

EVOLUÇÃO DAS PLANTAS

Carlos Aguiar

EDIÇÕES LISBOA CAPITAL VERDE EUROPEIA 2020
BOTÂNICA EM PORTUGUÊS 2

N I M P R E N S A
N A C I O N A L

N I M P R E N S A
N A C I O N A L

© DISTRIBUIÇÃO GRATUITA. NÃO É PERMITIDA COMERCIALIZAÇÃO

Imprensa Nacional
é a marca editorial da

INCM

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. aclimação
- 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 CO₂ e O₂ atmosféricos e o clima

69 Indutores de mudança da pCO₂ e da pO₂

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 firme: 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 Câmbrio 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 megáfilo

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 CO₂ e O₂ 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	156	As plantas com flor no Cenozoico
126	Inovações e tendências evolutivas	156	A extinção cretácico-paleogénica
127	Evolução da semente e do pólen	157	Paleocénico e Eocénico
127	A heterosporia	157	Clima
127	O primórdio seminal	158	Paisagem vegetal
129	O pólen	158	Degradação climática eocénico-oligocénica
130	Evolução das gimnospérmicas	160	A ascensão das gramíneas
130	As primeiras gimnospérmicas. Os fetos com semente	162	Neogénico
134	As gimnospérmicas modernas (acrogimnospérmicas)	162	Miocénico e Pliocénico
134	Grupos atuais de acrogimnospérmicas	165	Plistocénico e Holocénico
136	Tendências evolutivas	167	Paleo-história recente da flora e da paisagem vegetal da África a sul do Sara
136	Evolução do estróbilo	168	Paleo-história recente da flora e da paisagem vegetal ibérica
137	Relações evolutivas entre os grandes grupos de acrogimnospérmicas	168	Origem da vegetação mediterrânica
138	As plantas do Triásico Médio ao Cretácico Inferior: a flora mesofítica	173	Dinâmica quaternária da vegetação ibérica
140	6. Fecundar a terra e domar os animais: as plantas com flor	176	7. Diversidade da flora terrestre atual
140	Inovações evolutivas. Causas do sucesso evolutivo	179	Epílogo
140	Corpo vegetativo	182	Referências
141	Biologia da reprodução	193	Índice remissivo
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		



I. INTRODUÇÃO À BIOLOGIA DA EVOLUÇÃO DAS PLANTAS

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 continentais². 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 possuísem. 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

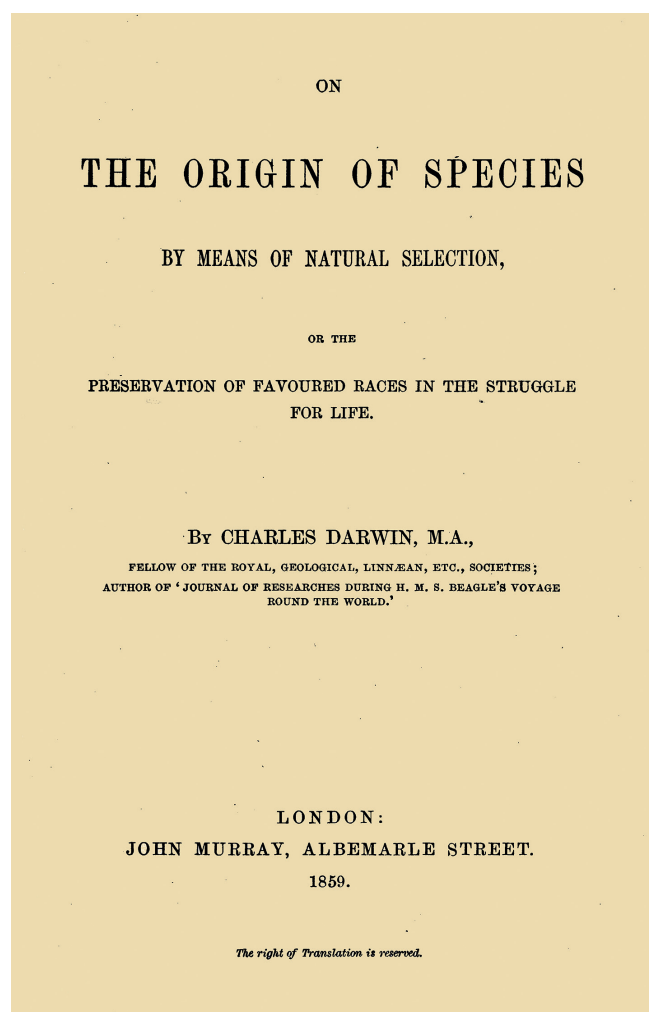


FIGURA 2
Frontispício da primeira edição de 1859 de *A Origem das Espécies*, de Charles Darwin, uma designação abreviada do original, *Sobre a Origem das Espécies através da Seleção Natural ou a Preservação de Raças Favorecidas na Luta pela Vida* (*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, 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 seleccionar 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).

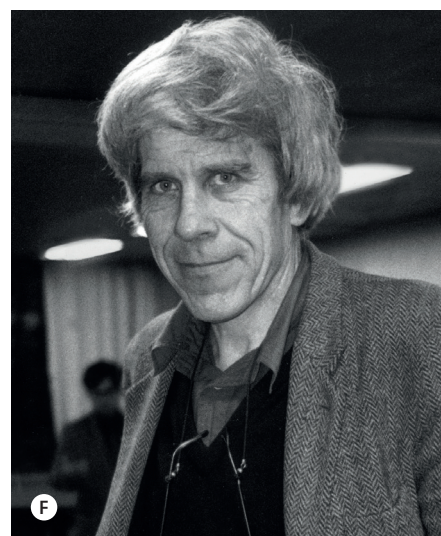
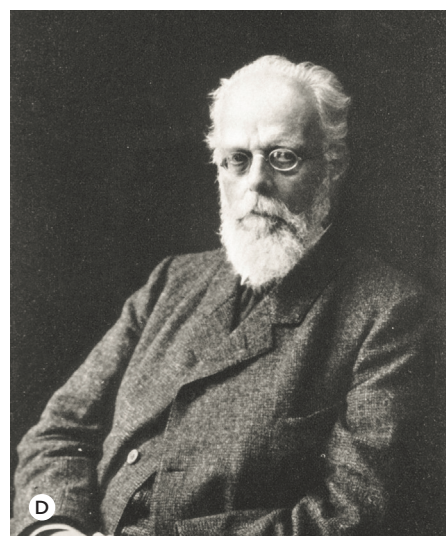
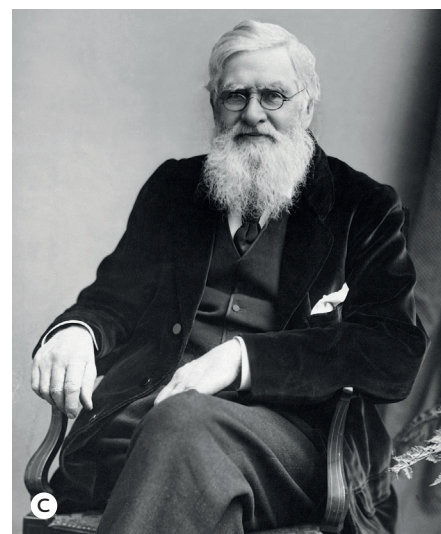
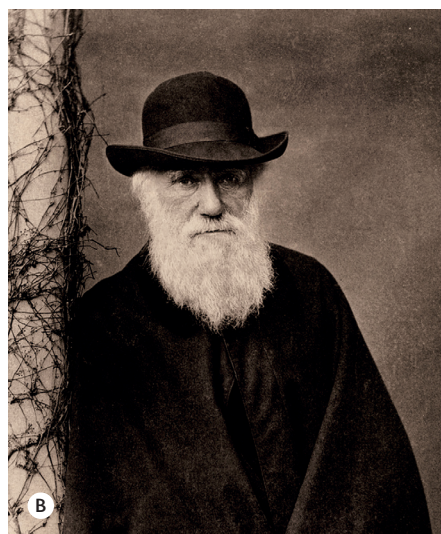
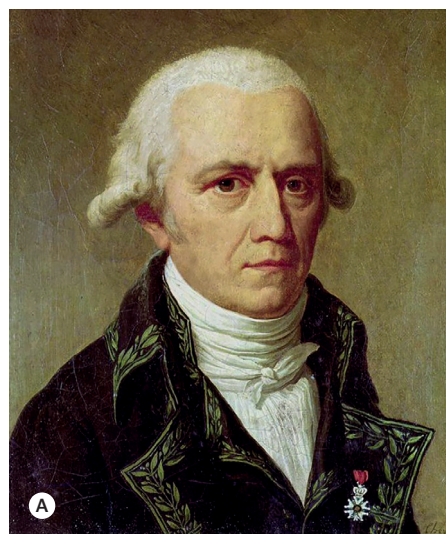
Thomas Malthus (1766-1834) foi um clérigo anglicano e demógrafo inglês conhecido por defender que as populações humanas crescem mais rapidamente do que a disponibilidade de recursos. Para Malthus, a escassez era uma inevitabilidade comum a todas as sociedades humanas e a causa eficiente da guerra, da 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

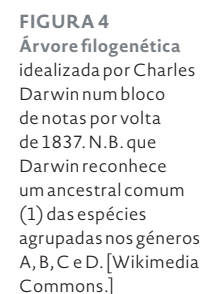
Seis personagens-chave da história do pensamento evolutivo em biologia.

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).]



- Em cada geração nascem mais indivíduos do que aqueles que o meio ambiente pode suportar;
- As características morfológicas e funcionais variam de indivíduo para indivíduo;
- A competição dos indivíduos por recursos escassos gera uma luta pela sobrevivência («*struggle for existence*») da qual sobrevivem, e atingem a fase reprodutiva, os indivíduos mais aptos («*survival of the fittest*»), com características peculiares de algum modo transmissíveis à descendência;

- Darwin apercebeu-se, ainda, do papel do isolamento reprodutivo e das pequenas populações na especiação (um embrião conceptual da deriva genética) (Mallet,



2010), e compreendeu que a extinção de taxa de morfologia intermédia explica as descontinuidades morfológicas entre taxa de categoria superior à espécie. «A existência de géneros, famílias, ordens [...] e as suas relações mútuas resultam das extinções que permanentemente ocorrem entre os descendentes divergentes de um stock comum» (Darwin cit. Richards, 2012).

Quanto à segunda questão: para Darwin, a ação da seleção natural sobre a variação morfológica e funcional (**variação biológica**; *biologic variation*) era suficiente para explicar as correlações forma-função dos organismos. A seleção natural moldou os organismos vivos aos seus nichos ecológicos no passado e continua ativa no presente, porque a evolução é um processo lento e sempre inacabado. Como refere Darwin: «... formas sem fim, as mais belas e as mais maravilhosas, evoluíram e continuam a evoluir» (Darwin, 1859). O mecanismo da seleção natural foi tão perturbador como revolucionário: explica o desenho dos organismos na natureza através de um processo puramente materialístico que não requer nem eventos de criação, nem a intervenção de forças sobrenaturais (Coyne, 2010).

Lamarckismo, neolamarckismo e neodarwinismo

A descendência com modificações, i. e., a ideia de evolução e a rejeição do fixismo, foi aceite com alguma rapidez. O papel central no processo evolutivo atribuído por Darwin à seleção natural foi, pelo contrário, recebido com ceticismo. Muitos dos seus contemporâneos consideraram, incorretamente, que a seleção natural eliminava os indivíduos desajustados mas não explicava a adaptação (Allen, 2014). A agravar esta rejeição, Darwin falhou na explicação das causas da variação e na construção de uma teoria da especiação. Ainda assim, é impressionante que, sem conhecer os mecanismos de variação genética, Darwin tenha sido capaz de intuir que: «Qualquer que seja a causa das pequenas diferenças dos descendentes em relação aos indivíduos parentais – uma causa para cada uma tem de existir –, é a lenta acumulação, por seleção natural, dessas diferenças quando benéficas para os indivíduos que deu origem a todas as mais importantes modificações da estrutura, através das quais os inúmeros seres vivos que povoam a face da Terra são capazes de lutar entre si, e os mais bem-adaptados de sobreviver» (Darwin, 1859).

As reações contra a teoria da evolução por seleção natural recrudesceram no início do século XX, sobretudo em França e na Rússia, com um revivalismo do lamarckismo (v.i.). Este **neolamarckismo** está associado a um dos episódios mais trágicos da ciência moderna, o assassinio do grande agrónomo russo Nikolai Vavilov (1887-1943). Vavilov, o agrónomo que queria alimentar o mundo, morreu de fome na prisão às mãos de José Estaline, por contestar um charlatão perigoso, e opositor acérrimo de Darwin e da genética

mendeliana, Trofim D. Lysenko (1898-1976), na altura presidente da Academia de Ciências Agrícolas da URSS (Harlan, 1995).

Darwin não dispunha dos instrumentos conceptuais da genética para aprofundar o mecanismo da seleção natural e para propor uma teoria elaborada e consistente da especiação. Não compreendeu a origem da variação (os conceitos de mutação e recombinação são posteriores) e faltaram-lhe as bases teóricas para associar a especiação com barreiras à troca genética. Essa tarefa foi realizada pelos proponentes da teoria sintética da evolução. O reposicionamento da seleção natural no centro da teoria da evolução é ainda mais recente. Mas primeiro houve que rejeitar definitivamente o lamarckismo.

Embora a ideia da evolução organísmica remonte à Grécia Clássica, a primeira teoria coerente da evolução foi proposta na primeira década do século XIX pelo grande naturalista francês Jean-Baptiste de Monet, cavaleiro de Lamarck (1744-1829) (Figura 3A). A **teoria lamarckiana da evolução** funda-se em duas supostas leis naturais:

- i) **Lei do uso e do desuso** – o uso ou desuso causa um gradual fortalecimento, ou enfraquecimento, de uma qualquer característica ao longo do tempo;
- ii) **Lei da herança dos caracteres adquiridos** – as pequenas alterações geradas pelo uso e desuso são transmitidas e acumuladas de geração em geração.

Para Lamarck, os ancestrais das girafas atuais forçaram o pescoço na tentativa de atingir os rebentos mais elevados das árvores da savana: este uso explica o comprimento inaudito do pescoço das girafas. O não uso da visão atrofiou os olhos de muitos animais cavernícolas. Para explicar o desenvolvimento de novos órgãos nos animais, Lamarck admitiu que novas necessidades geravam fluxos de fluidos no interior do corpo que ao cabo de muitas gerações induziam a diferenciação de novos órgãos (Mayr, 1982), uma explicação revolucionária para a época, porque secundarizava a função de um criador.

O lamarckismo pressupõe que a variação adquirida durante o desenvolvimento de um indivíduo pode ser herdada. E. Mayr chamou a este modelo de transmissão de características **herança macia** (*soft inheritance*), por oposição à **herança forte** (*hard inheritance*), i. e., à transmissão de características estruturais ou fisiológicas geneticamente determinadas cuja génese é independente do meio ambiente. Embora frequentemente omitido nos livros-texto de biologia, Darwin aceitou a *soft* e a *hard inheritance* (Mayr, 1982).

Ainda antes da redescoberta dos trabalhos de genética de G. Mendel, o biólogo alemão August Weismann

(Figura 3D) falsificou com uma experiência muito simples a hipótese da transmissão de caracteres adquiridos, i. e., a *soft inheritance*, e rejeitou o modelo lamarckiano de evolução. A experiência aparece descrita num texto de 1888 com o título «A Suposta Transmissão de Mutilações»: i) numa primeira etapa, Weismann cortou a cauda de 901 ratos e da sua descendência durante cinco gerações; ii) no final da experiência constatou que os ratos continuaram a desenvolver caudas, sem modificações (Laubichler & Rheinberger, 2015). Uma simples e desagradável experiência destruiu uma aliciante e elegante teoria de grande aceitação. A incorporação das conclusões de Weismann na teoria darwiniana da evolução é conhecida por **neodarwinismo** (Kutschera & Niklas, 2004).

Teoria sintética da evolução

A biologia contemporânea de Darwin não dispunha de conceitos tão importantes como hereditariedade, gene, alelo, mutação, frequência genética ou deriva genética (Quadro 1). As leis da hereditariedade seriam formuladas depois da publicação de *A Origem das Espécies*, em 1866, pelo monge católico austríaco Gregor Mendel (1822-1884) e permaneceriam esquecidas até à sua redescoberta, em 1900, pelo botânico holandês Hugo de Vries (1848-1935) e pelo agrônomo austríaco E. von Tschermak-Seysenegg (1871-1962) (Brown, 2013). Darwin não teve conhecimento das descobertas de Mendel, mas Mendel foi fortemente influenciado por *A Origem das Espécies* (Fairbanks & Abbott, 2016).

Nas primeiras décadas do século XX, o modelo de transmissão de **caracteres qualitativos** (mendelianos) – e.g., cor da flor (flores brancas vs. vermelhas) e rugosidade da semente (sementes lisas vs. sementes rugosas) – defendido pelos «mendelianos» foi considerado incompatível com o **gradualismo evolutivo** darwiniano. A pergunta de investigação era a seguinte: se a transmissão de características é particulada (descontínua como os átomos) sob a forma de genes (fatores mendelianos), como pode a evolução ser contínua? A compatibilização de Darwin e de Mendel foi realizada pelo estatista inglês Ronald Fisher (1890-1962). Em 1918, Fisher mostrou que os caracteres controlados por um grande número de genes – **caracteres quantitativos**, e.g., tamanho da folha e forma das folhas – têm uma distribuição contínua, que a distribuição das frequências dos «valores destes caracteres» ao nível da população segue uma curva normal e que a sua expressão é fortemente influenciada pelo ambiente (Visser & Goddard, 2019). De acordo com Fisher, a seleção natural desloca a curva das frequências e a adaptação aumenta ao longo do tempo; a rapidez da deslocação aumenta com a pressão de seleção e a disponibilidade de variação genética na população.

O americano Sewall Wright (1889-1988) compreendeu que as espécies se distribuem espacialmente em

pequenas populações que interagem (trocam migrantes) de forma limitada entre si. Wright e o biólogo de origem ucraniana Theodosius Dobzhansky (1900-1975) provaram a importância da deriva genética na evolução das pequenas populações, que em condições de instabilidade ambiental a seleção incrementa a variação genética (e vice-versa), e que a falta de variação expõe as populações e espécies à extinção (Santillán Zerón, 2009). As conclusões de Wright e de Dobzhansky tiveram um forte impacto no pensamento contemporâneo porque contradizem os defensores da eugenia, os quais, no final do século XIX/primeira metade do século XX, advogavam a noção de raça pura e o desenvolvimento de programas de seleção artificial na espécie humana (entre os quais se contava, aliás, Ronald Fisher).

A **síntese evolucionária moderna** ou **teoria sintética da evolução** pode ser explicitada do seguinte modo (acompanhar a leitura com os conceitos do Quadro 1 e o esquema da Figura 7):

- Os seres vivos mantêm um conjunto geneticamente determinado de características estruturais e funcionais, transmissível dos indivíduos parentais para os seus descendentes;
- Continuamente é produzida nova variação genética por mutação, recombinação ou importada por migração;
- A seleção natural é a principal força – mas não a única (e.g., deriva genética) – que modela a evolução do genótipo e do fenótipo;
- A seleção atua nos fenótipos;
- Só a seleção de variação fenotípica de base genética tem consequências evolutivas;
- O indivíduo é a principal unidade de seleção;
- As características positivamente selecionadas e geneticamente transmissíveis têm, geralmente, um pequeno efeito no fenótipo dos indivíduos;
- A lenta acumulação de novas características transmissíveis resulta numa divergência morfológica e/ou funcional entre populações e, eventualmente, desemboca em especiação;
- A população é a principal unidade de evolução;
- Uma parte significativa das aquisições morfológicas e funcionais ocorridas ao longo de milhões de anos de evolução pode ser lida a partir do estudo da biota atual;
- Os mecanismos da macroevolução e da microevolução são comuns.

Com a teoria sintética da evolução, a evolução passou a ser entendida como a alteração, usualmente gradual, de geração para geração, e à escala da população, da frequência de características geneticamente transmissíveis, pela ação de mecanismos diversos, sendo a seleção ao nível do indivíduo o mais importante. Duas das principais consequências desta teoria na biologia foram a rejeição definitiva do lamarckismo e a substituição do pensamento tipológico (= essencialista)

QUADRO 1
Glossário de termos – chave de biologia da evolução, maioritariamente baseado em Losos (2014) e Futuyma (2005)

CONCEITO	DEFINIÇÃO
Aclimação (<i>acclimatization</i>)	Processo através do qual um organismo ajusta a sua morfologia e/ou fisiologia a alterações das condições ambientais.
Adaptação (<i>adaptation</i>)	Dois conceitos distintos para o mesmo termo: i) processo de ajustamento por seleção natural de uma população a uma ou mais características do ambiente seletivo; ii) qualquer característica morfológica, fisiológica ou comportamental (nos animais) que incrementa a <i>fitness</i> perante uma ou mais características do ambiente seletivo.
Alelo (<i>allele</i>)	Formas alternativas de um mesmo gene; nos seres diploides os indivíduos herdam um exemplar maternal e outro paternal de cada gene nuclear, pertencentes (indivíduos homozigóticos) ou não (indivíduos heterozigóticos) ao mesmo alelo.
Alopátrico (<i>allopatric</i>)	Adjetivo que assinala a ocorrência em diferentes regiões geográficas.
Bottleneck genético	Período durante o qual somente um pequeno número de indivíduos de uma população sobrevive e produz descendência; estão associados aos <i>bottleneck</i> genéticos intensos fenómenos de deriva genética.
Carácter (<i>character</i>)	Característica observável geneticamente transmissível. Os caracteres qualitativos (= categóricos, mendelianos) têm uma variação descontínua; os estados de carácter dos caracteres qualitativos não são quantificáveis em escalas numéricas, e são codificados por um a poucos genes; e.g., cor da flor na ervilha-de-cheiro, com dois estados de carácter, corola branca e corola púrpura. Os caracteres quantitativos são avaliados com escalas numéricas; os estados de carácter geralmente resultam da soma da expressão de múltiplos genes, sob a influência de fatores ambientais; e.g., número de pêlos de uma pétala e peso das sementes; são muito mais frequentes do que os caracteres qualitativos.
Clone	Linhagem de indivíduos que se reproduzem assexuadamente. A reprodução assexuada produz indivíduos geneticamente idênticos; a identidade genética dos clones esbate-se ao longo do tempo pela acumulação de mutações.
Coevolução (<i>coevolution</i>)	Evolução de espécies interactuantes reciprocamente induzida.
Crossing-over	Troca de porções de ADN entre cromossomas homólogos durante a meiose. Sem <i>crossing-over</i> os genes localizados no mesmo cromossoma seriam, invariavelmente, transmitidos à descendência em bloco.
Cruzamento preferencial (<i>assortative mating</i>)	Tendência dos indivíduos de fenótipo similar a se cruzarem entre si; cruzamento não aleatório devido ao fenótipo.
Deriva genética (<i>genetic drift</i>)	Alteração aleatória da frequência dos alelos em consequência da pequena dimensão de uma população.
Enxame de híbridos (<i>hybrid swarm</i>)	População de híbridos no interior da qual os híbridos se cruzam entre si e com os indivíduos do tipo parental com descendência fértil. O conceito aplica-se a populações híbridas entre populações da mesma espécie, ou entre diferentes espécies. Os indivíduos destas populações tendem a ser morfológicamente muito variáveis.
Especiação (<i>speciation</i>)	Formação de novas espécies no decurso da evolução.
Especiação ecológica	Resulta da evolução por seleção, secundada por um isolamento reprodutivo, de populações em condições ecológicas divergentes do óptimo ecológico das populações parentais.
Espécie	Grupo de populações naturais interférteis reprodutivamente isolado de outros grupos congêneres.
Evolução	Mudança da frequência relativa dos alelos numa população. Por outras palavras, descendência com modificação.
Evolução convergente (<i>convergent evolution</i>)	Processo através do qual organismos não aparentados adquirem, de forma independente, características similares, geneticamente determinadas, em resultado da adaptação a nichos ecológicos similares.
Evolução divergente	Processo através do qual populações similares se diferenciam geneticamente (<i>divergem</i> entre si).
Evolução paralela (<i>parallel evolution</i>)	Evolução independente de características similares ou idênticas em linhagens evolutivamente próximas, geralmente através da alteração de sequências ontogénicas (<i>developmental pathways</i>) comuns. Considerada um subtipo da seleção convergente.
Fenótipo (<i>phenotype</i>)	Conjunto de caracteres fisiológicos, morfológicos ou comportamentais (nos animais), que resultam da interação genótipo-ambiente.
Fitness	Conceito com várias aceções. <i>Fitness individual</i> – sucesso relativo (em relação aos outros indivíduos da mesma espécie na população) de um indivíduo na produção de descendência viável para a geração seguinte; resumidamente, um indivíduo de elevada <i>fitness</i> deixa muitos descendentes viáveis. A <i>Fitness</i> de uma população traduz a sua capacidade para persistir.
Gene	Unidade fundamental da hereditariedade; porção de ADN (ácido desoxirribonucleico) que codifica uma determinada função, e.g., um mRNA, uma proteína, a regulação de um gene ou a cor de uma corola.
Genótipo (<i>genotype</i>)	Termo coletivo que designa todos os genes de um indivíduo.
Heritabilidade (<i>heritability</i>)	Métrica que mede até que ponto a variação de um carácter fenotípico numa população é determinado pela genética ou pelo ambiente; varia de 0 (toda a variação é devida ao ambiente) a 1 (toda a variação tem origem genética); e.g., no trigo, a heritabilidade da produtividade é francamente menor do que presença ou ausência de aristas.
Locus (<i>pl. loci</i>)	Localização de um gene numa molécula de ADN.
Introgressão (<i>introgression</i>)	Movimento de genes (fluxo de genes) de uma espécie para outra por hibridação sucedida de cruzamentos dos híbridos com indivíduos da espécie recetora (retrocruzamentos); implica que nem todos os genes se transferem de uma espécie para outra; a introgressão pode ficar limitada a algumas populações da espécie recetora ou ser generalizada.
Mutação (<i>mutation</i>)	Alteração accidental (ao acaso) da sequência dos nucleótidos que compõem o ADN. As mutações podem dar origem a novos alelos de genes preexistentes (a formação <i>ad novo</i> de genes envolve mecanismos que não cabe aqui descrever).
População (<i>population</i>)	Grupo de indivíduos de uma determinada espécie que evidencia algum grau de isolamento reprodutivo.
Radiação adaptativa	Evolução de diversidade taxonómica, fenotípica e ecológica numa, ou mais linhagem em rápida expansão.
Recombinação	Num sentido lato é entendido como uma reorganização do genoma que resulta da (i) segregação dos cromossomas e da (ii) transferência de genes por <i>crossing-over</i> durante a meiose. Num sentido estrito refere-se ao fenómeno de <i>crossing-over</i> .
Seleção artificial (<i>artificial selection, selective breeding</i>)	Seleção praticada pelo homem que consiste na seleção, nem sempre intencional, de indivíduos que apresentem características peculiares que desejam conservar ou incrementar.
Seleção natural (<i>natural selection</i>)	Mecanismo fundamental da evolução mediante o qual, numa população, é incrementada a frequência de determinadas características geneticamente transmissíveis em detrimento de outras, em consequência do efeito do ambiente seletivo no sucesso reprodutivo (<i>fitness</i>) dos indivíduos.
Simpátrico (<i>sympatric</i>)	Que ocorre na mesma área geográfica.
Trade-off de fitness	Ocorre quando duas características com efeito na <i>fitness</i> não podem ser maximizadas, em simultâneo, pela seleção porque o incremento da expressão de uma faz-se à custa da outra.
Variação genética	Variação em alelos no interior de uma população.

lineano por uma nova doutrina metodológica, o pensamento populacional (Mayr, 1982). Sem entrar em grandes detalhes, dada a controvérsia do conceito, o **pensamento populacional** desvaloriza o papel dos tipos na explanação dos fenômenos populacionais (e.g., extinção, adaptação e especiação), exaltando a importância dos indivíduos *per se* e da sua variação (Mayr, 1982). A extensão da teoria sintética da evolução às plantas foi consumada pelo botânico norte-americano G. L. Stebbins (Figura 49) no *Variation and Evolution in Plants*, um livro seminal de 1950.

Síntese evolucionária estendida

A atividade dos genes está sujeita a complexos sistemas de regulação. As condições ambientais influenciam o silenciamento gênico e o seu inverso, a desrepressão gênica, e estas modificações são, pelo menos parcialmente, transmissíveis entre gerações (v. «Adaptação e aclimatação»). Os sistemas de regulação gênica sensíveis a fatores ambientais têm, aparentemente, um papel na evolução análogo às mutações genéticas. Afinal, há algo de lamarckiano na evolução! Nos meios científicos fala-se atualmente de uma **síntese evolucionária estendida** (*extended evolutionary synthesis*). Esta nova síntese não representa, porém, um novo paradigma (Pigliucci, 2007), uma rutura com o darwinismo, porque a transmissão de caracteres adquiridos por influência ambiental (*soft inheritance*) é limitada. A importância da mutação, da recombinação, da migração, da seleção natural e da deriva genética não está, de modo algum, em causa.

MECANISMOS DE MUDANÇA EVOLUTIVA

Variação genética

A variação morfológica e funcional dos seres vivos (= **variação biológica**) tem duas origens: ambiental e genética. A variação por causas ambientais é desenvolvida no ponto «Adaptação e aclimatação». A variação genética está codificada nas moléculas mitocondriais, cloroplásticas e nucleares de ADN. Os **genes** são regiões do ADN que codificam uma determinada função; e.g., uma proteína ou a resistência a um parasita. Os genes retêm a sua identidade quando passam de geração para geração, não se dissolvem uns nos outros – os genes são unidades de replicação. Designa-se por **locus** a localização da sequência de ADN de um gene num cromossoma. Cada gene pode estar representado por uma ou mais formas alternativas numa população; cada uma das versões do mesmo gene é designada por **alelo**. Os indivíduos diploides têm duas cópias do mesmo gene, uma de origem materna e outra paterna, coincidentes nos indivíduos homozigóticos (em relação a esse gene), ou de alelos diferentes, nos indivíduos heterozigóticos. Os alelos dominantes expressam-se em indivíduos

homozigóticos ou heterozigóticos; os alelos ditos recessivos apenas se expressam em homozigotia.

Mendel manipulou, com cruzamentos controlados em ervilhas-de-cheiro (*Lathyrus odoratus*), **genes maiores**, i. e., genes que regulavam caracteres quantitativos, como sejam a cor da corola e a posição da inflorescência. Cada gene, por sua vez, estava representado nas populações estudadas por mais de um alelo: e.g., flor branca vs. flor púrpura, e inflorescência terminal vs. inflorescência lateral. A maioria dos genes, porém, codifica caracteres quantitativos (Quadro 1). A **variação genética**⁴ refere-se à diversidade de alelos de uma população ou entre populações, codifiquem eles caracteres qualitativos ou quantitativos.

Os procariotas (= *Bacteria* + *Archaea*) reproduzem-se assexuadamente. A mutação é a sua principal fonte de variação genética. Entende-se por **mutação** qualquer alteração na sequência das bases do ADN. A mutação pode ir da substituição de um ou mais pares de bases por outros durante a replicação do ADN, à eliminação ou inserção de porções do ADN. Os mecanismos de replicação e reparação do ADN não são perfeitos.

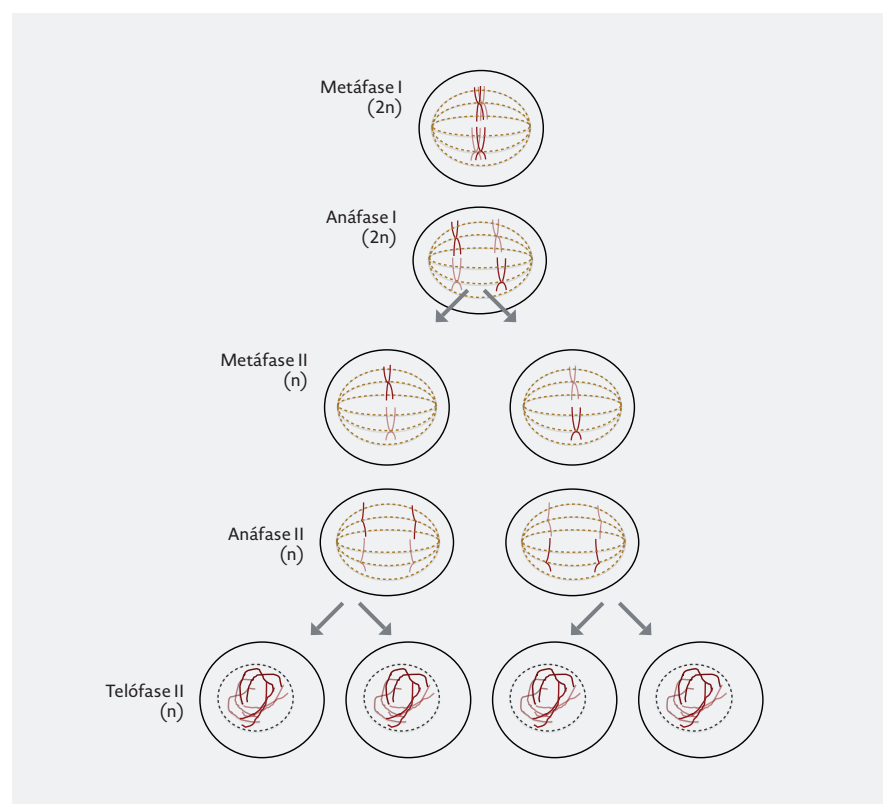


FIGURA 5

Representação esquemática da segregação independente dos cromossomas (na meiose I) e dos cromatídeos (na meiose II). A meiose envolve duas mitoses, uma reducional (meiose I) e outra equacional (meiose II). Na metáfase I, alinham-se no centro da célula pares de cromossomas homólogos, i. e., cromossomas com a mesma sequência de genes (mas raramente com os mesmos alelos), um de origem materna e outro paterna; a segregação dos cromossomas ocorre na anáfase I quando os pares de cromossomas se desorganizam e os cromossomas homólogos migram para os polos opostos da célula. A segregação dos cromossomas na anáfase I é aleatória: no exemplo da Figura, são possíveis quatro combinações cromossómicas nas células-filhas: dois cromossomas maternos, dois cromossomas paternos e duas combinações de um cromossoma maternal + um cromossoma paternal. Na meiose II, à semelhança de uma mitose comum, segregam-se cromatídeos. As células produzidas por meiose recebem apenas uma cópia de cada cromossoma, são haploides (n). Legenda: duas guarnições cromossómicas (de origem materna ou paterna) diferenciadas a rosa e vermelho; fuso acromático a castanho; limites do núcleo tracejados a negro. Foram omitidas outras etapas da meiose (prófase I, prófase II e telófase I) e o *crossing-over*. [Figura original.]

