EVOLUÇÃO DAS PLANTAS

Carlos Aguiar

IMPRENSA NACIONAL

EVOLUÇÃO DAS PLANTAS

Carlos Aguiar

EDIÇÕES **LISBOA CAPITAL VERDE EUROPEIA 2020**
BOTÂNICA EM PORTUGUÊS 2

IMPRENSA NACIONAL

Imprensa Nacional
é a marca editorial da

Imprensa Nacional - Casa da Moeda, S. A.
Av. de António José de Almeida
1000-042 Lisboa

www.incm.pt
www.facebook.com/ImprensaNacional
prelo.incm.pt
editorial.apoiocliente@incm.pt

© Câmara Municipal de Lisboa, 2021

Título
Evolução das Plantas

Autor
Carlos Aguiar, com a colaboração de Jorge Capelo

Impressão e acabamento
Palmigráfica - Artes Gráficas, Lda

Edição: Afonso Reis Cabral
Revisão: Carlos Jesus
Capa, conceção gráfica e paginação: Rui Henrique
Paginação das figuras: Eva Vinagre
© Fotografias: indicado nas legendas

Capa: *Huperzia dentata* (Lycopodiaceae, Lycopodiidae), Açores, Ilha de S. Miguel
Badana: *Cornus sanguinea* (Cornaceae, Magnoliidae), Bragança, Alto das Cantarias

1.ª edição: fevereiro de 2021
ISBN: 978-972-27-2883-6
Depósito legal: 480196/21
Edição n.º: 1024328

Obra publicada no âmbito da distinção de Lisboa como Capital Verde Europeia 2020

ÍNDICE

7 I. INTRODUÇÃO À BIOLOGIA DA EVOLUÇÃO DAS PLANTAS

8 **1. Noções de evolução biológica**
8 Essencialismo
9 Teorias da evolução
9 Teoria da evolução de Darwin
12 Lamarckismo, neolamarckismo e neodarwinismo
13 Teoria sintética da evolução
15 Síntese evolucionária estendida
15 Mecanismos de mudança evolutiva
15 Variação genética
16 Seleção natural
17 Deriva genética
18 Unidade de seleção e unidade de evolução
18 Noções de *fitness*, sucesso reprodutivo e sucesso evolutivo
19 Tipos de evolução
19 Macro e microevolução
19 Evolução convergente e paralela
20 Coevolução
21 Adaptação vs. aclimatação
22 Evolução de caracteres complexos. Reversão de caracteres
23 Uma explicação evolutiva da sexualidade
24 Notas sobre agricultura e evolução
24 Seleção artificial
25 Pensar a agricultura com a teoria da evolução
25 Mais características do processo evolutivo
25 A complexidade não é uma inevitabilidade
26 A evolução não otimiza os seres vivos
27 Acaso ou necessidade?
27 A evolução é «afeiçoada» mas não determinada por restrições evolutivas
30 A evolução é imprevisível e irrepetível
31 A teoria da evolução é uma teoria científica? A evolução da vida é real?

33 **2. Noções de espécie e especiação**
33 A espécie
33 Conceito de espécie
36 Espécies crípticas
37 Conceitos de subespécie e outras categorias taxonómicas subespecíficas. Género e família
37 Ecótipos
37 A especiação
37 Definição e frequência da especiação
39 Modos de seleção natural
41 Geografia da especiação
42 Diferenciação ecotípica. Especiação ecológica
43 Poliploidia. Especiação rápida
44 Mecanismos de isolamento reprodutivo
45 A especiação em seres assexuais
46 Gradualismo filético vs. equilíbrio pontuado
47 Fósseis de transição

48 **3. Extinções e radiações adaptativas**
48 Mecanismos de extinção. Dinâmica da diversidade terrestre
48 Extinções em massa. As cinco grandes catástrofes
50 Radiações adaptativas

52 **4. Padrões geográficos da diversidade**
52 Distribuição latitudinal da diversidade específica
54 Distribuição altitudinal da diversidade específica

59 II. HISTÓRIA EVOLUTIVA DAS PLANTAS TERRESTRES

60 **1. Viver da luz: as primeiras plantas**
60 Litosfera e atmosfera
60 A formação da Terra
61 As primeiras atmosferas terrestres
61 Primeiras etapas da evolução da vida
61 A origem da vida
63 As primeiras formas de vida
65 Os organismos fotossintéticos e atmosfera no Proterozoico
65 Fotossíntese oxigénica. A Grande Oxidação
66 Terra Bola de Neve Paleoproterozoica
66 O *boring billion*
67 O Neoproterozoico
68 Evento de Oxidação Neoproterozoico
69 Química da atmosfera, tectónica e clima
69 O CO_2 e O_2 atmosféricos e o clima
69 Indutores de mudança da pCO_2 e da pO_2
69 Meteorização das rochas
71 Sequestro de carbono na forma orgânica
71 As Grandes Províncias Ígneas (LIP)
72 Mais sobre as relações entre tectónica e clima
73 Do eucariota ancestral à evolução das algas
73 Os eucariotas
73 Eucariogénese
74 A sexualidade
74 A multicelularidade
76 As algas
77 Os estreptófitos

79 **2. À conquista da *terra firma*: as plantas terrestres**
79 Estreptófitos. A alga verde ancestral das plantas terrestres
79 Inovações evolutivas na linhagem verde e nos estreptófitos
79 Evolução do corpo dos «carófitos» multicelulares
80 A «alga verde» ancestral das plantas terrestres
81 Pré-adaptações dos «carófitos» à vida terrestre
82 As primeiras plantas terrestres
82 O ambiente terrestre
82 Condições ambientais para a terrestrialização
83 Um novo ambiente seletivo
83 Evolução da haplodiploidia
83 A teoria antitética de F.O. Bower
84 Razões evolutivas e vantagens da haplodiploidia
85 As primeiras evidências de plantas terrestres
87 As plantas terrestres não vasculares atuais
87 Os grandes grupos
87 Relações evolutivas
87 Poiquilo-hidria vs. homeo-hidria
91 Os estomatófitos
91 A nutrição vegetal na terra emersa
91 A paisagem vegetal do Câmbrico ao Silúrico
92 A extinção ordovícico-silúrica

