



© Rubim Almeida, 2021

Cadernos de Biologia
Vol. IV

As Angiospermae: Biologia, Diversidade e Filogenia

2025

Conteúdo

1. Introdução	3
2. Morfologia e Diversidade	4
3. Ciclo de Vida e Reprodução.....	6
4. Origem e Evolução	8
5. O Abominável Mistério de Darwin.....	10
6. Classificação APG IV e Filogenia Molecular.....	10
7. Principais Grupos Filogenéticos.....	11
7.1. Clado ANA (Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales).....	11
7.2. Clado Magnolídeas.....	12
7.3. Clado Chloranthales.....	13
7.4. Monocotiledóneas	13
7.5. Eudicotiledóneas.....	14
8. Distribuição Geográfica e Biogeografia.....	15
8.1. Centros de Diversidade	15
8.2. Distribuição em Portugal.....	15
9. Ecologia e Adaptações	16
9.1. Adaptações Morfológicas e Fisiológicas.....	16
9.2. Tipos de Interações Ecológicas.....	16
10. Importância Ecológica e Económica.....	17
10.1. Ecologia	17
10.2. Economia	18
11. Conservação e Ameaças	18
11.1. Principais Ameaças.....	18
11.2. Estratégias de Conservação	19
12. Conclusão	19
13. Referências Bibliográficas.....	20

1. Introdução

As angiospérmicas, ou plantas com flor, constituem o grupo mais diverso dentro das plantas vasculares, apresentando uma extraordinária variedade morfológica, ecológica e filogenética que as estabelece como o grupo dominante da flora terrestre contemporânea. O termo deriva do grego *angeîlon* (receptáculo) e *spérma* (semente), refletindo a principal inovação evolutiva do grupo: a proteção da semente por estruturas carpelares, ou seja, a presença do ovário, uma característica que as distingue fundamentalmente de todos os outros grupos de plantas com semente.

Com origem estimada no Cretácico Inferior, há cerca de 125 milhões de anos, as angiospérmicas experimentaram uma radiação evolutiva extraordinariamente rápida, sendo hoje reconhecidas mais de 300.000 espécies descritas, agrupadas em aproximadamente 450 famílias, segundo a classificação mais recente do Angiosperm Phylogeny Group IV (Chase et al., 2016). Este número representa uma estimativa conservadora, uma vez que pode variar significativamente de acordo com os sistemas de classificação utilizados e a contínua inclusão de novas espécies descritas.

A diversidade das angiospérmicas não se manifesta apenas em termos de riqueza específica, mas também na sua extraordinária capacidade de colonização de praticamente todos os ambientes terrestres disponíveis no planeta. Esta plasticidade ecológica permitiu-lhes estabelecer-se desde os trópicos húmidos até às regiões árticas, desde ambientes aquáticos até desertos extremos, demonstrando uma versatilidade adaptativa sem paralelo no reino vegetal.

Em Portugal, a diversidade local das angiospérmicas é particularmente significativa, refletindo tanto a posição geográfica privilegiada do país na confluência de influências mediterrânicas e atlânticas, como a diversidade de habitats disponíveis (Sequeira et al., 2010). O território continental português alberga cerca de 3.300 taxa nativos, enquanto os arquipélagos dos Açores e da Madeira contribuem com aproximadamente 1.000 e 1.200 taxa respetivamente, representando coletivamente cerca de 150 famílias botânicas. Esta riqueza florística posiciona Portugal entre os países europeus com maior diversidade de angiospérmicas por unidade de área, constituindo um verdadeiro laboratório natural para o estudo da evolução e biogeografia deste grupo.

A importância das angiospérmicas transcende largamente o interesse puramente científico, estendendo-se a praticamente todos os aspectos da vida humana e dos ecossistemas terrestres. Do ponto de vista ecológico, estas plantas constituem a base da maioria das cadeias alimentares terrestres, sendo responsáveis por uma proporção substancial da produtividade primária global e desempenhando papéis fundamentais nos ciclos biogeoquímicos do carbono, azoto e outros elementos essenciais. Simultaneamente, as angiospérmicas fornecem a esmagadora maioria dos recursos vegetais utilizados pela humanidade, desde os alimentos básicos que sustentam a população mundial até aos

princípios ativos que constituem a base de cerca de 40% dos medicamentos modernos (Newman & Cragg, 2007).