Através de um processo muito incipiente de sexualidade – a **conjugação bacteriana** –, algumas espécies de bactérias contactam fisicamente por intermédio de estruturas tubulosas (*pili*) e trocam informação genética entre si. Além da mutação e da conjugação, introduzem variação no genoma bacteriano, a transdução (transferência de informação genética por bacteriófagos) e a transformação (incorporação de ADN livre). Estes mecanismos, por sua vez, são potenciados por ciclos de vida por norma muito curtos.

Os eucariotas aliam à mutação uma outra fonte maior de variação genética: a recombinação. Entende-se por **recombinação** (*recombination*) a produção de descendentes com combinações de alelos distintas dos indivíduos parentais. Nos eucariotas sexuais, reconhecem-se dois mecanismos de recombinação (Stearns, 2014): a **segregação independente dos cromossomas** (*chromosome segregation*) e o **crossing-over** (= recombinação meiótica), ambos indelevelmente conectados com a meiose e a sexualidade. No volume I mostra-se que a segregação dos cromossomas é pré-gamética nos animais e pré-espórica nas plantas – em qualquer dos casos, a segregação independente dos cromossomas traduz-se em novas combinações de alelos no momento da fecundação e da formação do zigoto (Figura 5). O **crossing-over**⁵ consiste na troca de porções de ADN entre cromossomas homólogos⁶ (Figura 6). A sexualidade através dos mecanismos de recombinação tem uma importantíssima consequência: os genes deixam de ser inseparáveis do resto do genoma, ainda que estejam localizados no mesmo cromossoma. Portanto, mutações vantajosas que possam ter ocorrido em diferentes indivíduos de uma população podem encontrar-se no mesmo indivíduo e potenciar o seu sucesso evolutivo.

A **migração** é outra via para uma população adquirir variação. Em genética de populações, a migração é entendida como o movimento de indivíduos entre a população que os viu nascer e a população em que se

reproduzem. A **hibridação** entre espécies ou taxa subespecíficos, simpátricos ou não, tem um efeito genético similar à migração. O **fluxo génico** (*gene flow*) associado à migração constitui uma força de coesão fundamental na manutenção da integridade genética, funcional e morfológica da rede de populações que constitui uma espécie. A migração tem efeitos contraditórios na adaptação. Pode facilitar a adaptação a novas condições ambientais quando repõe a variação genética nas populações sacrificadas por uma intensa deriva e/ou seleção natural. A migração tem um efeito perverso quando uma população absorve um influxo maciço de genótipos mal-adaptados. Este efeito contra-adaptativo, como se verá («Mecanismos de isolamento reprodutivo»), pode forçar a evolução de sistemas de isolamento reprodutivo por seleção natural e culminar em especiação.

Para que a adaptação possa ocorrer (=evolução por seleção natural), uma população/espécie tem de ter capacidade para evoluir, i. e., poder adquirir variação aleatória ocasionalmente vantajosa (v. Wagner & Altenberg, 1996). Sem uma renovação continuada dos alelos por mutação, migração ou hibridação, a variação genética de uma população/espécie tenderia para zero (Baer, 2014). Sem mutação, a recombinação e a sexualidade não criam variação, portanto, em última instância, sem mutação toda a variação genética acabaria por ser anulada, a evolução cessaria e a vida extinguir-se-ia – porque o mundo é composto de mudança. *A variação genética é a matéria-prima da evolução.* O destino das mutações é determinado pela ação independente ou combinada da seleção natural e da deriva genética.

Seleção natural

O fenótipo dos indivíduos de uma população não é constante: a morfologia e a fisiologia variam de indivíduo para indivíduo. Variações no fenótipo ocorrem tanto em populações sexuais, como em populações de clones resultantes de reprodução assexuada – porém é expectável que os seres sexuais exibam mais variação do que os seres assexuais («Uma explicação evolutiva da sexualidade»). As variações fenotípicas favoráveis atribuem vantagens frente a indivíduos coespecíficos ou de outras espécies na competição por recursos (e.g., luz, nutrientes ou polinizadores), ou uma resistência acrescida a parasitas ou a condições ambientais extremas (e.g., frio e seca edáfica), por exemplo. Os indivíduos portadores de variações favoráveis deixam mais cópias deles mesmos para as gerações seguintes: têm maior sucesso produtivo, i. e., um *fitness* superior. As modificações desfavoráveis, pelo contrário, deprimem o sucesso reprodutivo dos indivíduos. A frequência das variações fenotípicas vantajosas geneticamente transmissíveis aumenta de geração para geração. Designa-se este mecanismo evolutivo por **seleção natural**.

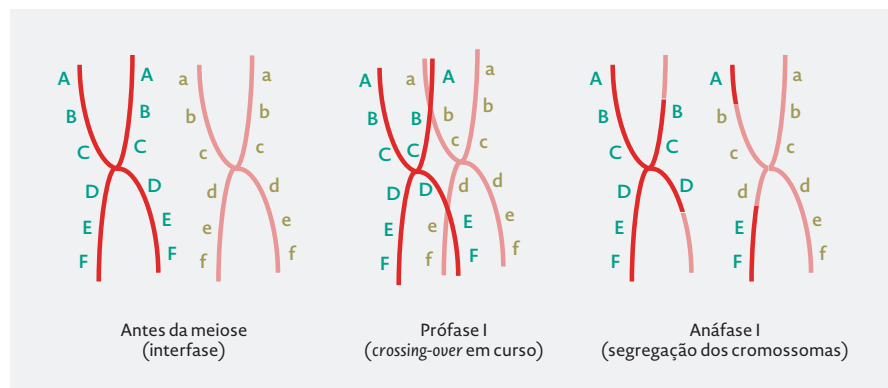


FIGURA 6
Representação esquemática do **crossing-over**. Na prófase I da meiose, dá-se o emparelhamento dos cromossomas homólogos e o processo de **crossing-over**. O **crossing-over** consiste na troca de secções de ADN entre cromátides de cromossomas homólogos. Na ausência de **crossing-over**, os genes localizados num mesmo cromossoma seriam transmitidos em bloco às células-filhas durante a meiose – cada cromossoma constituiria um imenso «grupo de ligação». O **crossing-over** quebra a coesão dos genes a nível cromossomático, permitindo a sua recombinação. Legenda: genes representados com letras, com duas formas alélicas, uma verde em maiúsculas e outra a castanho em minúsculas. [Figura original.]

À escala do genoma, a seleção natural expressa-se através de alterações da frequência alélica relativa (i. e., de uns alelos em relação aos outros) (Quadro 1). Os **alelos vantajosos** – que codificam ou regulam características fenotípicas vantajosas – são positivamente selecionados, e a sua frequência cresce ao longo do tempo. A seleção não toca nos **alelos neutrais** e deprime os **alelos desvantajosos**.

Quando a variação fenotípica intrapopulacional tem uma base genética, a seleção de fenótipos traduz-se numa seleção de genótipos e em evolução (Figura 7). Para entender a seleção natural, é fundamental esclarecer esta asserção. Um genótipo expressa-se numa coleção de fenótipos. Videiras morfológicamente muito distintas podem pertencer ao mesmo clone, e dois gémeos univitelinos nunca são completamente iguais. O fenótipo é determinado pelo genoma mas também pela interação dos indivíduos com o ambiente. Se a variação fenotípica numa população se deve apenas ao historial da exposição dos indivíduos ao ambiente que os envolve, ainda que o sucesso reprodutivo varie de indivíduo para indivíduo, o efeito da seleção não tem consequências evolutivas. Para a seleção causar mudança evolutiva são necessárias, e suficientes, três condições: i) tem de ocorrer variação fenotípica; ii) alguns indivíduos terem maior sucesso reprodutivo do que outros, e a iii) reprodução diferencial dos indivíduos resultar da posse de características fenotípicas geneticamente transmissíveis. A seleção natural valoriza a fecundidade dos indivíduos num determinado contexto seletivo e não a sua sobrevivência. Uma vida mais longa e saudável não implica, obrigatoriamente, um sucesso reprodutivo acrescido.

A seleção natural não deve ser confundida com evolução. A seleção natural é um **mecanismo de mudança evolutiva** (= **mecanismo evolutivo**), como a mutação, a deriva genética, a migração ou a hibridação; a evolução é um processo⁷. A seleção pode ocorrer sem produzir mudança evolutiva, caso as diferenças entre indivíduos não tenham uma base genética, como se referiu, ou a seleção atue como uma força de estabilização do genótipo (v. seleção de estabilização em «Seleção natural e especiação»). A evolução acontece, essencialmente, por seleção ou por deriva genética. O conceito de **adaptação** como processo (v. dois conceitos de adaptação no Quadro 1) refere-se precisamente à porção da mudança evolutiva controlada pela seleção natural. O papel da seleção natural foi seriamente questionado na década de 1960, mas nas últimas décadas assistiu-se à sua revalorização no processo evolutivo.

Deriva genética

Em populações pequenas, além da seleção natural, tem uma enorme importância um outro mecanismo de mudança evolutiva – a **deriva genética**. O conceito de deriva genética refere-se às mudanças aleatórias

da variação genética à escala da população. Ocorre em duas situações:

- Efeito fundador** (*founder effect*) – quando um pequeno grupo de indivíduos de uma espécie migra e se isola da população parental: e.g., numa ilha ou no outro lado de uma cordilheira;
- Bottlenecks populacionais** (*population bottlenecks*) – quando por causas naturais (e.g., cheias, escoadas

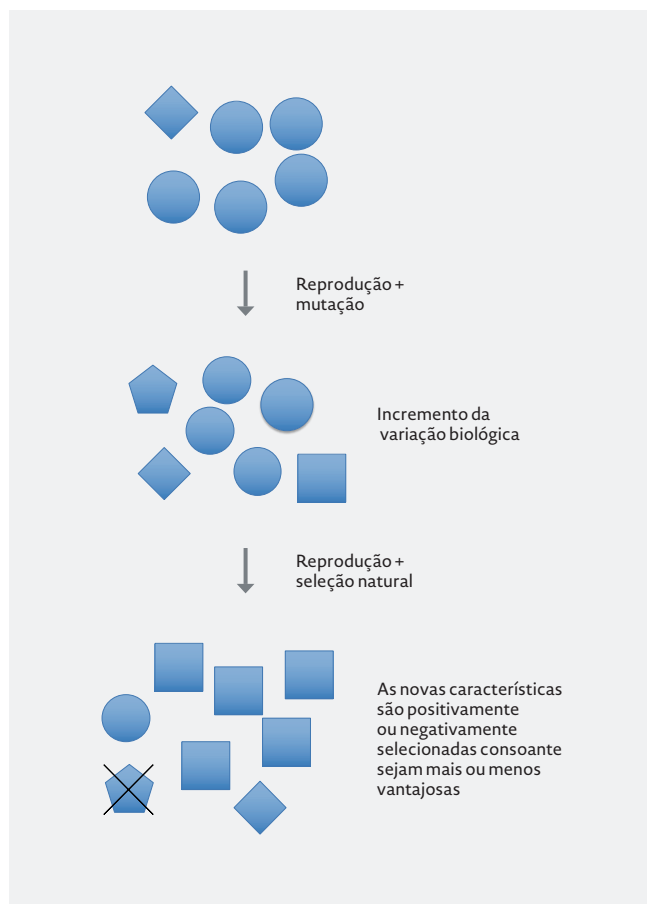


FIGURA 7
Representação esquemática do mecanismo da seleção natural. As figuras geométricas representam espécies com determinadas características genéticas. [Figura original.]

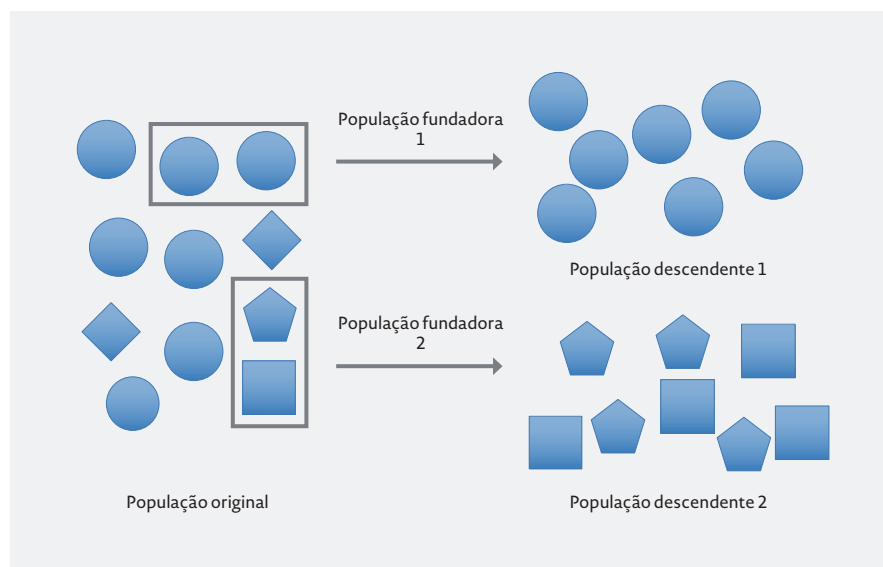


FIGURA 8
Representação esquemática da deriva genética por efeito fundador. As figuras geométricas representam espécies com determinadas características genéticas. N.B., amostragem enviesada da variabilidade genética da população original e consequente fixação de características raras (população descendente 2) e perda de diversidade (população descendente 1 e 2). [Figura original.]

lávicas ou alterações climáticas) ou antrópicas (e.g., corte de floresta nativa) sucede uma redução drástica da dimensão de uma população, ou a sua pulverização em pequenas populações reprodutivamente isoladas.

O efeito fundador implica a diferenciação de novas populações por migração; o *bottleneck* é um mecanismo intrapopulacional (contração da população original). Os indivíduos fundadores (efeito fundador) ou sobreviventes (*bottlenecks* populacionais) transportam, em si, uma amostra empobrecida e aleatória da variação genética da população original (Figura 8).

A deriva genética origina perdas assinaláveis de variação genética. Eventualmente, promove a fixação de características, e, ao nível do genoma, alelos raros nas populações originais. Enquanto a seleção fixa alelos vantajosos, a deriva genética fixa alelos ao acaso, proveitosos ou não do ponto de vista adaptativo – a deriva genética é um mecanismo neutral, independente do ambiente de seleção. Em populações muito pequenas chega a contrariar o efeito adaptativo da seleção natural.

As perdas de variação genética agravam os riscos de extinção, porque quanto menor a variação genética menor a capacidade de uma população se adaptar a variações do ambiente seletivo. Em contrapartida, a deriva genética pode promover a divergência evolutiva e a especiação («Diferenciação ecotípica. Especiação ecológica»). A compreensão plena da importância da deriva genética é posterior à formulação da teoria sintética da evolução.

A variação genética de uma população sujeita a deriva genética depende de vários fatores, entre os quais a intensidade da deriva genética (do efeito fundador e do *bottleneck*) e, após o evento de deriva genética, da taxa de crescimento da população, da intensidade da seleção natural, da taxa de mutação e da imigração de indivíduos provenientes de outras populações (Chakraborty & Kimmel, 2001).

UNIDADE DE SELEÇÃO E UNIDADE DE EVOLUÇÃO

Embora a seleção natural seja essencialmente um **processo individualístico** (atua ao nível do indivíduo), tanto a evolução como a especiação são processos populacionais. Esta proposição tem uma importância transcendente em biologia da evolução, mas a sua elucidação e comprovação experimental e teórica não são fáceis. Expõem-se em seguida algumas ideias que poderão auxiliar leituras posteriores sobre o tema.

A seleção natural que gera evolução atua sobre indivíduos, raramente em grupos: o indivíduo é a **unidade de seleção** (*unit of selection*) fundamental da evolução. A **seleção de grupo** (*group selection*) é um dos temas mais

controversos em biologia da evolução. A ideia é simples: além dos indivíduos, também os grupos familiares ou as populações podem estar sujeitos a seleção. Dizem os seus defensores que a seleção de grupo explica adequadamente a evolução de características que aumentam o sucesso reprodutivo dos grupos à custa do sucesso reprodutivo de alguns indivíduos. O comportamento altruísta dos insetos sociais – e.g., as obreiras de uma colmeia que não se reproduzem em favor da abelha-rainha – seria um exemplo acabado da seleção de grupo. Na década de 1960, o biólogo inglês William Hamilton (1936-2000) (Figura 3F) mostrou na teoria que o altruísmo nos insetos sociais, e em outras espécies animais, tem afinal uma explicação individualística. A seleção de grupo é hoje rejeitada pela grande maioria dos evolucionistas. A existir, teve e tem um efeito demasiado ténue na história evolutiva da vida. Portanto, comentários do tipo «os indivíduos da espécie X produzem muitas sementes para garantir a sobrevivência da espécie» são inaceitáveis porque pressupõem que a seleção de grupo é biologicamente relevante. Por razões análogas, as espécies não evoluem para o benefício de outras, embora as relações interespecíficas mutuamente vantajosas (e.g., simbiose) sejam talhadas pela evolução.

Quando os indivíduos são alvo de seleção, a proporção dos indivíduos que transportam determinados alelos muda e as populações evoluem: a população é, por definição, a **unidade fundamental de evolução do vivo**. Se as espécies são, como adiante se explicita, constelações de populações, então também as espécies evoluem. Se as populações evoluem em ambientes seletivos muito diferenciados, o fluxo génico interpopulacional pode rapidamente ser insuficiente para se sobrepor aos efeitos da seleção natural local: com o tempo, a divergência é inevitável. Por outras palavras, para as populações de uma espécie evoluírem de forma coesiva no seu todo é necessário um balanço, sempre dinâmico, entre a homogeneização genética promovida pelo fluxo génico interpopulacional e as forças disruptivas da adaptação.

NOÇÕES DE FITNESS, SUCESSO REPRODUTIVO E SUCESSO EVOLUTIVO

A famosíssima frase «*survival of the fittest*», da autoria do polímata inglês Herbert Spencer (1820-1903), foi tardiamente adoptada por Darwin, a conselho de Wallace, como um sinónimo de seleção natural. Na primeira edição de *A Origem*, Darwin usou o termo «*fitness*» para designar um estado (e não um processo) de adaptação ao meio ambiente (Costa, 2013). Com a formulação «*survival of the fittest*», o *fitness* passou a referir-se à sobrevivência e ao sucesso reprodutivo dos indivíduos de fenótipo mais bem-adaptado, no imediato, a um determinado ambiente local (Gould cit. Wikipédia, 2015) – um conceito muito distante dos objetivos sociopolíticos de Spencer.

O conceito de *fitness*⁸ é acaloradamente debatido nos meios da biologia da evolução, muito mais do que «seleção natural». Geralmente, refere-se à capacidade de um indivíduo ou, mais raramente, de grupos de indivíduos, populações ou até espécies de sobreviverem e reproduzirem-se num determinado ambiente (Orr, 2009). A seleção natural atua quando os genótipos dos indivíduos diferem no seu *fitness*. Em consequência do diferencial de capacidade reprodutiva dos indivíduos portadores de diferentes genótipos, as frequências dos alelos (à escala da população) mudam – e há evolução. Noutros contextos, o *fitness* é tomado como uma propriedade dos alelos que descreve a probabilidade de a sua frequência aumentar (relativamente a outros alelos no interior de uma população) nas gerações futuras (mais informação no Quadro 1). O **sucesso reprodutivo** é geralmente entendido como o número de descendentes produzido ao nível do indivíduo. Claro, quanto maior o *fitness* dos alelos/genótipos, maior o sucesso reprodutivo dos indivíduos. A medição do sucesso reprodutivo é simples, a do *fitness* não. *Fitness* não é o mesmo que sucesso reprodutivo, mas os dois conceitos podem ser sinonimizados, sem prejuízo, num texto introdutório como este.

A noção de **sucesso evolutivo** (*evolutionary success*), algo de muito controverso em biologia da evolução, sobre-põe-se, em parte, ao sucesso reprodutivo. O fator tempo é determinante para os distinguir. O sucesso evolutivo de uma linhagem avalia-se pela sua dominância ecológica e/ou diversificação no longo prazo. O sucesso evolutivo das angiospérmicas, por exemplo, é inegável. Um alelo, um gene, uma característica ou uma população em expansão demonstram sucesso evolutivo. Também uma espécie, eventualmente um género ou uma família, que tenha sido capaz de invadir um novo nicho ecológico. O conceito de sucesso evolutivo é, geralmente, aplicado num contexto macroevolutivo.

TIPOS DE EVOLUÇÃO

Macro e microevolução

A «descendência com modificação» (Quadro 1) é, na realidade, uma definição de **microevolução**. A **macroevolução** engloba modificações evolutivas ocorridas à escala da espécie, ou categorias superiores, de que é exemplo a evolução de grandes linhagens de seres vivos, como as plantas com flor. De acordo com os fundadores da teoria sintética da evolução, a diferenciação de taxa de categoria igual ou superior à espécie, i. e., a macroevolução, tem, em última instância, origem nas acumulações de pequenas variações genéticas, essencialmente, mas não apenas, guiadas pela seleção natural. Então, os mecanismos de mudança evolutiva (mutação, deriva, migração e seleção) são comuns à micro e à macroevolução. A macroevolução desenrola-se

em períodos de tempo superiores aos processos micro-evolutivos, seria esta a grande diferença.

Evolução convergente e paralela

Em consequência da **evolução convergente** (Quadro 1), surgem estruturas com forma e/ou função ou adaptações fisiológicas similares, ausentes nos ancestrais dos grupos convergentes. Recordemos que logo no início do volume I foram apresentados os conceitos de analogia e homologia. Os caracteres análogos resultam de convergência evolutiva e os caracteres homólogos da partilha de caracteres adquiridos por um ancestral comum.

Os conhecimentos adquiridos nesta introdução à evolução possibilitam a introdução de uma terminologia mais precisa e ir um pouco mais longe na explicação da similaridade morfológica e funcional. W. Hennig, o fundador da cladística (volume III), identifica três causas para a similaridade entre os seres vivos (Futuyma, 2005):

- i) Partilha de caracteres homólogos recentemente evoluídos num ancestral comum (**caracteres derivados** = **apomorfias**; **apomorphies**);
- ii) Persistência de características ancestrais (**plesiomorfias**; **plesiomorphies**);
- iii) Partilha de caracteres resultantes de evolução convergente (**caracteres análogos**, = **caracteres homoplásticos**, **homoplasias**; **homoplasies**).

No volume III insiste-se que as homoplasias são uma fonte sistemática de erro na classificação dos seres vivos e que somente as apomorfias são evidências válidas de monofilia e, conseqüentemente, úteis para a construção de filogenias. A flexibilidade evolutiva dos estádios de carácter ajuda a explicar por que razão nas plantas é tão frequente linhagens não aparentadas serem morfologicamente semelhantes.

A **evolução paralela** é um subtipo de evolução convergente. Refere-se à evolução de características similares em populações coespecíficas, ou em espécies descendentes próximas de um ancestral comum, em consequência de pressões de seleção similares. A evolução paralela distingue-se por resultar de modificações genéticas similares (Stern, 2013). A evolução paralela é expectável quando diferentes linhagens (populações e espécies) estão sujeitas a condições ecológicas similares. O carácter pervasivo da convergência e do paralelismo nos seres vivos são uma evidência irreduzível da importância do ambiente seletivo (e da ecologia), e da seleção natural nos processos evolutivos e na especiação. Esta discussão será recuperada e aprofundada no ponto «Modos de seleção natural», no início do capítulo sobre especiação.

Coevolução

A coevolução, como tantos outros conceitos de biologia da evolução, tem muitas interpretações na literatura. Para o uso que é dado ao conceito neste texto, basta entendê-lo como a acumulação de mudanças evolutivas recíprocas resultantes de interações entre espécies. Por outras palavras, há coevolução quando as mudanças das características de uma espécie condicionam a evolução das características de uma outra, a qual, por sua vez, condiciona a evolução da primeira espécie, e assim sucessivamente, num «pingue-pongue evolutivo» no tempo. Sendo a evolução um processo populacional, é óbvio que a definição de coevolução tem de ser desenvolvida à mesma escala. A coevolução é um processo, e não um produto evolutivo – a coevolução produz adaptações recíprocas, i. e., **coadaptações**.

Estão descritos inúmeros casos de coevolução em todos os tipos de interações entre espécies, desde relações mutualistas (interações mutuamente vantajosas), a relações parasita-hospedeiro (em que as vantagens de um indivíduo de uma espécie são obtidas à custa do prejuízo de um indivíduo de outra; volume I).

A interação mutualista insetos polinizadores-plantas polinizadas é um tema clássico nos estudos de coevolução de grande interesse para a botânica evolucionária, porque teve um papel determinante na evolução das plantas com flor («Evolução de estruturas reprodutivas bissexuais e do capelo. Coevolução insetos-angiospérmicas»). Como se refere no volume I, a polinização cruzada oferece grandes vantagens, tão grandes que compensa às plantas investir em recompensas (pólen e néctar) e na sua publicidade, para assegurar a visita de insetos polinizadores. Para obter retorno do investimento, é preciso que os insetos polinizadores sejam capazes de discriminar positivamente as plantas que lhes são úteis. Vejamos dois exemplos que corroboram experimentalmente esta hipótese. Polinizadores tão importantes como os abelhões (género *Bombus*, Apidae) visitam mais as flores que, simultaneamente, divulgam e oferecem as melhores recompensas em pólen porque são capazes de relacionar diferenças na qualidade do pólen com características das flores, como a cor das pétalas (Nicholls & Hempel de Ibarra, 2014). Estudos de *fitness* em flores com e sem voláteis, pertencentes à mesma espécie, demonstraram que os insetos polinizadores são mais eficientes nas flores com odor, e que estas produzem mais sementes do que as flores sem odor (Kessler *et al.*, 2015). O comportamento dos insetos polinizadores durante a colheita de pólen e néctar é um processo elaborado que envolve aprendizagem e tomadas de decisão. Embora os sinais para atrair polinizadores e as recompensas tenham elevados custos energéticos e, eventualmente, possam ser percebidos pelos insetos errados (e.g., herbívoros), traduzem-se, nas plantas, em ganhos de *fitness*. A hipótese recíproca – os insetos que são capazes de identificar

e selecionar as plantas que produzem pólen e néctar têm um *fitness* acrescido – também é verdadeira. Esta reciprocidade é o substrato da coevolução planta-polinizador.

Não se pense, porém, que a coevolução planta-polinizadores emerge da cooperação entre espécies. É do interesse das plantas minimizar os custos da polinização em pólen e néctar; os insetos, por seu turno, são seletivos na visita das flores e procuram maximizar a colheita de proteínas e energia, i. e., de pólen e néctar. Este conflito de interesses explica a evolução, por exemplo, de sistemas de proteção do pólen nas plantas (e.g., anteras escondidas em bolsas) e de adaptações que aumentam a eficiência da recolha de pólen nos insetos (e.g., pentes coletores de pólen nas abelhas e capacidades cognitivas) (volume I). Casos há, como se expõe no volume I, em que as plantas são desonestas na sua relação com os insetos polinizadores; no lado dos insetos pode ser vantajoso adquirir néctar e pólen por caminhos ínvios sem polinizar a planta (e.g., perfuração da corola)...

A dependência entre espécies mutualistas em coevolução é muito variável. As *Yucca* (Asparagaceae) sul-americanas coevoluem com borboletas (Prodoxidae, Lepidoptera) polinizadoras há pelo menos 40 M. a. (Pelmir, 2003). As plantas dependem da polinização realizada por borboletas adultas; as larvas das borboletas completam o seu desenvolvimento alimentando-se das sementes em crescimento. Ao contrário da maioria das relações planta-polinizador, frequentemente a uma espécie de *Yucca* corresponde uma espécie de borboleta polinizadora (Pelmir, 2003). Nas *Yucca* ocorre uma coevolução obrigatória entre dois organismos interaguintes; na maior parte dos casos documentados de coevolução, esta relação é mais difusa, com a participação de poucos a muitos «parceiros» facultativos, e assimétrica, com alguns parceiros a evoluir mais rapidamente do que outros (Lunau, 2002). As plantas entomófilas, de facto, raramente dependem de um único polinizador. A dependência excessiva num único vetor polínico, ou num grupo reduzido de vetores, embora assegure a chegada de pólen de boa qualidade, incrementa os riscos de insucesso reprodutivo. Por essa razão, muitas espécies servem-se de mais de um vetor polínico ou autopolinizam-se perante um atraso excessivo da chegada de um vetor com pólen compatível do exterior. Por exemplo, as flores das estevas (*Cistus*, Cistaceae) são visitadas por um espectro muito alargado de insetos, que compreende himenópteros (abelhas e vespas), dípteros (moscas) e coleópteros (escaravelhos), sendo os primeiros dominantes; algumas orquídeas após um período de espera autopolinizam-se (volume I).

No ponto «Dispersão» (volume I), referiu-se que longe dos indivíduos parentais há micro-habitats não preenchidos, livres de doenças, pragas e competidores, e ricos em recursos, onde criar filhos saudáveis. A dispersão a longa distância aumenta a probabilidade

de colonização de microssítios adequados, portanto, a evolução de mecanismos de dispersão a longa distância aumenta o *fitness*. As sementes e frutos carnudos são uma recompensa do serviço de dispersão. Por outro lado, as sementes e os frutos carnudos são caros do ponto de vista energético e atraem fitófagos que digerem as sementes por completo, em vez de as expelirem incólumes. A coevolução entre as plantas e os dispersores de sementes é análoga à coevolução polinizadores-plantas polinizadas.

Se a seleção natural é difícil de demonstrar com dados empíricos, a coevolução muito mais o é. Em condições naturais, as interações evolutivas entre populações são tão variáveis no tempo e no espaço que é difícil distinguir coadaptações de caracteres herdados de processos coevolutivos pretéritos. Ainda assim, o facto de as sementes de fósseis mesozoicos de *Ginkgo*, cicadáceas, e de *Caytonia* (um putativo ancestral já extinto das angiospérmicas) terem um revestimento carnudo prova que a coevolução há muito que está presente na evolução das plantas terrestres.

ADAPTAÇÃO VS. ACLIMATAÇÃO

«A seleção natural, todos os dias, a toda a hora, escrutina, por todo o mundo, todas as variações, até à mais pequena; rejeitando as más, preservando e incrementando as boas» (Darwin, 1859). A seleção natural introduz no genoma, lenta e continuamente, informação sobre o **ambiente seletivo** (*selective environment*), i. e., sobre os recursos e as variáveis ambientais⁹ que condicionam o sucesso reprodutivo dos indivíduos. O termo adaptação tem, como se refere no Quadro 1, pelo menos dois significados. A **adaptação** como processo refere-se ao ajustamento dos organismos ao ambiente que os envolve pela ação da seleção natural. Neste processo, os indivíduos acumulam características – **adaptações** – que lhes conferem **vantagens seletivas** para enfrentar certos atributos do ambiente seletivo. Se a seleção natural elege adaptações, então as populações e as espécies submetidas a seleção **evoluem por adaptação**. Embora de uso corrente, os conceitos ligados ao termo adaptação são de uma enorme complexidade.

De acordo com o modelo de evolução por seleção natural proposto pela teoria sintética da evolução, as características adaptativas¹⁰ (adaptações) primeiro surgem por acaso e só posteriormente a sua frequência é incrementada por seleção. O corpo vegetativo de um cato xeromórfico (adaptado a climas de grande secura) envolveu a acumulação e a concatenação de um grande número de «acasos felizes», i. e., de adaptações. Os raciocínios adaptativos simplistas, o *adaptationist storytelling*, do tipo «as plantas têm espinhos para se defenderem dos animais herbívoros», envolvem grandes riscos, porque se sustentam em evidências circunstanciais potencialmente mal interpretadas (v. «Prólogo»

no volume I). A identificação de adaptações, i. e., a demonstração das vantagens adaptativas de características, é complexa e morosa. Por exemplo, a camuflagem (e.g., ovos pintalgados com as cores do solo ou asas com os padrões do tronco de uma árvore) é uma adaptação generalizada na natureza, porque, supõe-se, incrementa a probabilidade de escapar à atenção dos predadores. Porém, a corroboração inequívoca em condições de campo desta hipótese só foi conseguida c. de 125 anos depois da sua formulação por A. Wallace em 1889 (Troschianko et al., 2016).

O conceito de **aclimatação** refere-se ao processo de modificação do corpo dos seres vivos em resposta a alterações do *habitat*, nas plantas geralmente envolvendo variáveis climáticas, de solo e os efeitos da competição e da fitofagia. A adaptação é um processo lento, dirigido pela seleção natural, acompanhado de alterações genéticas qualitativas e quantitativas transmissíveis de geração para geração. A aclimatação, pelo contrário, não acarreta alterações genéticas mas tão-somente modificações fenotípicas, na morfologia e/ou na fisiologia da planta: é uma consequência direta da plasticidade fenotípica. A colocação ao ar livre de plantas propagadas em estufa para melhor suportarem condições climáticas mais extremas após transplantação, no campo, é um exemplo prático de aclimatação (Figura 9).

A **plasticidade fenotípica**, i. e., a capacidade de um determinado genótipo alterar a sua morfologia em função das condições ambientais, condiciona o leque de *habitats* que esse mesmo genótipo pode ocupar. As vantagens



FIGURA 9
Aclimatação ao ar livre de castanheiros propagados por semente em estufa.
[Foto: Carlos Aguiar.]

e os mecanismos da plasticidade fenotípica nas plantas estão discutidos no início do volume I. A extensão da plasticidade fenotípica é geneticamente regulada. À primeira vista, quanto mais plástico for um genótipo, maior o sucesso reprodutivo dos seus portadores; mas não é assim. Há limites biológicos à plasticidade fenotípica, caso contrário o mundo seria povoado por uma única espécie de plantas. Portanto, a partir de determinado nível, novos ganhos de plasticidade fenotípica são negativamente selecionados, porque deprimem o *fitness* ao afetarem negativamente outras características adaptativas. (v. conceito de *Trade-off* de *fitness* no Quadro 1)

Na natureza, jamais duas plantas da mesma espécie são exatamente iguais. Ainda que possuam o mesmo genoma, não partilham a mesma história individual, e a história de vida condiciona o fenótipo. Por mais de uma vez se defendeu que a variação do fenótipo tem causas ambientais e genéticas, e as primeiras podem sobrepor-se às segundas. Todo o botânico de campo experiente já se deparou com indivíduos atarracados em solos delgados, ou vergados pelos ventos marítimos, tendo na vizinhança indivíduos coespecíficos exuberantes a colonizar biótopos abrigados com solos profundos. Entre outros termos sinónimos, na bibliografia aplica-se o termo **ecofeno** (*ecophene*) para designar as formas e fisiologias controladas pelo meio ambiente (Stace, 1991). A plasticidade fenotípica expressa-se em ecofenos.

Recentemente, foi provado que alguns tipos de aclimatação são, pelo menos em parte, sexualmente transmissíveis. Os descendentes de plantas aclimatadas

a determinadas condições ambientais – e.g., solos secos ou pobre de nutrientes – frequentemente crescem mais, e reproduzem-se com mais sucesso, nas mesmas condições ambientais do que os descendentes de indivíduos não aclimatados. Um exemplo animal: no gado bovino, as condições ambientais vividas pelas mães, sobretudo no que diz respeito à qualidade da alimentação, refletem-se na *performance* zootécnica dos seus descendentes; as raças animais melhoram-se pela boca, diz uma velha máxima dos zootécnicos. A transmissão de caracteres adquiridos por aclimatação está relacionada com modificações ao nível da repressão e expressão génica (e.g., metilação de genes), ainda não totalmente compreendidas (as sequências de nucleótidos não são a única informação genética transmissível). O estudo da transmissão de caracteres sem alterações do código genético – a **epigenética** – é uma área recente, de ponta e em franco progresso na biologia evolutiva. No ponto «Síntese evolucionária estendida» já se havia feito uma alusão a esta temática.