94 **3. Vencer a gravidade: as primeiras plantas vasculares**
94 Como se reconstrói a evolução das plantas?
94 Fontes de evidência
94 Informação fóssil
94 Relógios moleculares
94 Dinâmica da evolução da flora terrestre
94 Emergência, extinção e diversificação entre plantas terrestres
98 A flora reofítica e eofítica
98 Inovações evolutivas das plantas vasculares de esporulação livre
99 Os polisporangiófitos
101 As primeiras plantas vasculares
101 Evolução do sistema vascular. A lenhina
102 Evolução da dominância do esporófito
102 *Cooksonia*, '*trimerófitos*' e '*zosterofilófitos*'
104 A paisagem vegetal do Silúrico Superior ao Devónico Médio

106 **4. Ocupar o solo e o espaço: licófitos e eufilófitos**
106 Evolução da raiz e clima
106 A evolução da raiz
107 Efeito das primeiras plantas vasculares na química da atmosfera e no clima
109 Os licófitos
110 Evolução
111 Licófitos atuais (subclasse Lycopodiidae)
111 Os eufilófitos. A evolução da folha
111 Teoria telomática de W. Zimmermann. O megafilos
113 O clima e a evolução do megafilo
113 Os eufilófitos
113 Monilófitos e lenhófitos. Evolução do câmbio
113 Monilófitos
114 Lenhófitos
114 Evolução do câmbio
114 'Progimnospérmicas'
115 Os monilófitos atuais (fetos)
115 Grandes grupos
116 *Subclasse Ophioglossidae*
116 *Subclasse Equisetidae*
116 *Subclasse Polypodiidae*
119 Relações evolutivas
119 As plantas no Devónico Superior: a flora paleofítica
119 As primeiras florestas
120 A extinção frasniano-fameniana (~360 M. a.)
120 As plantas do Carbonífero ao Triásico Inferior: a flora paleofítica
120 O Carbonífero
120 Contextualização geológica
120 Dinâmica do CO_2 e O_2 atmosféricos e do clima
122 Causas da acumulação de carvão
122 Paisagem vegetal
124 O Pérmico
124 Clima
124 Paisagem vegetal
125 Extinção permo-triásica

126 **5. A emancipação da água: os espermatófitos**
126 Inovações e tendências evolutivas
127 Evolução da semente e do pólen
127 A heterosporia
127 O primórdio seminal
129 O pólen
130 Evolução das gimnospérmicas
130 As primeiras gimnospérmicas. Os fetos com semente
134 As gimnospérmicas modernas (acrogimnospérmicas)
134 Grupos atuais de acrogimnospérmicas
136 Tendências evolutivas
136 Evolução do estróbilo
137 Relações evolutivas entre os grandes grupos de acrogimnospérmicas
138 As plantas do Triásico Médio ao Cretácico Inferior: a flora mesofítica

140 **6. Fecundar a terra e domar os animais: as plantas com flor**
140 Inovações evolutivas. Causas do sucesso evolutivo
140 Corpo vegetativo
141 Biologia da reprodução
142 A origem das angiospérmicas. A evolução do carpelo e da flor
142 Relações evolutivas entre gimnospérmicas e angiospérmicas
143 Evolução de estruturas reprodutivas bissexuais e do carpelo. Coevolução insetos-angiospérmicas
143 Primeiras evidências de relações mutualistas entre insetos polinizadores e planta
145 Evolução do carpelo
146 Outros aspetos da reprodução sexual nas angiospérmicas
147 Coevolução entre insetos polinizadores e plantas com flor
147 Evolução do endosperma
148 Origem da flor: principais hipóteses
148 As primeiras angiospérmicas
148 Ecologia e hábito
148 A flor primitiva
149 Tendências evolutivas
150 Causas para a diversidade das angiospérmicas
151 Evolução das plantas com flor no Cretácico: a flora neofítica
151 Clima
151 Contextualização evolutiva
151 Primeiras evidências fósseis de angiospérmicas. Evolução do grupo coroa. Discordâncias entre as informações fóssil e molecular
153 Radiação das mesangiospérmicas
154 Simpetalia e diversificação das angiospérmicas
154 Resumo da evolução cretácica das angiospérmicas
155 O solo e as angiospérmicas
156 As plantas com flor no Cenozoico
156 A extinção cretácico-paleogénica
157 Paleocénico e Eocénico
157 Clima
158 Paisagem vegetal
158 Degradação climática eocénico-oligocénica
160 A ascensão das gramíneas
162 Neogénico
162 Miocénico e Pliocénico
165 Plistocénico e Holocénico
167 Paleo-história recente da flora e da paisagem vegetal da África a sul do Sara
168 Paleo-história recente da flora e da paisagem vegetal ibérica
168 Origem da vegetação mediterrânica
173 Dinâmica quaternária da vegetação ibérica

176 **7. Diversidade da flora terrestre atual**

179 **Epílogo**

182 **Referências**
193 **Índice remissivo**

1. NOÇÕES DE EVOLUÇÃO BIOLÓGICA

ESSENCIALISMO

Nos meados do século XVIII, Carl von Linné, ou Carl Lineu (1707-1778), justamente conhecido como o pai da botânica, e os seus contemporâneos presumiam que todas as espécies haviam sido criadas por um ente superior e que a sua forma e o seu número eram constantes. «As espécies são tantas como as que foram criadas no início pelo Infinito», escreveu Lineu em 1758. Se o Criador era perfeito, então, além de definitiva, a estrutura e a função dos seres vivos eram perfeitas e as necessárias para um adequado e permanente (infinito) funcionamento da vida na Terra. Influenciados pela filosofia **essencialista**, ilustrada por Platão (428/427--348/347 a. C.) na conhecida alegoria da caverna, Lineu e os demais naturalistas pré-darwinianos supunham que a descrição dos produtos da criação, i. e., a prática da sistemática biológica, tinha por fim último a identificação das propriedades essenciais atribuídas pelo Criador às coisas vivas. Uma propriedade essencial – uma **essência** – era entendida como um elemento básico, neste caso de um ser vivo, sem o qual ele não pode ser o que é. A essência seria a causa direta da sua perfeição e intemporalidade. As propriedades não essenciais eram meramente acidentais.

