 11.81. Apiales. Apiaceae. A. *Conium maculatum*, no detalhe flores dialipétalas em inflorescência em umbela. Araliaceae. B. *Schefflera vinosa*. Griselinaceae. C. *Griselina ruscifolia*. Pittosporaceae. D. *Pittosporum undulatum*, frutos.

DIPSACALES

As Dipsacales (Figura 11.82) são formadas por apenas duas famílias e cerca de 46 gêneros e 1000 espécies, concentradas nas regiões temperadas do globo. De uma forma geral, as folhas são opostas e compostas, a inflorescência cimosa e o ovário é ínfero com 2-5 carpelos. **Adoxaceae** possui distribuição quase cosmopolita, concentrada no Hemisfério Norte e pouco representada na África, contando com cinco gêneros e cerca de 200 espécies. No Brasil ocorre uma única espécie nativa, *Sambucus australis*, pouco comum, mas bastante semelhante a outra, amplamente cultivada, *Sambucus canadensis*, conhecida como sabugueiro. **Caprifoliaceae** também possui uma distribuição quase cosmopolita, fortemente concentrada no Hemisfério Norte e com poucos representantes na região Neotropical e na África em um total de 31 gêneros e cerca de 890 espécies. A circunscrição de Caprifoliaceae ainda não é um consenso e aqui está sendo considerado em *sensu lato*, seguindo APG IV (2016), embora exista sustentação para a sua subdivisão em mais famílias, como Valerianaceae, nome que abrigaria o único gênero nativo no Brasil, *Valeriana*, o qual é representado por cerca de 15 espécies, concentradas no Sul e Sudeste.

Chave para as famílias de Caprifoliales do Brasil:

- | | |
|--|----------------|
| 1. Árvores; fruto carnosos | Adoxaceae |
| 1. Ervas ou subarbustos, às vezes volúveis; fruto seco | Caprifoliaceae |



Figura 11.82. Caprifoliales. Adoxaceae. A. *Sambucus nigra* (sabugueiro). B. Frutos. Valerianaceae. C. *Valeriana scandens*

Referências:

Anderson, C.L., Bremer, K. & Friis, E.M. 2005. Dating phylogenetically basal eudicots using *rbcL* sequences and multiple fossil reference points. *American Journal of Botany* 92: 1737-1748.

APG IV (Angiosperm Phylogeny Group). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.

Basinger, J. F. & Dilcher, D. L. 1984. Ancient bisexual flowers. *Science* 224: 511-513.

Bayer, C.; Fay, M. F.; de Bruijn, A. Y.; Savolainen, V.; Morton, C. M.; Kubitzki, K. & Chase, M. W. 1999. Support for an expanded family concept of Malvaceae within a

- recircumscribed order Malvales: A combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 267-303.
- Biffin, E.; Lucas, E. J.; Craven, L.A.; Ribeiro da Costa, I.; Harrington, M.G. & Crisp, M.D. 2010. Evolution of exceptional species richness among lineages of fleshy-fruited Myrtaceae. *Annals of Botany* 106: 79-93.
- Boyden, G.S.; Donoghue, M. J. & Howarth, D.G. 2010. Duplications in the floral symmetry gene *RADIALIS* in Dipsacales and Pentapetalae are similar to those of other floral transcription factors. Pp. 158-159, in *Botany 2010*. July 31 - August 4, Providence, Rhode Island. Scientific Abstracts.
- Cantino, P.D.; Doyle, J.A.; Graham, S.W.; Judd, W.S.; Olmstead, R.G.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S. & Donoghue, M.J. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56: 822–846.
- Chase, M & Reveal, J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 122-127.
- Clark, J. W. & Donoghue, P. C. J. 2017. Constraining the timing of whole genome duplication in plant evolutionary history. *Proceeding of the Royal Society* 284:20170912.
- Christenhusz, M.J.M.; Vorontsova, M. S.; Fay, M. F. & Chase, M. W. 2015. Results from an online survey of family delimitation in angiosperms and ferns: Recommendations to the Angiosperm Phylogeny Group for thorny problems in plant classification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 501-528.
- Cornejo, X. & H. H. Iltis. 2008. The reinstatement of *Capparidastrum*. *Harvard Papers in Botany* 13(2): 234. 2008.
- Cornejo, X. & H. H. Iltis. 2006 New combinations in *Capparaceae* sensu stricto for Flora of Ecuador. *Harvard Papers in Botany* 11(1): 17
- Cronquist, A.J. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Cronquist, A.J. 1988. *The evolution and classification of the flowering plants*, 2nd Ed. New York Botanical Garden, New York.
- Donoghue, M.J. & J.A. Doyle. 1989. "Phylogenetic studies of seed plants and angiosperms based on morphological characters". In *The Hierarchy of Life*, pp. 181-193; B. Fernholm, K. Bremer & H. Jornvall (eds.). Nobel Symposium 70. Amsterdam: Elsevier Publ.
- Fischer, E. 2004. Scrophulariaceae. Pp. 333-432, in Kadereit, J. (ed.), *The Families and*