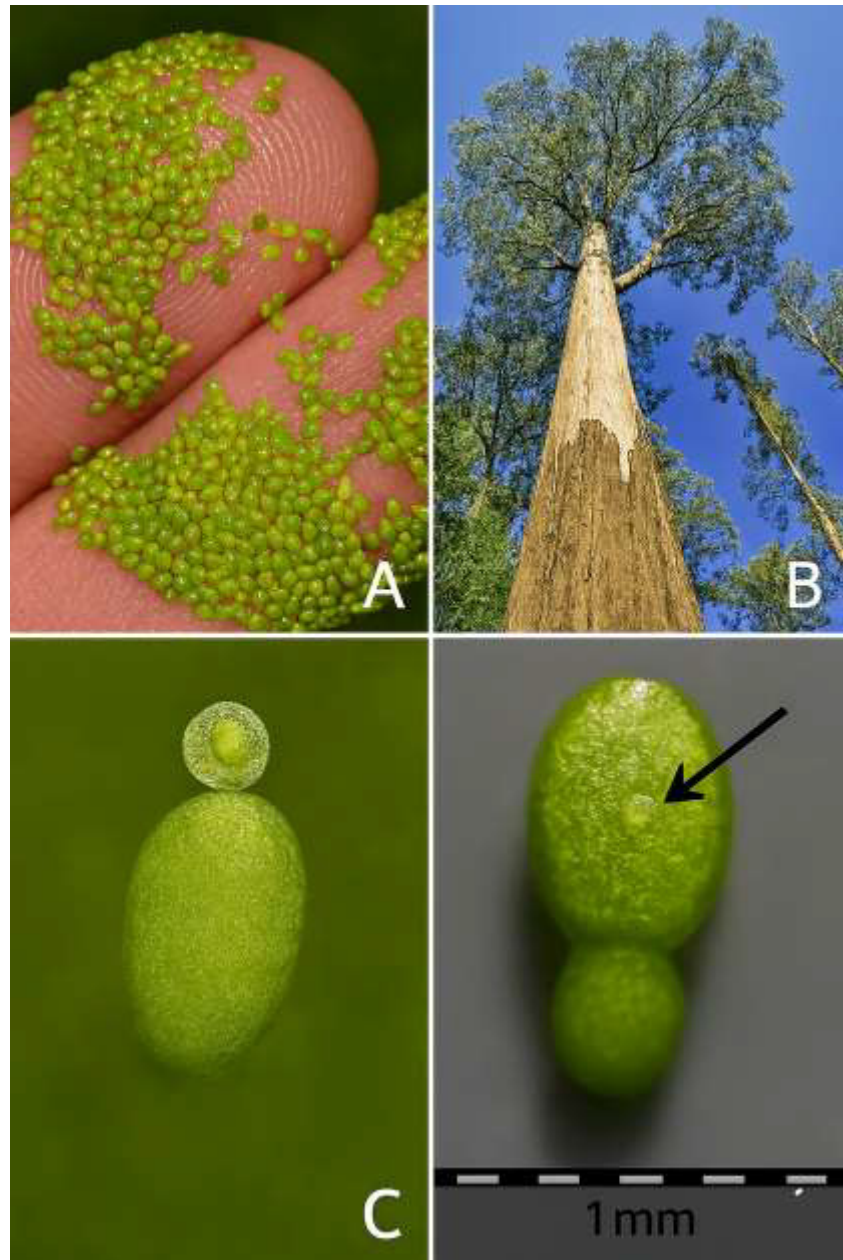


Fig. 1: Diversidade morfológica das angiospérmicas - desde *Wolffia arrhiza* (A), a menor planta com flor conhecida (2-5 mm), até árvores gigantes como *Eucalyptus regnans* (B)(>100 m de altura), ilustrando a extraordinária plasticidade morfológica do grupo. (C) Estame da flor de um espécime de *Wolffia colombiana* (seta).

2. Morfologia e Diversidade

A diversidade morfológica das angiospérmicas representa um dos fenômenos mais notáveis da evolução biológica, manifestando-se numa amplitude de formas, tamanhos e estruturas que desafia qualquer tentativa de generalização simples (Soltis et al., 2005). Esta

extraordinária variabilidade estende-se desde espécies aquáticas microscópicas, como *Wolffia arrhiza*, com apenas 2 a 5 milímetros de comprimento e representando o menor organismo vegetal conhecido, até árvores de grande porte como *Eucalyptus regnans*, que pode atingir alturas superiores a 100 metros, estabelecendo assim uma amplitude de variação dimensional que abrange mais de quatro ordens de magnitude (Judd et al., 2002).

A distribuição geográfica das angiospérmicas é verdadeiramente cosmopolita, encontrando-se representadas em todos os continentes, incluindo a Antártida, onde algumas espécies conseguem sobreviver em condições extremas. Contudo, a riqueza específica não se distribui uniformemente pelo globo, observando-se uma concentração particularmente elevada em regiões tropicais, especialmente na América do Sul, onde a combinação de condições climáticas favoráveis, estabilidade geológica a longo prazo e complexidade topográfica criou condições ideais para a especiação e manutenção de elevados níveis de diversidade.



Fig. 2: Distribuição geográfica das angiospérmicas - mapa mundial mostrando os principais hotspots de biodiversidade, destacando as regiões com maior concentração de espécies endêmicas e diversidade taxonômica.

As angiospérmicas demonstram uma capacidade notável de colonização de ambientes extremamente diversos, estabelecendo-se com sucesso em habitats terrestres, aquáticos (tanto de água doce como marinhos) e epifíticos. Esta versatilidade ecológica reflete-se numa correspondente diversidade de formas de crescimento, que inclui plantas herbáceas anuais e perenes, arbustos de diversos portes, trepadeiras lenhosas e herbáceas, e árvores que podem formar desde pequenos bosques até florestas de grande porte. A plasticidade morfofisiológica subjacente a esta diversidade de formas de vida constitui um dos fatores-chave que explicam o sucesso ecológico e evolutivo das angiospérmicas, permitindo-lhes explorar eficientemente uma vasta gama de nichos ecológicos e responder adaptativamente a mudanças ambientais.

A arquitetura foliar das angiospérmicas apresenta igualmente uma diversidade extraordinária, desde folhas simples e inteiras até folhas compostas altamente divididas, com padrões de nervação que variam desde a nervação paralela característica das monocotiledóneas até aos complexos padrões reticulados das eudicotiledóneas (Judd et al., 2002). Esta diversidade morfológica foliar não é meramente ornamental, mas reflete adaptações específicas a diferentes condições ambientais, incluindo variações na disponibilidade de luz, humidade, temperatura e pressão de herbivoria.

As estruturas reprodutivas das angiospérmicas, particularmente as flores, representam talvez o aspeto mais distintivo e diversificado do grupo. A flor, enquanto estrutura reprodutiva especializada, evoluiu numa miríade de formas, tamanhos, cores e arranjos, refletindo a coevolução íntima com uma diversidade igualmente impressionante de agentes polinizadores. Esta diversidade floral estende-se desde flores microscópicas e inconspícuas, adaptadas à polinização pelo vento, até flores espetaculares e altamente especializadas, que estabelecem relações simbióticas específicas com determinados polinizadores.



Fig. 3: *Diversidade floral das angiospérmicas - mosaico mostrando a extraordinária variedade de formas, cores e estruturas florais encontradas em diferentes famílias, desde flores simples até estruturas altamente especializadas.*

3. Ciclo de Vida e Reprodução

O ciclo de vida das angiospérmicas representa uma das mais sofisticadas estratégias reprodutivas do reino vegetal, caracterizando-se por um padrão haplodiplonte

com alternância de gerações entre um gametófito haploide e um esporófito diploide (Soltis et al., 2005; Futuyma, 2009). Esta organização fundamental distingue-se marcadamente dos padrões observados em briófitas e pteridófitas pela redução extrema do gametófito, que se desenvolve endosporicamente no interior do esporófito dominante, representando uma das principais inovações evolutivas que contribuíram para o sucesso do grupo.

O ciclo reprodutivo das angiospérmicas é caracteristicamente heterospórico, envolvendo a produção de dois tipos distintos de esporos: micrósporos (masculinos) e macrósporos (femininos), que originam respetivamente microgametófitos e macrogametófitos altamente especializados. O macrogametófito, também designado por saco embrionário, desenvolve-se no interior do óvulo, localizado no carpelo, e apresenta uma organização celular característica composta por sete células e oito núcleos, incluindo a oosfera, as sinérgidas, as antípodas e a célula central binucleada, muitas vezes representada pelos 2 núcleos polares antes de se fundirem (mesocisto) (Futuyma, 2009).