A ideia de que os seres vivos mudam com o tempo é anterior a Charles Darwin, porém a ele se deve a identificação do mecanismo crucial da seleção natural e a reunião de um copioso e convincente conjunto de evidências reunido a partir do mundo natural, organizado no livro mais influente da biologia moderna – a *A Origem das Espécies* (Figuras 1 e 2). Após a publicação de *A Origem*, em 1859, a espécie deixou de ser considerada como um tipo caracterizado por um conjunto constante e imutável de propriedades essenciais. Embora carecendo de uma definição precisa até à emergência da síntese evolucionária moderna, a espécie passou

FIGURA 1
Down House, a casa de Darwin. Charles Darwin viveu 40 anos na Down House, a cerca de 30 km a sudeste do centro de Londres. Aqui escreveu *A Origem das Espécies* e aqui veio a falecer na primavera de 1882. Todos os dias à mesma hora Darwin percorria os jardins e os campos anexos à sua casa observando minuciosamente plantas e animais. Em talhões de terra e estufas anexos à casa desenvolveu, na companhia dos filhos, uma intensa atividade experimental com minhocas, orquídeas e outras espécies de plantas. Na biblioteca, atraem a atenção do visitante dois livros-chave da história da biologia: o *Species Plantarum*, de Carl Linné, e uma primeira edição de *A Origem*. [Foto: Carlos Aguiar.]

a ser interpretada como um aglomerado de indivíduos similares, com características fenotípicas espacial e temporalmente instáveis, submetido a pressões seletivas que condicionam a sua história evolutiva.

A noção de que as plantas e os animais não são imutáveis, que evoluem, e que a sistemática vai muito além da mera descrição de tipos, implicou, a muito custo, a rejeição do **essencialismo**, um sistema filosófico com mais de 2000 anos. A teoria da evolução de Darwin converteu-se no novo paradigma unificador e organizador de toda a vida, e a busca das essências transformou-se numa demanda dos caracteres e tipos ancestrais.

TEORIAS DA EVOLUÇÃO

Teoria da evolução de Darwin

Durante a viagem de circum-navegação a bordo do navio *Beagle* (27 de dezembro 1831-2 de outubro de 1836), na dupla função de naturalista e de companheiro de viagem do comandante do navio, o capitão FitzRoy, Darwin, na altura um jovem naturalista em busca de um rumo na carreira e na vida, confrontou-se com duas questões fundamentais que absorviam a atenção dos seus contemporâneos (Pigliucci, 2007):

i) Como explicar e qual a história da diversidade biológica que povoa o planeta?

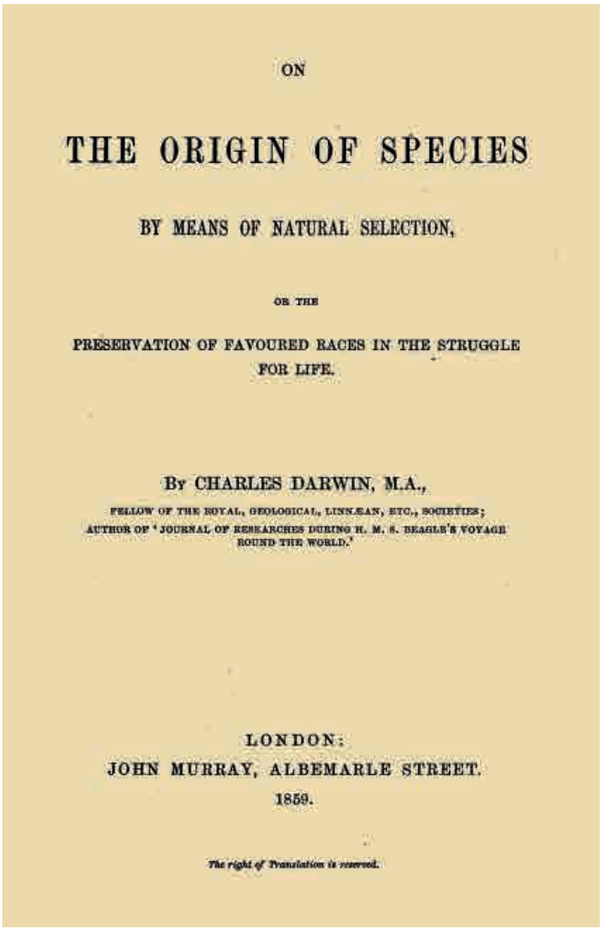
ii) Por que razão a forma e a função, a flor e a polinização, por exemplo, estão tão estreitamente correlacionadas nos seres vivos?

O afastamento do essencialismo e a aproximação à ideia de evolução, na procura de resposta a estas duas questões fundamentais da biologia, tiveram como ponto de partida o uniformitarismo popularizado pelo geólogo, e amigo pessoal de Darwin, Charles Lyell (1797-1875). Lyell é um dos fundadores da geologia moderna e o autor de um importante livro, *Principles of Geology*, que Darwin leu avidamente durante a viagem do *Beagle* (Allen, 2014). Para explicar as características geológicas da Terra, Lyell admitiu que estas se deviam à lenta ação de forças ainda hoje atuantes – «o presente é a chave para [entender] o passado», uma ideia simples mas de grande alcance, cunhada por **uniformitarismo** (*uniformitarianism*)[1].

O *Beagle* deteve-se três anos na América do Sul. No outono de 1835, a cerca de 1000 km da costa continental sul-americana, nas ilhas do arquipélago dos Galápagos, Darwin deparou-se com várias espécies de aves pertencentes ao género *Mimus*, de notável semelhança morfológica, quer entre si quer com outras espécies continentais[2]. Regressado a Inglaterra, escreveu em 1836 no seu diário: «Se existe o menor fundamento para essas observações, a zoologia dos arquipélagos será digna de análise; pois tais factos [minariam] a estabilidade das espécies.» Cautelosamente, Darwin considera a hipótese de que espécies tão similares como aquelas descendiam, provavelmente, de um ancestral comum, de origem continental – Darwin admite pela primeira vez que a diversidade biológica não era satisfatoriamente explicada através de um ato único de criação de seres imutáveis (v. Costa, 2009).

Darwin encontrou no seio de cada espécie diferenças morfológicas entre indivíduos. Talvez algumas variações conferissem vantagens na luta por recursos limitados, e influíssem no sucesso reprodutivo dos indivíduos que as possuíssem. E a acumulação de características (*traits*) favoráveis ao longo do tempo poderia explicar a divergência morfológica e o aparecimento de novas espécies. Os fósseis de mamíferos extintos, similares às espécies atuais, que Darwin encontrou nas costas na América do Sul, seriam então elos de uma longa cadeia evolutiva. O seu estudo forneceria não só a evidência da evolução mas a possibilidade de reconstruir a história evolutiva dos seres vivos atuais.