EVOLUÇÃO DE CARACTERES COMPLEXOS. REVERSÃO DE CARACTERES

Como se refere no Quadro 1, um **carácter** é uma característica observável e geneticamente transmissível de um organismo. A teoria da evolução tem uma importante predição: os caracteres complexos evoluem de forma incremental pela acumulação de «pequenas» características transmissíveis¹¹. A semente e/ou o olho dos vertebrados foram precedidos por uma turba de estádios intermédios. Todas as etapas da evolução de um carácter complexo foram adaptativas, de outro modo as suas características não teriam sido fixadas por seleção natural. Como refere Dawkins (1986), «a seleção natural é um processo cumulativo no qual pequenas adaptações são retidas e convertem-se no ponto de partida para novas adaptações».

Se o produto final deste processo evolutivo incremental – o carácter complexo – é muito vantajoso, então as formas intermédias que o procederam correm o risco de serem descartadas por seleção. As linhagens que produziram «protossementes» extinguíram sem agravo. A extinção de formas intermédias traduz-se em acentuadas discontinuidades morfológicas entre os organismos atuais e cria nos menos informados em teoria da evolução a ilusão de que a evolução de características complexas é saltacional.

A evolução de caracteres complexos muito vantajosos pode, eventualmente, impossibilitar a sua «reevolução». A semente evoluiu uma única vez: todos os eucariotas e todas as plantas com semente partilham um ancestral comum. Mas há exceções: a multicelularidade, como se verá, evoluiu pelo menos uma vez no grande clado (= linhagem) dos animais, três vezes nos fungos e seis vezes nas algas (Niklas & Newman, 2013). Ao contrário

FIGURA 10
Redução de caracteres.
Esqueleto de um dodó (*Raphus cucullatus*, *Columbidae*; Cadogan Gallery, Museu de História Natural, Londres). O ancestral do dodó seria uma ave semelhante a um pombo com capacidade de voar. N. B., a natureza vestigial nos ossos das asas. [Foto: Carlos Aguiar.]



do que muitos dos seus opositores defendem, a teoria da evolução explica adequadamente a evolução de caracteres complexos, em alguns casos com um razoável suporte fóssil (e.g., «Evolução do estróbilo»).

A complexidade não é uma inevitabilidade evolutiva (v. «Mais características do processo evolutivo»), e muitas vezes é reversível. A redução ou a perda de caracteres são frequentes na natureza, sobretudo nas plantas. A redução das asas em algumas aves insulares (e.g., o extinto dodó das ilhas Maurícias; Figura 10) e o desaparecimento dos olhos em alguns peixes e insetos cavernícolas são os exemplos animais mais conhecidos. Nas plantas, a redução de caracteres é óbvia nas brácteas escamiformes das inflorescências ou na simplificação do perianto das flores anemófilas (e.g., lodículas das gramíneas). A perda da capacidade fotossintética nas plantas parasitas é outro exemplo. A **redução de caracteres** (*character reduction*) é geralmente interpretada como uma consequência direta da perda de funções. Crê-se que nestas condições a manutenção de caracteres não funcionais terá custos energéticos ou *trade-offs* de *fitness* que pressionam a sua redução.

Nas plantas, muito mais que nos animais, são habituais **reversões de caracteres** (*character reversal*), i. e., estádios de carácter derivado que retornam a uma condição ancestral. Por exemplo, o ovário ínfero surgiu de forma independente em muitos grupos de plantas, e admite-se que a inversão de ovário ínfero em súpero possa ter acontecido mais de uma vez em numerosos grupos de plantas (inclusivamente no mesmo género). Nas Ericales (a ordem que inclui as Ericaceae) ocorreu um fenómeno análogo com o número de tegumentos do primórdio seminal ou na fusão das pétalas (Schonenberger et al., 2005). Admite-se que a probabilidade de retornar ao estádio de carácter ancestral é inversamente proporcional à complexidade dos processos envolvidos na ontogénese do estádio de carácter derivado (Barrett, 2013). O número de flores por inflorescência é um carácter lábil, facilmente reversível; em contrapartida, a evolução (e a reversão) de ciclos de vida anuais em plantas perenes, da simetria radial em bilateral ou da fusão de partes da flor, é mais rara. Outros caracteres são praticamente irreversíveis, representando **becos sem saída evolutivos** (*evolutionary dead end*), como será, geralmente, o caso da autopolinização (Barrett, 2013).

UMA EXPLICAÇÃO EVOLUTIVA DA SEXUALIDADE

A sexualidade é uma apomorfia dos eucariotas (Lane, 2015) com custos significativos para os indivíduos, porque envolve mecanismos (e.g., tradução e replicação do ADN e meiose) e estruturas (e.g., organitos celulares) energeticamente caros, complexos e sujeitos a erros. Nas plantas com semente, erros na meiose expressam-se na produção de pólen e primórdios seminais estéreis.

A construção de gâmetas ♂ implica enormes gastos de matéria e energia, porque a maior parte do pólen perde-se durante a polinização. A formação de sementes, por seu turno, demora tempo e envolve a concentração de grandes quantidades de nutrientes, primeiro no primórdio seminal e depois na semente, apetecidas por todo o tipo de fitófagos e parasitas. Os custos da sexualidade agravam-se nas espécies dioicas, porque os indivíduos masculinos não geram descendentes. E os exemplos continuam... (v. Obeso, 2002).

Os **custos de sexualidade** podem ser organizados do seguinte modo:

- Custos energéticos – v.s.;
- Custo dos machos (*male costs*) – só uma ínfima parte dos gâmetas participa na reprodução sexual; a energia gasta na produção de gâmetas masculinos poderia ser desviada para a produção de propágulos na reprodução assexuada;
- Custo da recombinação (*recombination costs*) – as combinações bem-adaptadas e reprodutivamente bem-sucedidas dos indivíduos parentais femininos podem ser quebradas pela sexualidade, gerando-se descendentes inferiores, mal-adaptados, reprodutivamente malsucedidos (de *fitness* inferior);
- Custos mecânico-celulares (*cellular mechanical costs*) – a meiose, a fecundação e a embriogénese envolvem uma pesada e complexa maquinaria celular sujeita a erro;
- Insegurança reprodutiva – sensibilidade a condições ambientais – os mecanismos biológicos da reprodução sexual são muito sensíveis às condições ambientais.

Para entender da evolução da sexualidade, é importante ainda ter presente que a dimensão e a complexidade da célula eucariota diminuem a velocidade da reprodução assexuada. E quanto mais longo o ciclo reprodutivo, mais lenta a acumulação de variação por mutação. Os procariotas, além de se multiplicarem com rapidez, complementam a mutação com mecanismos próprios, muito eficientes, de produção de variação genética (e.g., conjugação e transdução, «Variação genética»).

O porquê da sexualidade foi questionado pela primeira vez por Charles Darwin há cerca de 150 anos. Atualmente, estão publicadas pelo menos 20 hipóteses (Kondrashov, 1993) para explicar a evolução e a persistência da reprodução sexual, entre as quais se destacam apenas duas. Os proponentes da **hipótese da variação e seleção** (*variation and selection hypotheses*) admitem que a sexualidade acelera a evolução por adaptação. A sexualidade incrementa a variação genética e a probabilidade de se formarem combinações vantajosas («Variação genética»). Mais variação genética submetida à ação da seleção natural, por sua vez, aumenta a velocidade e a qualidade das soluções adaptativas para lidar com a variação ambiental. Sem sexualidade as mutações vantajosas ficariam irremediavelmente isoladas

nos indivíduos portadores, sem possibilidade de serem reforçadas através da recombinação com outras mutações vantajosas. A hipótese de que a sexualidade acelera a adaptação foi corroborada por via experimental por MacDonald et al. (2016).

De acordo com a **hipótese da vantagem imediata** (*immediate benefit hypotheses*), a eliminação de genes e alelos deletérios é a principal causa explicativa da evolução da sexualidade. O mecanismo (com grandes saltos na argumentação) é o que se segue. A maquinaria biológica foi sujeita a um processo de seleção de milhões de anos, razão pela qual a grande maioria das mutações que afetam o fenótipo é deletéria. Por outras palavras, as mutações raramente são vantajosas. Uma vez que as sequências de nucleótidos em que podem ocorrer mutações deletérias são numerosas e dispersas por todo o genoma, a produção contínua de mutações deletérias tem um grande impacto no *fitness* de indivíduos e populações. A sexualidade recombina alelos ao acaso e, por essa via, facilita a expressão e a eliminação de alelos deletérios recessivos, ou com expressão reduzida em heterozigotia. Hollister et al. (2014) provaram experimentalmente em plantas com flor que a sexualidade promove a eliminação de genes deletérios que de outro modo se acumulariam por reprodução assexuada (Hollister et al., 2014). Este processo é agilizado no ciclo de vida haplodiplonte («Razões evolutivas e vantagens da haplodiploidia»).

Se a sexualidade é uma característica ancestral dos eucariotas, então é lícito admitir que a evolução e a persistência da sexualidade se devem às vantagens por si conferidas frente à reprodução assexuada. Quando os custos (reprodutivos) da sexualidade são superiores aos da reprodução assexuada – por exemplo, em condições de grande estabilidade ambiental –, a reprodução assexuada pode tornar-se dominante. Na bibliografia estão relatadas espécies que se reproduzem sexuada e assexuadamente em função das condições ambientais. A dominância da reprodução assexuada é, porém, infrequente na natureza, porque, como temos vindo a insistir, o mundo é heterogêneo e composto de mudança. Mesmo em condições de grande constância climática e geológica, a estabilidade ambiental é ilusória, porque, por exemplo, os microrganismos patogénicos desenvolvem, continuamente, formas de ultrapassar as resistências dos seus hospedeiros: são indiferentes à estabilidade ambiental. A sexualidade é indispensável para debelar esta ameaça (Hamilton et al., 1990).

Em resumo: a sexualidade foi a solução evolutiva encontrada pelos eucariotas para o *trade-off* entre complexidade e variação genética. A eliminação de genes deletérios é outra vantagem. A sexualidade acelera a taxa de mudança evolutiva (a sexualidade foi um promotor determinante da diversidade de formas e funções prevalente nos eucariotas) e reduz os riscos de extinção de populações e espécies. Mas, dada a natureza individualista do processo evolutivo, em última instância,

a reprodução sexual existe porque incrementa o sucesso reprodutivo dos indivíduos, i. e., o seu *fitness*.

NOTAS SOBRE AGRICULTURA E EVOLUÇÃO

Seleção artificial

A **seleção artificial** – um termo originalmente proposto por Darwin – consiste num conjunto de técnicas utilizadas pelo Homem para alterar as características fenotípicas e genéticas de animais e plantas domesticados em seu proveito (Quadro 1). Essas técnicas podem ir da sementeira com sementes escolhidas pela sua dimensão, ou provenientes de frutos mais doces, de plantas resistentes a doenças ou tolerantes ao frio, ao moderno **melhoramento molecular** (*molecular breeding*). A seleção artificial atua em características fenotípicas herdáveis (geneticamente controladas e maior ou menor extensão) valorizadas pelo Homem.

A seleção artificial nem sempre ocorreu de forma deliberada. A agricultura em solos com características peculiares, por exemplo muito ácidos ou calcários, seleciona positivamente as plantas mais adaptadas a estes meios sem que para tal seja necessário um propósito dos agricultores. O ato de preparar a terra, a monda manual de competidores ou a sementeira e a colheita em datas determinadas exercem pressões de seleção inadvertidas que condicionaram a trajetória evolutiva das plantas cultivadas. Como referiu o grande agrónomo estado-unidense J. Harlan (1917-1998), «cultivar é selecionar» (Harlan, 1995).

O mecanismo das seleções natural e artificial é comum, como bem o sabia Darwin. Para estas ocorrerem tem de haver variação fenotípica intrapopulacional, e a variação objeto de seleção ser herdável (transmissível entre gerações). Distingue-as o ambiente seletivo. A seleção natural decorre em condições ambientais próprias dos ecossistemas naturais e seminaturais (e.g., prados geridos pelo Homem). A seleção artificial adapta as espécies domesticadas a nichos ecológicos artificiais, criados e mantidos pelo Homem. Estes nichos são parte integrante de agroecossistemas, i. e., de ecossistemas artificiais dirigidos à produção de bens agrícolas. A incapacidade das plantas domesticadas em sobreviver fora dos *habitats* manejados pelo Homem (searas, pomares, hortas, etc.) é um *trade-off* inevitável da seleção artificial. As características de muitas plantas cultivadas são hoje tão distintas das plantas selvagens que os seus ancestrais são impossíveis de determinar sem o auxílio da genética (Figura 11). «As plantas totalmente domesticadas são artefactos produzidos pelo Homem, como o são a ponta de uma seta, um pote de barro ou um machado de pedra» (Harlan, 1995).

Pensar a agricultura com a teoria da evolução

A unidade de seleção é, como se referiu, o indivíduo; a relevância da seleção de grupo foi rejeitada pela evidência empírica. Então, os efeitos da seleção natural manifestam-se com mais intensidade em cada planta individual do que nas comunidades ou nos ecossistemas que integram. Portanto, «é expectável que as adaptações das plantas e dos animais não domesticados promovam de forma mais consistente o *fitness* dos indivíduos do que a organização dos ecossistemas promove a eficiência e a estabilidade» (Denison, 2012). Qual a relevância desta constatação para a biologia aplicada, da qual a agricultura é parte integrante? Seguem-se dois importantes grupos de exemplos.

A evolução trabalhou intensamente a adaptação da espécie de árvore ou de planta prateada ao seu nicho ecológico, e não a estrutura e as funções da floresta ou da pastagem. Por outras palavras, as propriedades de uma comunidade vegetal, ou de um ecossistema, são uma consequência direta das características dos indivíduos que a compõem (o que não invalida a emergência de novas propriedades) e não um produto de um processo de seleção à escala da comunidade ou do ecossistema. A organização das espécies numa comunidade vegetal (*community assembly*), numa floresta ou num prado é um processo individualístico. Assim sendo, existe um enorme espaço para a manipulação humana dos ecossistemas naturais – para a sua conversão em sistemas seminaturais – e para um incremento, por exemplo, da sua produtividade em bens úteis para o Homem, ou da sua resistência à perturbação (e.g., fogo e herbivoria), sem, necessariamente, modificar o *habitat* (e.g., incrementar a trofia do solo). Para aumentar a produtividade em biomassa lenhosa de uma floresta resultante de regeneração natural de espécies indígenas, bastam, muitas vezes, técnicas silvícolas simples, como a limpeza, o desbaste, a desrama ou a introdução de árvores leguminosas fixadoras de azoto. A pastorícia bem gerida e os cortes mecânicos de limpeza da biomassa não consumida (em processo de oxidação) aumentam a produtividade das pastagens.

Uma vez que a sintonização das plantas com o seu nicho ecológico foi modelada por milhões de anos de evolução, com muita dificuldade a biotecnologia poderá tornar ainda mais resistente à secura uma planta xerófila ou à acidez do solo uma planta acidófila¹². Em contrapartida, os melhoradores desenvolveram em poucas décadas cultivares de cereais altamente produtivos porque os ecossistemas agrícolas (os agroecossistemas) não têm paralelo na natureza. A biotecnologia produz artificialmente plantas adaptadas a combinações artificiais de nutrientes no solo, de mobilizações do solo e de controlo químico de pragas, doenças e infestantes. As plantas melhoradas são competitivas (e dominam a biomassa) nos agroecossistemas porque estão mais bem-adaptadas a eles do que as plantas indígenas;



e a produtividade é uma componente determinante nesta adaptação. Os agroecossistemas só recentemente estão a condicionar a história evolutiva das plantas não cultivadas – a agricultura foi inventada há 11 500 anos apenas (Bar-Yosef, 1998). Mas a evolução não para: a invenção da agricultura criou novas pressões de seleção sobre a flor indígena ou naturalizada e em 2007 já 11 espécies de infestantes haviam desenvolvido resistência ao glifosato (Perez-Jones et al., 2007).

A variação genética é essencial para a sobrevivência (e eventual especiação) de uma população. Esta máxima da biologia evolutiva aplica-se também às populações de plantas cultivadas. Cultivar em áreas extensas o mesmo genótipo tem um efeito seletivo tremendo nas populações de pragas e doenças, agravando a probabilidade de evolução de estirpes virulentas potencialmente perigosas. A homogeneidade genética dos milho híbridos a partir do final da década de 1960 explica os estragos causados por uma estirpe mutante do fungo foliar *Bipolaris maydis* (*southern corn leaf blight*) na década de 1970 nos EUA (Futuyma, 2005).

MAIS CARACTERÍSTICAS DO PROCESSO EVOLUTIVO

A complexidade não é uma inevitabilidade

Nos livros-texto de biologia, a exposição da evolução das plantas, ou de qualquer outro grupo de seres vivos, começa nas formas mais simples e acaba nos grupos mais recentes e avançados, ricos em caracteres derivados (apomorfias). A exposição diacrónica, com a escala de tempo geológico em pano de fundo, é a melhor forma de ensinar a evolução, mas existe o risco de minorizar a história evolutiva dos grupos ditos mais primitivos e de veicular as noções teleológicas de que a evolução é unidirecional, que os grupos mais antigos são sempre estruturalmente mais simples e que essa simplicidade

FIGURA 11
As plantas domesticadas como artefactos humanos. A faveira (*Vicia faba*, Fabaceae) foi uma das primeiras plantas cultivadas a ser domesticada, algures no Sudoeste da Ásia, no início do Holocénico. O ancestral da faveira nunca foi identificado e esta espécie não híbrida com nenhuma *Vicia* cultivada ou selvagem; o ancestral da faveira está, provavelmente, extinto (Bryant & Hughes, 2011).
[Foto: Carlos Aguiar.]

incrementa os riscos de extinção perante a inexorável evolução de linhagens de corpo mais complexo. Nos diagramas filogenéticos do reino animal, com frequência é evidenciada a espécie humana, o mesmo acontecendo com as angiospérmicas nos estudos de evolução de plantas. O *scala naturae* aristotélico, a grande cadeia da vida, de acordo com o qual os seres vivos estão organizados numa escala de perfeição encimada pelo Homem, continua a condicionar a explanação do processo evolutivo.

A observação de certos fósseis de mamíferos sul-americanos convenceu Darwin de que a evolução é mais bem representada por uma árvore (Figura 4) em permanente ramificação do que por uma simples escada de progresso (Bowler, 1996). A complexidade não é uma inevitabilidade, nem um sinónimo de sucesso evolutivo (Gould, 2002). Os microrganismos são uma prova disso mesmo: têm uma estrutura e uma fisiologia simples, surgiram em etapas recuadas da vida na Terra, são extraordinariamente abundantes, permanecem essenciais nos ciclos biogeoquímicos e foram cruciais nas pressões seletivas que conduziram à emergência dos metazoários (= animais) e das plantas. Dois terços da história da vida terráquea escreveu-se com seres unicelulares. Dos 29 grandes grupos de eucariotas reconhecidos por Adl et al. (2012), somente cinco contêm seres de grande dimensão: Chloroplastida (inc. 'algas verdes' e plantas terrestres), Rhodophyceae (algas vermelhas), SAR (inc. algas castanhas), Fungi (fungos) e Metazoa (animais). Ainda assim, estes cinco grupos incluem seres unicelulares. Por outro lado, vários grupos de seres vivos relativamente simples evoluíram de formas mais complexas. Algumas, 'algas verdes', unicelulares têm origem em formas multicelulares (e.g., em 'algas verdes', filamentosas ramificadas), as quais, por sua vez, haviam evoluído a partir de formas unicelulares. Os *Psilotum* (Ophioglossidae) não dispõem nem de raízes nem de megafilos, embora provenham de uma linhagem de plantas vasculares com raízes e folhas verdadeiras. As minúsculas e bem-sucedidas lentilhas-d'água (e.g., *Lemna* e *Wolffia*, Araceae) descendem de plantas de muito maior dimensão com inflorescências complexas (Figura 12).

Embora a complexidade não seja uma inevitabilidade evolutiva, é facto que a fisiologia, os órgãos vegetativos

e reprodutivos e os mecanismos de reprodução se complexificaram e diversificaram ao longo do tempo em muitas linhagens de plantas. Nas plantas sucedeu ainda que o último grande grupo a diferenciar-se – as angiospérmicas – é, simultaneamente, o mais bem-sucedido (com maior número de indivíduos, espécies e biomassa) e o grupo morfológica e fisiologicamente mais complexo e diverso. Nos animais, pelo contrário, só as formigas (Hymenoptera, Formicidae) têm mais biomassa do que todos os vertebrados terrestres. No entanto, muitas alternativas evolutivas se esboçaram entre as gimnospérmicas e os 'pteridófitos', tão ou mais complexas do que as angiospérmicas, e que desapareceram sem deixar rasto. Na extensa história das plantas, algumas linhagens complexificaram-se, outras permaneceram em estase evolutiva, algumas evoluíram para formas mais simples e muitas mais extinguíram-se. Se a complexidade não é um sinónimo de sucesso evolutivo, então não tem sentido o uso do conceito de progresso em evolução. Como sempre acontece, a seleção natural opera em favor da complexidade quando esta incrementa o sucesso reprodutivo, e vice-versa.

A evolução não otimiza os seres vivos

A expressão de um qualquer carácter fenotípico nos seres vivos faz-se sempre à custa da expressão de outros; tem custos. Numa árvore fruteira, o investimento em frutos grandes, ricos em energia, reduz, inevitavelmente, o crescimento vegetativo. Do mesmo modo, durante o processo evolutivo, a seleção positiva de uma característica pode afetar negativamente outras características potencialmente vantajosas (que incrementam o *fitness*): diz-se, então, que há um *trade-off de fitness* (*fitness trade-off*) (Quadro 1). Por exemplo, a evolução de sementes pesadas de grande dimensão compromete o rácio número sementes/planta e a sua dispersão: sementes grandes dão origem a plântulas vigorosas e competitivas à custa de uma redução da probabilidade (porque as sementes são poucas e dispersam-se com dificuldade) de uma delas germinar num microssítio adequado (Sundaresan, 2005). Uma planta não pode, em simultâneo, produzir muitas sementes e investir em sementes grandes porque os recursos são limitados. A flora de calcários é muito distinta da flora acidófila: a adaptação a solos calcários compromete a capacidade de colonizar solos ácidos, e vice-versa. Dificilmente uma planta é ao mesmo tempo calcícola e acidófila, assim como aquática e terrestre, habita a alta montanha e as terras baixas, e por aí adiante. Pela mesma razão, não é expectável que o uso de transgénicos possa gerar uma superinfestante que afogue o planeta numa biomassa vegetal tóxica. A partir desta linha argumentativa nasce uma das explicações para o facto de a biota estar segmentada em espécies.

A seleção não cria organismos perfeitos, somente organismos adaptados a um determinado nicho ecológico,

FIGURA 12
A complexidade não é uma inevitabilidade em evolução. As plantas mais pequenas do mundo pertencem ao género *Wolffia* (Araceae). Embora não tenham sequer raízes (vivem suspensas em águas doces), o seu ancestral era uma planta semiterrestre enraizada (Nauheimer et al., 2012). N.B., dois indivíduos de *W. arrhiza* fotografados no Sul de Portugal continental. [Cortesia de M. Porto, Flora-On.]



sob um determinado ambiente seletivo (intrinsecamente instável), com características estruturais e funcionais subótimas quando analisadas *per se*. De certo modo, Darwin antecipa isto mesmo quando, perto do final do último capítulo da primeira edição de *A Origem*, escreveu: «Nem nos devemos admirar se todos os artifícios na natureza não forem [...] absolutamente perfeitos. E se alguns deles são abomináveis para as nossas ideias de *fitness*.»

As pressões de seleção são temporal e espacialmente instáveis porque os recursos e as condições ambientais variam ao longo do tempo e de lugar para lugar, e as taxas de evolução dos parasitas são por regra elevadas. Consequentemente, o *fitness* conferido por um alelo (ou por um gene) é também inconstante. Os organismos atuais são o resultado de uma acumulação improvável de mutações e recombinações felizes, por enquanto evolutivamente bem-sucedida. O sucesso evolutivo de uma linhagem num dado período geológico não implicou um sucesso acrescido nos períodos geológicos seguintes. Gozar de um grande sucesso evolutivo no presente não é garantia de êxito no futuro. Num mundo em permanente mudança, qualquer população ou espécie está irremediavelmente desatualizada do ponto de vista evolutivo, e em risco de extinção. As adaptações contam uma história do passado, enquanto a seleção trabalha o presente.

Acaso ou necessidade?

A evolução fortuita de características adaptativas não pode ser confundida com **necessidade evolutiva**. A ilusão de que a evolução é motivada pela necessidade – pelo uso e desuso, na teoria lamarckiana da evolução – emerge da observação reiterada e de uma interpretação errónea de quatro consequências da evolução por adaptação: i) a concatenação das estruturas e dos processos fisiológicos no corpo dos seres vivos; ii) as correlações entre a forma e a função; iii) a complementaridade das espécies nos ecossistemas, e iv) a inexistência de linhagens com características intermédias. A evidência acumulada em 150 anos de darwinismo mostra que o mecanismo da evolução por seleção é suficiente para explicar o arranjo de espécies com uma estrutura e fisiologia adaptadas ao meio ambiente, e funções precisas à escala do ecossistema, que caracteriza a biota atual. Como Darwin havia reconhecido, as extinções de populações e linhagens explicam os hiatos nas formas dos seres vivos atuais. Só por essa razão não existem plantas intermédias entre as gimnospérmicas e as plantas com flor, nem espécies com uma morfologia a meio caminho entre as aves e os crocodilos. As linhagens de seres vivos que hoje povoam o planeta são um subconjunto das experiências evolutivas do passado.

É muito fácil cair na armadilha da necessidade evolutiva quando se discutem estruturas ou funções complexas.

A semente é o paradigma da estrutura complexa nas plantas. Cada uma das etapas da génese evolutiva da semente (v. «A evolução do primórdio seminal») – heterosporia, monomegasporia, redução (simplificação) do megagametófito, retenção dos megásporos e dos megagametófitos, evolução do nucelo e diferenciação do tegumento – persistiu na semente por duas razões¹³: i) no momento da sua evolução conferia vantagens adaptativas (incrementava o *fitness*); ii) a semente e todas as estruturas intermédias da **sequência evolutiva** (*evolutionary sequence*) que lhe deu origem foram, pelo menos temporariamente, vantajosas («Evolução de caracteres complexos. Reversão de caracteres»). Cada uma das características da semente pode até ter evoluído em ambientes seletivos distintos e persistido porque, fruto do acaso, foi sucedida por características adaptativas. Mais: na sequência evolutiva da génese da semente, algumas características só tiveram oportunidade de evoluir porque foram precedidas por outras que as facilitaram; e.g., por razões meramente físicas – espaço disponível –, a endomegasporia (retenção e germinação do megásporo no interior das paredes do megasporângio) foi precedida pela redução do megagametófito. Pese embora a lógica interna de todas estas hipóteses, a verdade é que não estão resolvidos o quando (tempo), o como (sequência evolutiva) e as causas (**vantagens seletivas**) da evolução de cada uma das características que compõem a semente e da semente em si. No entanto, com um elevado grau de certeza, pode-se afirmar que a evolução de cada uma das características que fazem a semente não se deveu ao sucesso evolutivo da semente. Pode até dar-se o caso, mais do que provável, de algumas das características da semente fixadas no passado serem hoje desvantajosas, mas não o suficiente para a semente ser evolutivamente inviável. As proposições do tipo «X aconteceu para que Y lhe pudesse suceder», as chamadas **proposições teleológicas**, são falsas¹⁴.

No ponto «Tendências evolutivas» (das angiospérmicas), damos mais dois exemplos de proposições teleológicas. Pela mesma razão, ao contrário do que é defendido nos meios criacionistas, o potencial evolutivo de uma dada característica (e.g., precursores da lenhina ou retenção do gametófito) só pode ser avaliado *a posteriori*. Em resumo: a seleção natural não planeia o futuro; só as vantagens imediatas contam (Wright & Barrett, 2010). Uma característica que confira grandes vantagens no curto prazo pode, no futuro, diminuir a probabilidade de uma espécie ou de um grupo de espécies se diversificar, aumentar os seus riscos de extinção, ou todo o contrário.

A evolução é «afeiçoada» mas não determinada por restrições evolutivas

A evolução está sujeita a **restrições evolutivas** (*evolutionary constraints*) de vária ordem que balizam a ação da seleção natural e todo o processo evolutivo. Esta

asserção merece ser aprofundada. Os membros de um qualquer clado partilham características (herdadas dos seus ancestrais) que lhes atribuem vantagens, ou desvantagens, na adaptação a determinados *habitats* ou perante alterações climáticas, ou, pelo contrário, que dificultam a mudança de grupo de polinizadores ou dispersores, por exemplo. Por conseguinte, alguns caracteres morfológicos ou fisiológicos são evolutivamente mais lábeis do que outros, e essa labilidade varia de grupo para grupo.

Quando as «forças» dependentes da linhagem condicionam a evolução, diz-se que ocorrem **restrições filogenéticas** (Futuyma, 2005). Todo o botânico de campo já se deparou com restrições filogenéticas na tendência que determinadas linhagens mostram em ocupar os mesmos nichos ecológicos. Impressiona encontrar as mesmas famílias, por vezes os mesmos géneros, nos solos temporariamente encharcados da Europa mediterrânica, da Califórnia e até no Cerrado do Brasil (e.g., Gentianaceae). As Amaranthaceae estão sobre-representadas nos sapais e salinas holárticas (Figura 13) e um leque alargado de famílias conta apenas com plantas aquáticas. E nem as Amaranthaceae, nem qualquer outra família do clado das cariofilídeas (e.g., Cactaceae, Polygonaceae) integram o estrato arbóreo de uma floresta temperada ou mediterrânica. As monocotiledóneas descendem de uma erva aquática sem crescimento secundário. Pese embora o seu enorme sucesso evolutivo, nunca adquiriram um crescimento secundário eficiente como o das árvores dicotiledóneas. Talvez por isso não existam florestas tropicais húmidas

de monocotiledóneas. Nas plantas com flor, a resistência à transição entre biomas é fortíssima – de facto, a transição de linhagens de plantas dos biomas tropicais para os biomas extratropicais (temperados, mediterrânicos, boreais e polares) ocorreu muito raramente (Crisp et al., 2009). Esta dificuldade tem duas importantes consequências: i) as adaptações a novos biomas são frequentemente sucedida de intensas radiações adaptativas (explicação em «Extinções e radiações adaptativas»); ii) as alterações climáticas profundas aceleram dramaticamente as taxas de extinção – sendo um dos eventos planetários com efeitos mais desastrosos na diversidade biológica (v. Ezard et al., 2011). A tendência de as espécies reterem a ecologia dos seus ancestrais é notável: a conservação do nicho ecológico pode estender-se por milhões de anos (Crisp et al., 2009).

Algumas mudanças morfofisiológicas são mais fáceis de ocorrer do que outras e a tendência para mudar varia de grupo para grupo (Endress, 2011). A evolução das características reprodutivas tende a ser mais conservadora (por estar sujeita a uma forte seleção de estabilização por parte dos polinizadores) do que a evolução de características anatómicas ou morfológicas – razão pela qual a morfologia da flor é determinante na organização taxonómica das angiospérmicas (Stebbins, 1970; Wagner & Altenberg, 1996). Ainda assim, a nível reprodutivo, a posição do ovário e a filotaxia da flor são evolutivamente flexíveis; a evolução do fruto, pelo menos ao nível da ordem, também não parece estar sujeita a significativas restrições evolutivas (Lorst et al., 2008).

FIGURA 13
Constrangimentos filogenéticos.
As Amaranthaceae são particularmente abundantes nos estuários e salinas holárticas (regiões de clima não tropical do hemisfério norte). Nesta foto, obtida no estuário no Sado (Portugal), identificam-se quatro espécies de Amaranthaceae em distintas posições ecológicas: *Sarcocornia perennis* (à direita), *S. alpini* e *S. perennis* (à esquerda) e *Halimione portulacoides* (ao fundo).
[Foto: Carlos Aguiar.]



Se a história evolutiva passada influencia as trajetórias evolutivas presentes, então a seleção positiva ou negativa de uma dada característica compromete a evolução de outras características, e a trajetória futura do processo evolutivo fica irremediavelmente condicionada. A adaptação a um nicho ecológico pode dificultar ou bloquear a posterior adaptação a um outro nicho ecológico; a coevolução com um determinado grupo de polinizadores pode impedir o alargamento do universo de polinizadores. A adaptação tem sempre um custo de oportunidade.

As restrições evolutivas podem ser de tal maneira poderosas que a morfologia de uma linhagem, ou mesmo de uma espécie, pode permanecer inalterada durante centenas de milhares de anos. O ginkgo é um conhecido exemplo nas plantas com semente. Admite-se que algumas destas linhagens atingiram um beco sem saída evolutivo, estão bloqueadas num nicho ecológico muito estreito, incapazes de evoluir, correndo algumas delas um risco real de extinção (Figura 14).

Como se refere no ponto «Extinções e radiações adaptativas», a evolução de novas características que abrem o acesso a novos nichos ecológicos facilita a especiação e a radiação adaptativa, porém, estas inovações podem, eventualmente, descambar mais tarde numa redução da capacidade competitiva frente a outras espécies e na extinção (McGee et al., 2015). A história evolutiva das gimnospérmicas está repleta de exemplos. As adaptações muito especializadas a *habitats* muito peculiares pagaram-se, em muitas linhagens, com a incapacidade

de invadir novos nichos ecológicos, e revelaram-se contraproducentes no longo prazo.

A evolução tendencialmente produz inovações modificando estruturas ou mecanismos preexistentes, em vez de as criar *ad novo* (Jacob, 1977). Quer isto dizer que muitas características dos seres vivos atuais resultam de elaborações evolutivas de características mais antigas, com uma estrutura e função originalmente distintas. A criação *ad novo* envolve mais passos evolutivos, i.e., é menos **parcimoniosa**, e, consequentemente, é mais improvável. Alguns exemplos. A lenhina evoluiu a partir de substâncias mais simples que conferiam resistência às radiações UV nas primeiras plantas terrestres (v. «As plantas vasculares»). Algo semelhante ocorreu na evolução dos estomas e da semente (v. «As primeiras plantas com semente»). O papel regulatório dos estomas na homeo-hidria das plantas vasculares é um «uso» posterior de uma estrutura com funções inicialmente relacionadas com a dependência do esporófito em relação ao gametófito e à dispersão de esporos. Um erro no funcionamento do esporângio do ancestral de todas as plantas com semente, por uma qualquer razão desconhecida, persistiu, abrindo caminho a uma nova e bem-sucedida linhagem de plantas terrestres. Gould & Vrba (1989) designaram por **exaptações** as características produzidas por seleção que desempenham funções distintas daquelas sob cuja influência evoluíram¹⁵.