O desenvolvimento do microgametófito processa-se no interior da antera, onde o micrósporo origina um grão de pólen maduro com uma organização tricelular típica, compreendendo uma célula vegetativa de grandes dimensões e duas células espermáticas especializadas (Hu et al., 2008). Esta organização representa uma simplificação extrema em relação aos gametófitos de outros grupos de plantas, mas confere uma eficiência reprodutiva notável, particularmente em termos de rapidez de desenvolvimento e capacidade de dispersão.

A polinização constitui um processo fundamental na biologia reprodutiva das angiospérmicas, podendo ocorrer através de mecanismos bióticos ou abióticos. A polinização biótica, mediada por animais como insetos, aves, morcegos e outros vertebrados, representa a estratégia predominante e tem sido um motor fundamental da diversificação floral observada no grupo. A polinização abiótica, realizada pelo vento (anemofilia) ou pela água (hidrofilia), embora menos comum, é particularmente importante em determinados grupos taxonómicos e ambientes específicos (Judd et al., 2002).

O processo de fertilização nas angiospérmicas é caracterizado pela dupla fecundação, um fenómeno único no reino vegetal que constitui uma das suas mais distintivas inovações evolutivas (Futuyma, 2009). Após a germinação do grão de pólen no estigma, a célula vegetativa emite um tubo polínico que cresce através do estilete até atingir o saco embrionário, transportando as duas células espermáticas (Hu et al., 2008). A dupla fecundação envolve a fusão de uma célula espermática com a oosfera, formando o zigoto diploide que se desenvolverá no embrião, enquanto a segunda célula espermática se funde com a célula central binucleada, originando o endosperma secundário triploide ($3n$).

O endosperma triploide representa uma inovação evolutiva de importância fundamental, funcionando como um tecido nutritivo especializado que sustenta o desenvolvimento embrionário e, em muitos casos, a germinação inicial da semente. Esta estratégia confere às angiospérmicas uma vantagem competitiva significativa, permitindo a produção de sementes com reservas nutritivas abundantes sem o investimento

energético prévio que seria necessário se estas reservas fossem de origem materna (Futuyma, 2009).

Em determinadas espécies de angiospérmicas, observa-se o fenômeno da apomixia, um processo reprodutivo alternativo pelo qual as sementes são formadas sem fecundação, através de mecanismos partenogenéticos ou diplospóricos (Naumova, 2018). Este fenômeno, embora relativamente raro, apresenta um interesse considerável tanto do ponto de vista evolutivo como aplicado, uma vez que permite a reprodução clonal via semente, mantendo intacta a constituição genética da planta-mãe.

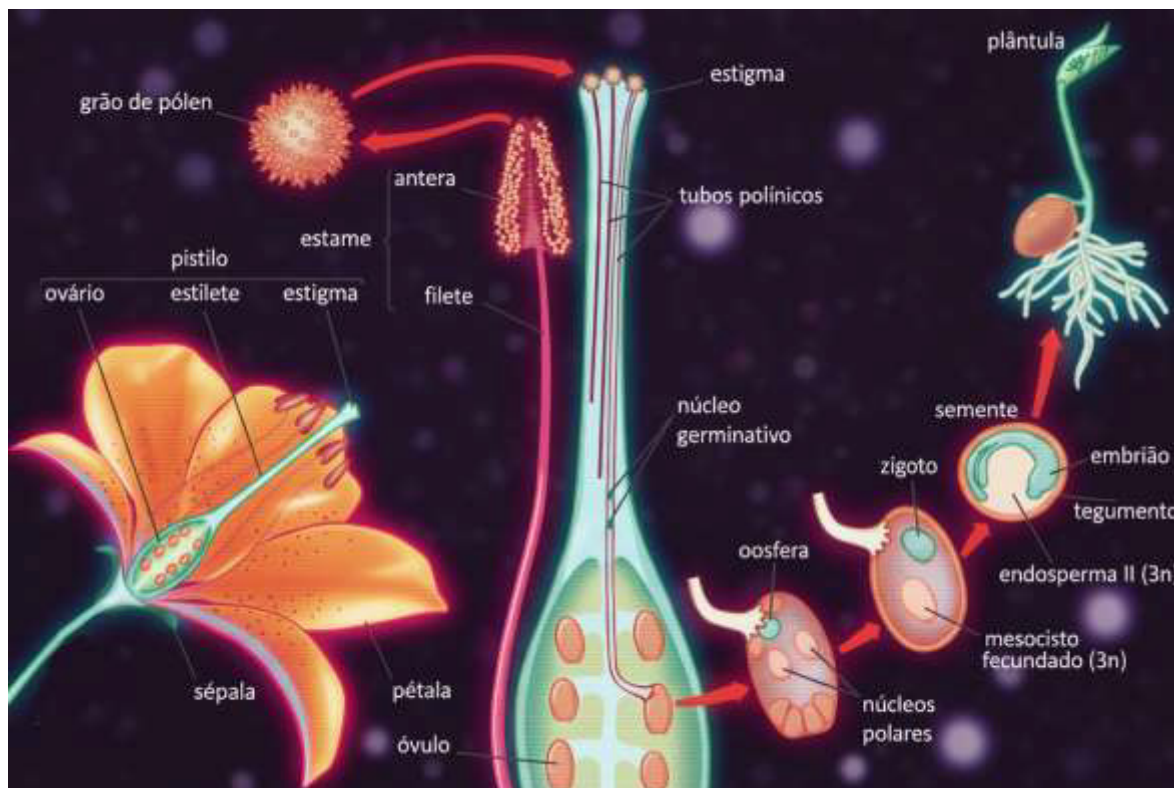


Fig. 4: Diagrama do ciclo de vida das angiospérmicas, destacando a dupla fecundação e o desenvolvimento do endosperma triploide, com ênfase nas estruturas gametofíticas reduzidas e na alternância de gerações.

4. Origem e Evolução

A origem das angiospérmicas constitui um dos capítulos mais fascinantes e intensamente estudados da história evolutiva das plantas, remontando ao Cretácico Inferior, há aproximadamente 125 milhões de anos, embora evidências moleculares sugiram uma origem potencialmente mais antiga, no Jurássico Superior (Magallón et al., 2015). Os primeiros fósseis inequivocamente atribuíveis a angiospérmicas datam do Albiano (112-100 Ma), mas a escassez de fósseis anteriores a este período tem alimentado debates científicos intensos sobre as fases iniciais da evolução do grupo.

A rápida radiação evolutiva das angiospérmicas durante o Cretáceo representa um dos fenômenos mais notáveis da história da vida na Terra, caracterizada por uma diversificação morfológica e ecológica extraordinariamente acelerada que transformou fundamentalmente a composição e estrutura dos ecossistemas terrestres (Soltis et al., 2018). Esta radiação foi tão abrupta e espetacular que levou Charles Darwin a descrevê-la como um “abominável mistério”, uma expressão que se tornou emblemática dos desafios científicos associados à compreensão da evolução inicial das plantas com flor (Futuyma, 2009).