O fermento do evolucionismo darwiniano é, porém, anterior à viagem de circum-navegação do *Beagle*. Entre 1828 e 1831, Darwin foi aluno e usufruiu da amizade de John Henslow (1796-1861), um padre anglicano e um rigoroso investigador da natureza das espécies vegetais


ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE

PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE.

BY CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNÆAN, ETC., SOCIETIES;
AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE ROUND THE WORLD.'

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

The right of Translation is reserved.

FIGURA 2
Frontispício da primeira edição de 1859 de *A Origem das Espécies*, de Charles Darwin, uma designação abreviada do original, *Sobre a Origem das Espécies através da Seleção Natural ou a Preservação de Raças Favorecidas na Luta pela Vida* (*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*). [Wikimedia Commons.]

e da variação das suas formas. Nas visitas de campo organizadas por este distinto mineralogista e professor de botânica, Darwin aprendeu a colher espécimes botânicos e a observar a variação da forma das plantas. Os seus biógrafos admitem que estas aprendizagens, a par da sua experiência como naturalista na viagem do *Beagle* (por recomendação de J. Henslow), foram essenciais no processo de aceitação da ideia de evolução e na descoberta do mecanismo da seleção natural (Kohn *et al.*, 2005).

Depois de chegar da viagem do *Beagle*, Darwin viveu duas outras experiências determinantes no processo de conceção da teoria de evolução por seleção natural: (i) a observação dos métodos de seleção artificial de novas variedades de espécies domésticas, e a (ii) leitura do livro *An Essay on the Principle of Population*, de Thomas Malthus.

Darwin estudou com minúcia as técnicas usadas por columbófilos e criadores de gado para obter novas raças de animais domésticos, muitas vezes com características exuberantes, através da «Seleção artificial» da variação biológica própria de cada espécie. Ele próprio dedicou-se a selecionar cruzamentos com raças de pombos domésticos. A analogia entre a seleção artificial de raças domésticas e a seleção natural viria a ser um argumento crucial em *A Origem das Espécies* (Theunissen, 2012).

Thomas Malthus (1766-1834) foi um clérigo anglicano e demógrafo inglês conhecido por defender que as populações humanas crescem mais rapidamente do que a disponibilidade de recursos. Para Malthus, a escassez era uma inevitabilidade comum a todas as sociedades humanas e a causa eficiente da guerra, da fome e das epidemias. Malthus percebeu que nas sociedades humanas pré-industriais – os efeitos da Revolução Industrial eram ainda incipientes no seu tempo – as taxas de natalidade e de mortalidade tendem a igualar-se e que o rendimento, assim como o número de filhos sobreviventes por mulher, sofreu poucas variações ao longo do tempo (Clarke, 2007). Darwin encontrou em Malthus a noção de luta pela sobrevivência («*struggle for existence*») que adotaria, numa versão menos radical na sua teoria da evolução (Malthus valorizou mais a competição por recursos escassos do que Darwin).

Entre a primeira assunção por escrito de que as espécies mudam, antes referida, e a publicação de *A Origem das Espécies* decorreram 23 anos. A ideia de evolução era demasiado revolucionária para um homem com uma personalidade temperada, avesso à exposição pública.