Em resumo. A seleção natural seleciona adaptações e as adaptações condicionam a ação da seleção. Aliás, basta que uma mutação seja fixada por seleção para



FIGURA 14
Beco sem saída evolutivo. Folhas outonais de *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae). [Foto: Carlos Aguiar.]

que a matéria-prima da evolução – a variação biológica transmitida pelos genes – seja permanentemente alterada e, por essa via, condicionados os caminhos da evolução.

Toda a evolução está sujeita a restrições de vária ordem. Porém, mesmo sob restrições evolutivas, para o mesmo ambiente seletivo existe mais do que uma solução evolutiva, com vastíssimas variantes, e o ambiente seletivo, por sua vez, é imprevisível e instável. Por exemplo, as folhas simples grandes são, teoricamente, vantajosas quando as plantas competem ferozmente pela luz. Têm, porém, um grave defeito, quebram-se e rasgam-se com facilidade. As folhas compostas e as folhas profundamente recortadas são duas soluções alternativas para o mesmo problema (Geeta et al., 2012), experimentadas em vários grupos taxonômicos (e.g., rosáceas). Nos ambientes hiperdesérticos tropicais, predominam plantas anuais (que cumprem rapidamente o seu ciclo de vida nos períodos de chuva), plantas gordas (que acumulam água) e espécies com sistemas radiculares profundantes (capazes de atingir toalhas freáticas profundas): as aizoáceas exploraram as três opções.

Os seres vivos atuais, e as linhagens a que pertencem, são aqueles que conseguiram, pela ação do acaso, adaptar-se

e readaptar-se a um mundo em permanente mudança. Mais, embora a evolução seja tendencialmente parcimoniosa, a parcimónia não é um requisito e muito menos uma lei da evolução (Crisci, 1982): a evolução de características e funções não segue, por vezes, os caminhos mais simples. As restrições evolutivas apenas afeiçoam a evolução: a evolução não é um fenómeno determinístico (v. Losos, 2017). A extinção é a única inevitabilidade na evolução dos seres vivos.

A evolução é imprevisível e irrepetível

As duas principais características da evolução talvez sejam, então, a sua **imprevisibilidade** e **irrepetibilidade**. A Terra está povoada de mamíferos, de aves, de insetos, de plantas com flor, de fetos, musgos e algas. Uma pequena alteração na sequência de mutações dos genes que controlaram os primeiros sistemas bioquímicos, na trajetória geológica da Terra, na paleoquímica da atmosfera ou na sequência de catástrofes planetárias, e a biota e os ecossistemas atuais seriam outros, certamente sem homens nem flores. Stephen J. Gould referia, com algum humor, que se «fosse possível recuar 500 M. a. e repetir de novo o filme da vida [...] não haveria humanos, provavelmente nem sequer qualquer coisa consciente» (Academy of Achievement, 2009). Qualquer grupo de seres vivos é um acidente evolutivo irrepetível.

As provas mais concludentes da imprevisibilidade e irrepetibilidade do processo evolutivo provêm da biologia molecular. As proteínas são codificadas por genes. Por intermédio de complexos processos experimentais, foi demonstrado que mutações aleatórias ocorridas no início da evolução de determinadas proteínas condicionaram a sua forma e função atuais (Shah et al., 2015, Starr et al., 2017). A cada passo da série evolutiva que lhes deu origem havia várias soluções possíveis e não foi produzida por mutação e fixada a melhor solução possível. A componente aleatória da microevolução a nível molecular propaga-se a outras escalas do processo evolutivo. O somatório de vastos eventos aleatórios criou taxa e ecossistemas *a priori* imprevisíveis. A evolução poderia ter seguido milhares de outros caminhos que por puro acaso não tomou.

De acordo com Niklas (1988, 2004), o número de fenótipos possíveis (bem-sucedidos) para um determinado ambiente seletivo aumenta com a complexidade biológica, definida pelo autor como o número de tarefas que um organismo desempenha de modo a crescer, sobreviver e reproduzir-se. Quanto maior a complexidade, maior o número de *trade-offs* evolutivos em jogo. Portanto, o mesmo nicho ecológico, ou nichos ecológicos similares, podem ser preenchidos com plantas com aspeto (hábito), arquitetura da canópia ou folhas totalmente distintos. Por exemplo, a caducifolia de estação seca, a microfilia (folhas pequenas) e as folhas suculentas são soluções alternativas para a aridez climática (mais exemplos no ponto anterior).

FIGURA 15
Ceres, a deusa romana da agricultura [Wikimedia Commons.]



A moderna teoria da evolução explica os mecanismos da evolução mas é incapaz de a prever, não porque esteja errada, ou porque seja uma teoria menor, simplesmente porque a evolução é impossível de antecipar. Nem todos os fenómenos naturais são modeláveis e previsíveis como o escoamento de um líquido sob pressão num tubo. Consequentemente, a macroevolução é eminentemente uma disciplina histórico-descritiva e um terreno fértil para a epistemologia.

A TEORIA DA EVOLUÇÃO É UMA TEORIA CIENTÍFICA? A EVOLUÇÃO DA VIDA É REAL?

Como qualquer teoria científica em ciências naturais, a teoria da evolução explica um ou mais aspetos-chave do mundo natural, neste caso, uma vasta soma de observações que passam pela emergência e diversificação da vida, pelo registo fóssil, pela variação intrínseca das populações biológicas ou pela adaptação dos seres vivos ao seu nicho ecológico. A teoria da evolução está para a biologia o que a tectónica de placas está para a geologia: é uma teoria unificadora, de cúpula, da qual irradiam hipóteses explicativas para todos os domínios da biologia. É um princípio científico maior, exclusivo da biologia, que eleva esta ciência ao nível da química e da física na sua capacidade de explicar o mundo natural.

A natureza científica da teoria da evolução tem sido questionada em certos círculos, ao ponto de o seu ensino ao nível de não graduado merecer uma oposição crescente em países tão relevantes no sistema científico global como os EUA. A questão «Será a teoria da evolução uma teoria científica?», além de se dirigir às fundações da biologia moderna, tem profundas implicações filosóficas e condiciona a atitude da sociedade para com a ciência.

Em ciência – talvez menos nos meios filosóficos –, a demarcação das teorias científicas é feita através da aplicação do **critério da refutabilidade** ou da falseabilidade (*criterion of falsifiability, popperian criterion*), originalmente proposto pelo filósofo inglês de origem austríaca Karl Popper (1902-1994), no livro seminal *The Logic of Scientific Discovery* (Popper, 1959). De acordo com este critério, as teorias (e as hipóteses¹⁶) científicas distinguem-se das teorias não científicas por gerarem previsões testáveis por métodos observacionais. Para Popper, uma teoria científica tem dois destinos possíveis: i) a falsificação e a concomitante rejeição; ii) a corroboração incremental pela evidência observacional, sendo, então, aceite sob reserva. Uma teoria nasce da observação e é testada – corroborada ou rejeitada – pela observação. Na argumentação de Popper, a categoria de teoria verdadeira¹⁷ é inatingível e a ciência, por natureza, uma atividade humana falível e inacabada.

O melhor roteiro de refutação da teoria da evolução foi proposto pelo próprio Darwin: «Se fosse demonstrado que existiu um qualquer órgão complexo, que não pudesse ter sido formado por numerosas e sucessivas pequenas modificações, então a minha teoria seria completamente desacreditada» (Darwin, 1857). Outro desafio radical à teoria da evolução consistiria na deteção de uma inversão das sequências evolutivas, por exemplo, com o achado de impressões fósseis de plantas com flor em sedimentos do Ordovícico, ou da maxila de um homínido na mesma camada estratigráfica de um *Tyrannosaurus rex*; o que nunca aconteceu.

E o falsificacionismo já atuou na teoria da evolução, como é próprio de qualquer teoria ou hipótese científica! O neodarwinismo é uma reformulação da teoria darwiniana da evolução consequente da falsificação da *soft inheritance* por August Weismann (v.s.). As hipóteses fundamentais que constituem a teoria da evolução têm sido corroboradas por um acervo cada vez mais vasto de observações, e as suas previsões limitadas, é certo, pela natureza do objeto, continuam a resistir aos mais ácidos testes experimentais e aos mais meticulosos métodos de análise de dados da biologia moderna. As premissas fundamentais da teoria da evolução, resumidas na expressão darwiniana da *descendência com modificações através da seleção natural*, nunca foram refutadas. A teoria da evolução darwiniana é inquestionavelmente uma teoria científica, eminentemente verdadeira, consensual nos meios da biologia.

A consensualidade é, frequentemente, mal interpretada nos meios não científicos. Assim acontece com a teoria da evolução ou com a hipótese do aquecimento global, por exemplo. Consensualidade não é o mesmo que unanimidade. Uma determinada teoria ou hipótese é consensual quando é considerada correta pela grande maioria dos especialistas, e essa conclusão resulta de múltiplas linhas de evidência produzidas por grupos independentes de investigadores. Não é necessário haver unanimidade para haver consenso, nem é suposto que assim seja em ciência. A falta de unanimidade não diminui a bondade de uma teoria ou hipótese.

Outro equívoco equivalente sucede com o termo «teoria» (v. Dawkins, 2009). Teoria, em linguagem corrente, refere-se a algo incerto, pouco claro, vago. Em ciência, a teoria está acima da lei ou da hipótese. Uma **teoria científica** é uma explicação extensamente corroborada de um aspeto particular do mundo natural. A teoria da evolução e as teorias da gravidade ou da relatividade, por exemplo, ombreiam na dimensão do seu suporte teórico e empírico. Quando um cientista usa a designação «teoria da evolução», não pretende expressar hesitação ou incerteza em torno da explicação darwiniana da evolução, bem pelo contrário.

Muitos argumentam que o darwinismo (e toda a ciência) é apenas mais um mito (v. Santos, 2010), não muito diferente da crença nos deuses do panteão romano, por exemplo. Esta equivalência não tem sentido. Ceres, a deusa romana da agricultura (Figura 15), existiu apenas na imaginação coletiva dos seus devotos. As oferendas anuais no grande festival da Cerealia não resolveram o déficit crônico de azoto e a baixa produtividade da agricultura pré-industrial. Nem foi Ceres quem domesticou o trigo-espelta, como relata o mito. Em contrapartida, a invenção da síntese química da amônia a partir do N_2 atmosférico por Fritz Haber em 1908 alimentou milhões, e explica o crescimento explosivo da população mundial no século XX (Smil, 2001). As teorias científicas não são fantasias. Há qualquer coisa de real – uma verdade universal – exterior à nossa mente que a ciência descreve com grande aproximação, ao ponto de se ter convertido no instrumento mais precioso e poderoso da

ação do Homem sobre a natureza. A teoria da evolução partilha desta propriedade. Ceres é uma realidade subjetiva, enquanto a evolução e a gravidade são realidades objetivas, portanto, a religião e a ciência, embora partilhem o facto de serem construções da mente humana, não oferecem explicações comparáveis nem conciliáveis para a forma como funciona o mundo. Aliás, nem sequer têm a mesma função. A religião é, essencialmente, um veículo de preservação da ordem social e de organização da cooperação em larga escala (Culotta, 2009). O principal objetivo da ciência é produzir conhecimento... científico.

Os cientistas e os não cientistas são livres de propor explicações alternativas ao formidável corpo de observações e hipóteses acumulado nos últimos 150 anos em prol da teoria da evolução. Mas em ciência ninguém escapa à tirania dos factos: quem desafia uma hipótese ou uma teoria tem de provar que os dados que as sustentam estão errados ou propor explanações alternativas plausíveis, que compreendam toda a evidência disponível. A rejeição em definitivo de uma teoria depende do escrupuloso cumprimento de uma destas duas condições. Um ato único, irrepetido, de criação é a alternativa mais difundida à teoria da evolução para explicar por que razão as formas de vida que povoam a Terra são tão variadas e morfológica e funcionalmente ajustadas («Teoria da evolução de Darwin»). O criacionismo não é uma teoria científica porque não é falsificável (exemplo na Figura 16): acomoda todas as observações do mundo natural na vontade de um criador e não produz previsões testáveis. «Na ideia comum de que cada espécie foi criada de forma independente, não ganhamos nenhuma explicação científica» (Darwin, 1868).

A concordância com a teoria da evolução (e a rejeição do criacionismo) implica, necessariamente, uma adesão ao **naturalismo filosófico**: a aceitação de que a realidade é governada, em exclusivo, por propriedades e causas naturais¹⁸. Aqui reside o porquê da atual contestação à teoria da evolução, contestação que, a propagar-se a outros domínios da ciência, pode empurrar as sociedades modernas para uma nova idade das trevas. Ensinar e aprender evolução é, em simultâneo, determinante para compreender o mundo vivo e um ato de resistência contra o obscurantismo e a barbárie. No livro *Why Evolution Is True*, Coyne (2010) oferece um formidável e eclético rol de evidências de que os seres vivos evoluíram, estão a evoluir e continuarão a evoluir, que se estende desde a escala das moléculas guardiãs da informação genética (ARN e ADN), objeto da biologia molecular, aos restos fósseis investigados pela paleontologia. Transcrevo uma única frase que de algum modo condensa a argumentação de Jerry Coyne: «A evolução da vida é um facto.»

Horsetails are 'living fossils'!

David Catchpoole

KEEN GARDENERS know that horsetail plants are just the thing to have around a water feature, or areas with poor drainage. An added attraction, apparently, is that horsetails are 'living fossils'! That is, the horsetail is a plant that looks just like horsetail fossils 'dated' at over 145 million years old—what evolutionists refer to as the Jurassic Period or 'dinosaur era'.

But why no evolution in all that (supposed) time? The horsetail and other 'living fossils' show evidence of stasis, not evolutionary change. The horsetail is nevertheless often paraded as evidence of an evolutionary timeline, and is itself described in evolutionary terms. E.g. horsetails are said to be "too primitive to bear seed so they reproduce by spores like ferns"!

However, as with all 'living fossils', the horsetail is in accord with the biblical account.

Firstly, there has been no evolutionary change, ruling out any notion of 'primitive' vs 'modern'—horsetails give rise to horsetails, reproducing "according to their kind", right in line with Scripture (Genesis 1:11–12). They're wonderfully suited to marshy ground, which they can colonize rapidly and "aggressively"!

So much for their supposedly being 'primitive'!

Secondly, the beautiful preservation of horsetail fossils, found right around the world, fits with catastrophic burial at the time of the global Flood of Noah's day, about 4,500 years ago. Both horsetails and dinosaurs were created, along with

everything else, during Creation Week just 6,000 years ago—they do not hark back to a supposed evolutionary 'Age of Dinosaurs' millions of years ago! (See also p. 35, this issue.)

So it's no wonder that both living and fossilized horsetails are the same. While some people might be disappointed at losing the evolutionary symbolism of having a 'prehistoric' plant growing in their own garden, Christians need to be ready to remind people that horsetails are very much from the present, not the past. By definition, no living plant can be 'prehistoric'.

References and notes

1. Living Fossil Horsetail Reeds for Gardens, www.moplands.com, acc. 6 April 2011.

CREATION.com

Horsetails, also known as scouring rush (because tied in bundles they make serviceable brushes, as above), have a hollow, jointed stem. Note the detail of the joints preserved in this 'dinosaur-era' horsetail fossil from Jurassic rock found at the Dinosaur National Monument, Utah, USA. Now compare with the living horsetail—a 'living fossil' indeed.

These photos are from Dr Carl Werner's book, *Living Fossils—Evolution the Grand Experiment Vol. 2*, (p. 205) and superb documentary DVD (see below), both available from addresses on p. 2 or creation.com/store

This astounding *Living Fossils* DVD documentary shows that many modern animals and plants occur as fossils in rock layers that are 'dinosaur era'. Yet museums don't portray dinosaurs with modern organisms, reinforcing evolutionary ideas of origins. *Living Fossils* provides powerful evidence that microbes-to-man evolution never happened.

FIGURA 16

Fixismo e criacionismo. Os defensores do fixismo admitem que as espécies de hoje são as mesmas do passado, eventualmente sorteadas por eventos de extinção. O criacionismo é uma reformulação do fixismo pela religião. Neste artigo da revista *Criacionismo*, ao arripio do vasto manancial de informação produzido pela geocronologia, pela estratigrafia, pela filogenética e por outras ciências, defende-se que a mudança evolutiva é um equívoco, que os seres vivos têm origem num ato único de criação com 6000 anos e que os fósseis de dinossauros, de equisetos e a arca de Noé são contemporâneos, com não mais de 4500 anos.

2. NOÇÕES DE ESPÉCIE E ESPECIAÇÃO

A ESPÉCIE

Conceito de espécie

A espécie é, simultaneamente, um dos mais importantes e um dos mais obscuros e discutidos conceitos em biologia. O termo «espécie» deriva da palavra latina *species*, que significa tipo. Embora de uso generalizado, não existe um conceito universal de espécie. Estão publicados pelo menos 26 conceitos distintos (Wilkins, 2008). Alguns autores questionam, inclusivamente, se é possível, ou sequer necessário, definir espécie (Pigliucci, 2003). De facto, os taxonomistas continuam a descrever taxa e os filogenistas a deslindar as suas relações evolutivas sem grandes preocupações teóricas em torno dessa pergunta fundamental da biologia: «O que é uma espécie?»

O **conceito biológico de espécie** (CBE) de Ernst Mayr é, desde a década de 1940, uma das pedras angulares

da biologia moderna. Proposto originalmente por George Buffon (1707-1788) (Gayon, 1996), foi reformulado e fixado por Mayr do seguinte modo: «*Species are groups of actually or potentially interbreeding natural populations, which are reproductively isolated from other such groups*» – em português: «As espécies são grupos de populações naturais com indivíduos interférteis, que se cruzam entre si ou são suscetíveis de o fazer, reprodutivamente isolados de outras espécies» (Mayr, 1942, cit. de Queiroz, 2005). O «isolamento reprodutivo» é o ponto-chave do CBE. Os indivíduos de uma espécie produzem descendentes férteis; é irrelevante se são parte de uma população isolada numa ilha ou atrás das montanhas. A troca de informação genética (fluxo genético) entre as populações coespecíficas e o isolamento reprodutivo interespecífico são as duas forças de coesão fundamentais que mantêm a integridade genética e morfológica das espécies. Os membros de uma espécie circunscrita de acordo com o CBE partilham uma **pool** (reservatório) genética comum.



FIGURA 17
Grupos apomíticos.
Taraxacum erythrospermum (Asteraceae). As plantas de *Taraxacum* e de outros géneros de plantas com semente – e.g., *Rubus* (Rosaceae) e *Hieracium* (Asteraceae) – geralmente produzem sementes apomíticas, geneticamente idênticas às plantas maternas. Eventos cíclicos de sexualidade produzem novas combinações génicas (e fenótipos) posteriormente fixadas por apomixia. As populações naturais, além de morfológicamente heterogéneas, incluem, muitas vezes, grupos de indivíduos de fenótipo muito marcado e pequena área de distribuição, sujeitos a um elevado risco de extinção. A taxonomia tradicional evita dar nomes a estas populações transientes.
[Foto: Carlos Aguiar, proveniente de Bragança.]

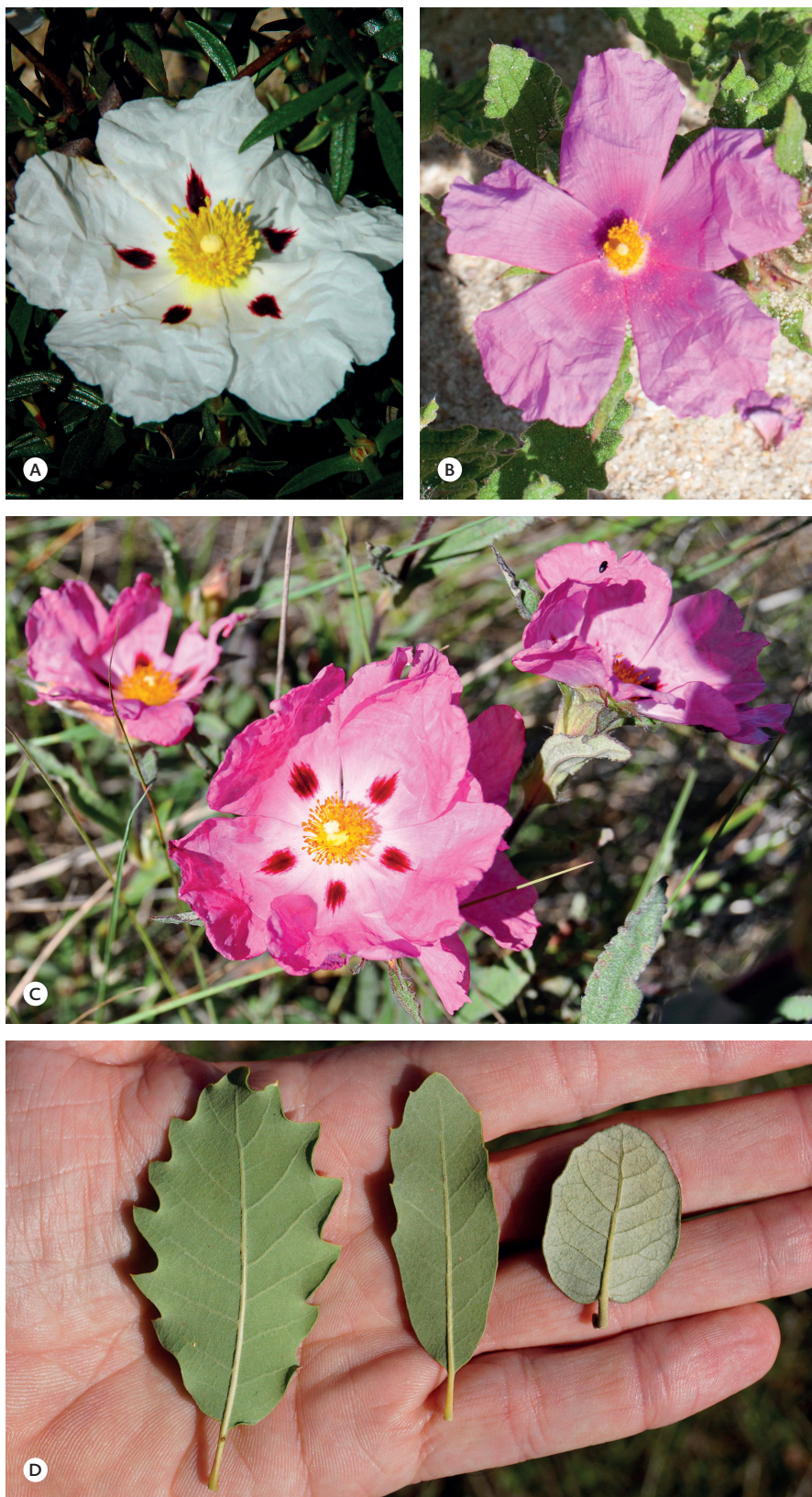


FIGURA 18
Isolamento reprodutivo imperfeito nas plantas com flor. A) *Cistus ladanifer* f. *maculatus*. B) *C. crispus*. C) *C. crispus* x *C. ladanifer* (Cistaceae). D) da esquerda para a direita, folhas de *Quercus faginea* subsp. *faginea*, *Q. rotundifolia* x *Q. faginea* subsp. *faginea* e *Q. rotundifolia* (Fagaceae). Os *Quercus* (Fagaceae) «carvalhos» e os *Cistus* (Cistaceae) «estevas» hibridam com facilidade nas áreas de simpatria (onde as áreas de distribuição das espécies se sobrepõem). Consta-se que as características genéticas e morfológicas das espécies de *Quercus* e de *Cistus* persistem inalteradas nas populações situadas no core (no centro) da sua área de distribuição; a **introgressão** está contida nas áreas de simpatria (embora possam ocorrer evidências de introgressões ocorridas no passado em populações atualmente alopatricas). Aparentemente, os híbridos de *Quercus*, e possivelmente de *Cistus*, são pouco competitivos frente às espécies parentais (desvantagem dos híbridos), o que evita a dissolução das espécies parentais num **enxame de híbridos** (*hybrid swarms*) (v. Howard et al., 1997). Apesar de estes exemplos não cumprirem à risca os preceitos do conceito biológico de espécie, nenhum taxonomista reduz o *Q. rotundifolia* e o *Q. faginea*, ou o *C. ladanifer* e o *C. crispus*, a uma espécie. Se assim não fosse, as nove espécies de *Quercus*, correntemente aceites em Portugal, teriam de ser agrupadas numa única; algo semelhante aconteceria no género *Cistus*, e em tantos outros géneros de plantas com flor. O conceito biológico de espécie é um conceito de referência da biologia moderna, mas o isolamento reprodutivo absoluto não é um critério de demarcação da espécie. [C] cortesia de Luísa Borges, restantes fotos de Carlos Aguiar.]

O CBE, mais ou menos reformulado, está consolidado em muitos ramos da biologia de organismos, mas não em todos. Não se aplica (nos seres assexuais) ou é de difícil aplicação (e.g., fungos e protozoários) em microbiologia. A noção de espécie em microbiologia ultrapassa os objetivos deste livro. Adiante veremos que o CBE não pode ser universalizado a todas as plantas. Curiosamente, a espécie de Mayr tem muitos detratores onde seria expectável que tivesse mais sucesso: nos macrovertebrados. A comunidade dos taxonomistas de aves adotou há muito o CBE, talvez porque Mayr era ornitólogo. Os taxonomistas de mamíferos, pelo contrário, têm tendência a categorizar ao nível da espécie ou da subespécie, sem critérios adicionais, populações com características genéticas e/ou morfológicas distintas e consistentes (Garnett & Le Christidis, 2017). Aparentemente, nos grupos pouco diversos, como é o caso dos mamíferos, usam-se conceitos divergentes do CBE para inflacionar o número de taxa! Esta abordagem tem efeitos contraproducentes a jusante da taxonomia, em particular nas políticas de conservação e na distribuição de recursos para investigação taxonómica.

Rieseberg et al. (2006) demonstraram num universo de 200 géneros de plantas que é possível identificar grupos de indivíduos morfológicamente semelhantes entre si, com um significativo isolamento genético. Por outro lado, os estudos moleculares mostram que mesmo as espécies consideradas autogâmicas são, por regra, consistentes com o CBE, porque, ainda que muito raramente, os indivíduos trocam informação genética entre si. Os trabalhos de Rieseberg et al. (2006) e de Rieseberg & Willis (2007) refutam uma ideia arraigada entre os biólogos de que o CBE é mais apropriado para os animais, dada a tendência das plantas para hibridarem ou se reproduzirem assexuadamente.

A generalização do uso do CBE às plantas esbarra, contudo, com algumas dificuldades. Primeiro, é difícil estimar o fluxo génico (e implicitamente o isolamento reprodutivo) em populações naturais. Este trabalho é feito através da amostragem, sempre incompleta, de marcadores genéticos e fenotípicos ao nível da população, e entre populações. Como é possível, com os poucos recursos financeiros e humanos disponibilizados para a investigação taxonómica testar, à escala global o isolamento reprodutivo de centenas de milhares de putativas espécies de plantas, cada uma com um número indeterminado de populações? E, pelos mesmos motivos, como deslindar os complexos de «Espécies crípticas» (v.i.) que constituem algumas das espécies correntemente aceites pelos taxonomistas morfológicos? Depois, a estimativa do fluxo génico é impraticável, ou impossível, em fósseis, em populações alopatricas e em grupos que se reproduzem assexuadamente (Figura 17). O CBE continua a ser difícil de aplicar nas situações em que o isolamento reprodutivo é imperfeito, circunstância frequente em complexos

de espécies recentemente diferenciados (e.g., *Armeria*, Plumbaginaceae) e em plantas com ciclos de vida muito longos (e.g., *Quercus*, Fagaceae) (Rieseberg & Willis, 2007) (Figura 18). As espécies com áreas de distribuição muito vasta têm também, com frequência, sérios problemas de circunscrição¹⁹ (Harrison, 2014).

Uma vez que o consenso parece ser impossível, nos meios botânicos, o isolamento reprodutivo não é entendido como a completa esterilidade ou **inviabilidade dos híbridos**, tão-somente a presença de diferenças genéticas suficientes para atuarem como barreiras ao fluxo genético entre espécies (Schluter, 2014).

A maioria dos **taxonomistas** de plantas – os especialistas na segmentação da biota vegetal que povoa o planeta Terra em taxa – permanece indiferente às acesas discussões que animam os especialistas em evolução e especiação. Nas floras e na restante bibliografia de sistemática vegetal, os taxonomistas adotam geralmente o chamado **conceito morfológico de espécie**: admitem que pertencem à mesma espécie indivíduos que partilham uma morfologia similar, distinta da morfologia dos indivíduos das demais espécies descritas, de preferência em mais de um carácter. Nesta segregação evitam caracteres que se sabe, *a priori*, terem baixa **heritabilidade**, i. e., terem um forte controlo ambiental; e.g., altura, ramificação e tamanho das folhas. Para estes autores – os chamados **taxonomistas botânicos clássicos** –, as espécies são *clusters* (grupos) de indivíduos de morfologia discreta, cujo reconhecimento depende da demonstração de combinações estáveis e consistentes de caracteres nos indivíduos que as constituem. A definição dos limites da variação morfológica das **morfoespécies**, i. e., a sua circunscrição, depende inevitavelmente da opinião do melhor especialista, de um argumento de autoridade mais ou menos corroborado por outros taxonomistas. Trata-se de uma forma eficiente, tantas vezes inevitável, ainda que menos saudável, de fazer ciência. Constatou-se, porém, que as morfoespécies são excelentes substitutos (*surrogate*) das demarcadas de acordo com o CBE (**espécies biológicas**), porque, frequentemente, a circunscrição de umas e de outras coincide (Dayrat, 2005). Portanto, as morfoespécies têm uma inegável e insubstituível utilidade prática – continuam a ser uma unidade fundamental de experimentação e comparação em todos os campos da biologia e da ecologia –, embora devam ser entendidas como hipóteses a testar com outras metodologias e outro tipo de dados (sobretudo informação molecular) (Dayrat, 2005). Na realidade, a taxonomia morfológica não é o estudo da diversidade da vida, antes o estudo de uma das suas facetas, a da diversidade morfológica, mas anda lá perto...

Neste ponto da discussão, importa reter o que se segue.

A biologia da especiação de plantas corrobora três hipóteses fundamentais:

- i) As espécies não são um artefacto da razão, são entidades reais;
- ii) O CBE de E. Mayr é aplicável tanto no reino animal como nas plantas;
- iii) As espécies definidas com base em discontinuidades morfológicas pelos taxonomistas clássicos estão, com grande probabilidade, isoladas reprodutivamente, i. e., são o mais das vezes boas espécies *sensu* Mayr.

O CBE é desafiado por várias realidades, por exemplo:

- i) O isolamento reprodutivo é difícil de provar;
- ii) Algumas plantas reproduzem-se assexuadamente;
- iii) Nas plantas são frequentes **enxames híbridos** (*hybrid swarms*), i. e., populações geneticamente muito variáveis que resultam da hibridação de dois ou mais taxa sem, que porém, ocorra uma dissolução genética das espécies parentais;
- iv) A especiação é, geralmente, um processo lento, consequentemente, coexistem várias etapas da especiação.

A bibliografia sobre o conceito de espécie é insuportavelmente extensa. O número de conceitos de espécie soma, como se referiu anteriormente, mais de duas dezenas. Não cabe neste texto uma análise mais aprofundada do tema e uma discussão das alternativas aos conceitos biológico e morfológico de espécie. Ainda assim, vale a pena transcrever uma formulação de compromisso proposta por G. L. Stebbins (1993) para obviar algumas das dificuldades operacionais do CBE de Mayr: «Espécies são as unidades básicas da sistemática e da evolução. Consistem em sistemas de populações que se assemelham entre si nas suas características morfológicas, ecológicas e genéticas. Estas populações estão sujeitas a várias forças coesivas, principalmente pelo fluxo de genes ou, em alguns casos, por autopolinização parcial; a similaridade interpopulacional é devida a uma ascendência comum e a síndromes adaptativas que permitem respostas paralelas ["Modos de seleção natural"; Quadro 1] dessas populações às influências ambientais. As fronteiras interespecíficas podem ser bem definidas, desenvolvendo-se um isolamento genético e fisiológico completo de outras espécies, ou podem ser localmente, e temporariamente, enfraquecidas em consequência de um relaxamento parcial das barreiras interespecíficas.» Para Stebbins, o isolamento reprodutivo total não é uma condição *sine qua non* de espécie; a similaridade morfológica, a ascendência comum e a partilha de respostas evolucionárias, sim. O conceito de Stebbins cai no chamado **conceito evolutivo de espécie** (*evolutionary species concept*). Da formulação de Stebbins retira-se que, pese embora a ênfase do fluxo génico e do isolamento reprodutivo na especiação,

outras forças evolutivas, como as seleções de estabilização e paralela, adiante discutidas, e as restrições evolutivas, contribuem para a coesão das espécies. Os conceitos abordados nas próximas páginas são essenciais para melhor compreender estas asserções.

O CBE e os conceitos alternativos mais considerados na bibliografia partilham princípios comuns, embora possam originar delimitações distintas das espécies (Queiroz, 2007). O debate em torno do conceito de espécie deve ser trabalhado partindo do princípio de que a especiação é um processo populacional. Vejamos o porquê. A especiação rápida é um evento pouco frequente nas plantas e raríssimo no mundo animal. A amostragem da diversidade biológica num determinado momento e num determinado ponto do espaço vai capturar populações em diversos estádios de especiação, desde populações de «boas espécies» *sensu* BCE, com barreiras reprodutivas eficientes (não apenas baseadas no isolamento geográfico), a populações de isolamento reprodutivo incipiente. O isolamento reprodutivo absoluto pode simplesmente nunca ser atingido antes de uma espécie ser novamente sujeita a cladogénese. Portanto, a biota é um arranjo de «boas espécies» *sensu* BCE, de quase quase «boas espécies», de quase «boas espécies», numa escala gradativa até populações escassamente divergentes da mesma espécie (vd. Mallet, 2008). E de que outro modo poderia ser? Perante as dificuldades inerentes ao processo de especiação, Mallet (2008) tenta operacionalizar o conceito de espécie ao advogar que as espécies evidenciam descontinuidades morfológicas, ecológicas e genéticas (necessariamente transmissíveis), descontinuidades essas que se mantêm (sem dissolução genética) em simpatria, ainda que possam ocorrer indivíduos ou populações intermédias (híbridas). Darwin, com as limitações conceptuais

da época, tinha uma posição similar (Mallet, 2008); e Stebbins também não se distancia assim.