Os primeiros fósseis de flores revelam características morfológicas que são interpretadas como primitivas, incluindo simetria radial, peças florais numerosas e relativamente indiferenciadas, e a presença de estruturas designadas por andropétalos, onde estames e pétalas não se encontram claramente diferenciados. Estas características sugerem que as flores ancestrais das angiospérmicas eram relativamente simples e generalizadas, tendo posteriormente evoluído para a extraordinária diversidade de formas especializadas observada atualmente (Judd et al., 2002).

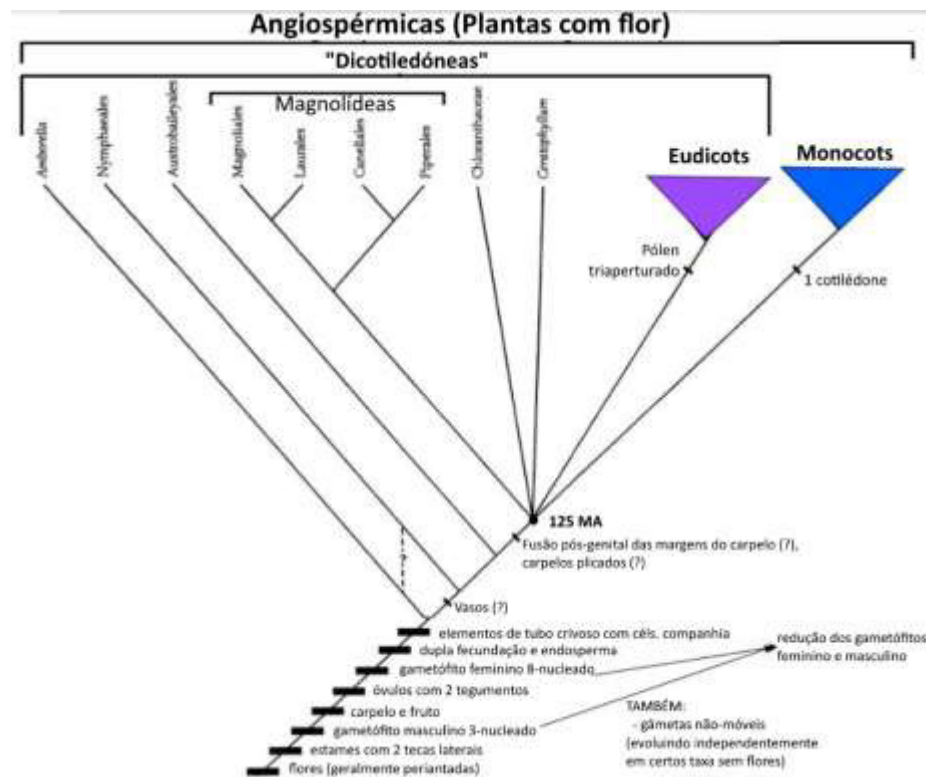


Fig. 5: Representação esquemática da radiação evolutiva das angiospérmicas durante o Cretáceo, mostrando a transição de formas ancestrais simples para a diversidade morfológica moderna, com destaque para os principais fatores que contribuíram para esta “explosão” evolutiva.

Estudos filogenéticos baseados em dados moleculares têm proporcionado insights fundamentais sobre as relações evolutivas entre os grupos basais de angiospérmicas (Qiu et al., 2010). Estes estudos indicam consistentemente que as Amborellales, Nymphaeales e

Austrobaileyales constituem os grupos mais basais da árvore filogenética das angiospérmicas, com *Amborella trichopoda*, uma espécie endêmica da Nova Caledônia, ocupando a posição de grupo-irmão de todas as outras angiospérmicas.

5. O Abominável Mistério de Darwin

Charles Darwin chamou “abominável mistério” à rápida diversificação das angiospérmicas durante o Cretácico, especialmente considerando a aparente falta de fósseis anteriores àquele período. Embora hoje saibamos que as angiospérmicas tiveram origem no Jurássico Superior, a sua radiação evolutiva explosiva no Cretácico permanece um dos grandes tópicos de estudo na botânica evolutiva.

Várias hipóteses foram propostas para explicar este fenómeno:

Coevolução com polinizadores: A evolução de flores especializadas permitiu a interação com insectos, aumentando a eficiência reprodutiva e a especificidade nas relações planta-polinizador (Gómez et al., 2015).

Dupla fecundação: Esta inovação exclusiva das angiospérmicas garante maior nutrição ao embrião, aumentando as taxas de sucesso reprodutivo.

Desenvolvimento rápido do fruto: Os frutos protegem as sementes e facilitam a dispersão por animais, conferindo vantagem adaptativa.

Plasticidade morfológica e genética: A capacidade de adaptação a diferentes nichos ecológicos e a rápida resposta a mudanças ambientais foram fatores-chave para a sua expansão.

Quadro 1 – Comparação entre as principais inovações evolutivas das angiospérmicas e outros grupos vegetais

Característica	Angiospérmicas	Gimnospermas	Pteridófitas	Briófitas
Proteção da semente	Ovário (fruto)	Cone	NA	NA
Fecundação	Dupla fecundação	Simples	Simples	Simples
Gametófito	Muito reduzido	Reduzido	Grande	Grande
Tecido nutritivo	Endosperma (3n)	Endosperma (n)	Ausente	Ausente
Polinização	Diversificada	Vento	Água/vento	Água
Dispersão	Frutos diversos	Sementes aladas	Esporos	Esporos

6. Classificação APG IV e Filogenia Molecular

A classificação moderna das angiospérmicas baseia-se em dados moleculares (*rbcl*, *atpB*, 18S rRNA, etc.) e em análises filogenéticas robustas. O Angiosperm Phylogeny Group (APG), desde a sua primeira edição em 1998, tem atualizado sistematicamente a classificação botânica com base em evidência genética.

A classificação APG IV (Chase et al., 2016) reconhece: - 64 ordens - 416 famílias - Dois grandes clados informais: Superrosídeas e Superasterídeas

Estas divisões refletem relações evolutivas profundas e permitem uma compreensão mais precisa da história filogenética do grupo.