- Genera of Vascular Plants. VII. Flowering Plants: Dicotyledons. Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Springer, Berlin.
- Friis, E. M.; Crane, P. R. & Pedersen, K. R. 2011. Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >
- Furness, C.A. & Rudall, P.J. 2004. Pollen aperture evolution - a crucial factor for eudicot success? Trends in Plant Science 9: 154-158.
- Gottsberger, G. 2016. Generalist and specialist pollination in basal angiosperms (ANITA grade, basal monocots, magnoliids, Chloranthaceae and Ceratophyllaceae): What we know now. Plant Systematics and Evolution 131: 263-362.
- James A. Doyle & Carol Hotton 1991, Diversification of early angiosperm pollen in a cladistic context In S. Blackmore & S. H. Barnes (eds.) Pollen and spores: patterns of diversification, pp.169-195 Publisher: Clarendon Press, Oxford.
- Kvacek, J.; Doyle, J. A.; Endress, P.K.; Daviero-Gomez, V.; Gomez, B. & Tekleva, M. 2016. *Pseudoasterophyllites cretaceus* from the Cenomanian (Cretaceous) of the Czech Republic: A possible link between Chloranthaceae and *Ceratophyllum*. Taxon 65: 1345-1373.
- Ladd, P.G. 1994. Pollen presenters in flowering plants - form and function. Botanical Journal of the Linnean Society 115: 165-195.
- LPWG (2017) (The Leguminosae Phylogeny Working Group). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. Taxon 66(1): 44-77.
- Luebert, F.; Cecchi, L.; Frohlich, M.W.; Gottschling, M.; Guilliams, C.M.; Hilger, H. H.; Hasenstab-Lehman, K.E.; Miller, J. S.; Mittelbach, M.; Nazaire, M.; Nepi, M.; Nocentini, D.; Ober, D.; Olmstead, R.G., Selvi, F.; Simpson, M.G.; Sutorý, K.; Valdés, B.; Walden, G.K. & Weigend, M. 2016. Familial classification of the Boraginales. Taxon 65: 502-522.
- Nickrent, D. L. 2002. Orígenes filogenéticos de las plantas parásitas. Pp. 29-56 in López-Sáez, J. A., Catalán, P., & Sáez, L. (eds), Plantas Parásitas de la Península Ibérica e Islas Baleares. Mundi-Prensa, Madrid.
- Nickrent, D. L. 1998-onwards. The Parasitic Plant Connection. <http://www.science.siu.edu/parasitic-plants/>