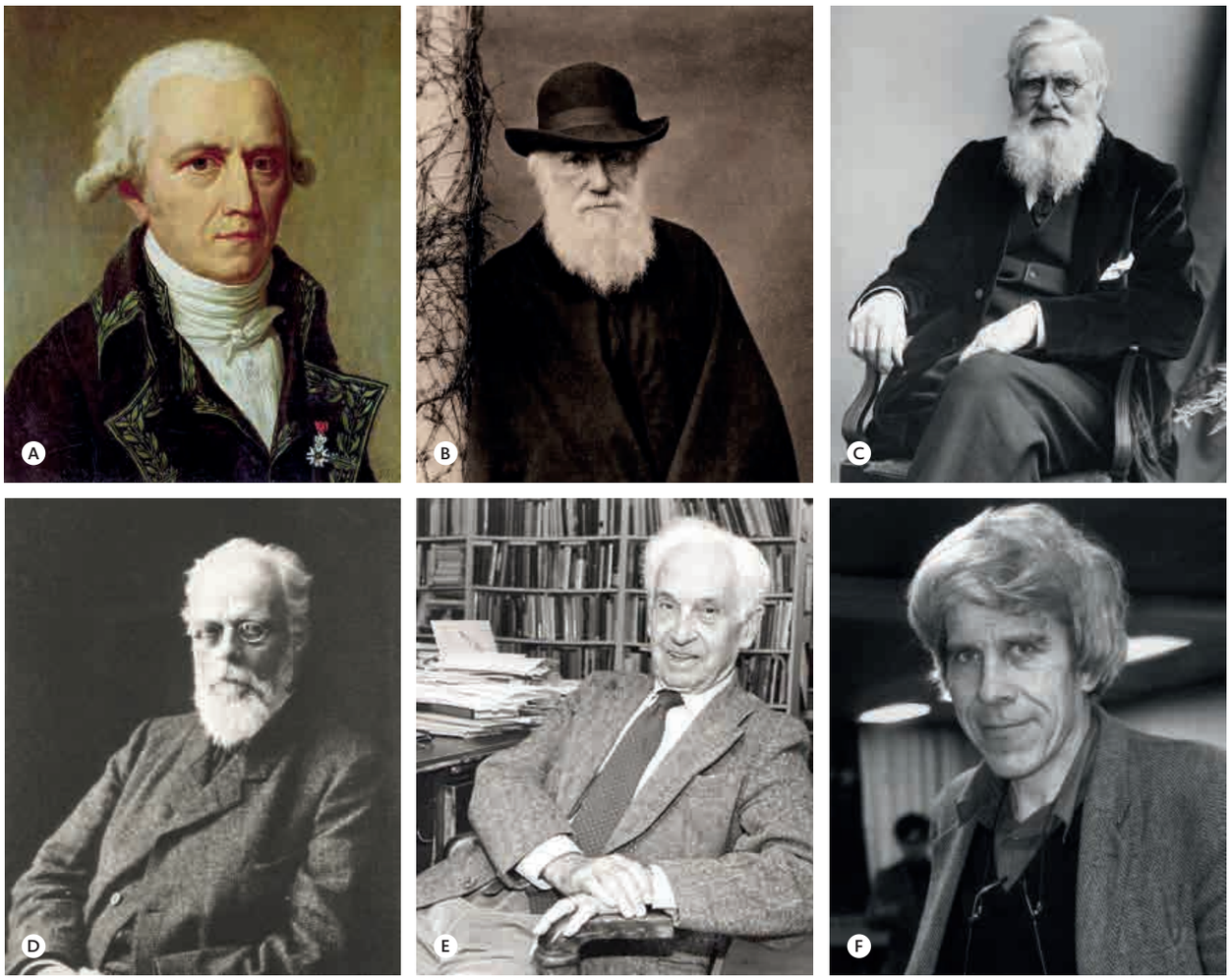


FIGURA 3
Seis personagens--chave da história do pensamento evolutivo em biologia.
A) Jean-Baptist de Monet (Cavaleiro de Lamarck) (1744-1829), **B)** Charles Darwin (1809–1882), **C)** Alfred Russel Wallace (1823-1913), **D)** August Weismann (1834-1914), **E)** Ernst Mayr (1904-2005) e **F)** William Hamilton (1936-2000). [A-E) Wikimedia Commons, F) extraída de Grafen (2004).]

uma boa parte do interior dos continentes devónicos estava vazia (Piombino, 2016).

Como se referiu, a transição Frasniano-Fameniano (~360 M. a.) no Devónico Superior é marcada pela extinção dos 'polisporangiófitos basais' pela diversificação dos licófitos arbóreos e pela evolução e diversificação das 'gimnospérmicas', representadas pelos primeiros grupos de fetos com semente (Figura 58). As 'gimnospérmicas' haveriam de radiar de novo no final do Pérmico Superior/Triásico Inferior e outra vez a meio do Jurássico e no Oligocénico. Desde o final do Triásico, início do Jurássico, a flora terrestre foi ininterruptamente dominada pelas plantas com semente, primeiro pelas 'gimnospérmicas' e, como se verá, a partir da transição Cretácico Inferior-Cretácico Superior, pelas angiospérmicas.

Os primeiros espermatófitos – os chamados **fetos com semente** ou **'pteridospérmicas'** (Pteridospermidae ou Pteridospermophyta, consoante se considere a categoria de subclasse ou de classe) – combinavam folhas semelhantes às de muitos fetos atuais com a produção de sementes. Em muitas espécies, o tegumento dos primórdios seminais estava formado de forma incompleta, observando-se lobos (telomas) coalescentes em grau variável (Figura 86). Noutras, com um tegumento mais evoluído, o micrópilo não selava a semente após a polinização (Pryer *et al.*, 1996). A circunscrição das 'pteridospérmicas' é muito discutida; na prática, este termo é aplicado à grande maioria das plantas com semente não angiospérmicas já extintas (Quadro 8). Hoje é claro que as 'pteridospérmicas' são um grupo parafilético. As 'pteridospérmicas' tiveram como antepassados diretos as 'progimnospérmicas' e foram o grupo de plantas com semente dominante desde o final do Carbonífero até ao Pérmico. Mantiveram-se abundantes no Triásico e no Jurássico e declinaram até à extinção no Cretácico, em paralelo com a expansão das angiospérmicas (Silvestro *et al.*, 2015). As afinidades filogenéticas dos grandes grupos de 'pteridospérmicas' não está clarificada – na Figura 90 está resumida a proposta de Doyle (2013).

As mais antigas 'pteridospérmicas', as Lyginopteridales, abundavam nas florestas do final do Devónico e do Mississípico. São conhecidos vários tipos de pré-óvulos deste grupo, envolvidos por um tegumento composto por lóbulos mais ou menos livres. As Lyginopteridales perderam importância para outras 'pteridospérmicas'

FIGURA 87
As primeiras plantas com semente.
Elkinsia polymorpha.
A) Hábito da planta.
B) Reconstrução da cúpula e da semente de *Elkinsia polymorpha*. N.B., a cúpula é um sistema de caules que protege um primórdio seminal, neste caso constituído por quatro ou cinco lóbulos concrescentes na base que revestem um megasporângio muito modificado, com uma pequena protusão do nucelo com a função de capturar os grãos de pólen; o megasporângio continha um único megásporo funcional; barra = 3 mm.
[A) cortesia de Division of Paleobotany, Biodiversity Institute, University of Kansas, Lawrence, Kansas, EUA. B) *Dinopedia*.]