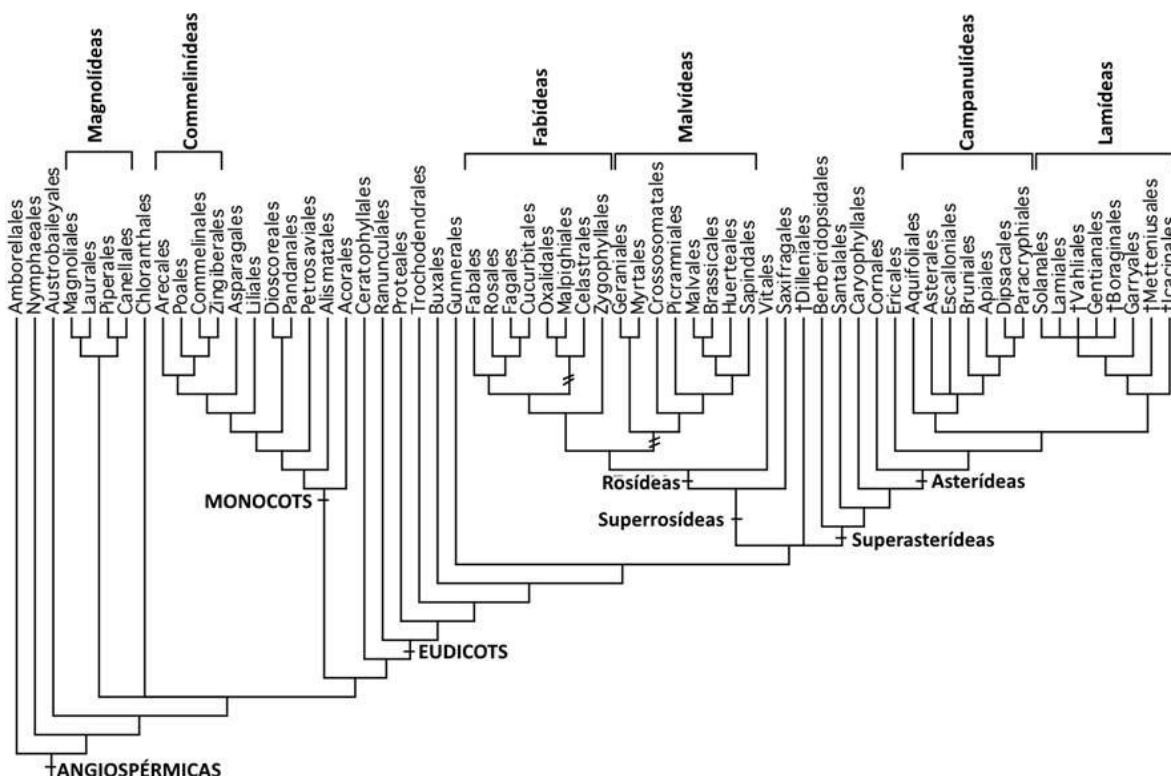


Fig. 7: Árvore filogenética simplificada das angiospérmicas com base no APG IV (2016), mostrando os principais clados e ordens representativas.

7. Principais Grupos Filogenéticos

7.1. Clado ANA (Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales)

O clado ANA representa o conjunto de linhagens mais basais das angiospérmicas, constituindo os primeiros ramos divergentes da árvore filogenética das plantas com flor (Qiu et al., 2010). Este agrupamento, embora parafilético, é de importância fundamental para a compreensão da evolução inicial das angiospérmicas, uma vez que preserva características que são interpretadas como ancestrais ou primitivas.

Amborellales constitui uma ordem monoespecífica representada exclusivamente por *Amborella trichopoda*, uma espécie endêmica da Nova Caledônia que ocupa a posição singular de grupo-irmão de todas as outras angiospérmicas. Esta espécie apresenta uma combinação única de características basais, incluindo flores unissexuais, ausência de

elementos de vaso verdadeiros no xilema (possuindo apenas tracóides), e um conjunto de características moleculares que a distinguem claramente de todos os outros grupos.

Nymphaeales inclui plantas aquáticas especializadas, sendo as mais conhecidas os nenúfares (*Nymphaea* spp.) e espécies relacionadas como *Cabomba* e *Victoria* (Judd et al., 2002). Estas plantas caracterizam-se por adaptações morfológicas distintivas ao ambiente aquático, incluindo folhas flutuantes com aerênquima desenvolvido, flores frequentemente vistosas e polinização que pode ser realizada por insetos ou, em alguns casos, por processos aquáticos.

Austrobaileyales compreende famílias como **Schisandraceae**, **Illiciaceae** e **Austrobaileyaceae**, incluindo espécies aromáticas economicamente importantes como *Illicium verum* (anis-estrelado) (Massoni et al., 2014). Este grupo caracteriza-se por flores com organização relativamente primitiva, incluindo peças florais numerosas e pouco diferenciadas, óvulos com duplo tegumento, e sementes com endosperma nuclear abundante.

Quadro 2 – Características principais do clado ANA comparadas com outros clados de angiospérmicas

Característica	ANA	Magnolídeas	Monocotiledóneas	Eudicotiledóneas
Número de espécies	~300	~10.000	~70.000	~200.000
Tipo de pólen	Monosulcado	Monosulcado	Monosulcado	Tricolpado
Organização floral	Primitiva	Primitiva	Especializada	Diversificada
Elementos de vaso	Ausentes/raros	Presentes	Presentes	Presentes
Cotilédones	1-2	2	1	2

7.2. Clado Magnolídeas

As magnolídeas formam um grupo basal de eudicotiledóneas, com cerca de 20 famílias e mais de 10.000 espécies. Incluem árvores e arbustos tropicais e temperados, com flores grandes e perfumadas, frequentemente polinizadas por besouros.

Magnoliales: Inclui *Magnolia*, *Liriodendron* e *Michelia*. Caracterizam-se por flores com peças florais numerosas e não diferenciadas entre pétalas e sépalas.

Laurales: Composto por famílias como **Lauraceae** (*Laurus*, *Persea*), com folhas coriáceas aromáticas e flores pequenas e discretas.

Piperales: Inclui *Piper* e *Saururus*, com flores reduzidas e inflorescências espigadas.

Canellales: Famílias como **Canellaceae** e **Winteraceae**, muitas vezes com óleos essenciais e flores com pétalas livres.



Fig. 7: *Magnolia grandiflora* em floração, mostrando as típicas flores com inúmeras peças indiferenciadas.

7.3. Clado Chloranthales

O grupo Chloranthales é pouco conhecido e compreende apenas a família **Chloranthaceae**, com cerca de 75 espécies distribuídas pela Ásia tropical e América do Sul. As plantas são arbustos ou ervas com flores muito reduzidas, ausência de pétalas e estames em número variável.