Não existem regras a explicitar a quantidade de diferenças morfológicas ou moleculares necessária para o reconhecimento de uma espécie (Harrison, 2014). O conceito de espécie será sempre difícil de aplicar, qualquer que seja a sua formulação e a aproximação metodológica para delimitar as espécies (e.g., morfologia ou um qualquer gene de ADN cloroplástico). Ainda assim, a espécie é a única categoria taxonómica objetiva no sentido em que é real; a sua existência é independente da consciência e das crenças humanas (o mesmo não se pode dizer do género, da família e das restantes categorias supraespecíficas). Pese embora a importância crescente da genética na taxonomia, a morfoespécie continuará a ser usada como *surrogate* da **espécie biológica**. E a opinião dos taxonomistas botânicos clássicos terá sempre um papel importante na circunscrição das espécies. O facto de não haver critérios absolutos de demarcação não diminui a utilidade do conceito e a realidade da espécie. As espécies existem... de muitas formas. E a taxonomia, a ciência que tem por objetivo ordenar o vivo, não fica diminuída por isso.

Espécies crípticas

As **espécies-irmãs ou crípticas** (*sibling species*, *cryptic species*) são espécies *sensu* Mayr, simpátricas ou não, de morfologia análoga, por vezes com a mesma ecologia, isoladas por barreiras reprodutivas mais ou menos eficientes. A integração de métodos morfológicos e moleculares na delimitação de espécies (um tema não abordado neste texto, veja-se, e.g., Sites & Marshall, 2003) conduziu a um aumento exponencial do número de espécies crípticas descritas nos mais diversos

FIGURA 19
Espécies crípticas.
Dactylis glomerata
(Poaceae). Estudos
histológicos
e citogenéticos,
que passaram pela
avaliação do grau
de ploidia, revelaram
que o nome *D.*
glomerata é aplicado na
Península Ibérica a um
complexo de espécies
(Horjales et al., 2008).
[Fotos de: Carlos
Aguiar.]



grupos taxonômicos (e.g., plantas, aves e mamíferos). A flora da Califórnia conta com cerca de 300 espécies de gramíneas; Stebbins & Dremann (1998) assinalam pelo menos 100 espécies crípticas por descrever. Na Península Ibérica foram encontradas espécies crípticas, por exemplo, no vulgaríssimo panasco (*Dactylis glomerata*, Poaceae) (Figura 20). Os conjuntos de espécies crípticas são conhecidos no meio botânico por **complexos de espécies**. Admite-se que estes complexos provavelmente resultam de eventos de especiação recentes e/ou incompletos (i. e., de isolamento reprodutivo imperfeito) (Nosil et al., 2009).

Geralmente, os taxonomistas botânicos clássicos defendem que as espécies crípticas, assim como os **ecofenos** (v.s.) e os ecótipos (v.i.), não devem ter uma designação formal, i. e., devem ser tratadas como um complexo de espécies sob um único binome, de modo a evitar uma proliferação descontrolada de nomes que acabaria por esvaziar a sua utilidade²⁰. Segue-se o mesmo critério com as linhagens de plantas apomíticas fortuitas de distribuição muito restrita (Figura 17).

Conceitos de subespécie e outras categorias taxonômicas subespecíficas. Género e família

A subespécie, a variedade e a forma são as categorias taxonômicas infraespecíficas mais utilizadas. Ao contrário da espécie, as categorias subespecíficas não possuem uma definição clara e são usadas de forma subjetiva e arbitrária. Para abreviar a discussão, importa referir que muitos biólogos, sob a influência do CBE, defendem que as **subespécies** são espécies nascentes, nem sempre bem caracterizadas morfologicamente, e que na sua demarcação devem entrar argumentos de ordem geográfica (porque a especiação alopátrica é o modo de especiação dominante nas plantas). Assim sendo, as subespécies seriam maioritariamente alopátricas e as **variedades**, em contrapartida, simpátricas (Spooner et al., 2002). Esta interpretação não é consensual. Outros autores são mais pragmáticos, tomam a subespécie como uma categoria de uso conveniente, não monofilética, que denota populações diagnosticáveis (com uma combinação característica, i. e., recorrente de caracteres), cujo reconhecimento serve, sobretudo, para evitar uma inflação do número de espécies em linhagens de isolamento reprodutivo não confirmado (Fitzpatrick, 2010).

A **forma** aplica-se, indiferentemente, a variações exuberantes intrapopulacionais (e.g., *Cistus ladanifer* f. *maculatus*, Figura 19) ou a isolados geográficos de morfologia inconsistente. A variedade e a forma estão a cair em desuso na Europa e na América do Norte, embora sejam habituais nas Floras tropicais. O conceito de variedade nas Floras tropicais aproxima-se do conceito de subespécie usado nas Floras mais modernas das regiões não tropicais do hemisfério norte.



FIGURA 20
Conceito de forma.
Cistus ladanifer
f. *ladanifer* (Cistaceae);
comparar com
a f. *maculatus*
da Figura 18-A.
[Foto: Carlos Aguiar.]

As categorias supraespecíficas (e.g., género e família) são, provavelmente, indefiníveis. Foram tentadas sem sucesso medidas de distância genética para as objetivar. A circunscrição de categorias fundamentais, como o género ou a família, em grande medida repousa, e repousará, na tradição e na opinião do melhor especialista, i. e., num argumento de autoridade. A discussão da demarcação das famílias é retomada no volume III.

Ecótipos

Os **ecótipos** são variantes genéticas infraespecíficas adaptadas a condições ecológicas particulares, não isoladas reprodutivamente de outras populações da mesma espécie («Especiação ecológica»). A diferenciação morfológica dos ecótipos é tremendamente variável, podendo nem sequer ser evidente. O melhoramento por **seleção massal** (*massal selection*) de plantas pratenses, por exemplo, baseia-se na identificação, colheita e triagem (*screening*) de indivíduos de diferentes ecótipos.

A ESPECIAÇÃO

Definição e frequência da especiação

A evolução pode ser decomposta em dois processos distintos: a anagénesse e a cladogénese. A **anagénesse** consiste na evolução de uma espécie sem especiação. Na evolução por **cladogénese**, ocorre a formação de novas espécies a partir de espécies ancestrais; cladogénese é um sinónimo de especiação (Figura 21). Antes do advento do CBE, a especiação era entendida como a acumulação de diferenças morfológicas suficientes entre populações de modo a permitir a sua classificação como espécies distintas pelos taxonomistas. Depois

de Mayr, a **especiação** passou a ser definida como uma etapa do processo evolutivo durante o qual se desenvolvem mecanismos de isolamento reprodutivo entre populações originalmente coespecíficas. Uma espécie

especie quando se concretiza o seu isolamento reprodutivo frente à espécie ou espécies parentais. Uma vez que a biota não é um contínuo de uma única espécie com extremos de variação conectados por formas intermediárias, mas sim um arranjo de espécies em que os indivíduos intermediários são raros ou ausentes, então, o processo da especiação tem uma importância transcendente em biologia, porque a ele se deve a criação da diversidade da vida na Terra.

Além de real, a diferenciação de espécies, pelo menos ao nível das plantas com flor, é um evento frequente e que se pode desenrolar com alguma celeridade, sobretudo, como se verá, em períodos de grande instabilidade ambiental. Estão descritos eventos contemporâneos de especiação, e é muito provável que muitos dos endemismos europeus e norte-americanos, sobretudo das regiões de clima temperado, sejam de especiação recente (Plistocénico ou mesmo do Holocénico; vd. Tribsch (2004)). Como refere Levin (1993), «a especiação das plantas [com flor] é uma regra, e não uma exceção».

FIGURA 21
Cladogénese
vs. anagénese.
[Figura original.]

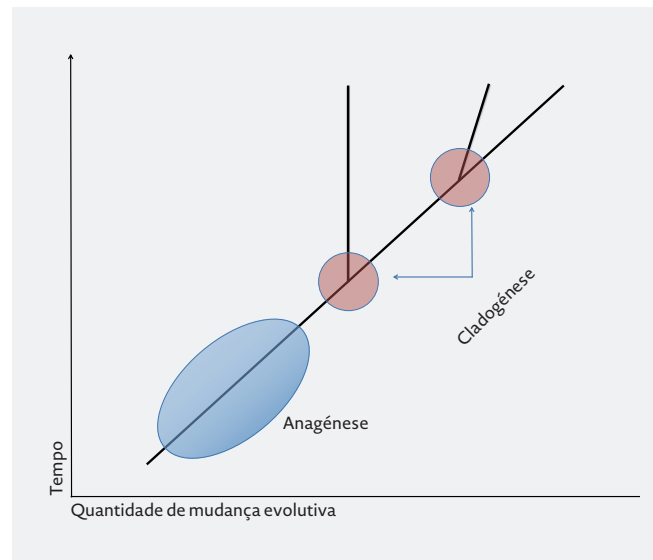
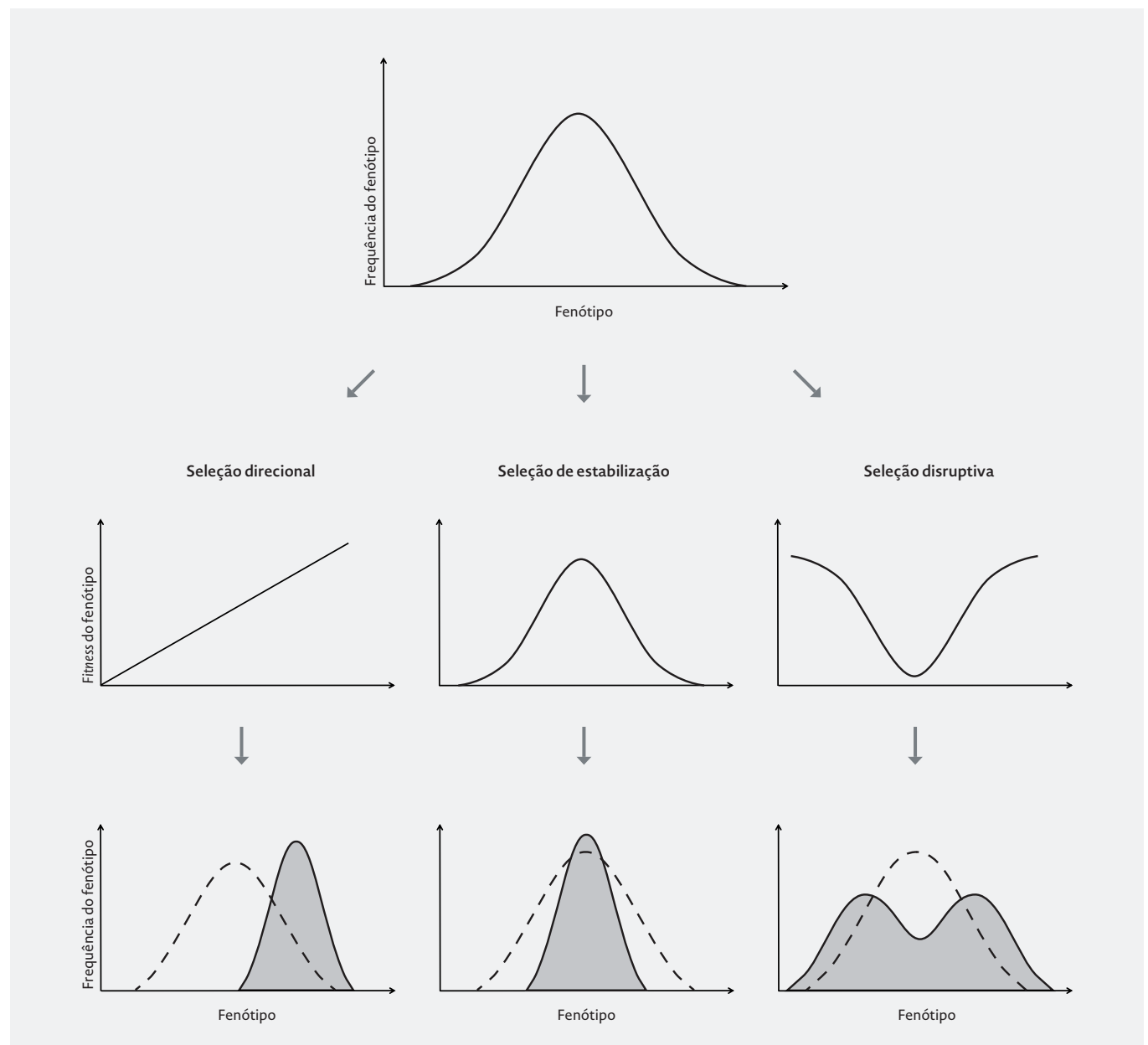


FIGURA 22
Modos de seleção.
A) Distribuição dos
fenótipos de um dado
carácter quantitativo
numa população
hipotética antes de ser
submetida a seleção.
B) Fitness associado
a diferentes fenótipos
sujeitos a três tipos
de seleção: na seleção
direcional, o fitness
é máximo num dos
extremos da variação
do fenótipo
e mínimo no outro
extremo; na seleção
de estabilização,
o fitness é máximo em
fenótipos intermédios;
na seleção disruptiva,
o fitness é máximo em
ambos os extremos
da distribuição do
fenótipo e mínimo nos
fenótipos intermédios.
C) Distribuição
dos fenótipos após
seleção (a curva
a tracejado refere-se
à distribuição original
exposta em A).
[Figura original
inspirada em múltiplos
exemplos publicados.]



Modos de seleção natural

A seleção não atua da mesma forma em todas as populações de seres vivos. Uma vez promove a conservação de estruturas e funções, noutras a divergência do fenótipo. Nas populações submetidas a **seleção de estabilização** (*stabilizing selection*), são favorecidos os indivíduos com fenótipos intermédios (Figura 22) cujas características tendem a estabilizar e a persistir no tempo. Além da seleção de estabilização, definem-se outros dois modos (ou tipos) de **seleção natural** atuantes à escala da população: as seleções direcional e disruptiva (Endler, 1986).

A **seleção direcional** (*directional selection*) favorece um extremo do espectro de variação do fenótipo no interior de uma população. A frequência de um estado de carácter qualitativo positivamente selecionado aumenta, paulatinamente, geração após geração, podendo conduzir à eliminação do estado de carácter dominante na população original. A evolução da cor das asas da borboleta noturna *Biston betularia* é um exemplo clássico de seleção direcional de caracteres qualitativos (Figura 23). Nos caracteres quantitativos assiste-se a uma deslocação do fenótipo médio em direção ao extremo positivamente selecionado (Figura 22).

Dá-se o caso de duas populações da mesma espécie sujeitas à mesma seleção direcional (sob a ação do mesmo ambiente seletivo), mesmo na ausência de fluxos génicos, tenderem a convergir em frequências alélicas similares. Diz-se então que evoluem em paralelo (**evolução paralela**) (Arendt & Reznick, 2008; Holsinger, 2014) mediadas por **seleção convergente** (*convergent selection*). Uma metanálise (análise estatística de estudos independentes) detetou níveis surpreendentemente elevados de evolução paralela entre populações coespecíficas a evoluir livremente em condições ambientais similares, traduzida numa elevada similaridade genética e fenotípica (Conte et al., 2012).

A **seleção é divergente** (*divergent selection*) e, implicitamente, a **evolução é divergente**, quando em distintas populações da mesma espécie são selecionados (via seleção direcional) distintos fenótipos (Figura 24). Em Portugal continental, Açores e Madeira, ocorrem vários exemplos de populações fenotipicamente divergentes em espécies com populações continentais e litorais, de dunas ou de arribas expostas ao mar, que provavelmente têm um controlo genético (e.g., *Anagallis monelli*, Primulaceae). Se a seleção divergente é real, então a seleção e a evolução convergentes também o são.

A **seleção disruptiva** (*disruptive selection*); ocorre quando, numa única população, a seleção favorece os extremos da distribuição de um fenótipo em detrimento dos fenótipos intermédios (Rundle & Nosil, 2005). A colonização de solos ultrabásicos nutricionalmente desequilibrados



FIGURA 23

Seleção direcional. Antes da Revolução Industrial, as borboletas de *Biston betularia* (Geometridae, Lepidoptera) de asas claras eram dominantes. A poluição escureceu a casca e eliminou os líquenes que colonizam os bidoeiros (*Betula pendula*, Betulaceae) nas regiões industrializadas de Inglaterra. Sob estas condições ambientais, a predação pelas aves seleciona positivamente o fenótipo escuro porque mimetiza melhor as cores do tronco e dos ramos das árvores. A cor das asas de *B. betularia* é um carácter quantitativo que resulta da expressão de um único gene [Wikimedia Commons.]

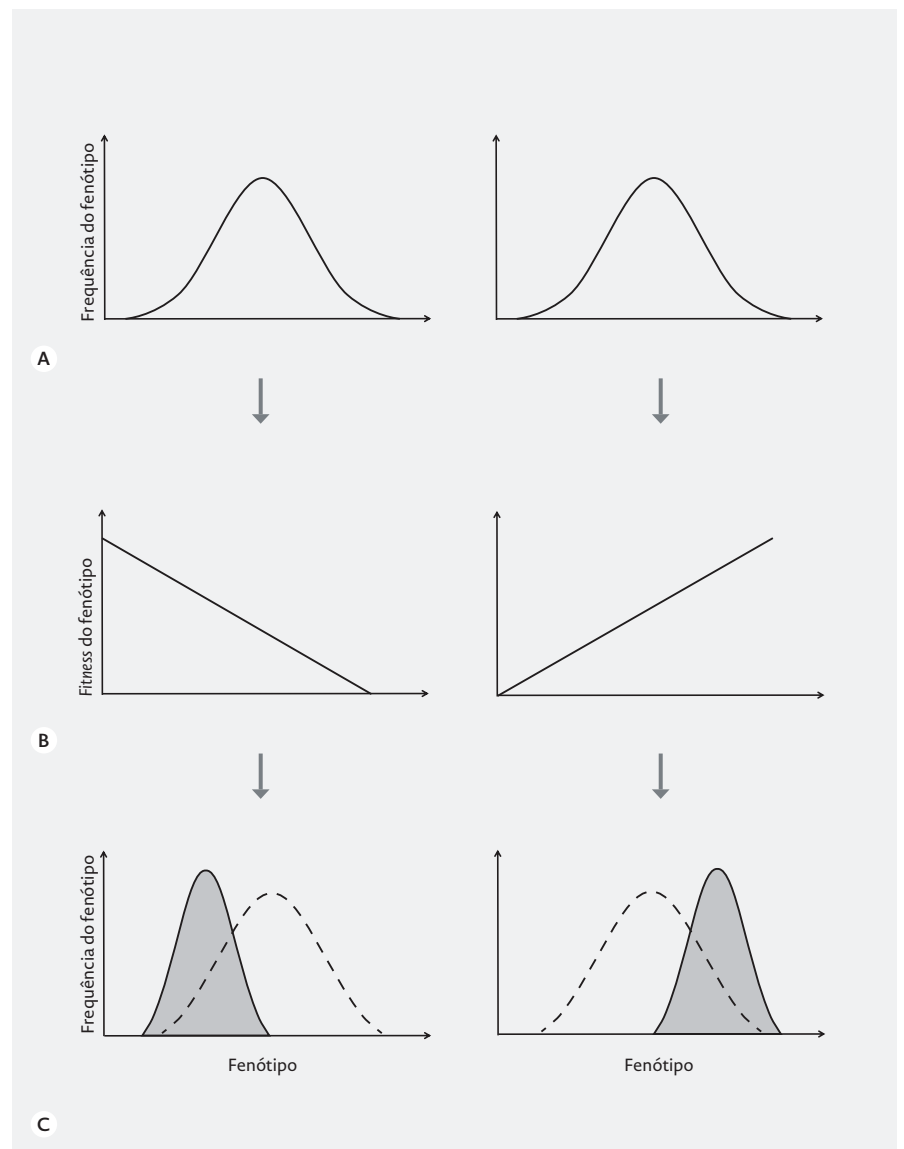


FIGURA 24

Seleção direcional e divergência. Duas populações da mesma espécie (A) sujeitas a pressões de seleção opostas (B) divergem evolutivamente (C). Caso a pressão de seleção fosse coincidente, as duas populações evoluíam em paralelo (evolução paralela). [Figura original inspirada em múltiplos exemplos publicados.]

e ricos em metais pesados por indivíduos provenientes de populações vizinhas de solos «normais» é um exemplo recorrente na bibliografia. As seleções divergente, direcional e disruptiva opõem-se à seleção estabilizadora. Qualquer que seja o modo de seleção, a **seleção diz-se ecológica** quando resulta da interação dos indivíduos com o seu ambiente seletivo.

A intensa seleção a que são sujeitos os indivíduos recém-chegados a um novo *habitat*, ou as plantas trabalhadas pelos agrónomos na obtenção de cultivares produtivos adaptados a fertilizações azotadas copiosas, origina perdas significativas de variação genética. Quanto mais intensa a seleção, maior a dissipação de variação genética. Consequentemente, as populações sujeitas a seleção direcional perdem variação genética, enquanto a seleção de estabilização tende a preservar esta variação (Holsinger, 2014)²¹. Mais; ao nível da população, a seleção direcional promove: i) a fixação de mutações e alelos raros em detrimento de alelos frequentes na população original; ii) o desenvolvimento de novos caracteres, e, por fim, iii) a divergência interpopulacional dos fenótipos. A seleção de estabilização, pelo contrário, estabiliza fenótipos e tende a manter as diferenças fenotípicas entre populações coespecíficas (Lowry & Hopkins, 2014). A seleção de estabilização é uma explicação relevante, mas não a única²², para a **conservação**

do nicho ecológico (*niche conservation*) de muitas linhagens de seres vivos durante milhões de anos.

Nos processos evolutivos coexistem forças de mudança com forças de estabilização do fenótipo. As forças de estabilização da forma e da função são bem evidentes na estrutura da flor, porque variações muito acentuadas na morfologia da flor criam sérias dificuldades na reprodução sexual, através da redução da eficiência dos agentes polinizadores (Stebbins, 1970). A seleção de estabilização pode estar a atuar na flor enquanto o corpo vegetativo diverge na forma (Wagner & Altenberg, 1996). Nas ilhas é frequente observarem-se plantas com uma fisionomia radicalmente distinta da dos seus ancestrais diretos, mantendo, porém, uma elevada similaridade ao nível da flor. Há vários exemplos entre as pequenas árvores ou arbustos endémicos da ilha da Madeira com ancestrais herbáceos continentais (Figura 25). O facto de a seleção de estabilização ser mais ativa na flor do que no corpo vegetativo explica, em parte, a importância dos caracteres florais na sistemática das categorias supraespecíficas de angiospérmicas (a flor é também o órgão com mais caracteres taxonómicos).

Imagine-se agora uma constelação de populações de uma mesma espécie sujeita a seleção divergente em consequência da eliminação de competidores após

FIGURA 25

Seleção de estabilização ao nível da flor.

A) *Digitalis purpurea* subsp. *amandiana* (Plantaginaceae), um endemismo do vale dos rios Douro e Tua. B) *Isoplexis sceptrum* (Plantaginaceae), um endemismo da Madeira. As *Digitalis* são plantas herbáceas perenes por vezes lenhificadas na base. Os *Isoplexis* são grandes arbustos ou pequenas árvores que se destacam da vegetação envolvente nas quebradas da Madeira e das Canárias. Embora de fisionomia distinta, *Digitalis* e *Isoplexis* são semelhantes ao nível da flor. O género *Isoplexis* deverá ser sinonimizado a *Digitalis* porque de outro modo o género *Digitalis* seria parafilético (Bräuchler et al., 2004).

[Fotos: Carlos Aguiar.]



alterações climáticas catastróficas. Nestas condições, embora a seleção direcional reduza a variação à escala da população, tende a incrementar a variação genética à escala da espécie (no somatório de todas as populações): as seleções de estabilização e direcional trocam de papéis quando o seu efeito na variação genética é analisado intra e interpopulacionalmente. Não é difícil antecipar, desde já, que a seleção divergente explica a maior parte dos eventos de especiação (Lowry & Hopkins, 2014). O isolamento reprodutivo é, geralmente, um efeito – um subproduto – da seleção divergente em condições de alopatria (Futuyma, 2005).

Sob condições ambientais estáveis, a seleção de estabilização ganha importância em detrimento das seleções direcional e disruptiva. A evolução e a especiação afrouxam e, eventualmente, diferenciam-se, **comunidades²³ evolutivamente estáveis** (evolutionarily stable community) – comunidades saturadas de espécies, pouco permeáveis à invasão e à diferenciação de novas espécies (Geritz et al., 1998; Kremer & Klausmeier, 2017).

Por conseguinte, durante os longos períodos de estase evolutiva relatados no ponto «Gradualismo filético vs. equilíbrio pontuado», a ação da seleção de estabilização do fenótipo sobrepõe-se à divergência, e a evolução por cladogénese e anagénesis é retardada. A seleção direcional, e a divergência entre populações, ganham relevância nos períodos pós-catástrofe. Finda a ação da seleção divergente, culminada, ou não, com eventos maciços de especiação (radiações adaptativas),

as populações rendem-se à seleção de estabilização, os fenótipos estabilizam, acumulam variação genética e a especiação é deprimida. A seleção natural nem sempre é um agente de mudança, mas os períodos de estase evolutiva são, de algum modo, estágios preparatórios para a mudança.

Geografia da especiação

Tradicionalmente, a especiação é classificada numa base geográfica em três **modos de especiação**; (speciation modes): especiações alopátrica, parápátrica e simpátrica²⁴. A **especiação alopátrica** (= **especiação geográfica**; allopatric speciation, geographic speciation) desenrola-se em completo isolamento reprodutivo (Figura 26). Na ausência de fluxo génico, o genoma das populações alopátricas diverge (aumenta a dissemelhança genética) por seleção natural divergente, complementada, ou não, por deriva genética. Com o tempo, populações inicialmente coespecíficas geneticamente coesas divergem nas ecologia, biologia reprodutiva, morfologia e fisiologia. Eventualmente, esta divergência é suficiente para as isolar reprodutivamente, concretizando-se a especiação. A causa e a força das barreiras reprodutivas, como se verá, são muito variáveis. As trocas genéticas por migração, pelo contrário, tendem a impedir a divergência genética, e a especiação, pela homogeneização da variação genética entre populações.

Em ambientes seletivos muito particulares, por exemplo em rochas com metais pesados e dunas litorais,

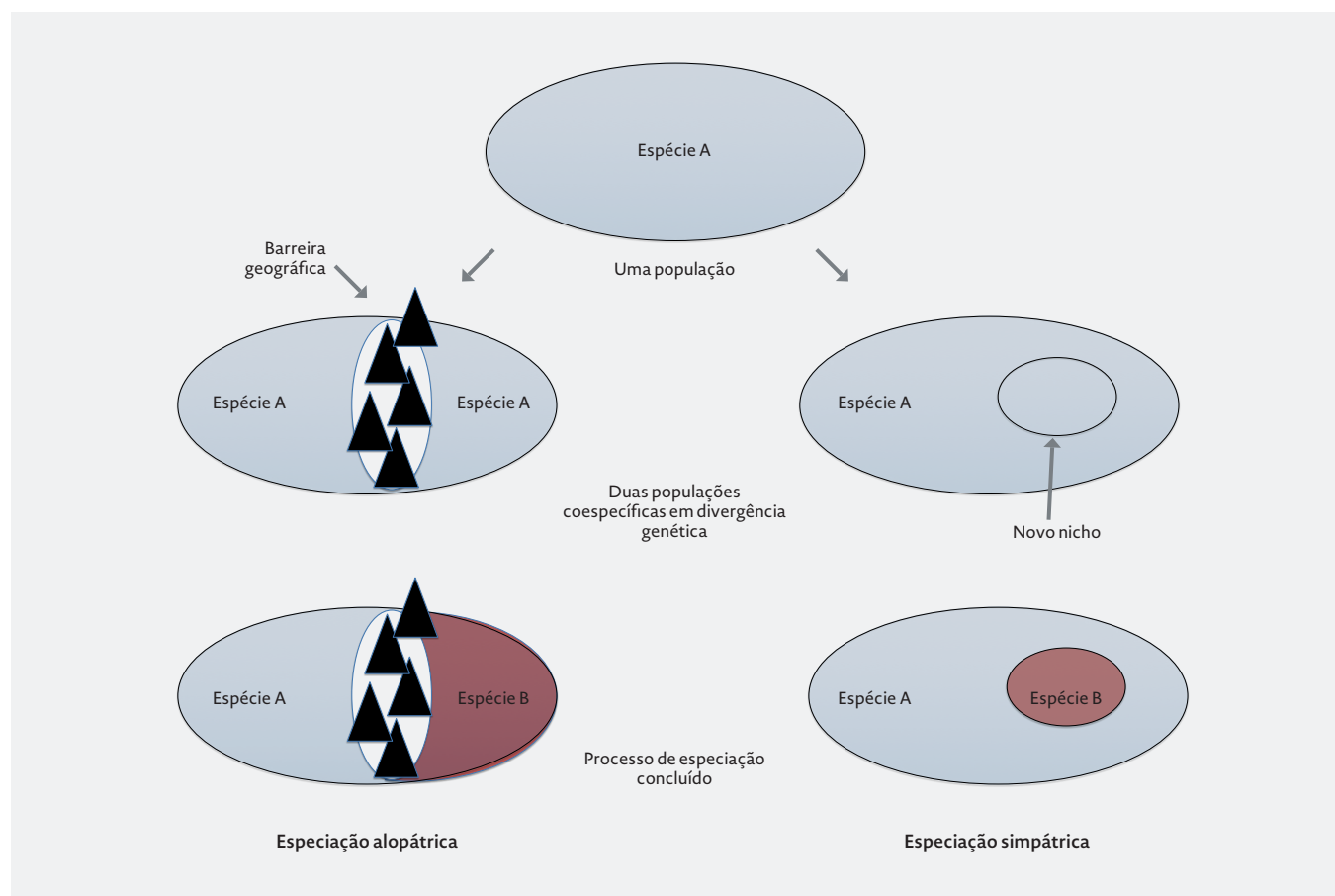


FIGURA 26
Modos de especiação.
Especiação alopátrica
vs. especiação
simpátrica.
[Figura original.]

a especiação pode, eventualmente, ocorrer sem isolamento espacial: a seleção é forte o suficiente – seleção disruptiva – para que uma distribuição unimodal dos genótipos se converta progressivamente numa distribuição bimodal (Figura 22), e desemboque no isolamento reprodutivo de duas espécies: a espécie parental e a espécie nascente. Este terceiro modo de especiação é conhecido por **especiação simpátrica** (*sympatric speciation*; Figura 26). Se o isolamento geográfico é significativo mas não completo, ocorre uma zona de contacto e fala-se em **especiação parapátrica**. A especiação simpátrica é um tema muito debatido e controverso em biologia da evolução, porque, para além da poliploidia (especiação rápida), não são claros os mecanismos que induzem o isolamento reprodutivo de populações sujeitas a seleção disruptiva contíguas às populações parentais.

Espécies genética e morfologicamente próximas ocupam, tendencialmente, áreas geográficas distintas: esta constatação é uma evidência poderosa de que a especiação alopátrica é o modo de especiação dominante nos seres vivos (Barracough, 2014). Experiências realizadas em laboratório demonstram que a adaptação de populações de uma espécie a diferentes ambientes pode gerar isolamento reprodutivo, tanto em alopatria como em simpatria (Rice & Hostert, 1993). A evidência empírica mostra, porém, que a especiação em cenários de parapatria, sob seleção (ecológica) divergente com um fluxo génico limitado das populações parentais, é, à semelhança da especiação alopátrica, frequente nas plantas (Baack et al., 2015). A especiação simpátrica é real embora infrequente (Harrison, 2014).

Diferenciação ecotípica. Especiação ecológica

O estudo clássico de Snaydon & Davies (1976) serve de introdução à especiação ecológica e ao funcionamento do reforço da especiação através do desenvolvimento de barreiras reprodutivas, um tema complexo que será retomado mais adiante. Snaydon & Davies (1976) compararam as plantas de *Anthoxanthum odoratum*, uma gramínea comum nos prados europeus, provenientes de um dos mais antigos ensaios de fertilização do mundo – o Park Grass Experiment, no Reino Unido – com plantas da mesma espécie de talhões não fertilizados. Cento e doze anos de fertilização foram suficientes para que as plantas de *A. odoratum* desenvolvessem características morfológicas adaptativas peculiares e barreiras reprodutivas (ainda que imperfeitas) frente aos indivíduos selvagens (de talhões não fertilizados). Estes autores constataram que os indivíduos adaptados aos solos fertilizados – indivíduos eutrófilos – não só produziam mais biomassa, como tendiam a florir mais cedo e, conseqüentemente, a cruzar-se entre si²⁵. Quando, como neste exemplo, os indivíduos de uma população não se cruzam ao acaso, diz-se que ocorre um **cruzamento preferencial**^{26/27} (*assortative mating*). Com simples ensaios de transplantação provou-se

que os indivíduos eutrófilos eram mais competitivos do que os indivíduos selvagens nos solos fertilizados, e vice-versa; as diferenças de fenótipo tinham uma base genética inequívoca. A divergência genética e fenotípica dos indivíduos eutrófilos frente aos indivíduos selvagens indicia que: i) a pressão de seleção induzida pela fertilização do solo foi suficiente para selecionar positivamente características adaptativas persistentes em condições de simpatria; ii) a divergência fenotípica foi reforçada por um mecanismo de isolamento reprodutivo (floração diferenciada no tempo).

Mas como podem, no seio de uma população em que os indivíduos se cruzam entre si ao acaso, diferenciar-se e persistirem no tempo populações com um fenótipo/genótipo distinto? O mecanismo da diferenciação ecotípica dos *A. odoratum* no «Park Grass Experiment» foi provavelmente o seguinte. Os indivíduos que, fruto do acaso, transportavam ou adquiriram por mutação adaptações a solos férteis cresciam mais, eram mais competitivos e tinham mais descendência neste *habitat* do que os indivíduos selvagens, ou os híbridos, entre o fenótipo selvagem e o fenótipo eutrófilo. Pelo contrário, as plântulas dos indivíduos eutrófilos não conseguiam competir com os indivíduos selvagens nos solos pobres. Os indivíduos que partilham o mesmo *habitat* estão fisicamente próximos e tendem, por isso, a cruzar-se entre si. O cruzamento preferencial é uma consequência direta do desenvolvimento de adaptações que impõem aos indivíduos preferências de *habitat*. Os indivíduos eutrófilos que entretanto adquiriam a capacidade de florir mais cedo evitavam o pólen dos indivíduos selvagens e ganhavam uma vantagem crucial: deixavam de desperdiçar recursos com híbridos mal-adaptados e tinham uma descendência acrescida nas gerações seguintes. A seleção natural direcional encarregou-se de promover o fenótipo eutrófilo de «floração antecipada», de maior *fitness*, o qual, rapidamente, volveu dominante. O desenvolvimento de barreiras reprodutivas entre a população eutrófila e a população selvagem acelerou ainda mais a diferenciação fenotípica e genética entre a população selvagem e a recém-diferenciada população eutrófila.

Este estudo e outros similares, por exemplo com populações de *Agrostis capillaris* e de *Anthoxanthum odoratum* adaptadas aos escombros tóxicos de minas de cobre e zinco (Antonovics & Bradshaw, 1970), descrevem um processo de **diferenciação ecotípica** (*ecotypic differentiation*) de populações sujeitas a seleção disruptiva. Os trabalhos pioneiros do botânico sueco Göte Turesson (1892-1970) e dos continuadores mostraram na primeira metade do século XX que a diferenciação ecotípica está generalizada na natureza. A diferenciação de ecótipos é uma resposta comum das populações de plantas a ambientes heterogêneos que pode ser expressa em poucos metros, como nos exemplos anteriores (outro exemplo na Figura 27), ou em dezenas a milhares de quilómetros na adaptação a gradientes altitudinais

e latitudinais. As plantas «percecionam» e adaptam-se à heterogeneidade ambiental com um detalhe que desafia as capacidades analíticas à disposição da biologia e da ecologia. Por fim, a diferenciação de ecótipos, quer em alopatria quer em simpatria, pode, ou não, culminar num efetivo isolamento reprodutivo e na diferenciação de novas espécies (Kruckeberg, 1986). Este é o passo mais crítico e desconhecido do processo de especiação.