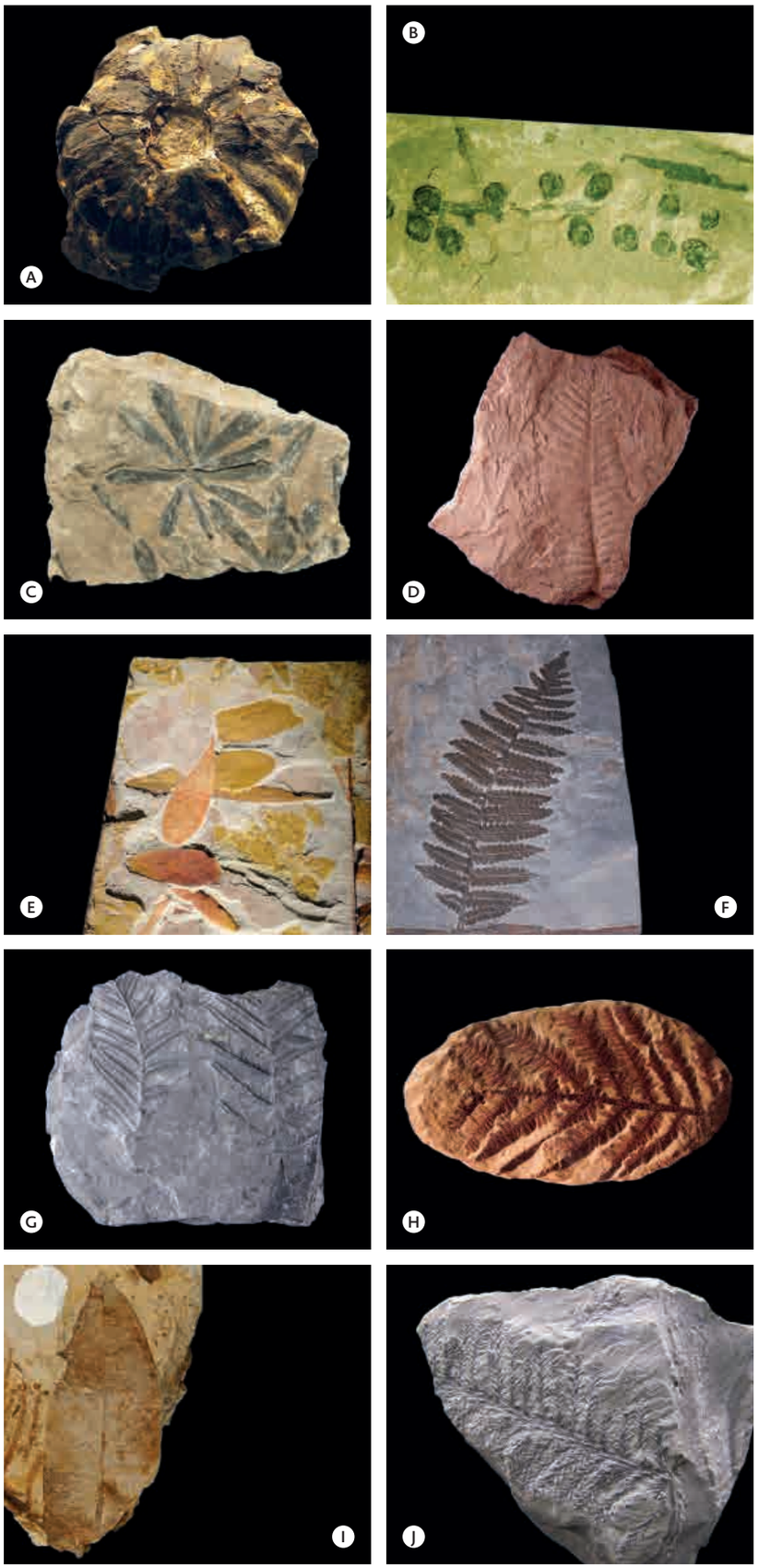


FIGURA 88
Principais grupos extintos de gimnospérmicas. A) Estróbilo unissexual fóssil de *Williamsonia gigas*; N.B., estrutura reprodutiva imatura encerrada por brácteas. **B)** Ramo fértil de *Caytonia nathorstii* com cúpulas que guardam no interior aglomerados de primórdios seminais (Caytoniales). **C)** *Cordaites longatus* (Cordaitales). **D)** Folha de um Gigantopteridales. **E)** *Glossopteris* (Glossopteridales). **F)** *Neuropteris* (Medullosales). **G)** *Mariopteris* (Lyginopteridales). **H)** *Lepidopteris* (Peltaspermales). **I)** *Taeniopteris* (Pentoxylales). **J)** *Walchia piniformis* (Voltziales). [A) Carlos Aguiar; D) e I) Sam Noble Museum, University of Oklahoma; restantes figuras Wikimedia Commons.]

QUADRO 8
Breve caracterização dos principais grupos extintos de 'gimnospérmicas'* (diversos autores)

Bennettitales (= *Cycadeoidales*) (Figura 88-A)

Arbustos a pequenas árvores; folhas simples a penaticompostas; presença de estróbilos bissexuados com megasporofilos, microsporofilos e folhas estéreis, nos grupos derivados; primórdios inseridos na extremidade distal dos megasporofilos. Morfológica e evolutivamente próximos dos cicadófitos. Com grande expressão no Mesozoico. *E.g.*, *Williamsonia*, *Williamsoniella* e *Cycadeoidea*.

Caytoniales (Figura 88-B)

Plantas arbustivas; folhas palmaticompostas; 8-30 primórdios seminais, com 1 tegumento, inclusos em estruturas de origem foliar designadas por cúpulas (mais informação na Figura 96). Distribuição euroasiática. Mesozoico (do Triásico Superior ao Cretácico Inferior). *E.g.*, *Caytonia*.

Cordaitales (Figura 88-C)

Árvores com grandes troncos encimados por uma coroa de folhas estreitas e compridas; estruturas reprodutivas em estróbilos ramificados na extremidade dos ramos. Ecologia variável, com preponderância de planícies aluviais. Do Mississípico ao Pérmico. *E.g.*, *Cordaites* e *Cordaixylon*.

Gigantopteridales (Figura 88-D)

Talvez arbustos; com vasos lenhosos; folhas grandes de nervação reticulada, simples a penaticompostas, de nervura média saliente, muito semelhantes às folhas das angiospérmicas; estruturas reprodutivas mal conhecidas. Grupo provavelmente polifilético. Do Pérmico inferior ao Triásico, no SE da Ásia e América do Norte. *E.g.*, *Gigantopteris* e *Gigantonoclea*.

Glossopteridales (Figura 88-E)

Arbustos a grandes árvores; grandes folhas lanceoladas, inteiras, peninérveas de nervação reticulada e nervura média saliente; primórdios seminais inseridos de múltiplas formas (livres ou no interior de cúpulas) na página superior de megasporofilos planos (interpretados como caules por alguns autores). Grupo parafilético, ecologicamente versátil, do Superior ao Triásico, dominante no supercontinente de Gonduana durante o Pérmico. Foi sugerido serem os ancestrais dos Caytoniales. *E.g.*, *Glossopteris* e *Dicroidium*.

Medullosales (Figura 88-F)

Árvores com grandes folhas pinadas semelhantes às frondes dos fetos, e pecíolos persistentes no tronco; estruturas reprodutivas possivelmente inseridas no ráquis das frondes; sementes grandes. Comuns do Carbonífero ao Pérmico. *E.g.*, *Alethopteris*, *Medullosa* e *Neuropteris*.

Lyginopteridales (Figura 88-G)

Um dos grupos mais antigos de 'gimnospérmicas', heterogéneo a nível reprodutivo; maioritariamente trepadeiras. Tegumento das sementes incompletamente fechado. *E.g.*, *Lyginopteris*, *Lagenostoma* e *Mariopteris*.

Peltaspermales (Figura 88-G)

Folhas pinadas semelhantes às dos fetos; primórdios inseridos em megasporofilos em forma de guarda-chuva. Provavelmente pertencentes à mesma linhagem dos ginkgófitos. Do final do Carbonífero ao final do Triásico. Com grande expressão no Pensilvânico. *E.g.*, *Lepidopteris*.

Pentoxylales (Figura 88-H)

Arbustos; folhas plantas e estreitas; primórdios seminais em estruturas tipo estróbilo. Adaptados a planícies aluviais. Do início do Jurássico ao Cretácico Inferior. *E.g.*, *Pentoxylon*.