Estudos filogenéticos sugerem que este grupo pode estar relacionado com as eudicotiledóneas ou representar uma linha basilar independente, embora a sua posição ainda seja objeto de debate (Zhang & Renner, 2003; Qiu et al., 2010).

7.4. Monocotiledóneas

As monocotiledóneas constituem aproximadamente um quarto de todas as espécies de angiospérmicas, representando um dos clados mais bem-sucedidos e ecologicamente importantes do grupo. Este clado caracteriza-se por um conjunto distintivo de características morfológicas, incluindo um único cotilédone, folhas com nervação tipicamente paralela, flores com organização trimérica (trímeras), e ausência de crescimento secundário verdadeiro (Judd et al., 2002).

Poaceae (gramíneas) constitui uma das famílias mais importantes economicamente, incluindo cereais fundamentais como trigo (*Triticum aestivum*), milho

(*Zea mays*), arroz (*Oryza sativa*) e cevada (*Hordeum vulgare*). As gramíneas caracterizam-se por flores altamente especializadas organizadas em espiguetas, adaptações morfológicas ao pastoreio, e uma extraordinária diversidade ecológica que lhes permite dominar ecossistemas desde pradarias temperadas até savanas tropicais.

Orchidaceae representa a família mais diversa de angiospérmicas, com mais de 25.000 espécies descritas. As orquídeas caracterizam-se por flores altamente especializadas com simetria bilateral, estruturas reprodutivas fundidas (ginostémio), e adaptações extraordinariamente específicas para polinização por insectos, aves ou outros animais. Esta especialização polínica extrema tem sido um motor fundamental da especiação na família, resultando numa diversidade morfológica floral sem paralelo no reino vegetal.

Arecaceae (palmeiras) inclui cerca de 2.600 espécies de árvores e arbustos tropicais e subtropicais, caracterizadas por caules não ramificados, folhas grandes compostas ou palmadas, e inflorescências protegidas por espatas. Muitas espécies têm importância económica, fornecendo óleo (*Elaeis guineensis*), fibras (*Cocos nucifera*), e alimentos (*Phoenix dactylifera*).

7.5. Eudicotiledóneas

As eudicotiledóneas representam aproximadamente 75% de todas as espécies de angiospérmicas, constituindo o clado mais diverso e ecologicamente dominante do grupo (Chase et al., 2016). Este clado caracteriza-se por pólen triaperturado, flores frequentemente pentâmeras, e capacidade de crescimento secundário desenvolvido.

Rosídeas constituem um dos clados mais diversos de angiospérmicas, incluindo famílias economicamente fundamentais como:

Fabaceae (leguminosas): Com mais de 19.000 espécies, incluindo feijões (*Phaseolus*), ervilhas (*Pisum*), soja (*Glycine max*), e árvores como acácias (*Acacia*) e alfarrobeiras (*Ceratonia siliqua*). Caracterizam-se pela capacidade de fixação simbiótica de azoto através de associações com bactérias do género *Rhizobium*, contribuindo significativamente para a fertilidade dos solos.

Rosaceae: Família com cerca de 3.000 espécies que inclui muitas plantas frutíferas economicamente importantes como maçãs (*Malus*), peras (*Pyrus*), cerejas (*Prunus*), morangos (*Fragaria*) e rosas ornamentais (*Rosa*). Caracterizam-se por flores actinomorfas com cinco pétalas e numerosos estames.

Brassicaceae: Família das crucíferas com cerca de 3.700 espécies, incluindo culturas importantes como couve (*Brassica oleracea*), mostarda (*Brassica nigra*), e a planta modelo *Arabidopsis thaliana*. Caracterizam-se por flores com quatro pétalas em cruz, de unha comprida, e frutos do tipo siliqua. **Asterídeas** incluem famílias como:

Asteraceae (compostas): A maior família de angiospérmicas com mais de 23.000 espécies, incluindo margaridas (*Bellis*), girassóis (*Helianthus*), alfaces (*Lactuca*) e crisântemos (*Chrysanthemum*). Caracterizam-se pela organização das flores em capítulos que simulam flores individuais, uma estratégia que maximiza a eficiência da polinização.

Lamiaceae: Família das labiadas com cerca de 7.000 espécies, incluindo hortelã (*Mentha*), alecrim (*Rosmarinus*), tomilho (*Thymus*) e lavanda (*Lavandula*). Caracterizam-se por flores zigomorfas bilabiadas e frequentemente por óleos essenciais aromáticos. 15

Solanaceae: Família com cerca de 2.700 espécies que inclui culturas alimentares importantes como batata (*Solanum tuberosum*), tomate (*Solanum lycopersicum*), e pimento (*Capsicum*), bem como plantas medicinais e tóxicas como beladona (*Atropa belladonna*) e tabaco (*Nicotiana tabacum*).

8. Distribuição Geográfica e Biogeografia

As angiospérmicas estão presentes em todos os continentes, com uma distribuição global que reflete tanto padrões históricos de dispersão quanto adaptações ecológicas.

8.1. Centros de Diversidade

Os principais centros de diversidade das angiospérmicas estão localizados em:

- **América do Sul e Central**: rica em famílias como **Fabaceae**, **Orchidaceae** e **Melastomataceae**.
- **Sudeste Asiático**: com elevada riqueza em **Dipterocarpaceae**, **Zingiberaceae** e **Rubiaceae**.
- **Madagascar e África Tropical**: com elevada endemidade, especialmente em **Euphorbiaceae**, **Acanthaceae** e **Apocynaceae**.
- **Austrália e Nova Guiné**: com especialização em **Myrtaceae**, **Proteaceae** e **Xanthorrhoeaceae**.

8.2. Distribuição em Portugal

Em Portugal, as angiospérmicas representam a grande maioria da flora vascular, com cerca de 3.300 espécies nativas no continente, 1.000 nos Açores e 1.200 na Madeira (Sequeira et al., 2010). As famílias mais representadas incluem:

- **Asteraceae** (margaridas, cardos, dente-de-leão, alface)
- **Poaceae** (trigo, centeio, arroz, milho, aveia)
- **Fabaceae** (favas, lentilhas, ervilhas, soja, feijão)
- **Brassicaceae** (couves, nabos, rabanetes, mostarda, colza)
- **Lamiaceae** (hortelãs, alecrim, oregão, manjerico, manjerona)

Quadro 3 – Distribuição das angiospérmicas em Portugal (dados aproximados)

Região	Número de Espécies	Endemismos	Famílias Principais
Continente	3.300	150	Asteraceae, Poaceae, Fabaceae
Açores	1.000	70	Ericaceae, Euphorbiaceae
Madeira	1.200	140	Crassulaceae, Plantaginaceae

9. Ecologia e Adaptações

As angiospérmicas exibem uma enorme plasticidade ecológica, adaptando-se a ambientes terrestres, aquáticos, epifíticos e extremos.