A especiação simpátrica caracteriza-se pela evolução de barreiras às trocas genéticas entre populações em consequência de seleção disruptiva de base ecológica: é um tipo extremo de **especiação ecológica** (Rundle & Nosil, 2005). As especiações alopátrica e parápátrica geralmente têm também um forte cariz ecológico, porque as condições do ambiente seletivo não se repetem no espaço e no tempo. Tanto as experiências com transplantações no campo com pares de populações ou espécies de divergência recente como diversas experiências realizadas em laboratório provam que o isolamento reprodutivo e a especiação ecológica podem evoluir como subprodutos da adaptação a diferentes ambientes seletivos, tanto em alopatria como em simpatria (Rice & Hostert, 1993). A seleção divergente de tipo ecológico desempenha, então, um papel determinante na especiação, e a diferenciação ecotípica precede frequentemente, admite-se, a especiação (Kruckeberg, 1986; Mallet, 2008).

A especiação não é ecológica quando a deriva genética, um mecanismo estocástico de mudança evolutiva, suplanta a seleção divergente no controlo do processo de especiação. Na origem da deriva genética podem estar eventos de **efeito fundador** ou **bottlenecks populacionais** («Deriva genética»).

Foi proposto que a deriva genética promove o isolamento reprodutivo e a diferenciação de novas espécies. Alguns exemplos. O efeito fundador é um mecanismo plausível por detrás da diferenciação de endemismos insulares a partir de migrações continentais, como será o caso dos tentilhões-de-darwin («Teoria da evolução de Darwin»). A similaridade do nicho ecológico (a identidade de nichos é impossível de demonstrar) entre espécies alopátricas (geograficamente separadas) evolutivamente próximas não pode ser explicada pela especiação ecológica (Wiens, 2004). As populações marginais, distantes do core da espécie, estão sujeitas a grandes flutuações populacionais (*bottleneck*) e a processos de extinção local e colonização (efeito fundador) – e mostram uma grande propensão para especiar.

A evidência não suporta, porém, uma subalternização da especiação ecológica a fenómenos estocásticos (Harrison, 2014). Como se mostrou, basta muito pouco para ocorrer divergência e **especialização ecológica**. Alguns autores chegam ao ponto de declarar que todos os modelos plausíveis de especiação envolvem processos ecológicos (Sobel et al. cit. Ostevik et al., 2012). A seleção



FIGURA 27
Diferenciação ecotípica. A *Prunella vulgaris* é uma labiada comum na Europa temperada. Constatou-se que as plantas de ambientes florestais tinham sementes maiores do que as plantas colhidas em terras abandonadas pela agricultura. As diferenças tinham uma base genética porque se mantiveram em ensaios de transplantação. As condições ecológicas do bosque e das terras abandonadas são suficientemente distintas e fortes para gerar uma diferenciação ecotípica em populações simpátricas (Winn, 1985). [Foto: Joana Camejo Rodrigues, Flora-On.]

natural determina a especiação, como Darwin tinha previsto; a deriva genética e outros fenómenos estocásticos, como a mutação *per se*, têm uma importância secundária neste fenómeno (Schluter, 2009).

Em resumo, os teóricos da especiação admitem que este processo i) é essencialmente, ou em grande parte, o resultado da diferenciação de nicho ecológico produzida por seleção divergente em distintas populações, ii) e que o isolamento reprodutivo evolui por efeito da seleção (reforço da especiação, v.i.) ou é um subproduto da seleção divergente (inadvertido, não diretamente acionado por seleção) (Svenson, 2012). Portanto, a seleção desempenha um papel central na especiação e esta é, geralmente, um prolongamento do processo de adaptação (Phillimore, 2014). O efeito fundador e os *bottlenecks* tornam a especiação mais provável, aceleram-na, concertada com a seleção divergente. Este modelo tem um importante corolário: a reconfiguração do ambiente seletivo induzida por alterações ambientais (e.g., catástrofes e alterações climáticas de ordem diversa) acelera a especiação; a estabilidade ambiental tem o efeito inverso (v. Levin, 2019). Voltaremos a esta temática mais adiante.

Poliploidia. Especiação rápida

Nas plantas, o esporófito tem «2n» cromossomas, e o gametófito «n» cromossomas. Os botânicos distinguem o número de cromossomas do gametófito «n», do número básico de cromossomas do *taxon* «x» (Van Dijk,

2009). Assim, «n» não é obrigatoriamente igual a «x». Por exemplo, $n = x$ nos diploides ($2n = 2x$) e $n = 2x$ nas plantas tetraploides ($2n = 4x$). Uma célula ou espécie é poliploide se possuir mais de dois conjuntos completos de **cromossomas homólogos**. A **poliploidia** (polyploidy) envolve, através de mecanismos citogenéticos raros – e.g., a não separação dos cromossomas homólogos durante a anáfase I da meiose –, a formação e a singamia de gâmetas não reduzidos diploides ($2x$). A singamia de um gâmeta haploide (x) com um gâmeta diploide ($2x$) origina um indivíduo triploide ($3x$); os indivíduos tetraploides ($4x$) formam-se a partir de gâmetas diploides ($2x$). A poliploidia geralmente acarreta uma duplicação total do genoma ($2x \rightarrow 4x$), porque, por norma, os triploides têm um baixo *fitness* ou são estéreis. As dificuldades levantadas pela triploidia podem ser temporariamente ultrapassadas através da reprodução assexual.

A **alopoliploidia**, ao invés da **autopoliploidia**, envolve mais de uma espécie: inicia-se com uma hibridação seguida de uma duplicação (através de mecanismos diversos) do número dos cromossomas. O trigo-mole (*Triticum aestivum*) e o trigo-espelta (*T. spelta*) são dois conhecidos aloploidos (Figura 28). Eventos recorrentes de poliploidia geram vários níveis de ploidia, e.g., hexaploidia ($6x$), octaploidia ($8x$). Em muitos géneros

de gramíneas, encontram-se **séries poliploides**, tendo por ponto de partida um número variável básico de cromossomas (e.g., $x = 7, 8, 9$ ou 10) (Keeler, 1998). Os poliploides têm tendência a possuir células, órgãos e sementes maiores, maior resistência a doenças e uma capacidade acrescida de colonizar *habitats* marginais (Levin, 1993).

A **especiação por poliploidia**, admite-se, o tipo mais frequente de **especiação rápida**^{28/29}, é geralmente simpátrica e desenrola-se numa única geração (autopoliploidia) ou em duas gerações (alopoliploidia). É comum nas plantas e rara nos animais: estima-se que 15% dos eventos de especiação das angiospérmicas procedem de fenómenos de poliploidia (Wood et al., 2009). Cerca de 25% das plantas vasculares são poliploides recentes, com uma proporção equivalente de autopoliploides e de aloploidos (Barker et al., 2015). A poliploidia é mais frequente nas plantas herbáceas do que nas plantas lenhosas (Chen et al., 2014) e nas plantas apomíticas do que nas plantas que se reproduzem sexualmente (Estep et al., 2014).

A evidência mostra que a seleção natural favoreceu a retenção da poliploidia em momentos de intenso stresse ou alterações ambientais, facto que indicia o elevado potencial adaptativo das linhagens poliploides (Van der Peer, 2017). Por outro lado, a poliploidia (sobretudo a autopoliploidia) está correlacionada com os maiores eventos de radiação adaptativa (v.i.) nas plantas e com a origem das ordens e principais famílias de plantas terrestres (v. Estep et al., 2014). A poliploidia gera cópias adicionais de genes que posteriormente podem adquirir novas funções, mantendo uma das cópias a função original. Através deste mecanismo, a poliploidia produz variação genética útil para enfrentar a mudança e que em seguida favorece a diversificação.

Mecanismos de isolamento reprodutivo

Referimos mais de uma vez que a especiação é entendida como a evolução do isolamento reprodutivo em populações previamente interférteis. Para acontecer, a especiação depende da confluência de barreiras reprodutivas que impeçam a dissolução das espécies emergentes no seio da ou das espécies parentais. O risco de dissolução é real, inclusivamente, na especiação por poliploidia, caso a nova entidade poliploide não disponha de barreiras reprodutivas eficientes que evitem a hibridação com indivíduos das espécies que lhe deram origem.

As barreiras reprodutivas nas plantas com flor³⁰ atuam em diferentes etapas do seu ciclo reprodutivo. Reconhecem-se dois tipos fundamentais de barreiras reprodutivas: i) anteriores à polinização, e ii) posteriores à polinização. As barreiras anteriores à polinização incluem barreiras espaciais, temporais e mecânicas. As barreiras posteriores à polinização, por sua vez, podem ser: i) pré-zigóticas (*prezygotic barriers*), e ii)

FIGURA 28
Especiação por poliploidia.
A) *Aegilops speltoides* (Poaceae).
B) *Triticum aestivum* (Poaceae).
O *T. aestivum* «trigo-mole» é um aloploidio hexaploide, com três espécies ancestrais distribuídas por dois géneros: *T. urartu*, *Aegilops tauschii* e *Ae. speltoides*.
[Fotos: Carlos Aguiar.]



pós-zigóticas (*postzygotic barriers*), consoante atuem antes ou após o encontro dos gametas. Os principais tipos de **mecanismos de isolamento reprodutivo** (*reproductive isolation mechanisms, isolating barriers*) estão resumidos no Quadro 2.

O isolamento reprodutivo durante o processo de especiação das plantas com flor deve-se, geralmente, à concorrência de mais do que um dos mecanismos referidos no Quadro 2 (Widmer et al., 2009). Admite-se que o isolamento espacial total, em alopatria, ou parcial, em paripatria, em habitats distintos do core da espécie seja a barreira reprodutiva mais comum. Por três razões principais, direta ou indiretamente, já aludidas neste texto:

- i) espécies próximas têm geralmente uma distribuição não coincidente;
- ii) a especiação é um processo eminentemente ecológico;
- iii) os habitats das plantas dispõem-se espacial e temporalmente de forma descontínua (e.g., florestas, zonas húmidas, semidesertos).

QUADRO 2 Mecanismos de isolamento reprodutivo mais relevantes nas plantas (adaptado de Levin, 1971; Rundle & Nosil 2005 e Harrison, 2014)	
ANTERIORES À POLINIZAÇÃO	
Isolamento espacial	Localização desfasada no espaço, ainda que a espécie parental e a espécie emergente possam viver em habitats distintos relativamente próximos.
Isolamento temporal (isolamento fenológico)	Os períodos de floração da espécie parental e da espécie emergente estão desfasados no tempo.
Isolamento floral	Dois tipos: Isolamento mecânico – diferenças morfológicas no aparelho reprodutor suficientes para impedir a partilha de polinizadores animais; Isolamento etológico – baseia-se na capacidade dos polinizadores diferenciarem sinais florais de diferentes espécies (e.g., marcas no perianto) e na tendência destes em concentrarem a sua atividade numa única fonte de alimento mesmo que outras fontes (espécies) adequadas estejam disponíveis (v. volume I).
POSTERIORES À POLINIZAÇÃO	
Isolamento pré-zigótico (tipos mais frequentes)	Autopolinização – a transferência de pólen entre flores ou no interior de uma flor de um mesmo indivíduo por efeito de mecanismos vários (e.g. cleistogamia) impede a dissolução da espécie emergente na espécie parental. Incompatibilidade gamética – inclui-se neste mecanismo o não reconhecimento do pólen da espécie parental pelos estigmas e estiletos das plantas da espécie emergente. Inviabilidade dos migrantes – os indivíduos migrantes entre populações não conseguem reproduzir-se (produzir pólen e primórdios férteis) porque não estão adaptados a habitats não nativos.
Isolamento pós-zigótico (tipos mais frequentes)	Esterilidade dos híbridos – os híbridos são incapazes de produzir gametas funcionais. Inviabilidade dos híbridos – os híbridos entre a espécie emergente e a espécie parental não atingem a idade reprodutiva, geralmente morrendo sob a forma de zigoto ou num estágio embrionar precoce. Barreiras extrínsecas – neste caso a desvantagem dos híbridos deve-se ao facto de terem uma ecologia intermédia, o que os torna pouco competitivos frente aos indivíduos das populações parentais.

A evolução de outros mecanismos de isolamento reprodutivo pode ser: i) accidental, i. e., uma consequência da evolução de outras características, ou ii) um produto da seleção natural. A última opção tem de ser um pouco mais aprofundada, até porque a especiação parapátrica foi anteriormente enfatizada.

A seleção natural favorece a evolução de mecanismos de isolamento reprodutivo (geneticamente controlados) quando duas populações em vias de especiação estão ou, de algum modo, entram em contacto e o *fitness* dos híbridos é inferior ao *fitness* das espécies parentais (i. e., existe uma **desvantagem dos híbridos**, *hybrid disadvantage*). No caso da especiação parapátrica, nas zonas de contacto, ainda que se possam diferenciar territórios mais ou menos extensos ocupados por enxames de híbridos – as chamadas **zonas de híbridos**, *hybrid zones* –, as desvantagens dos híbridos deprimem as trocas génicas interespecíficas e promovem a segregação da espécie nascente da espécie parental. Propõe-se, neste momento, que o leitor recorde a argumentação explicitada no ponto «Diferenciação ecotípica. Especiação ecológica». Os indivíduos com mecanismos eficientes de isolamento reprodutivo são positivamente selecionados porque têm mais descendentes saudáveis de elevado *fitness* do que os indivíduos reprodutivamente não isolados. A evolução favorece os indivíduos que não desperdiçam gametas numa descendência híbrida de fraca qualidade. O reforço da especiação (*reinforcement*) pode atuar no isolamento temporal, mecânico ou envolver algum tipo de incompatibilidade gamética. A relevância do *reinforcement* é suportada por estudos teóricos e empíricos, mas a sua extensão e importância relativa são desconhecidas (Rundle & Nosil, 2005; Baack et al., 2015).

A especiação em seres assexuais

A assexualidade é uma forma de fixar combinações génicas vantajosas e de escapar aos tremendos custos da reprodução sexuada. Em contrapartida, prediz a teoria evolutiva, reduz drasticamente a variação genética, aumenta a taxa de acumulação de mutações deletérias e dificulta a fixação de mutações vantajosas (Futuyma, 2005). Os organismos assexuais enfrentam maiores taxas de extinção e menores de especiação do que os organismos sexuais – no longo prazo, a assexualidade é um beco sem saída evolutivo (Debortoli et al., 2016). Por alguma razão, a maior parte das espécies assexuais de plantas são descendentes recentes de plantas sexuadas («Uma explicação evolutiva da sexualidade»).

Foquemo-nos, porém, noutras questões: as plantas assexuais evoluem?, e especiam? Os indivíduos pertencentes a um mesmo clone são de início geneticamente idênticos. A contínua acumulação de mutações somáticas diferencia-os geneticamente, criando uma base genética sobre a qual a seleção pode atuar. Estudos empíricos mostram que as espécies assexuadas têm

tendência a fragmentar-se em grupos morfológicamente homogêneos geneticamente diferenciados, com indivíduos geneticamente «afinados» por seleção convergente, i. e., constituídos por linhagens que evoluem em paralelo sob seleção de ambientes similares (Barracough, 2014). Estes grupos geneticamente similares, geralmente, são também fenotipicamente similares (Birky & Barracough, 2009). Portanto, a assexualidade não impede a sua diversificação em grupos equivalentes aos que se formam nas espécies com sexualidade. A assexualidade não elimina a adaptação nem a especiação, mas atrasa-as irremediavelmente. O conceito evolutivo de espécie é, talvez, o mais adequado a plantas assexuadas, como se depreende da definição de Stebbins (v. «Conceito de espécie»).

GRADUALISMO FILÉTICO VS. EQUILÍBRIO PONTUADO

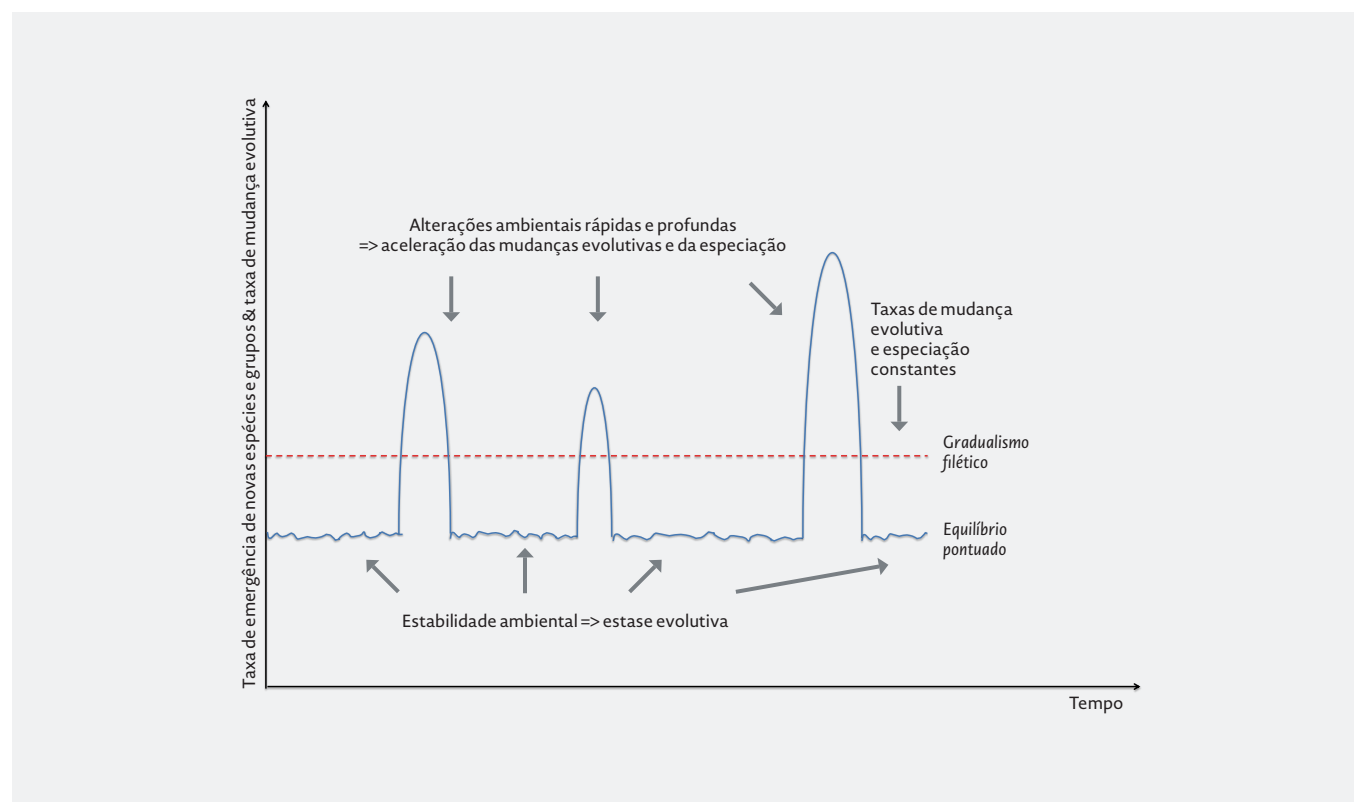
O **gradualismo filético** (*phyletic gradualism*) postula que a especiação é um processo lento durante o qual uma população acumula, de forma gradual e mais ou menos constante, alterações genéticas que culminam num isolamento reprodutivo frente às restantes populações da espécie-mãe. Teoricamente, o gradualismo implica taxas de especiação quase constantes. Darwin e os proponentes da teoria sintética da evolução eram gradualistas. O registo fóssil conta, no entanto, uma história muito diferente (Figura 29). Períodos de intensa alteração das taxas de especiação e de mudança evolutiva alternam com intervalos de prolongada **estase evolutiva**, caracterizados por baixas taxas de especiação e uma lenta alteração do fenótipo dos seres vivos

e da composição das biocenoses. Os fósseis mostram ainda que uma espécie recém-diferenciada, ocupando um nicho ecológico estável, pode subsistir incólume durante centenas de milhares de gerações. O *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae, Ginkgoideae Pinidae) pouco difere dos seus ancestrais congênericos do Jurássico com mais de 150 M. a.: é um **fóssil vivo**.

Na década de 1970, os biólogos estado-unidenses Stephen Jay Gould (1941-2002) e Niles Eldredge (1943-) propuseram a **teoria do equilíbrio pontuado** (*punctuated equilibrium*) para acomodar as observações dos paleontólogos na teoria sintética da evolução (Gould & Eldredge, 1977) (Figura 29). De acordo com estes autores, as populações muito grandes em habitats homogêneos e em períodos de grande estabilidade climática e geológica encontram-se, geralmente, em estase evolutiva. Sob estas condições, a seleção natural é uma força conservativa: a sua ação dirige-se mais à manutenção da integridade das espécies do que à sua mudança: a seleção de estabilização sobrepõe-se às seleções direcional e divergente («Modos de seleção natural»). A mudança acelera quando algo desestabiliza o *statu quo* no arranjo dos nichos ecológicos – e as suprarreferidas comunidades evolutivamente estáveis desarticulam-se.

Os organismos mudam (evoluem) quando o ambiente físico e biológico que os envolve muda, caso contrário a estase evolutiva é o padrão. Aqui reside a explicação da descoberta de comunidades abissais de microrganismos em estase evolutiva há mais de 2000 M. a. (Schopf et al., 2015). A mudança evolutiva, aparentemente, faz-se mais pela substituição das espécies-mães pelas espécies-filhas (cladogénese) do que

FIGURA 29
Gradualismo filético vs. equilíbrio pontuado. A «taxa de emergência de novas espécies e grupos» contabiliza a diferenciação de novas espécies e grupos por unidade de tempo, não toma em consideração eventuais extinções. A taxa de mudança evolutiva é uma avaliação sintética das alterações da forma dos seres vivos por unidade de tempo. [Original.]



pela mudança das características das espécies-mães (anagénesse) (Figura 21). No entanto, é preciso ter presente que as análises dos processos de especiação à escala geológica comprimem a evolução no tempo, criando a ilusão de que a evolução é saltacional. Embora as **taxas de especiação** (diferenciação de novas espécies por unidade de tempo; *speciation rate*) e de **mudança evolutiva** (acumulação de novos caracteres por unidade de tempo; *evolutionary change rate*) variem enormemente ao longo do tempo (Figura 29), os processos evolutivos são sempre graduais. A evolução é simultaneamente gradual e ocasionalmente mais ou menos pontuada (Kellogg, 2000, cit. Kutschera & Niklas, 2004). «[...] a estase e a descontinuidade são uma expressão da forma como a evolução funciona quando remetida para o tempo geológico» (Gould & Eldredge, 1993).

O equilíbrio pontuado foi recebido nas décadas de 1970 e 1980 por uma barreira de críticas e sujeito a um intenso escrutínio que se prolonga até à atualidade. O suporte empírico do equilíbrio pontuado é consistente mas os mecanismos subjacentes não estão por enquanto definitivamente estabelecidos (Futuyma, 2015).

Fósseis de transição

Como se referiu no início deste capítulo, Darwin explicou as descontinuidades morfológicas dos taxa atuais de categoria superior à espécie com a extinção de formas intermédias. Darwin compreendeu, também, que os fósseis são os elos perdidos deste longo historial de extinções e, por isso, indispensáveis para reconstruir as relações de parentesco entre os taxa atuais. Mas por que razão o registo fóssil é igualmente fragmentário?

Não foram ainda descobertos fósseis com características intermédias, os chamados **fósseis de transição**³¹ (*transitional fossils*), que permitam, por exemplo, interpretar adequadamente a evolução da semente. Os fósseis de transição são raros, mas existem. As *Archaeopteryx* e a *Runcaria heinzelinii* são exemplos entre os vertebrados e as plantas terrestres, respetivamente (Figuras 30 e 86).

Três causas explicam o enviesamento da informação fóssil nas plantas. A história evolutiva de um clado tem geralmente início em pequenas populações periféricas, de distribuição muito localizada. As inovações evolutivas podem suceder-se e acumular-se durante períodos longos de tempo sem um impacto demográfico significativo. As populações dos clados nascentes são soluções evolutivas transientes. A cíclica ocorrência de períodos de elevada taxa de mudança evolutiva reduz ainda mais a probabilidade de fossilização de taxa com características intermédias (Hunt, 2010).

A matéria orgânica vegetal é rapidamente mineralizada no solo na presença de oxigénio (aerobiose) e temperaturas elevadas, precisamente as condições ambientais prevalecentes na maior parte da história do planeta. A fossilização das plantas mortas depende da reunião de três condições que se têm de suceder no tempo (Taylor et al., 2009): a exclusão do ar do entorno das plantas mortas, geralmente dependente da presença de água; a cobertura com sedimentos; e condições de acidez para bloquear o ataque dos microrganismos anaeróbicos. Consequentemente, a fossilização é um evento raro, com uma sobrerrepresentação das plantas de zonas húmidas. Toda esta argumentação é sistematicamente, e com propósito, olvidada pelos criacionistas.



FIGURA 30
Fósseis de transição.
A *Archaeopteryx* é considerada um fóssil de transição entre os dinossauros e as aves modernas: combina penas adaptadas ao voo com características reptilianas, como sejam os três dedos com garras por membro, e mandíbulas com dentes (não observáveis na foto). A *Archaeopteryx* pertence a um grupo tronco das aves. [Wikimedia Commons.]

3. EXTINÇÕES E RADIAÇÕES ADAPTATIVAS

MECANISMOS DE EXTINÇÃO. DINÂMICA DA DIVERSIDADE TERRESTRE

Na evolução dos seres vivos, a cladogénese sobrepuja-se à anagénese. E se a eternidade é uma impossibilidade física, então a extinção é um desfecho inevitável da especiação. Num qualquer momento da sua história, todas as espécies enfrentam uma deterioração e/ou redução da área de ocupação no seu nicho ecológico que as empurram para a raridade. A degradação e o recuo do nicho ecológico de uma espécie têm origem em modificações das condições ecológicas bióticas (e.g., evolução ou invasão de espécies parasitas ou competidoras) ou abióticas (e.g., alterações climáticas). A raridade incrementa a probabilidade de extinção (Levin, 2000).

A informação fóssil mostra que a diversidade em espécies, pontualmente interrompida por catástrofes naturais, aumentou paulatinamente desde a emergência da vida. As plantas terrestres seguem o mesmo padrão desde a sua evolução, algures nas margens de um curso de água doce, entre o final do Câmbrio e os meados do Ordovícico (Figura 57). Nunca coexistiram tantas espécies de seres vivos e de plantas no planeta Terra como no Holocénico. Por conseguinte, em média,

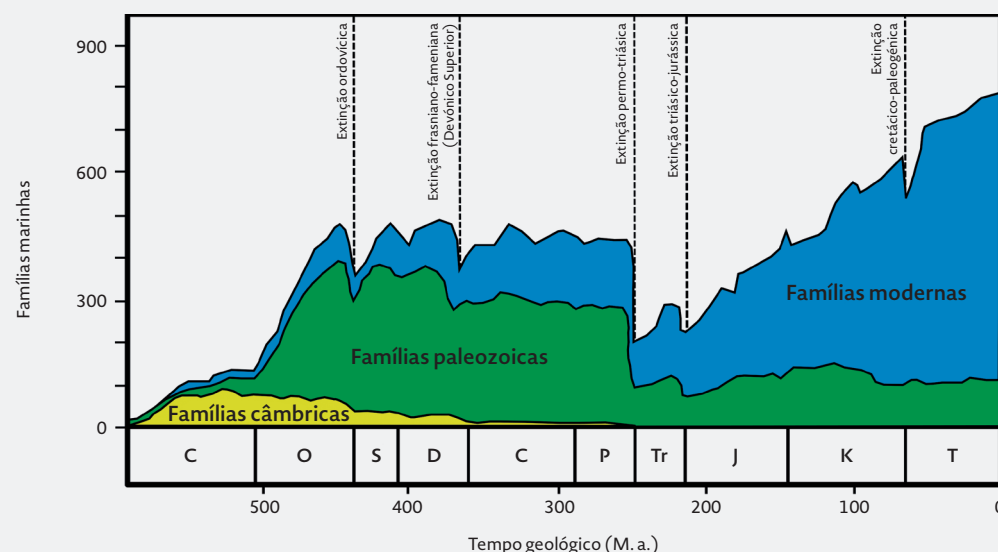
a taxa de especiação é naturalmente superior à taxa de extinção, ainda que permeada por eventos catastróficos. A taxa de especiação média foi calculada em 0,05-0,2 espécies novas por milhão de espécies por ano e a taxa de extinção natural de fundo (isenta da influência humana) em 0,1 espécie por milhão de espécies por ano (De Vos et al., 2014).

EXTINÇÕES EM MASSA. AS CINCO GRANDES CATÁSTROFES

A propósito da teoria do equilíbrio pontuado, referiu-se que o registo fóssil mostra que períodos de taxas de especiação e de mudança evolutiva elevadas alternam com intervalos de prolongada estase evolutiva (Figura 29). À escala geológica, a especiação e a evolução de novos caracteres morfológicos e fisiológicos caminham lado a lado. Baixas taxas de especiação estão associadas a uma relativa estabilidade na forma dos seres vivos, na composição das biocenoses e nas características estruturais e funcionais dos ecossistemas, e vice-versa.

Esta perspectiva da natureza da evolução, aprofundada no capítulo anterior, foi refinada nas últimas

FIGURA 31
Curva de Sepkoski
(versão original):
número de famílias
de invertebrados
marinhos no registo
fóssil em função
do tempo geológico.
N.B., os cinco grandes
eventos de extinção
nas transições:
1. Ordovícico (O)-
-Silúrico (S), 2.
Frasniano-Fameniano
(Devónico Superior),
3. Pérmico (P)-
-Triásico (Tr),
4. Triásico-Jurássico
e 5. Cretácico
(Kr)-Terciário
(T) (= Cretácico-
-Paleogénico, C-Pg).
[Figura extraída
de Raup & Sepkoski
(1982).]



décadas, quando se começou a compreender o significado das extinções em massa. Por definição, o estatuto de **extinção em massa** é atribuído quando a taxa de extinção ultrapassa de forma estatisticamente significativa a taxa de extinção natural de fundo. A fauna marinha é particularmente adequada para estudar as extinções em massa. A partir do estudo de fósseis marinhos, Raup & Sepkoski (1982) reconheceram cinco grandes eventos de extinção em massa (Figura 31). A «teoria das cinco grandes extinções» (ou **megaextinções**), *the big five*, entrou de tal maneira no imaginário científico que a atual crise da biodiversidade é citada como a sexta. A taxa de extinção atual, em consequência da ação do Homem na biota, é 1000 vezes superior à taxa de extinção natural de fundo, e num futuro provavelmente 10 000 vezes superior (De Vos et al., 2014). O planeta está a viver uma das maiores extinções da sua história.

A explicação das extinções em massa envolve mecanismos tão variados como:

- i) o impacto de corpos celestes; e.g., extinção C-Pg (cretácico-paleogénica);
- ii) a extrusão catastrófica de lavas vulcânicas; e.g., trapps de Emeishan (China) e siberianos (Federação Russa) na extinção P-Tr (permo-triásica) e os trapps do Decão (Índia) na extinção C-Pg;
- iii) a libertação massiva de hidratos de metano (de origem biogénica) armazenados nos fundos oceânicos (o metano tem um efeito de estufa 25 vezes superior ao CO₂);
- iv) a sequestração maciça de carbono em consequência, como se verá, da expansão das plantas terrestres ou de grandes orogénias; e.g., extinção devónica.

O aquecimento ou o arrefecimento da atmosfera, demasiado rápidos para as plantas migrarem ou se adaptarem, são, geralmente, as causas mais diretas das extinções no bioma terrestre associadas a estes quatro mecanismos. O seu efeito é potenciado pela desorganização dos ecossistemas resultante da extinção seletiva de espécies que, por sua vez, gera cascatas de novas extinções com consequências que podem coalescer à escala global.

À escala geológica, enquanto o aumento da riqueza em espécies terrestres do planeta se deveu, em grande medida, a mecanismos de natureza biológica (aos processos de especiação e oportunidade ecológica, v.i.), as reduções da riqueza específica foram causadas por catástrofes naturais, i. e., por mecanismos não biológicos (ainda que, a montante, eventualmente controlados pela história evolutiva). A discussão das causas das grandes extinções será, ciclicamente, retomada ao longo deste livro.

As **catástrofes** são eventos sem precedentes. O incremento súbito das taxas de extinção traduzem-se *a posteriori* numa aceleração temporária da acumulação de novas espécies e grupos de espécies por unidade de tempo, i. e., em radiações adaptativas. Este padrão é visível na Figura 31 através do aumento do declive da curva após catástrofe. Além da extinção em massa em si, as extinções criam oportunidades evolutivas para espécies e grupos de espécies que de outro modo permaneceriam dominados pelas espécies e grupos mais bem-adaptados às condições ecológicas pré-catástrofe. As catástrofes globais são, simultaneamente, causa de extinção e de inovação e diversificação da vida³² – evidenciam a capacidade de adaptação da vida a novas condições ambientais. De qualquer modo, é importante ter presente que a recuperação da biota é lenta. Por vezes o stresse ambiental subjacente à extinção perdurou no tempo ou envolveu a repetição cíclica de eventos catastróficos (e.g., escoadas lávicas sucessivas durante a extinção permo-triásica). E a especiação e a consequente saturação em espécies dos ecossistemas são um processo naturalmente moroso.

O efeito *a posteriori* das catástrofes na inovação e na diversificação é inegável, mas não deve reduzir a análise diacrónica da diversidade da vida à escala geológica a interações simples entre eventos de extinção e linhagens evoluídas que aguardam, estoicamente, por uma oportunidade, refugiadas em ambientes extremos ou em ecossistemas dominados por grupos antigos. Muitos e importantes passos da história evolutiva das plantas foram independentes de fenómenos catastróficos, como sejam a emergência do ciclo de vida haplodiplonte, do sistema vascular, da raiz ou da semente, que estenderam as plantas a *habitats* até aí não explorados.

As plantas não responderam aos eventos de extinção da mesma forma que os animais marinhos ou terrestres. A extinção ordovícico-silúrica teve um impacto marginal nas primeiras biocenoses de plantas terrestres e a transição Triásico-Jurássico deixou um sinal ténue na flora vascular fóssil. O efeito das extinções frasniano-fameniana e cretácico-paleogénica (C-Pg) foi mais significativo nos metazoários do que na flora terrestre. A extinção permo-triásica (P-Tr), pelo contrário, teve, como se verá, uma forte tradução na flora terrestre. As extinções e a dinâmica da diversidade vegetal (*turnover* da flora) terrestre após catástrofe não foram tão súbitas e profundas como as reveladas pelos invertebrados marinhos ou pelos animais terrestres: as plantas são mais resilientes do que os animais porque se escondem no solo.