Voltziales (Figura 88-I)

Árvores com folhas curtas escamiformes a aciculares; estruturas reprodutivas em estróbilos. Solos secos, nas margens das planícies aluviais. Do Carbonífero ao Jurássico. Ancestrais das coníferas. *E.g.*, *Walchia*.

* Taylor *et al.* (2009) colocam os Bennettitales nas Cycadidae, e os Voltziales nas Pinidae s.l.. A afinidade filogenética dos Pentoxylales e dos Gigantopteridales não está clarificada. Os restantes grupos são incluídos nos fetos com semente (Pteridospermidae ou Pteridospermophyta). Mais informação sobre grupos fósseis de gimnospérmicas em Anderson *et al.* (2007), Taylor *et al.* (2009) e Willis & McElwain (2013).

mais avançadas, em concreto as Medullosales, no Pensilvânico (última época do Carbonífero, 318-299 M. a.). Depois sucederam-se em importância, no Pérmico (299-252 M. a.), as Peltaspermales e, finalmente, as Glossopteridales (Cleal & Thomas, 2009). As plantas deste último grupo já possuíam folhas inteiras; dominaram as florestas do Sul do grande continente da Gonduana durante o Pérmico, *grosso modo* o Sul da América do Sul, sul de África, Madagáscar, Índia, Antártida e Austrália.

As Gigantopteridales foram, talvez, o grupo mais avançado de + gimnospérmicas + paleozoicas. As suas afinidades evolutivas não estão clarificadas (Glasspol *et al.*, 2004). Alguns grupos de 'gimnospérmicas' de afinidade muito contestada são, por vezes, incluídos deste grande «saco» das 'pteridospérmicas'; *e.g.*, Caytoniales, Pentoxylales e Cordaitales (Quadro 8).

Dois importantes grupos de gimnospérmicas modernas (acrogimnospérmicas) nasceram e extinguiram-se no final do Mesozoico: as Caytoniales e as Bennettitales. As Bennettitales enxameavam as florestas do Jurássico (201-~145 M. a.), como se refere mais adiante. As Caytoniales são um grupo enigmático menos frequente no registo fóssil do que as Bennettitales. Ambos são fortes candidatos à categoria de grupo ancestral das plantas com flor.

A agregação de placas continentais que comandou a formação do supercontinente da Pangeia estava concluída no Carbonífero Final. Uma tamanha massa continental rodeada por um único oceano – oceano

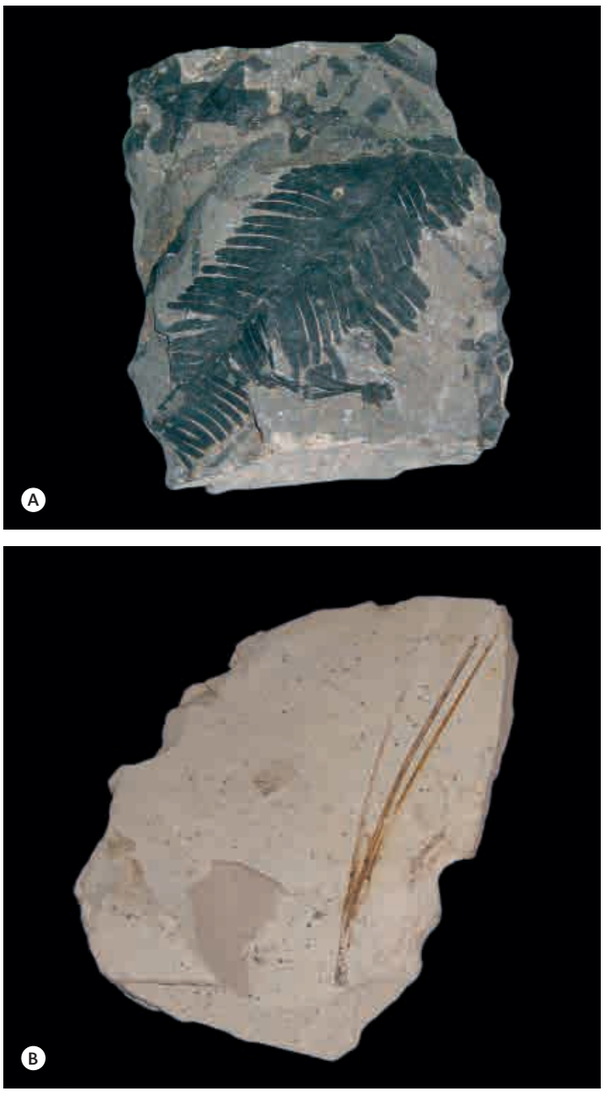


FIGURA 89
Fósseis de grupos atuais de gimnospérmicas (acrogimnospérmicas).
A) *Pterophyllum lipoldii* (Cycadidae) (Triásico?).
B) Fóssil jurássico de *Pinus* sp. (Pinaceae, Pinidae). [Fósseis expostos no Museu Botânico da Universidade de Coimbra; fotos: Carlos Aguiar.]