9.1. Adaptações Morfológicas e Fisiológicas

Folhas: desde folhas simples a compostas, com variações em forma, nervação e cutícula, adaptadas à luz, umidade e defesa contra herbívoros.

Flores: altamente especializadas, com adaptações para polinização específica (formas, cores, aromas, horários).

Frutos: variando de drupas carnudas a cápsulas deiscentes, com adaptações para dispersão por animais, água ou vento.

Raízes: desenvolvimento de nódulos radiculares com bactérias fixadoras de azoto (ex: *Rhizobium* em **Fabaceae**).

9.2. Tipos de Interações Ecológicas

Coevolução com polinizadores: as angiospérmicas coevoluíram com insetos, aves e morcegos, com adaptações específicas como corolas tubulares, nectários acessíveis e perfumes atrativos.

Simbiose com micorrizas: a maioria das angiospérmicas forma associações simbióticas com fungos, melhorando a absorção de nutrientes.

Defesas químicas: produção de terpenóides, alcalóides e fenólicos para defesa contra herbívoros e patógenos.

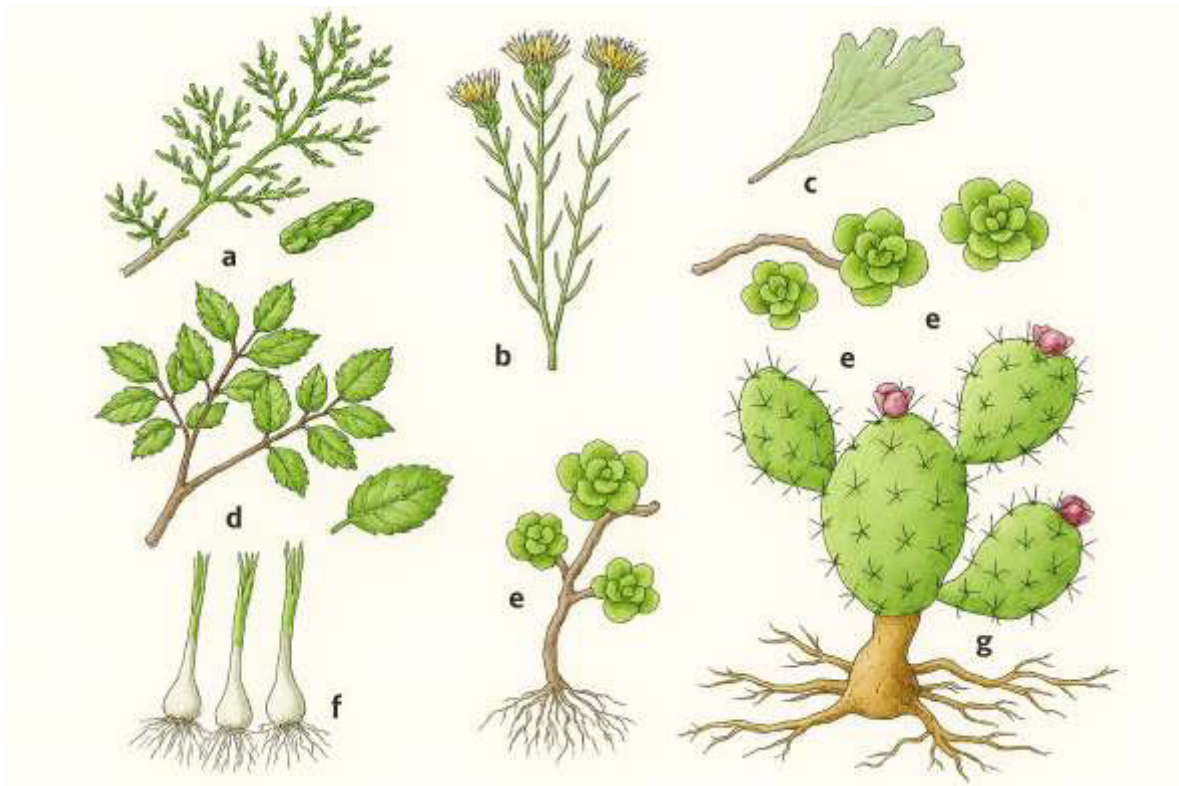


Fig. 8: Adaptações morfológicas de plantas que crescem em climas secos e quentes a oeste do meridiano 100. O zimbro das Montanhas Rochosas (a) tem pequenas folhas escamosas. *Ericameria nauseosa* (b) tem pequenas folhas de cor clara, e as folhas da artemísia (c) são de cor clara e pilosas, reflectindo a luz. As folhas da *Berberis aquifolium* são espessas, coriáceas e brilhantes para conservar água (d), e as plantas de *Sedum oreganum* conservam água com folhas espessas e suculentas (e). Os caules bolbosos e raízes fibrosas do alho (*Allium* sp.) (f) conservam água, tal como a raiz espessada e caules da Opúncia (g). A Opúncia também tem folhas pequenas, espinhosas e reflectoras. Possui raízes fibrosas superficiais próximas da superfície do solo para absorver a humidade de eventos de precipitação ligeira, e tem raízes mais profundas espessadas e raízes fibrosas para captar água mais profundamente no solo. (Gráfico de Bruce Dvorak e Tess Menotti).

10. Importância Ecológica e Económica

As angiospérmicas desempenham funções essenciais em ecossistemas e têm enorme valor económico.

10.1. Ecologia

Produtividade primária: as angiospérmicas são responsáveis por grande parte da fotossíntese global, contribuindo para o ciclo do carbono.

Habitat e alimentação: fornecem habitat e alimento para insetos, aves, mamíferos e répteis.

Controle de erosão: com sistemas radiculares densos, ajudam a estabilizar solos e prevenir erosão.

10.2. Economia

Alimentação: mais de 80% dos alimentos vegetais consumidos pelo ser humano vêm de angiospérmicas, incluindo cereais, leguminosas, frutas e hortaliças.

Medicina: cerca de 40% dos medicamentos utilizados na medicina moderna derivam de plantas com flor (Newman & Cragg, 2007).

Indústria: fornecem madeira, papel, fibras, óleos essenciais, corantes e borracha.

Jardinagem e paisagismo: muitas espécies são usadas como plantas ornamentais, com alto valor comercial.