- Olmstead, R. G.; dePamphilis, C. W.; Wolfe, A. D.; Young, N. D.; Elisens, W. J. & Reeves, P. A. 2001. Disintegration of the Scrophulariaceae. *American Journal of Botany* 88: 348-361.
- Oxelman, B.; Kornhall, P.; Olmstead, R. G. & Bremer, B. 2005. Further disintegration of Scrophulariaceae. *Taxon* 54: 411-425.
- Refulio-Rodríguez, N. F., & Olmstead, R. 2014. Phylogeny of Lamiidae. *American Journal of Botany* 101: 287-299.
- Soltis, P. S. & Soltis, D. E. 2016. Ancient WGD events as drivers of key innovations in angiosperms. *Curr. Opin. Plant Biology* 30: 159-165.
- Soltis, D.E.; Smith, S.A.; Cellinese, N.; Wurdack, K.J.; Tank, D.C.; Brockington, S.F.; Refulio-Rodríguez, N.F.; Walker, J.B.; Moore, M.J.; Carlswald, B.S.; Bell, C.D.; Latvis, M.; Crawley, S.; Black, C.; Diouf, D.; Xi, Z.; Rushworth, C.A.; Gitzendanner, M.A.; Sytsma, K.J.; Qiu, Y.L.; Hilu, K.W.; Davis, C.C.; Sanderson, M.J.; Beaman, R.S.; Olmstead, R. G.; Judd, W.S.; Donoghue, M.J. & Soltis, P.S. 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *American Journal of Botany* 98: 704-730.
- Soltis, D.E.; Bell, C.D.; Kim, S. & Soltis, P. S. 2008. Origin and early evolution of angiosperms. *Annals of the New York Academy of Science* 1133: 3-25.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2012. *Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III*. Nova Odessa, Editora Plantarum.
- Stull, G. W.; de Stefano, R.D.; Soltis, D.E. & Soltis, P.S. 2015. Resolving basal lamiid phylogeny and the circumscription of Icacinaceae with a plastome-scale data set. *American Journal of Botany* 102: 1794-1813.
- Takhtajan A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) *Botanical Review* 46(3): 225-359.
- Takhtajan, A. L. 1991. *Evolutionary Trends in Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Takhtajan, A. 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Tank, D.C.; Eastman, J.M.; Pennell, M.W.; Soltis, P.S.; Soltis, D.E.; Hinchliff, C.E.; Brown, J.W.; Sessa, E.B. & Harmon, L. J. 2015. Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: Increased diversification rates often follow whole genome duplications. *New Phytologist* 207: 454-467.

- Tank, D. C.; Beardsley, P.M., Kelchner, S.A., & Olmstead, R.G. 2006. Review of the systematics of Scrophulariaceae s.l. and their current disposition. *Australian Systematic Botany* 19: 289-307.
- Turland, N.J.; Wiersema, J. H.; Barrie, F.R. Greuter, W.; Hawksworth, D.L.; Herendeen, P.S.; Knapp, S.; Kusber, W.-H.; Li, D.-Z.; Marhold, K.; May, T.W.; McNeill, J.; Monro, A.M.; Prado, J.; Price, M.J. & Smith, G. F. (eds.) 2018: International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- Vekemans, D.; Proost, S.; Vanneste, K.; Coenen, H.; Viaene, T.; Ruelens, P.; Maere, S., Van de Peer, Y. & Geuten, K. 2012. Gamma paleohexaploidy in the stem-lineage of core eudicots: Significance for MADS-box gene and species diversification. *Molecular Biology and Evolution* 29: 3793-3806.
- Weigend, M. & Hilger, H. H. 2010. Codonaceae - a new required family name in Boraginales. *Phytotaxa* 10: 26-30.
- Xi, Z.; Ruhfel, B.R., Schaefer, H.; Amorim, A.M.; Sugumaran, M.; Wurdack, K.J.; Endress, P.K.; Matthews, M.; Stevens, P.F., Mathews, S. & Davis, C.C., III. 2012. Phylogenomics and a posteriori data partitioning resolve the Cretaceous angiosperm radiation in Malpighiales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 17519-17524.

Apêndice: Tabela Geológica com alguns eventos selecionados. Idades em milhões de anos, de acordo com Cohen et al. (2013, updated). Épocas expressas apenas para o Cenozoico.