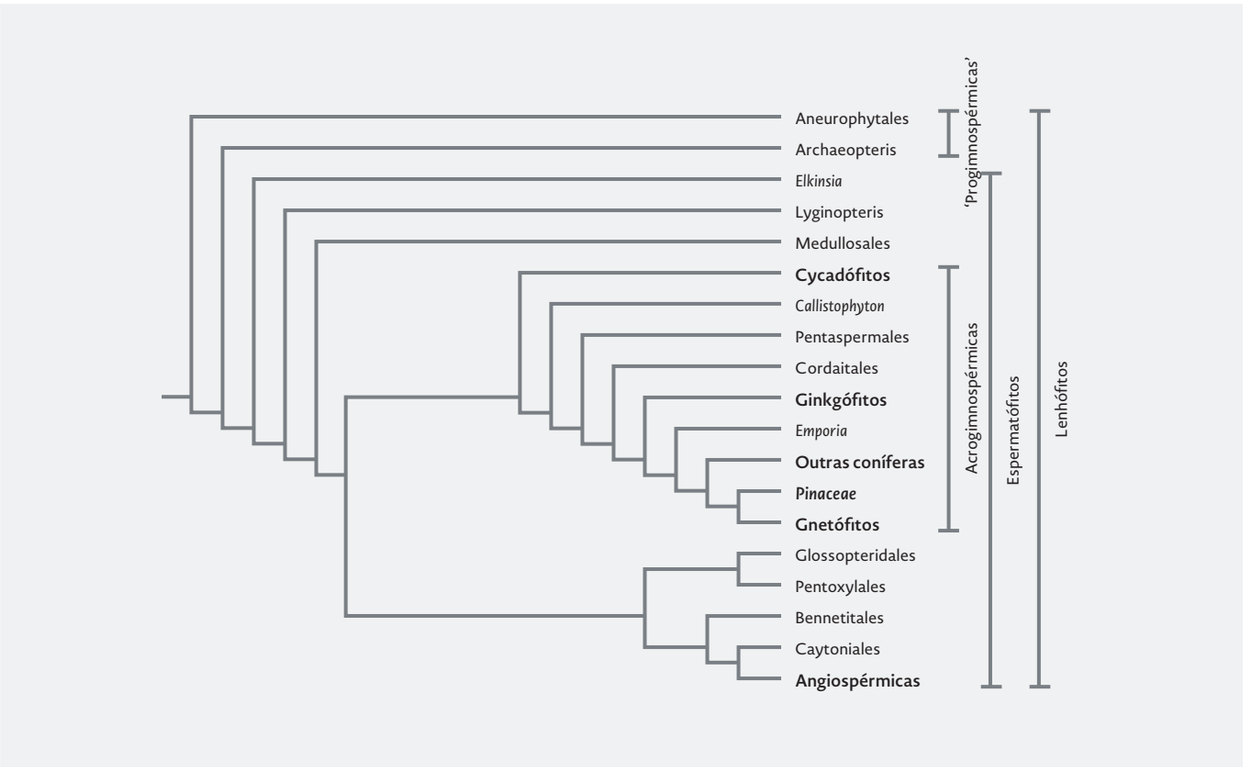


FIGURA 90
Filogenia simplificada das 'gimnospérmicas' fósseis e atuais.
N.B. que as gimnospérmicas, definidas como todas as plantas com semente não angiospérmicas, são um grupo parafilético; que as gimnospérmicas atuais (acrogimnospérmicas) são monofiléticas, e que as pteridospérmicas são polifiléticas. Grupos atuais a negrito. [Adaptado de Doyle (2013).]

Esta viagem pela Terra, pela sua formação, pelas suas primeiras atmosferas e vidas, pela evolução das plantas através das sucessivas mudanças é uma leitura fascinante, às vezes difícil, mas como é mostrada e explicada com grande sabedoria transmite conhecimento – saber científico –, que, apesar das nossas falhas, conseguimos apreender e aprender.

É uma lição de história, geologia, geografia, climatologia, agronomia e biologia, com notas de química e de física, cálculos matemáticos e paisagísticos, ou seja, a completa Aula de Botânica.

Neste livro, desde a Pangeia, com a separação dos continentes, até hoje, passando pelas várias erupções, avanços e recuos do mar, degelos e aquecimentos globais, vamos acompanhando os diferentes *habitats*, a evolução e transformação das plantas pelos diversos continentes e mares – por seleção natural ou deriva genética – e como se foram aclimatando, adaptando ou extinguindo em cada um dos cenários temporais.

A importância da luz — sempre o sol e a fotossíntese —, da temperatura — sempre o calor, o frio e a transpiração — e da água — sempre a sede e o alimento — leva-nos a perceber as extinções, os processos de especiação, a diversidade e os efeitos que as alterações climáticas ao longo dos milénios tiveram no planeta, nesta ou naquela espécie, num lugar ou numa simples árvore.

E, levando estas poucas palavras aqui para nossa «casa», talvez agora seja mais fácil valorizar a laurissilva da Madeira e dos Açores como exemplar único que vem do passado remoto e que urge preservar, ou os zambujeiros portugueses que há muito se adaptaram ao nosso território, até em Lisboa. Talvez agora seja mais fácil entender que a biodiversidade está sempre ligada a algum ambiente, de que nós Homens fazemos parte integrante, e que é um bem que devemos defender. Talvez agora seja também mais fácil, porque com este livro ficamos com mais sapiência, termos mais argumentos para proteger os nossos ecossistemas, adaptando-os, se necessário e dentro da medida do possível, perante as alterações climáticas que neste momento ocorrem e se sentem no mundo e, obviamente, também em Portugal.

Agradeço à Sociedade Portuguesa de Botânica e, naturalmente, ao Professor Carlos Aguiar por mais esta extraordinária obra, produzida no âmbito da Lisboa Capital Verde Europeia 2020.

Por fim, só dizer que este livro também nos dá esperança no futuro, na salvaguarda do que temos, principalmente pelo conhecimento que nos traz, o que me levou a falar ao Professor Carlos Aguiar para lhe citar Miguel Torga, o qual, perante a beleza das paisagens e das plantas, escrevia que «a própria natureza se recusa a dar símbolos de tristeza irremediável. Não há flores pretas».

José Sá Fernandes

Vereador do Ambiente, Estrutura Verde, Clima e Energia
Câmara Municipal de Lisboa

9 789722 728836

O segundo volume da coleção «Botânica em Português» faz uma síntese da história evolutiva das plantas, desde a evolução da vida celular nas fontes hidrotermais alcalinas oceânicas, há cerca de quatro mil milhões de anos, até às grandes florestas tropicais hiperdiversas atuais. Como surgiu a fotossíntese? As plantas nasceram na água: como invadiram a terra? De que modo as plantas interagiram com a atmosfera terrestre? O que é e qual a origem do solo? Quais as funções das flores, esporos e sementes? Por que razão as plantas com flor são tão bem-sucedidas? De que modo as megaextinções influenciaram a evolução das plantas? Estaremos perante uma nova megaextinção? Estas e muitas outras perguntas são respondidas ao longo deste livro. Antes de o fazer, o autor aborda algumas questões da biologia da evolução indispensáveis para compreender a vida. Temas tão complexos como o processo evolutivo, a especiação e o conceito de espécie são discutidos de forma rigorosa e atualizada, com as plantas no centro do debate.

EDIÇÕES **LISBOA CAPITAL VERDE EUROPEIA 2020**
COLEÇÃO **BOTÂNICA EM PORTUGUÊS 2**

LISBOA CÂMARA MUNICIPAL
LISBOA Vencedor 2020 CAPITAL VERDE EUROPEIA Uma iniciativa da Comissão Europeia
ipb INSTITUTO POLITÉCNICO DE BRAGANÇA
SOCIEDADE PORTUGUESA de BOTÂNICA

IMPRENSA NACIONAL