RADIAÇÕES ADAPTATIVAS

O leitor mais curioso e persistente que tenha lido com cuidado este capítulo certamente não se dará por satisfeito com uma simples descrição da variação da diversidade taxonómica no registo fóssil ao longo do tempo. Para as mentes mais inquietas, as constatações empíricas pedem explanações reducionistas-mecanicistas (v. «Breve reflexão epistemológica», volume I). O mecanismo de ação das grandes catástrofes subjacentes às extinções em massa é autoevidente: decorre da destruição física dos organismos e/ou do seu nicho ecológico. Mais complexo é explicar por que razão i) as catástrofes globais são uma causa de inovação e de diversificação da vida (quanto maior a extinção, maior a radiação), e ii) as radiações adaptativas são sucedidas por uma diminuição e posterior estabilização da **taxa de diversificação** (*grosso modo* a diferença entre as taxas de especiação e de extinção; «Dinâmica da evolução da flora terrestre»).

Tanto a macro como a microevolução têm origem na acumulação de pequenas variações genéticas, guiada pela seleção natural («Macro e microevolução»). Os processos microevolutivos, como sejam a mutação e as alterações da frequência dos alelos numa população por seleção natural, têm lugar numa única geração e ainda assim determinam, em última instância, os padrões macroevolutivos de diversificação à escala do milhão de anos. As radiações adaptativas ocorreram no passado e estão em curso no presente. Portanto, os modos de especiação são também os mesmos, quer nos períodos de estase evolutiva quer durante as radiações adaptativas, embora, supõe-se, com relevâncias distintas. O princípio do uniformitarismo aplica-se tanto à macro e microevolução como aos fenómenos de especiação após uma alteração climática profunda, uma convulsão geológica, a colonização de uma ilha ou a evolução de um grupo de seres vivos particularmente bem-sucedido. A explicação das radiações adaptativas, desde a escala planetária, englobando toda a biota, aos tentilhões (*Geospiza*) das ilhas dos Galápagos (Figura 32), mais do que a especiação em si, passa pela identificação dos fatores e mecanismos que, durante esses períodos, condicionaram as taxas de especiação e extinção.

As **radiações adaptativas** (*adaptive radiations*) têm como ponto de partida uma **oportunidade ecológica** (*ecological opportunity*) (Yoder et al., 2010) e, mais ou menos em simultâneo, envolvem a i) diversificação rápida e massiva de fenótipos e adaptações e ii) a proliferação de espécies e linhagens (aumento da diversidade taxonómica). A oportunidade ecológica pode estar na colonização de um novo território (e.g., uma ilha), na diferenciação de novos nichos ecológicos³³ (e.g., escoadas lávicas, recuo de glaciares, subida da temperatura ou diferenciação de uma estação seca), na evolução de um novo carácter (e.g., evolução do sistema vascular ou da semente) ou na eliminação de espécies

competidoras ou antagónicas³⁴ (e.g., por efeito de uma catástrofe).

Os indivíduos de uma população beneficiada por uma oportunidade ecológica têm acesso a novos recursos e o seu nicho realizado é ampliado; a densidade e a área de ocupação da população crescem e o número total de indivíduos aumenta. As oportunidades ecológicas alteram e/ou diversificam as pressões de seleção e deprimem, temporariamente, os efeitos da seleção de estabilização. Com mais indivíduos livres dos constrangimentos da seleção estabilizadora, sujeitos a um leque variado de pressões de seleção, maior a acumulação de variação biológica (escala da espécie), a matéria-prima da evolução. A seleção divergente, entretanto, promove a especialização ecológica de populações (i. e., diferenciação ecotípica) através da acumulação de adaptações aos nichos ecológicos disponíveis. Áreas de distribuição crescentes e novas adaptações a facilitar o preenchimento dos novos nichos ecológicos aumentam a probabilidade de isolamento reprodutivo espacial e de especiação alopátrica/parapátrica. Supõe-se que a especiação ecológica em condições de alopatria seja o principal modo de especiação nesta sequência de eventos (Yoder et al., 2010).

As espécies recém-formadas, porventura, deparam-se com uma sucessão de novas oportunidades ecológicas decorrentes da sua própria evolução (e.g., aumento da produtividade do solo com a evolução das angiospérmicas; «Causas do sucesso evolutivo das angiospérmicas») ou criadas pela presença de novas espécies entretanto diferenciadas (e.g., nichos para espécies epífitas resultantes da evolução da fisionomia arbórea) (Hood et al., 2015)³⁵.

Os maiores eventos de radiação adaptativa em novos ambientes ou ecologias geralmente envolveram um rápido *turnover* de taxa, em que as espécies e grupos de espécies dominantes nas primeiras fases da radiação são substituídos por associações de taxa cada vez mais persistentes no tempo (Boyce & DiMichele, 2016). Esta dinâmica é óbvia na radiação das plantas terrestres, entre o Ordovícico e o Carbonífero, com a sucessiva dominância de plantas não vasculares – polisorangiófitos basais –, licófitos e equisetófitos – fetos e gimnospérmicas basais («Dinâmica da evolução da flora terrestre»).

Numa fase inicial, a diversificação potencia mais diversificação; mais tarde, esta relação causa e efeito inverte-se. À medida que os **nichos ecológicos vagos** (*vacant niche*) vão sendo preenchidos, i. e., que os ecossistemas vão ficando saturados em espécies, as oportunidades ecológicas minguam, as taxas de diversificação decaem e é atingida a «**capacidade de carga de espécies**» (*carrying capacity for species*) – desenvolvem-se comunidades evolutivamente estáveis. Wier et al. (2007) oferecem um exemplo atual do controlo que a diversidade taxonómica exerce na especiação. Estes autores mostraram

que as taxas de especiação das aves e mamíferos nas latitudes elevadas são superiores às que se verificam nas regiões tropicais. Aparentemente, o retrocesso dos gelos que cobriram grande parte da Eurásia durante a última glaciação – glaciação Würm – expôs novas oportunidades ecológicas; os ecossistemas tropicais são muito mais antigos e como tal saturados em espécies³⁶. A descida das taxas de diversificação dita o princípio do fim da radiação adaptativa. A oportunidade ecológica é, então, a semente da radiação adaptativa (Yoder et al., 2010).

A informação fóssil mostra que as taxas de diversificação das linhagens sobreviventes após catástrofe são extraordinariamente heterogêneas e que dependem do contexto geográfico e ecológico. Algumas linhagens especiam intensamente, diversificando-se formas e ecologias; outras falham a oportunidade e enfrentam a raridade ou a extinção. As radiações adaptativas, qualquer que seja a sua causa, estão associadas a intensos *turnovers* de flora e fauna, com a emergência e a expansão de linhagens inusitadas (v. «Dinâmica da evolução da flora terrestre»). A radiação dos mamíferos após a extinção dos dinossauros é um exemplo clássico de «oportunismo ecológico» pós-catástrofe, em que uma linhagem dominada se depara, repentinamente, com uma oportunidade de diversificação. No terceiro capítulo deste volume são discutidos vários exemplos em que alterações ambientais profundas desembocam em radiações adaptativas entre as plantas. A radiação das angiospérmicas, pelo contrário, poderá dever-se à evolução de novos caracteres que lhes permitiu o acesso a novos recursos (e nichos ecológicos não pré-existent), suplantando as gimnospérmicas.



FIGURA 32
Geospiza magnirostris
(Emberizidae),
uma das espécies
de tentilhões das
ilhas dos Galápagos.
[Ilustração de Bell et al.
(1839).]

4. PADRÕES GEOGRÁFICOS DA DIVERSIDADE

O estudo dos padrões de distribuição da diversidade biológica é um lugar de encontro da ecologia e da biologia da evolução. Faz-se em seguida uma breve resenha dos padrões latitudinal e altitudinal da diversidade em espécies de plantas vasculares, na medida em que complementam alguma da argumentação explanada neste capítulo e geram ideias úteis para os capítulos sobre evolução de plantas que se aproximam.

DISTRIBUIÇÃO LATITUDINAL DA DIVERSIDADE ESPECÍFICA

A Grã-Bretanha, uma ilha com 209 331 km², tem poucas mais espécies nativas de plantas vasculares (c. 1400 sp.) do que os 700 km² do Parque Natural de Montesinho, no NE de Portugal (c. 1100 sp.); um quadrado com 10 000 km² de floresta tropical húmida na América Central pode conter 6000 espécies de plantas vasculares (Phillimore, 2014), duas vezes mais espécies do que Portugal continental (c. de 3000 sp. em 92 200 km²) (Sequeira et al., 2011). Desde as grandes explorações da biodiversidade do século XIX, lideradas, entre outros naturalistas, por Darwin, Wallace e pelo fundador da biogeografia, o prussiano Alexander von Humboldt (1769-1859), que se sabe que o número de espécies por unidade de área (**diversidade ou riqueza específica**) a grandes escalas geográficas (da ordem das centenas de quilómetros quadrados), desde os micróbios aos grandes mamíferos³⁷, em todo o tipo de ambientes (terrestres, dulçaquícolas ou marinhos), aumenta dos polos em direção aos trópicos (Brown, 2014). E os trópicos são mais ricos em espécies, e em taxa superiores, do que qualquer outra faixa climática terrestre, atingindo a diversidade específica valores paradoxais no bioma floresta tropical húmida (Figura 33).

O **gradiente latitudinal da diversidade específica** é o padrão geográfico de diversidade mais poderoso do planeta (Figura 34). A explicação do fenómeno permanece elusiva após 200 anos de investigações biogeográficas: estão publicadas mais de 100 hipóteses em torno desta questão (Phillimore, 2014). A discussão está atualmente centrada em quatro classes de hipóteses, só parcialmente independentes, todas elas de difícil corroboração empírica e de importância relativa não resolvida. As principais teses de cada uma delas são as seguintes:

- i) hipóteses geográficas – quanto maior a área, maior o número de espécies (*hipótese da área geográfica; geographical area hypothesis*);
- ii) hipóteses ecológicas – a capacidade de sustentação de espécies (*species carrying capacity*) aumenta em direção aos trópicos;
- iii) hipóteses evolutivas – a taxa de diversificação é mais elevada nos trópicos (*hipótese da taxa de diversificação; diversification rate hypothesis*);
- iv) hipóteses históricas – os trópicos tiveram mais tempo para acumular espécies (*hipótese de conservação tropical³⁸; tropical conservatism hypothesis*).

De acordo com a **hipótese da área geográfica** (Terborgh cit. Tang et al., 2016), as espécies que vivem em territórios muito extensos, como são os trópicos, têm a possibilidade de estender as suas populações por territórios mais extensos e, por essa razão, são menos atreitas a extinguirem-se e têm maior probabilidade de especiarem. Por outro lado, quanto maior a área, maior a diversidade de habitats e nichos ecológicos, e maior a possibilidade de especiação. Esta hipótese foi empiricamente corroborada, mas, por si só, é insuficiente para explicar o gradiente latitudinal de diversidade (Tang et al., 2016).

As explicações ecológicas estão centradas na chamada «**hipótese das espécies-energia**»³⁹ (*species-energy hypothesis*), que pode ser condensada nas seguintes conexões causais (v. Turner, 2004) (Figura 34):

- i) temperaturas altas com radiação elevada e sem limitações de água =>;
- ii) maior produtividade das plantas e, consequentemente, mais energia a fluir pelos ecossistemas =>;
- iii) mais indivíduos (somatório dos indivíduos de todas as espécies) e espécies por unidade de área.

Embora a correlação positiva entre a energia disponibilizada pela fotossíntese e a diversidade específica a grandes escalas seja uma das poucas leis universais da ecologia, os mecanismos nela envolvidos não estão devidamente compreendidos (Evans et al., 2005). Na explanação da conexão causal energia-diversidade específica, muitos autores valorizam a heterogeneidade ambiental e, implicitamente, a riqueza em nichos

ecológicos dos biomas tropicais mais produtivos. A argumentação é mais ou menos a seguinte (Evans et al., 2005; Brown, 2014):

- i) níveis elevados de energia (i. e., elevada produtividade primária) incrementam a disponibilidade e a diversidade de recursos (e.g., micro-habitats adequados à germinação de plantas, tipos de alimentos ou refúgios para espécies animais), e favorecem a acumulação de biomassa aérea;
- ii) com mais recursos há mais indivíduos por unidade de área e, por essa via, mais populações biológicas viáveis⁴⁰ (i. e., o risco de extinção diminui);
- iii) a diversidade em recursos, por sua vez, é uma componente maior da heterogeneidade ambiental;
- iv) por outro lado, a simples acumulação de grandes quantidades de biomassa aérea é por si só suficiente para gerar heterogeneidade ambiental (imagine-se uma floresta tropical multiestrato);
- v) a heterogeneidade ambiental, como se explicou no ponto «Especiação ecológica», facilita a especiação.

Analisemos um exemplo oriundo dos trópicos. As florestas tropicais húmidas surpreendem pela altura das árvores e pela sua complexidade estrutural (mensurável pelo número de estratos); quanto maior a complexidade estrutural de uma floresta, maior a diversidade e a extensão dos nichos ecológicos disponíveis para espécies epífitas (e.g., ramos expostos ao sol ou ensombrados, com escorrências, em que se acumula folhada), e maiores as oportunidades para a especiação. Por alguma razão as epífitas são tão relevantes na diversidade global de plantas vasculares: representam entre 8 e 10% das espécies conhecidas e 25 a 50% da riqueza específica das florestas tropicais (Gentry & Dodson, 1987). A heterogeneidade ambiental é também uma das causas da elevada diversidade específica em árvores das florestas tropicais húmidas (Brown et al., 2013). Portanto, a riqueza em espécies é máxima nos trópicos – porque a quantidade de energia solar sequestrada pela fotossíntese, i. e., a **produtividade primária**, está inversamente relacionada com a latitude (Figura 34). Os desertos tropicais são menos diversos do que a floresta tropical húmida porque o fator água limita a produtividade. Nas latitudes temperadas, boreais e polares, a temperatura é, geralmente, o fator limitante da produtividade.



FIGURA 33
Diversidade específica nas florestas tropicais húmidas. Floresta tropical, Jardim Botânico de Cartagena de Índias (Colômbia). 1 ha de floresta tropical húmida primária (não perturbada pelo Homem) geralmente contém mais de 100 espécies de árvores com um perímetro de 10 cm; este número pode crescer até às 500 espécies. Uma floresta caducifólia temperada atinge, no máximo, as 25-30 sp. árvores/ha, sendo as florestas europeias francamente mais pobres do que as suas congêneres norte-americanas e asiáticas. A floresta tropical húmida é o bioma mais biodiverso do planeta: c. de 7% da área terrestre contém 50% das espécies (vários autores citados por Hil & Hil, 2001). [Foto: Carlos Aguiar.]

Para os defensores da «**hipótese da taxa de diversificação**», nos trópicos o equilíbrio entre as taxas de especiação e de extinção verifica-se a níveis elevados de diversidade específica, porque, entre outras causas, a evolução molecular e as interações bióticas são aqui mais intensas, e há mais oportunidades para especiação nestes territórios do que sob outro tipo de macrobioclima. Aparentemente, as taxas de mutação e a intensidade da seleção natural, duas componentes essenciais da especiação, estão diretamente correlacionadas com a temperatura (Rohde, 1992). Por outro lado, quanto mais indivíduos e espécies coexistem num ambiente abiótico estável e produtivo, maior a competição, a predação, a fitofagia e o parasitismo, interações biológicas que, por sua vez, estimulam a especiação. «A diversidade gera diversidade» (Brown, 2014). Pese embora o suporte empírico, não é claro como o aumento das interações biológicas gera e mantém a diversidade específica. Foi proposto que interações biológicas intensas incrementam o número de dimensões ao longo das quais as espécies se podem diferenciar (Vermeij, 2005), uma hipótese que converge no argumento da heterogeneidade ambiental. Como se referiu no parágrafo anterior, a heterogeneidade ambiental intrínseca dos ecossistemas tropicais promove a especiação⁴¹.

A chamada «**hipótese de conservação tropical**» admite que a elevada diversidade dos trópicos se deve: i) à antiguidade e extensão do macrobioclima tropical; ii) à raridade dos eventos de adaptação das linhagens tropicais a climas extratropicais. Alfred Wallace foi o primeiro autor a propor que o tempo disponível para a especiação nos trópicos é uma chave para explicar o gradiente latitudinal da diversidade biológica terrestre (Phillimore, 2014). O macrobioclima tropical ocupou todo o planeta, com breves interrupções, desde a emergência das plantas com flor há ~470 M. a. até ao final do Eocénico (~34 M. a.). Os climas não tropicais alargaram-se no Cenozoico em detrimento das áreas tropicais; mas enquanto a partir do final do Pliocénico (2,6 M. a.) os climas extratropicais se expandiam e contraíam à mercê dos ciclos glaciares-interglaciares, em torno do equador manteve-se uma cintura estável de clima tropical húmido. Por outro lado, a maior parte das linhagens de angiospérmicas adaptadas a climas extratropicais evoluiu depois do arrefecimento global que caracteriza a transição Eocénico-Oligocénico (Kerckhoff et al., 2014): são evolutivamente recentes. Acresce o facto de a capacidade de adaptação das plantas com flor a climas mais frios, secos ou sazonais ser muito limitada, a tal ponto que a maior parte das linhagens das angiospérmicas ficaram retidas nos trópicos (Kerckhoff et al., 2014): a transição de linhagens de biomas tropicais para os biomas extratropicais é um evento raro (Crisp et al., 2009). Em resumo, de acordo com a hipótese de conservação tropical, as florestas tropicais têm mais espécies por razões meramente históricas: um legado de eventos evolutivos, geológicos e climáticos que ocorreram há muitos milhões de anos. As latitudes

mais elevadas são pouco diversas porque as plantas e animais não tiveram ainda tempo para se dispersar e adaptar (e especiar) aos territórios libertados pelos frios da última glaciação; e os ciclos glaciares-interglaciares causam uma espécie de *restart* neste processo. A agravar, muitas linhagens de plantas demonstram uma incapacidade intrínseca para colonizarem territórios extratropicais.

DISTRIBUIÇÃO ALTITUDINAL DA DIVERSIDADE ESPECÍFICA

Uma breve nota relativa à diversidade específica nas montanhas. A altitude cria na montanha *habitats* sem paralelo nas terras baixas, com uma flora especializada segregada por andares altitudinais. Foi proposto que a elevada radiação ultravioleta favorece a inovação genética. As montanhas normalmente são mais biodiversas do que as áreas planas vizinhas à escala de 100 km², e a escalas superiores, por causa da compressão altitudinal dos andares e horizontes bioclimáticos e da elevada diversidade de *habitats* (e de nichos ecológicos) que caracterizam a montanha (Körner, 2003). À escala local (α diversidade), as montanhas são geralmente pouco diversas.

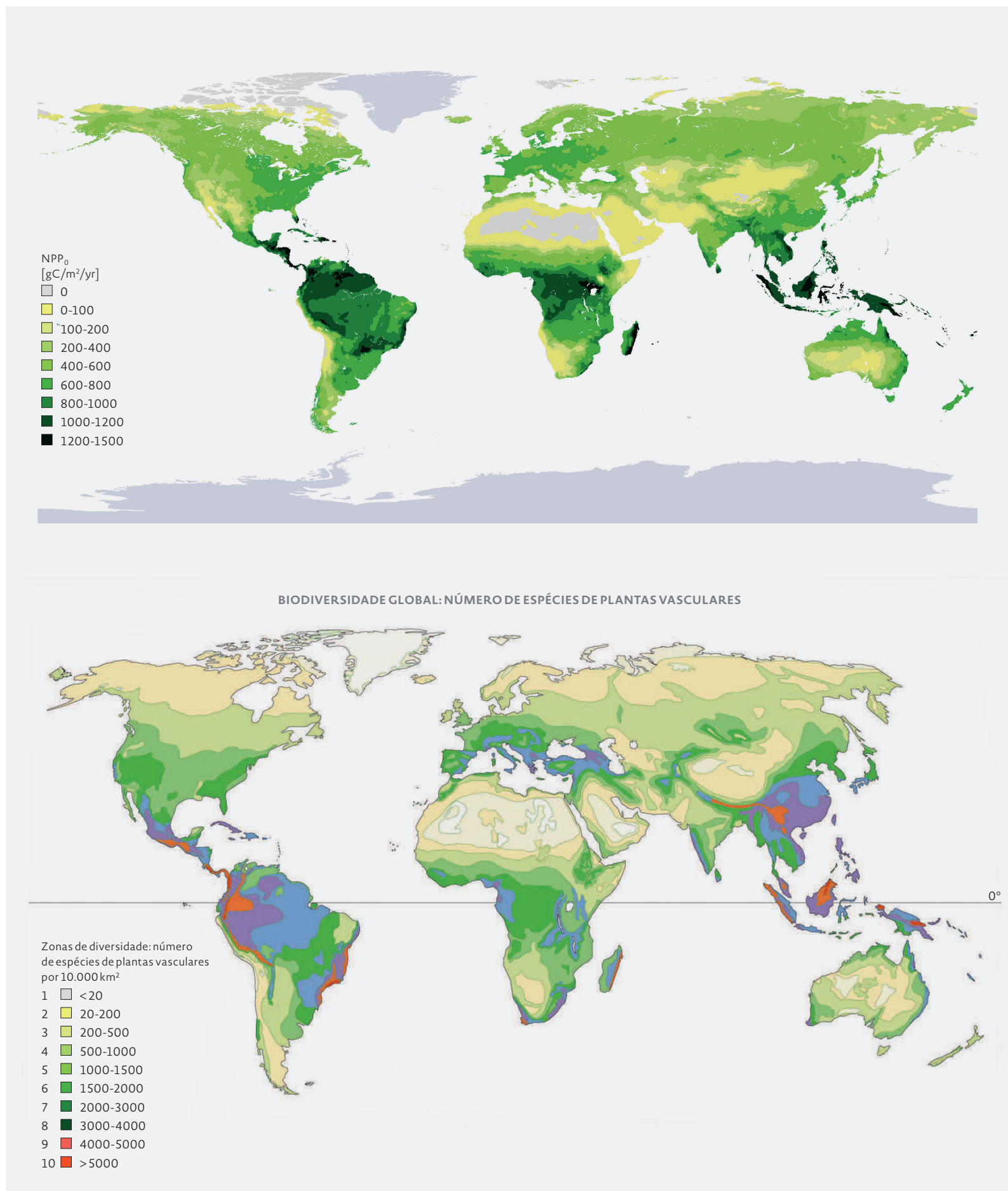


FIGURA 34

Produtividade primária e biodiversidade (hipótese das espécies-energia). A) Produtividade primária global «net». B) Riqueza em plantas vasculares. N.B. que as áreas de maior riqueza específica em plantas vasculares e de maior produtividade se sobrepõem parcialmente; a riqueza específica é exaltada pela presença de montanhas. [Figuras extraídas de A) Haberl et al. (2007) e B) Mutke et al. in Mutke & Barthlott (2005).]

NOTAS

- 1 Hipótese originalmente proposta pelo geólogo escocês James Hutton (1726-1797).
- 2 Na altura, Darwin não valorizou um padrão similar no género *Geospiza* dos Galápagos, os famosos tentilhões-de-darwin.
- 3 Originalmente *descendência com modificações através da seleção natural* (*descent with modification by means of natural selection*). O termo *evolução* foi usado em substituição desta longa frase nas últimas edições de *A Origem das Espécies* (Kutschera & Niklas, 2004).
- 4 Variação e variabilidade genéticas não são sinónimos. O termo variabilidade tem de ser usado com cuidado, porque descreve mais a capacidade de variar do que a variação em si.
- 5 Alguns autores reduzem o conceito de recombinação ao *crossing-over*.
- 6 Pares de cromossomas com a mesma sequência de genes (raramente com os mesmos alelos), um de origem maternal e outro paternal.
- 7 Em biologia da evolução, e também em ecologia, confunde-se frequentemente mecanismo com processo. O termo *mecanismo* refere-se a causas (e.g., mutação, seleção natural, predação ou parasitismo) que originam mudanças (e.g., na frequência de um gene ou na estrutura etária de uma população) que embora recorrentes podem ser analisadas a escalas temporais curtas. A evolução e a adaptação são *processos*: são causas ou efeitos cuja leitura (revelação) nos sistemas naturais só faz sentido a escalas temporais mais alargadas (do que os mecanismos). O processo é mais fundamental do que o mecanismo. Na prática, a distinção destes dois conceitos é difícil de objetivar.
- 8 Aptidão é uma tradução possível para português.
- 9 As *variáveis ambientais* do ambiente seletivo repartem-se por dois tipos: bióticas e abióticas. As *variáveis ambientais bióticas* incluem competição com outras plantas da mesma ou de outras espécies, herbivoria, microrganismos simbióticos, comensais e patogénicos, etc. As *variáveis ambientais abióticas* incluem o pH do solo, temperatura, água do solo, etc. Os *recursos*, ao contrário das variáveis ambientais, são consumidos pelos indivíduos, reduzindo a sua disponibilidade para outros (e.g., azoto e fósforo assimilável). Neste sentido, a água é simultaneamente uma variável ambiental e um recurso. Existe a tendência de reunir as variáveis ambientais e os recursos sob o conceito de *fator ambiental*. Os valores das variáveis ambientais e dos recursos definem as *condições ambientais* num dado local.
- 10 Fica implícito que nem todas as características são adaptativas. São exemplo as características fixadas por deriva genética ou as características que perderam a sua função.
- 11 A evolução da célula eucariota é uma importante exceção (v. «Os primeiros seres vivos»).
- 12 Mas há «espaço» para selecionar cultivares adaptados a solos ácidos de uma planta pratense ou um cereal com ancestrais calcícolas. Por exemplo, foram lançadas no mercado cultivares de luzerna (*Medicago sativa*) adaptados a solos moderadamente ácidos.
- 13 Muito semelhantes, mas não iguais.
- 14 As proposições teleológicas são inadmissíveis em ciência, porque, além de não serem testáveis, não foi possível vislumbrar um mecanismo biológico que as operacionalize.
- 15 Com o mesmo sentido, Darwin utilizou o termo «*pré-adaptação*», hoje tendencialmente rejeitado pela sua forte carga teleológica.
- 16 Não confundir teoria científica com hipótese científica. As hipóteses são declarações explicativas sobre aspetos muito específicos do funcionamento do mundo natural. As *teorias científicas* são sistemas de hipóteses.
- 17 Na «Introdução» (volume I), no ponto «Breve reflexão epistemológica», o leitor encontra uma argumentação sobre os riscos que envolvem o uso do conceito de verdade em ciência.
- 18 Uma análise bem mais profunda em Harari (2017), pp.120-121.
- 19 Convém não confundir «conceito de espécie» com «*circunscrição da espécie*». No ato de circunscrever (= delimitar) uma espécie estipula-se que indivíduos a ela pertencem, ou não, com base em caracteres morfológicos, fisiológicos e/ou moleculares.
- 20 Este acordo tácito não foi conseguido na sistemática de alguns grupos de vertebrados, como se referiu anteriormente. Consequentemente, a designação científica de alguns grupos complexificou-se de tal modo que deixou de ser útil (a confusa nomenclatura dos anfíbios norte-americanos é um exemplo).
- 21 Argumentação propositadamente truncada, porque o efeito do modo de seleção na variação genética é teoricamente complexo. Aliás, toda a argumentação reunida neste parágrafo está grosseiramente simplificada.
- 22 A conservação do nicho ecológico é em grande medida explicado por restrições filogenéticas (v. «A evolução é “afeiçoada” mas não determinada por constrangimentos evolutivos»).
- 23 No sentido de biocenose, i.e., de todos os organismos interatuantes num determinado *habitat*.
- 24 A discussão está focada nas plantas que se reproduzem sexualmente.
- 25 O relato está um pouco simplificado, porque o Park Grass Experiment é um ensaio fatorial com várias combinações de fertilização e calagem.
- 26 Por influência da zoologia, *acasalamento preferencial* é a tradução mais frequente de *assortative mating*.
- 27 Embora os mecanismos da especiação simpátrica não estejam clarificados, é consensual que o cruzamento preferencial é um elemento-chave neste modo de especiação.
- 28 Estão descritos outros tipos de especiação rápida não discutidos neste livro, concretamente, a estabilização de híbridos (especiação híbrida) e a especiação por rearranjos cromossómicos (Abbott et al., 2013, Faria & Navarro, 2010).
- 29 Implicitamente, os mecanismos abordados neste texto cabem no conceito de *especiação lenta*.
- 30 Os processos de especiação nas gimnospermas e nas plantas de esporulação livre são praticamente desconhecidos.
- 31 Os fósseis de transição são parte de grupos tronco.
- 32 Muito estimulante a comparação com o conceito económico de destruição criativa (alem. *schöpferische zerstörung*), defendido pelo grande economista austríaco Joseph A. Schumpeter. Fica feito o convite.

- 33 Na definição clássica de G. Evelyn Hutchinson, de 1957, nicho ecológico (*ecological niche*) é a região (hipervolume) de um espaço multidimensional de variáveis ambientais, bióticas (e.g., competidores e parasitas) e abióticas (e.g., temperatura e humidade relativa), e recursos (e.g., luz, água e nutrientes) passível de ser ocupada por uma espécie. O *nicho fundamental* inclui todas as combinações possíveis dos fatores ambientais e recursos adequados à existência de uma espécie na ausência de competição interespecífica e predação. O *nicho realizado* (ou nicho efetivo) é o subconjunto de combinações de variáveis ambientais e recursos ocupado na realidade por uma espécie. O termo *habitat* é usado com múltiplos sentidos em ecologia. Num sentido amplo, será o local (espaço físico concreto) ou o conjunto de locais – com todas as suas condições ecológicas, bióticas e abióticas, e de recursos – adequado à vida e reprodução de um indivíduo, população ou espécie (e.g., lagoas, dunas, estuários e bosques esclerófilos). Uma vez que um *habitat* é constituído por uma constelação de nichos ecológicos, não é de todo incorreto falar de adaptação a um *habitat*.
- 34 Uma espécie antagonista obtém benefícios com o prejuízo de outras espécies. O antagonismo pode resultar em predação, herbivoria (= fitofagia) ou parasitismo.
- 35 No decurso deste texto, alude-se, por mais de uma vez, ao conceito de engenheiro de ecossistemas, i.e., à capacidade de muitas plantas de construir o seu nicho ecológico. Engenheiro de ecossistemas é um conceito ecológico. Embora similar, o conceito de *construção de nicho* (*niche construction*) distingue-se pela componente evolutiva. Ocorre construção de nicho quando as modificações ambientais causadas pelas espécies são suficientemente longas e persistentes para alterarem as pressões seletivas a que estão sujeitas, condicionando a sua história evolutiva (Erwin, 2008). Como se verá, a construção de nicho atravessa toda a história evolutiva das plantas.
- 36 O artigo de Wier *et al.* (2007) tem sido contestado. A saturação em espécies pode não implicar uma redução das taxas de especiação. A taxa de diversificação pode diminuir com uma elevada taxa de especiação se a taxa de extinção aumentar. O elevado número de espécies raras de distribuição restrita nas florestas tropicais dá a entender que em muitos casos poderá ser este o mecanismo prevalente (v. Brown, 2014).
- 37 Com exceções pontuais relacionadas com a história evolutiva individual de cada clado. Não há pinguins nos trópicos; as gimnospermicas e várias famílias de plantas com flor (e.g., Caryophyllaceae) têm um máximo de diversidade nas latitudes extratropicais.
- 38 Adotou-se a designação utilizada no Brasil.
- 39 Uma proposta de tradução para português entre muitas outras possíveis.
- 40 Recorde-se que a especiação é um fenómeno populacional.
- 41 Neste ponto da argumentação, há uma convergência entre as hipóteses das espécies-energia e da taxa de diversificação. Refira-se ainda que, na sua formulação original, a hipótese das espécies-energia pressupõe que a especiação e a organização das espécies em comunidades são um processo essencialmente estocástico (v. Hubbell, 2001), enquanto a hipótese da taxa de diversificação se funda na teoria do nicho ecológico e valoriza a heterogeneidade ambiental.



II. HISTÓRIA EVOLUTIVA DAS PLANTAS TERRESTRES

1. VIVER DA LUZ: AS PRIMEIRAS PLANTAS

LITOSFERA E ATMOSFERA

A formação da Terra

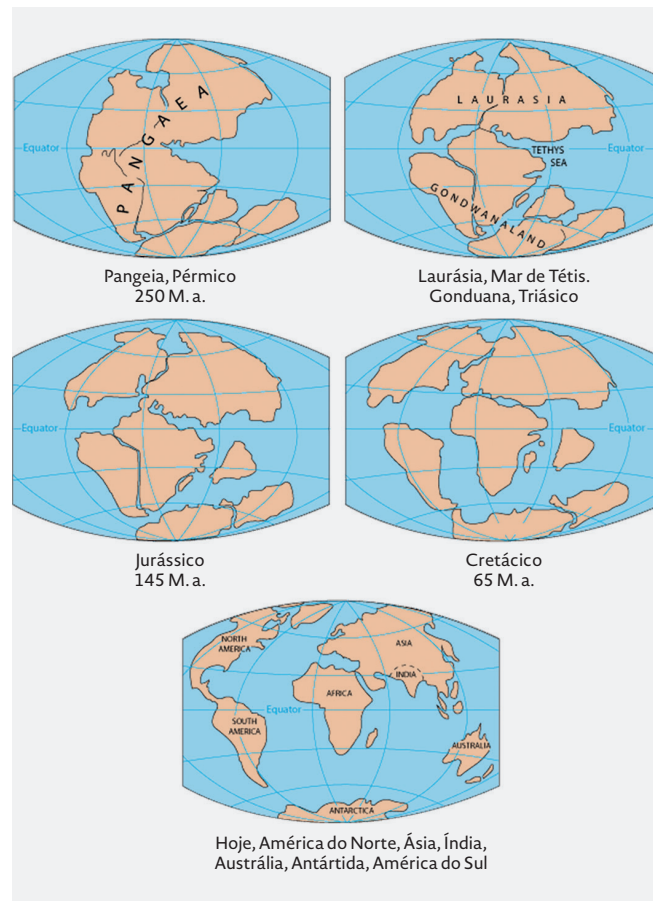
A Terra e todos os componentes do sistema solar têm origem na acreção, pela ação da gravidade, das partículas de uma nuvem de gás e poeira cósmica. No início a Terra era quente, tão quente que todas as moléculas eram inorgânicas e simples. A superfície do planeta solidificou e estabilizou há perto de 4500 M. a. (Zahnle et al., 2007). A água que hoje enche os oceanos está presente desde o nascimento da Terra; não tem, como se chegou a supor, uma origem extraplanetária (Saal et al., 2013). O impacto de corpo celeste há cerca de 4400 M. a. deu origem à Lua, reaqueceu a Terra e converteu toda a água ao estado gasoso e o carbono acumulado na fase de acreção em CO₂ (Zahnle et al., 2007). 100 M. a. depois a temperatura global era suficientemente baixa para a água condensar na forma líquida (Mojzsis et al., 2001). Os primeiros oceanos eram duas vezes mais profundos que os atuais, porque, entretanto, parte da água foi absorvida pela crosta e pelo manto (Zahnle et al., 2007).