Quadro 4 – Principais produtos obtidos a partir de angiospérmicas

Categoria	Exemplos	Famílias Principais	Valor Económico
Alimentação	Cereais, frutas, hortaliças	Poaceae, Rosaceae, Solanaceae	Triliões USD
Medicina	Aspirina, morfina, quinina	Salicaceae, Papaveraceae, Rubiaceae	Biliões USD
Madeira	Carvalho, eucalipto, teca	Fagaceae, Myrtaceae, Lamiaceae	Centenas biliões USD
Fibras	Algodão, linho, cânhamo	Malvaceae, Linaceae, Cannabaceae	Centenas biliões USD

11. Conservação e Ameaças

Apesar da sua diversidade e importância, muitas angiospérmicas estão ameaçadas de extinção.

11.1. Principais Ameaças

- Desflorestação e urbanização
- Agricultura intensiva e monoculturas

- Mudanças climáticas
- Invasão de espécies exóticas
- Poluição e alterações no uso do solo

Segundo a IUCN (2023), cerca de 30% das angiospérmicas conhecidas estão classificadas como ameaçadas.

Quadro 5 – Situação de conservação das angiospérmicas segundo a IUCN (2023)

Categoria	Número de Espécies	Percentagem
Criticamente em Perigo	15.000	5%
Em Perigo	45.000	15%
Vulnerável	30.000	10%
Quase Ameaçada	60.000	20%
Pouco Preocupante	150.000	50%

11.2. Estratégias de Conservação

- Áreas protegidas e parques nacionais
- Jardins botânicos e bancos de germoplasma
- Certificação de produtos sustentáveis (ex: FSC para madeira)
- Programas de reintrodução de espécies ameaçadas
- Educação ambiental e sensibilização pública

12. Conclusão

As angiospérmicas representam uma das maiores conquistas evolutivas do reino vegetal. Com mais de 300.000 espécies descritas, são o grupo dominante da flora terrestre, com uma incrível diversidade morfológica, ecológica e filogenética.

A sua origem no Cretácico, a radiação rápida e a coevolução com polinizadores são fatores que explicam o seu sucesso ecológico e evolutivo. A dupla fecundação, a proteção do embrião e a plasticidade morfológica são inovações que as distinguem de outros grupos vegetais.

Com base em dados moleculares, a classificação APG IV (Chase et al., 2016) revolucionou a sistemática das angiospérmicas, integrando morfologia, genética e filogenia em uma estrutura coerente e evolutivamente informada.

A compreensão das relações filogenéticas, da origem e evolução, e da distribuição geográfica das angiospérmicas é fundamental para a conservação da biodiversidade vegetal, o uso sustentável dos recursos vegetais e o estudo da história da vida na Terra.

13. Referências Bibliográficas

APG II – Angiosperm Phylogeny Group II. (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(4), 399–436.

Chase, M. W., et al. (2016). 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), 1–20.

Chaw, S. M., Chang, C. C., Chen, H. L., & Li, W. H. (2019). Dating the earliest eukaryotic diversification with multigene phylogenies: results and limitations. *Trends in Genetics*, 25(8), 348–355.

Crepet, W. L., & Niklas, K. J. (2009). Dinosaurs, pollen, and the evolution of flowering plants. *Historical Biology*, 21(1-2), 13–26.

De Feo, V. (2015). Medicinal plants used in traditional Chinese medicine: pharmacological effects and phytochemistry. *Medicines*, 2(3), 222–243.

FAO. (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Farjon, A. (2020). *A Handbook of the World's Conifers*. Leiden: Brill Academic Publishers.

Futuyma, D. J. (2009). *Evolution* (2nd ed.). Sunderland: Sinauer Associates.

Givnish, T. J., et al. (2018). Monocot plastid phylogenomics, relations, and the origin of monocots. *American Journal of Botany*, 105(11), 1888–1909.

Gómez, J. M., et al. (2015). The ecological and evolutionary significance of flower color in the Mediterranean flora. *Annals of Botany*, 116(3), 357–367.

Hu, S., et al. (2008). Early steps in plastid evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(1), 240–245.

Iles, W. J. D., et al. (2015). Phylogenomics and evolution of Ceratophyllales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 84, 56–66.

Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F., & Donoghue, M. J. (2002). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach* (2nd ed.). Sunderland: Sinauer Associates.

Leslie, A. B., Beaulieu, J. M., Rai, H. S., & Crane, P. (2018). Biotic and abiotic success of conifers across the end-Permian extinction event. *Nature Communications*, 9(1), 1–10.

Magallón, S., et al. (2015). A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity. *New Phytologist*, 207(2), 437–453.

- Massoni, J., et al. (2014). The age of Magnoliidae: Phylogenetic evidence and divergence time estimates. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 74, 223–239.
- Naumova, T. N. (2018). Developmental biology of angiospérmicas: Recent advances. *Russian Journal of Developmental Biology*, 49(3), 123–134.
- Newman, D. J., & Cragg, G. M. (2007). Natural Products as Sources of New Drugs over the Last 25 Years. *Journal of Natural Products*, 70(3), 461–477.
- Qiu, Y.-L., et al. (2010). Angiosperm phylogeny inferred from 18 genes: a closer look at basal lineages and relationships among major clades. *American Journal of Botany*, 97(4), 667–690.
- Rothwell, G. W., Mapes, G., & Stockey, R. A. (2018). The fossil history of the conifers: a reevaluation of the paleobotanical evidence. In *The Evolution of Conifers* (pp. 121–145). Springer.
- Rydin, C., et al. (2021). Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extensive taxon sampling required. *Frontiers in Plant Science*, 12, 667339.
- Sequeira, M., Neto, C., Silva, O., & Pinto Gomes, C. (2010). *Lista Vermelha da Flora Vascular de Portugal Continental*. Lisboa: Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade (ICNB, I.P.).
- Soltis, D. E., et al. (1997). Phylogenetic analysis of basal angiospérmicas using *rbcl* sequences. *Nature*, 402, 402–404.
- Soltis, D. E., et al. (2005). *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Soltis, D. E., et al. (2018). Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa, and a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(6), E997– E1006.
- Stevens, P. F. (2001 onwards). *Angiosperm Phylogeny Website*. Version 14, July 2017. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/top/synonymyorders.html>
- Taylor, T. N., Taylor, E. L., & Krings, M. (2009). *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants* (2nd ed.). Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Zhang, L. B., & Renner, S. S. (2003). Bayesian molecular dating reconstructs the history of the family Cucurbitaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 164(3), S383– S392.
- Zhao, Y., et al. (2013). Defensive chemistry of conifers: evolution and ecological implications. *Journal of Chemical Ecology*, 39(7), 895–906.