Éon	Era	Período	Época	Eventos geológicos e biológicos
Fanerozoico (541 ao recente)	Cenozoico	Quaternário	Holoceno (0,01)	Seres humanos dominantes. Grande extinção de mamíferos e aves de grande porte. Flutuações entre frio e quente, com máximo glacial
			Pleistoceno (2,58-0,01)	Surgimento de várias cadeias de montanha modernas.
		Neogeno	Plioceno (5,3-2,58)	Primeiros hominídeos. Elevação do Istmo do Panamá ligando América do Sul e Norte com grande intercâmbio de flora e fauna
			Mioceno (23,03-5,3)	Primeiras glaciações extensivas no Hemisfério Sul; gramíneas irradiam, formação de savanas.
		Paleogeno	Oligoceno (33,9-23,03)	Surgimentos de muitos gêneros modernos de plantas com flores. Elevação do Himalaia, América do Sul separa-se da Antártida.
			Eoceno (56-33,9)	Radiação de aves e mamíferos; separação da Antártida, Índia colide com a Ásia
			Paleoceno (66-56)	Surgimento dos grupos de mamíferos atuais; clima frio, mares continentais largos desaparecem.
	Mesozoico	Cretáceo (~145-66)	Diversificação e domínio das Angiospermas, com declínio das Gimnospermas. Diversificação dos insetos. Extinção dos dinossauros não avianos no final do período. África e América do Sul se separam	
		Jurássico 201,3-~145)	Domínio das Gimnospermas, especialmente das Coníferas. Aparecimento das Aves. Início da fragmentação da Gondwana	
		Triássico (251,9-201,3)	Florestas de Pteridospermas e da linhagem das Gimnospermas viventes (Cicadófitas, Ginkgófitas, Coníferas) e samambaias arborescentes. Origem de dinossauros e mamíferos. Separação gradativa da Pangeia em Laurásia e Gondwana	
	Paleozoico	Permiano (298,9-251,9)	Origem da linhagem das Gimnospermas viventes (Acrogimnospermas); florestas de Licófitas (<i>Lepidodendron</i>) diminuem (continuando tendência do Carbonífero). Diversificação de linhagens reptilianas e de “pró-mamíferos” (Sinapsida ou Theropsida). Continentes unidos (Pangeia)	
		Carbonífero (358,9-298,9)	Extensas florestas de <i>Lepidodendron</i> (Licófitas), com presença de <i>Calamites</i> (Monilófitas). Tetrápodos não amniotas (“anfíbios”) aparecem no ambiente terrestre. Origem da linhagem amniota (“reptiliana”). Formação dos depósitos de carvão em extensas áreas pantanosas. Massas continentais separadas se unem na Pangeia (aproximadamente 335 m.a.)	
		Devoniano (419,2-358,9)	Diversificação das plantas terrestres, fósseis de <i>Aglaophyton</i> e <i>Rhynia</i> (Poliesporangiadas, <i>Rhynia</i> indubitavelmente uma Traqueófitas)	
		Siluriano (443,8-419,2)	Primeiros fósseis de plantas terrestres (<i>Cooksonia</i> – Poliesporangiada). Primeiros vertebrados (peixes) sem mandíbula	
		Ordoviciano (485,4-443,8)	Estimativa de aparecimento das primeiras plantas terrestres entre o Cambriano (506 m.a.) e Ordoviciano (460,5 m.a.). Crustáceos fósseis mais antigos. Diversificação dos moluscos.	
		Cambriano (541-485,4)	Estimativa de aparecimento das primeiras plantas terrestres entre o Cambriano (506 m.a.) e Ordoviciano (460,5 m.a.) . Aparecimento de vários filos de animais, incluindo os Cordados.	
	Pré-Cambriano (~4.600-541)			Origem da vida a pelo menos 3,5-3,8b.a. Primeiros seres fotossintéticos (cianobactérias): c. 2,7 b.a. Origem da linhagem Eukarya: pelo menos 1,5 b.a.. Endossimbiose primária (linhagem das Primoplantae) há c. 1,3-1,5 b.a. Fósseis de algas vermelhas (primeiras Primoplantae conhecidas a 1,2 b.a.). Origem da linhagem das Viridiplantae (plantas verdes); c. 972-670 m.a. Animais multicelulares c. 600-700 m.a. Formação lenta da crosta terrestre, início da deriva continental com separação – união de massas de terra.

Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013; updated) The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36: 199-204.