A tectónica das placas tectónicas ficou estabelecida, antes de 3800 M. a. (Turner et al., 2013). O globo terrestre é continuamente aquecido por dentro pela radioatividade, a que se soma o calor herdado da acreção da nuvem primordial de gás e poeira cósmica. Este calor migra, inevitavelmente, para o exterior, porque o espaço sideral é mais frio que o interior da Terra. A perda de calor gera lentos mas poderosos movimentos de convecção nas massas de rocha viscoelástica (pelo efeito da temperatura) do manto terrestre. Sobre o manto flutua um gigantesco puzzle de peças rígidas – as **placas tectónicas** – em permanente movimento e rearranjo pela ação das forças geradas pela convecção das rochas mantélicas. A **tectónica de placas** (= **deriva dos continentes**) é forma como o planeta troca calor com o exterior.

As placas tectónicas combinam, em proporção variável, crosta oceânica e continental. Nos continentes predominam rochas de cores claras (rochas félsicas), como os granitos e rochas afins. Compõem a crosta oceânica rochas máficas (≈ básicas), mais densas e escuras do que as rochas félsicas, entre as quais sobressaem os basaltos. O manto é constituído por peridotitos ricos em olivina [(Mg,Fe)₂SiO₄], um tipo de rocha ultramáfica (≈ ultrabásica) com mais magnésio e insaturado em sílica (SiO₂) do que as rochas máficas (e, necessariamente, do que as rochas félsicas). As crostas oceânicas expandem-se nas dorsais oceânicas; em simultâneo, e na exata medida, no lado oposto às dorsais oceânicas, na margem imediata dos continentes, mergulham nas fossas oceânicas (zonas de subducção) para serem recicladas no interior do manto.

As crostas oceânicas raramente cavalgam os continentes, porque as rochas continentais são menos densas do que os basaltos que tapetam o fundo dos oceanos. Pela mesma razão, a crosta continental raramente é desmantelada no manto. Na contínua criação e destruição de crosta oceânica, na meteorização das rochas, na erosão e transporte de sedimentos e no vulcanismo residem as causas do lento incremento da superfície de crosta de tipo continental ao longo da história geológica do planeta. Os continentes são a espuma da Terra (*l'écume de la Terre*), escrevia numa excelente introdução à geologia terrestre, datada de 1999, o geólogo francês Claude Allègre. Numa fase inicial, cobria o planeta uma crosta constituída por rochas escuras (rochas máficas) com minerais ferromagnesianos. Os primórdios de crosta continental estavam diferenciados há pelo menos 3500 M. a. (Greber et al., 2017).

FIGURA 35
Fragmentação
da Pangeia.
[Wikimedia
Commons.]



Os continentes agregam-se em supercontinentes, que pronto se fragmentam, em períodos de retorno de 300-500 M. a. São os chamados **ciclos de Wilson** (Dias, 2020). O último supercontinente, a **Pangeia**, formou-se no final do Paleozoico (~300 M. a., final do Carbonífero), para se fragmentar, em definitivo, no Jurássico Inferior a Médio (~175 M. a.), em pleno Mesozoico (Figura 35). Antes da Pangeia, as placas continentais amalgamaram-se num outro supercontinente, de curta duração, a Panótia; e antes da Panótia na Rodínia, que foi precedida por pelo menos quatro outros supercontinentes. A **Rodínia** tem, como se verá, grande relevância na história da vida terrestre; nasceu há ~1000 M. a., 250 M. a. depois estava pulverizada em placas continentais à «deriva nos oceanos».

A acreção e colisão dos continentes deformam intensamente a crosta terrestre: levantam-se montanhas, a erosão geológica aumenta, formam-se extensos e profundos depósitos de sedimentos, e os oceanos enriquecem-se em nutrientes. Os períodos de rotura e afastamento dos supercontinentes têm um efeito inverso: os movimentos orogênicos decaem e a erosão arrasa as montanhas. Esta dinâmica tem, como se verá, um fortíssimo efeito na composição da atmosfera.

As primeiras atmosferas terrestres

A **primeira atmosfera terrestre**, dominada por hélio e hidrogénio, perdeu-se para o espaço. Foi substituída por uma outra – a **segunda atmosfera terrestre** –, mais densa, redutora (mas não tanto como se chegou a supor), quimicamente distinta da atual, constituída pelos gases expelidos pelo intenso vulcanismo que caracterizou a Terra jovem. A composição isotópica de pequenos cristais de zircão (ZrSiO_4), alguns com mais de 4000 M. a., fornece importantes pistas sobre os mares e a atmosfera durante uma parte do Hadaico (> 4000 M. a.) – o período de tempo que vai da formação do sistema solar à estabilização da Terra –, e no Arcaico (~4000-2500 M. a.) – o «tempo do início da vida», da vida primeva (ver a escala de tempo geológico da Figura 36). Nesta vasta janela temporal, os mares cobriam a maior parte do planeta e a intensa atividade vulcânica manteve a atmosfera carregada de N_2 e de dois gases com forte efeito de estufa, o CO_2 e o vapor de H_2O , secundados por resquícios de H_2S , CH_4 , CO e H_2 (Zahnle et al., 2010). Os escassos átomos de oxigénio formados pela ação da luz solar sobre as moléculas de água eram prontamente absorvidos pelos hidretos de ferro e os sulfetos das rochas da crosta terrestre.

O Sol de então emitia menos radiação do que o Sol do Fanerozoico (541-0 M. a.). A elevada concentração de gases de estufa explica a presença de água líquida no Arcaico (~4000-~2500 M. a.) e no Paleoproterozoico (~2500-~1600 M. a.). Com a presente atmosfera, a Terra estaria transformada numa enorme bola de gelo. O Arcaico precede o Proterozoico (~2500-541 M. a.),

o éon da «vida antiga», que antecede a complexificação dos seres vivos que caracteriza o Fanerozoico (~541 M. a.-presente) (Figura 36).

PRIMEIRAS ETAPAS DA EVOLUÇÃO DA VIDA

A origem da vida

O facto de a vida ocorrer na Terra e de apenas uma espécie terráquea, a nossa, ser capaz de a conceptualizar e investigar, incita a ideia de que a existência é, por si só, um argumento suficiente da necessidade de ser. E não é. As regras que justificam a vida, e a não vida, estão na Terra e fora dela. As leis físicas que explicam a emergência e a retenção da vida na Terra são as mesmas que explicam a sua não presença, ou eventual extinção, em Vénus e Marte, ou noutro qualquer planeta. Se há vida na Terra, então a vida pode acontecer em qualquer outro local do universo (Morton, 2008).

Em 1953, no mesmo ano em que foi desvendada a estrutura do ADN por James Watson e Francis Crick, o químico estado-unidense Stanley Miller (1930-2007) demonstrou experimentalmente que uma atmosfera redutora com CO_2 era propícia à geração espontânea de moléculas orgânicas complexas essenciais para a vida, como os aminoácidos e as bases azotadas que constituem os ácidos nucleicos. Experiências posteriores com misturas de gases mais realistas do que as de Miller continuaram a produzir misturas de compostos orgânicos (Bada, 2013).

A hipótese dominante admite que as moléculas orgânicas que precipitavam da atmosfera se tenham acumulado em charcos temporários. Ciclos de submersão-secação criaram concentrações suficientes de moléculas orgânicas para que estas interagissem quimicamente umas com as outras. Alguns dos aminoácidos que fervilhavam nos pequenos charcos da Terra primitiva – na dita **sopa primordial ou primitiva** (*primordial soup*) – ter-se-ão autoagregado (*self-assembly*) em pequenas proteínas capazes de catalisar a síntese de ARN (Carter & Wolfenden, 2015). Com o tempo, evoluiu uma relação genética entre ácidos nucleicos e proteínas que persiste até aos dias de hoje: tinha nascido a **vida**¹. Estes e outros mecanismos bioquímicos acabaram por ser contidos num invólucro lipídico – **membrana celular** – e assim surge a primeira célula. E as condições para a geração espontânea da vida não mais se tornaram a repetir. A hipótese da sopa primordial tem, porém, sérias inconsistências bioquímicas e termodinâmicas. Lane (2015) calculou que para sustentar uma biosfera primitiva tipo sopa primordial, antes da evolução da fotossíntese, com a energia de descargas elétricas atmosféricas, seria necessário um valor irrealista de quatro descargas elétricas por segundo e por quilómetro quadrado de oceano.

Uma teoria alternativa, muito do agrado de Francis Crick, advoga que a Terra, por via do bombardeamento com meteoritos, recebeu moléculas orgânica complexas, ou foi inoculada pelo ancestral das bactérias atuais (**teoria da panspermia**). De facto, alguns dos meteoritos em contínuo capturados pela Terra transportam moléculas orgânicas complexas (e.g., aminoácidos e açúcares) (Furukawa et al., 2019). A teoria da panspermia é uma não solução porque as regras da física e da química, e os mecanismos envolvidos na gênese dos planetas, são universais.

Em 1989, o geoquímico britânico Michael Rusell propôs uma abordagem revolucionária ao associar a emergência da vida com as fontes hidrotermais alcalinas oceânicas. A teoria está descrita em Lane (2015). Na proximidade das dorsais oceânicas, a água do mar

reage com rochas ultrabásicas² provenientes do manto, produzindo fluidos quentes, redutores e alcalinos, carregados de hidrogénio (H₂) e de carbonato de cálcio (CaCO₃). Em contacto com a água fria do mar, o CaCO₃ precipita, formando chaminés, sulcadas por uma fina rede de estreitos poros e canais (Figura 37). A natureza ácida e redutora dos mares hadaicos causou a precipitação de sulfetos de Fe e Ni [FeS, Fe(Ni)S] – substâncias semicondutoras com um efeito catalítico em muitas reações químicas orgânicas – que revestiram e compartimentaram os poros das torres de calcite das fontes hidrotermais. Nestes pequenos poros diferenciaram-se dois tipos de compartimentos barrados por uma fina película de sulfetos de Fe e Ni: um compartimento com água do mar, ácido e rico em CO₂, e um outro, de pH mais alto, preenchido de fluxo hidrotermal, com uma elevada concentração de H₂. O gradiente de pH (i. e., de protões)

ÉON	ERA	PERÍODO	ÉPOCA	(M. A.; LIMITE INFERIOR)
Fanerozoico	Cenozoico	Quaternário		0,0117
		Neogénico		23,60
		Paleogénico		66,0
	Mesozoico	Cretácico		≈145,0
		Jurássico		≈201,3
		Triásico		≈251,9
	Paleozoico	Pérmico	Lopingiano	≈259,1
			Guadalupiano	≈273,0
			Cisuraliano	≈298,9
		Carbonífero	Pensilvânico	≈323,2
			Mississípico	≈358,9
		Devónico	Superior	≈382,7
			Médio	≈393,3
			Inferior	≈419,2
		Silúrico	Pridoli	≈423,0
			Ludlow	≈427,4
			Wenlock	≈433,4
			Llandovery	≈443,8
		Ordovícico	Superior	≈458,4
			Médio	≈470,0
			Inferior	≈485,4
		Câmbrico		≈541,0
Pré-Câmbrico	Proterozoico	Neoproterozoico	Ediacário	≈635
			Criogénico	≈720
			Tónico	≈1000
		Meso-proterozoico		≈1600
				≈2500
	Arcaico	Neoarcaico		≈2800
		Mesoarcaico		≈3200
		Paleoarcaico		≈3600
		Eoarcaico		≈4000
	Hádico			≈4600

66 M.a. (g) - evento Chicxulub: Extinção Cretácico-Paleogénica)

135 M.a. (f) - pólen monossulcado de 'angiospérmicas basais' (Brenner & Bickoff, 1992)

164-145 M.a. - idade provável do grupo coroa das angiospérmicas (Coiro et al., 2019)

247-195 M.a. (dm) - angiospérmicas (Morris et al., 2018)

247 M.a. (f) - pólen monossulcado (grupo tronco das angiospérmicas) (Hochuli & Feist-Burkhardt, 2013)

251,9 M.a. (g) - Extinção Permo-Triásica)

307-304 M.a. (f) - colapso das florestas de carvão do Carbonífero

336-308 M.a. (dm) - gimnospérmicas atuais (Morris et al., 2018)

365-330 M.a. (dm) - plantas com semente (Morris et al., 2018)

360 M.a. (g) - Extinção frasniano-fameniana: extinção de 'riniófitos', 'zosterofilófitos' e 'trimerófitos'

385 M.a. (f) - *Runcaria* (grupo coroa dos espermatófitos) (Gerrienne et al., 2004)

409-385 M.a. (dm) - monilófitos (fetos) (Morris et al., 2018)

436-402 M.a. (dm) - eufilófitos

431-393 M.a. (dm) - licófitos (Morris et al., 2018)

422 M.a. (f) - *Baragwanathia brevifolia* (licófitos) (Kraft & Kvaček, 2017)

430 M.a. (f) - *Cooksonia* (grupo tronco dos traqueófitos) (Edwards et al., 1992)

443 M.a. - (f) grupo tronco polisperangiófitos (Polónia) (Salamon et al., 2018)

470 M.a. (f) - criptósporos de embriófitos (Argentina) (Rubinstein et al., 2010)

515-482 M.a. (dm) - plantas terrestres (embriófitos) (Morris et al., 2018)

800-630 M.a. (g) - Evento de Oxidação Neoproterozoico

891-629 M.a. (dm) - divergência clorófitos-estreptófitos (Morris et al., 2018)

1.600 M.a. (f) - Alga verde *Pterocladus antiquus* (Tang et al., 2020)

1.600 M.a. (f) - algas (vermelhas?) fósseis (Bengtson et al., 2017)

1.900 M.a. (dm) - LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor) (Emme et al., 2014)

2.260-2.220 M.a. (g) - pico da Grande oxidação (Rasmussen et al., 2013)

2.700 M.a. (g) - fotossíntese oxigénica (Lyons et al., 2014)

3.200 M.a. (g) - redução biológica do azoto (nitrogenase) (Stüeken et al., 2015)

3.465 M.a. (f) - arqueias fósseis do chert de Apex (Austrália) (Schopf et al., 2017)

3.700 M.a. (f) - estromatólitos da Gronelândia (Nutiman et al., 2017)

3.800 M.a. (g) - início da tectónica de placas (Turner et al., 2013)

3.950 M.a. (g) - evidências indiretas de vida (Tashiro et al., 2017)

4.500 M.a. - solidificação do planeta

FIGURA 36
Etapas-chave da evolução da vida e dos grandes grupos de plantas terrestres. O Fanerozoico, do grego *phanerós* (visível) e *zôon* (ser vivo), vida visível, portanto, é dividido em três eras: Paleozoico (vida antiga; 541,0-251,9 M. a.), Mesozoico (vida intermédia; 251,9-66 M. a.) e Cenozoico (vida nova; últimos 66 M. a.). As divisões estratigráficas a partir do Fanerozoico são baseadas em fósseis animais, consequentemente, nem sempre têm uma correspondência clara com a história evolutiva das plantas terrestres. A fronteira entre os éons do Pré-Câmbrico e do Fanerozoico (541 M. a.) coincide com uma brusca diversificação de animais com partes duras. A transição Paleozoico-Mesozoico (251,9 M. a.) é marcada por uma gigantesca extinção, tanto de animais como de plantas. O evento Chicxulub (66 M. a.) que define a transição Mesozoico-Cenozoico teve um forte impacto nas biocenoses animais (extinção dos dinossauros), muito menos significativo entre as plantas terrestres. As estimativas de idade dos clados de Morris et al. (2018) referem-se sempre ao grupo coroa. Idades geológicas extraídas da Tabela Estratigráfica Internacional 2017/02 (Cohen et al. [2013, atualizada]); terminologia de acordo com Pais & Rocha (2010)). Legenda: dm – datação molecular; f – informação fóssil; g – informação geológica/geoquímica; M. a. – milhões de anos antes do presente.

entre compartimentos isolados por sulfetos de Fe criou condições para a reação, de outro modo impossível, entre o H_2 e o CO_2 , e para a síntese de compostos orgânicos simples reativos, sendo o primeiro deles o formaldeído (H_2CO). O fluxo contínuo de fluido hidrotermal, bem como a concentração de compostos reativos e de energia química em microporos catalíticos, conduziu à síntese de moléculas orgânicas cada vez mais complexas. Experiências em laboratório simulando as condições das fontes hidrotermais hadaicas geraram moléculas complexas, como a ribose (Herschy et al., 2014). Não é uma coincidência os gradientes de prótons através de membranas serem a base de todo o metabolismo da energia dos seres vivos, e que algumas das substâncias que compõem as cadeias respiratórias contenham átomos de elementos metálicos.

As torres das fontes hidrotermais alcalinas funcionaram como gigantescos reatores químicos de síntese de compostos orgânicos nos oceanos hadaicos. Estas fontes eram então comuns porque os peridotitos afloravam abundantemente nos fundos oceânicos (Sleep et al., 2011). Está por explicar uma enormidade de passos desde os compostos orgânicos simples até à célula, mas a evidência aponta para que a vida afinal tenha nascido no mar, dependente de fenómenos geoquímicos, e não a partir da precipitação em pequenos charcos de moléculas orgânicas produzidas numa atmosfera redutora. Aparentemente, a vida auto-organiza-se de forma espontânea a partir de três ingredientes comuns por todo o universo: olivina, CO_2 e água. A vida é, provavelmente, uma experiência comum a todo o universo; «Vivemos num caldo de cultura cósmico» (Lane, 2015).

As primeiras formas de vida

«All the organic beings which have ever lived on this earth have descended from one primordial form, into which life was first breathed», escreveu Charles Darwin em 1859. Que formidável e genial dedução! Se a evolução é real, então toda a vida é celular e as formas mais antigas de vida são unicelulares (e.g., bactérias) – a primeira célula é uma conclusão lógica. O último ancestral comum de toda a vida celular atual, de acrónimo **LUCA** (last universal common ancestor), é interpretado como um complexo de células procariotas de genoma de ARN ou de ADN, morfológica e metabolicamente diverso, adaptado a temperaturas moderadas (Glansdorff et al., 2008). Sabe-se muito sobre a síntese abiótica de aminoácidos, mas o caminho evolutivo que vai das moléculas orgânicas livres de síntese abiótica ao LUCA é largamente desconhecido. O LUCA está na base da grande árvore filogenética da vida; uma sucessão imparável de dicotomias a partir deste microrganismo de uma linhagem pré-procariota já extinta explica a diversidade orgânica da Terra atual.

Assinaturas de isótopos de carbono com 3950 M. a. são as evidências mais antigas de vida terrestre (Tashiro et al., 2017). Portanto, entre a formação dos primeiros oceanos e a emergência da vida (celular) decorreram não mais de 350 M. a. Estromatólitos com 3700 M. a. preservados em

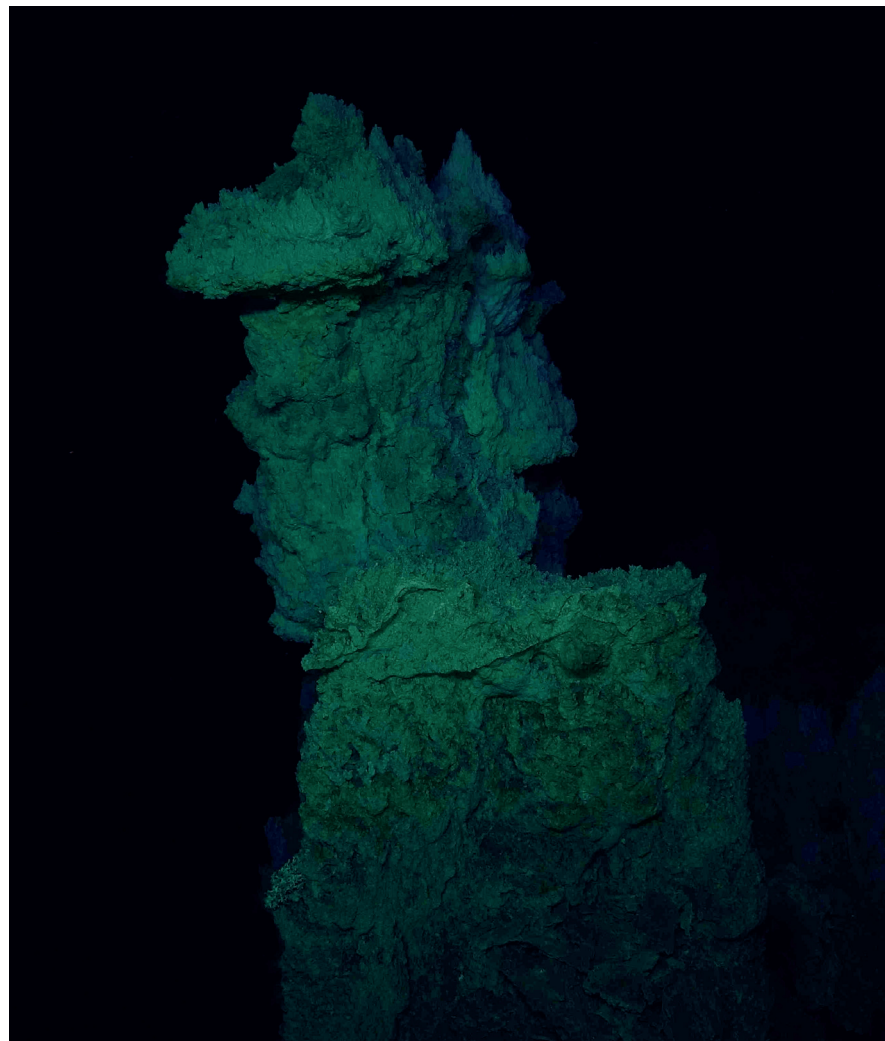


FIGURA 37
Origem da vida.
Torres de calcite a emergirem de rochas ultrabásicas serpentinizadas na Lost City, uma extraordinária fonte hidrotermal alcalina detetada no Atlântico Médio. [Foto: Wikimedia Commons.]

FIGURA 38
Estromatólito proterozoico (Ouarzazate, Marrocos). Os estromatólitos são rochas sedimentares estruturadas em camadas, produzidas em ambientes marinhos, geralmente de pouca profundidade, por biofilmes bacterianos, com frequência dominados por cianobactérias. A formação dos estromatólitos deve-se à captura de sedimentos ou à precipitação de carbonatos mediada por microrganismos. Os estromatólitos são, em simultâneo, fósseis e rochas sedimentares (Riding, 1999). [Cortesia do Centro de Ciência Viva de Estremoz.]

rochas arcaicas na Gronelândia serão as mais antigas provas físicas de vida microbiana (Nutman et al., 2016) (Figura 38). Este importante achado paleontológico mostra que no final da era Eoarcaica (4000-3600 M. a.) o planeta era habitado por formas sofisticadas de vida, entre as quais se contavam bactérias autotróficas³ que construía moléculas orgânicas a partir de carbono atmosférico (CO₂). As arqueias fósseis do chert de Apex, no Oeste da Austrália, com ~3465 M. a., são a evidência mais antiga de seres celulares (Schopf et al., 2017). Um pouco mais tardios (~3400 M. a.) serão os restos fósseis de bactérias quimioautotróficas metabolizadoras de enxofre detetadas numa outra formação geológica do Oeste australiano (Wacey et al., 2011).

Os primeiros microrganismos obtinham energia a partir da oxidação: i) de substâncias inorgânicas reduzidas (bactérias quimioautotróficas); ii) de metano; iii) de moléculas orgânicas complexas formadas a partir de substâncias inorgânicas na atmosfera primitiva ou; iv) da biomassa produzida por outras bactérias. O lento arrefecer do planeta reduziu paulatinamente a atividade vulcânica e, com ela, a emissão de substâncias inorgânicas reduzidas ricas em energia (e.g., a partir de fontes hidrotermais), a principal fonte primária da energia que percorria os primeiros ecossistemas terrestres. As moléculas reduzidas, orgânicas ou inorgânicas, foram sempre uma fonte irregular, limitada de energia. Sob este ambiente seletivo, a aquisição de mecanismos bioquímicos de conversão da energia da luz em energia química, usando o CO₂ como fonte de carbono, haveria de conferir aos seus portadores enormes vantagens adaptativas frente aos seres não fotoautotróficos. A evolução

da fotossíntese é, talvez por isso, muito precoce. Ficher et al. (2016) reuniram provas indiretas fiáveis de fotossíntese em rochas com 3416 M. a., na África do Sul. O estudo das assinaturas isotópicas de cinco das 11 espécies de arqueias identificadas no chert de Apex (~3465 M. a.) mostrou que duas delas eram fotossintéticas anoxigénicas (v.i.), uma produzia metano e as duas restantes eram consumidoras de metano. A complexidade do microbioma de Apex, com espécies fotoautotróficas, quimioautotróficas e metanotróficas, é uma evidência indireta da precocidade da evolução da vida terrestre (Schopf et al., 2017).

A fotossíntese evoluiu pelo menos duas vezes, uma entre as arqueias e outra nas eubactérias (Hartmann & Oesterhelt, 1977). As arqueias usam dois pigmentos fotossintéticos, a bacteriorodopsina e a halorodopsina, e as eubactérias, a clorofila ou a bacterioclorofila (um derivado da clorofila). O sistema fotossintético das eubactérias e das plantas tem uma ancestralidade comum (Cardona, 2016). Os primeiros organismos fotossintéticos não produziam O₂: as formas anoxigénicas de fotossíntese antecederam a fotossíntese oxigénica característica das cianobactérias e das plantas. Pelo menos cinco grandes grupos de eubactérias atuais retiveram este sistema arcaico de fotossíntese (Cardona, 2016).

Há pelo menos 3200 M. a. os procariotas fixavam azoto da atmosfera possivelmente com uma nitrógeno dependente do molibdénio (Stüeken et al., 2015), como os rizóbios das leguminosas. No passado como hoje, o azoto reativo (reduzido, na forma de ião amónio ou nitrato) é o maior estimulante da produtividade

FIGURA 39
Crostras
de cianobactérias
no deserto do
Namibe (Angola), um
ecossistema ancestral
que provavelmente
recua à evolução das
cianobactérias, há
mais de 2000 M. a.
[Foto: Carlos Aguiar.]



primária. A nitrogenase é uma enzima sem alternativa bioquímica, por conseguinte, antes da invenção da síntese da amônia pelo químico alemão Fritz Haber, em 1908, a produtividade dos ecossistemas terrestres, naturais ou agrícolas, dependiam, quase exclusivamente, da fixação biológica do azoto (Smil, 2001). A combinação à escala do ecossistema da fotossíntese e da redução do diazoto expandiu a vida a novos espaços terrestres, criando novas oportunidade evolutivas. Porém, a nitrogenase tem uma importante limitação: é rapidamente inativada na presença de O₂.

Os organismos fotossintéticos e atmosfera no Proterozoico

Fotossíntese oxigénica. A Grande Oxidação

A fotossíntese oxigénica evoluiu uma única vez, com as **cianobactérias** (= bactérias azul-esverdeadas), provavelmente em ambientes de água doce (Dagan et al., 2012) (Figura 39). A datação da fotossíntese oxigénica e da evolução das cianobactérias ou de antecessores diretos é muito debatida. Alguns autores colocam-na ~3000 M. a., outros pouco antes da Grande Oxidação (~2350 M. a.) (French et al., 2015; Ward et al., 2016). Não há acordo porque a informação geoquímica é conflituosa e a morfologia dos micróbios fósseis é demasiado simples, sem caracteres que possibilitem a sua associação a metabolismos particulares. As datas mais recuadas, em redor dos 2700 M. a., têm cada vez mais suporte (Lenton et al., 2014, Lyons et al., 2014).

A maquinaria fotossintética das cianobactérias produz um temível subproduto: o O₂. Embora temperada por outros mecanismos, há uma correlação positiva entre a fotossíntese à escala do planeta e o teor em O₂ da atmosfera. Durante um largo período de tempo,

a atmosfera manteve-se redutora, com concentrações residuais de O₂, porque as moléculas de O₂ produzidas pelas bactérias azul-esverdeadas foram sendo capturadas por formas reduzidas de Fe e Mn dissolvidas nos oceanos arcaicos e pelo H₂ e compostos reduzidos de enxofre expelidos pelos vulcões. O teor em O₂ da atmosfera começou a subir quando a capacidade de a atmosfera fixar («bufferizar») o O₂ diminuiu. Por duas razões: i) a natureza das emissões vulcânicas mudou (o output de substâncias redutoras a partir do interior do planeta diminuiu), e ii) o output de O₂ proveniente da biosfera aumentou (Figura 40) (Lyons et al., 2014). Ficou registado nas rochas um aumento da concentração de fósforo nos mares na transição do Arcaico para o Proterozoico (c. 2500 M. a.) que poderá ter originado explosões de cianobactérias, que por sua vez estiveram na raiz do aumento da produção de O₂ (cf. Greber et al., 2017). A acumulação de O₂ na atmosfera é sensível a partir de 2450 M. a., no início do Proterozoico, com um pico no intervalo 2260 a 2220 M. a. (Rasmussen et al., 2013). A precipitação de Fe²⁺ (ferro ferroso) e de Mn em extensos depósitos minerais (de elevado valor económico) de origem marinha, com ~2300 M. a., é, talvez, o efeito mais evidente de um poderoso e complexo evento geológico, associado à produção biológica de O₂, conhecido por **Grande Oxidação** (Great Oxidation Event).

Com a Grande Oxidação nasce a terceira atmosfera terrestre e com ela a camada protetora de ozono (Goldblatt et al., 2006). Sob a atmosfera redutora arcaica dominavam as cores cinzenta e/ou negra das rochas continentais (as rochas leucocráticas eram ainda incomuns) e o azul dos mares. O céu era rosado e o Sol, ainda frio, inundava a Terra de uma luz alaranjada, numa espécie de permanente pôr do Sol. Do Proterozoico em diante, com a génese de uma atmosfera oxidante, as rochas tomaram progressivamente cores

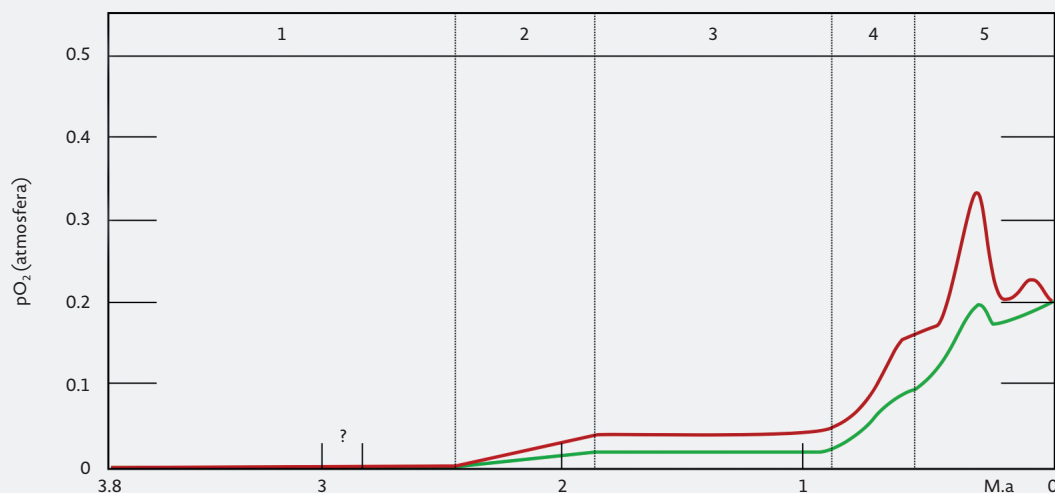


FIGURA 40
Dinâmica muito simplificada da concentração do O₂ atmosférico (avaliada pela pressão parcial – pO₂) ao longo do tempo. Etapas: 1 – atmosfera sem oxigénio; 2 – Grande Oxidação. 3 – *boring billion*; 4 e 5 – evolução até ao presente, incluindo Evento de Oxidação Neoproterozoico. Um modelo mais atualizado pode ser encontrado em Krause et al. (2018) (ver texto). [Wikimedia Commons.]

castanho-avermelhadas e o céu ficou azul com a diferenciação da camada de ozono.

A dinâmica do O_2 atmosférico e dissolvido nos oceanos é o melhor exemplo de como a evolução da vida alterou as propriedades do planeta, e condicionou a sua própria história geológica. Um planeta anóxico monótono, com diminutos oásis de vida concentrados em torno de fontes hidrotermais, haveria de convergir numa biosfera verde e numa atmosfera com 21% (em volume) de O_2 .

Terra Bola de Neve Paleoproterozoica

O incremento paleoproterozoico do teor atmosférico de O_2 teve uma outra consequência mais dramática do que a Grande Oxidação, embora de leitura geológica mais difícil. O O_2 produzido pelas bactérias azul-esverdeadas reagiu com o metano (CH_4), eliminando da atmosfera um dos mais poderosos gases de estufa conhecidos. Numa altura em que o Sol emitia 70 a 80% da radiação atual (Gaugh, 1981), qualquer redução da concentração de gases com efeito de estufa teria um forte impacto climático. A oxidação do metano foi suficiente para espoletar sucessivos episódios glaciares à escala planetária. Estão identificados três eventos glaciares (**glaciações huronianas**) entre 2400-2200 M. a., o segundo dos quais coincidente com a Grande Oxidação e com características de Terra Bola de Neve: a **Terra Bola de Neve Paleoproterozoica** (Paleoproterozoic Snowball Earth) ou Terra Bola de Neve de Makganyene⁴ (Figura 41) (Hoffman et al., 2013). A Terra Bola de Neve Paleoproterozoica foi, provavelmente, a mais profunda

extinção experimentada pela vida terrestre (Kopp et al., 2005). A Terra congelaria novamente 1700 M. a. depois de Makganyene, outra vez com enormes consequências na estrutura e evolução da biota.

O O_2 tem uma importante propriedade química: é um fortíssimo oxidante, aliás, poucas substâncias são mais oxidantes do que o O_2 ⁵. Sem um controlo bioquímico, o O_2 destruiria as estruturas celulares; domado pela respiração, o mecanismo inverso da fotossíntese, permite retirar mais energia da matéria orgânica do que a fermentação ou a respiração anaeróbica⁶. Os ambientes redutores permitiram a emergência da vida mas sustentam apenas formas simples de vida – por alguma razão, não são conhecidas espécies estritamente anaeróbicas multicelulares. A fotoautotrofia oxigénica, e o concomitante aumento da concentração de O_2 na atmosfera e nos oceanos, exerceu um tremendo efeito seletivo nas comunidades microbianas. Se por um lado reduziu o *habitat* das espécies anaeróbicas, por outro espoletou uma complexificação sem paralelo da vida, que tem como pináculo, nesta primeira fase da evolução da vida aeróbica, a célula eucariota («Os eucariotas»). Com mais energia, primeiro os micróbios e mais tarde, no Neoproterozoico, as plantas e os animais puderam crescer em tamanho e complexificar-se.

Desde a *snowball* paleoproterozoica, o clima terrestre oscila entre três estádios climáticos (Chumakov, 2004): i) **Terra Estufa** (Greenhouse Earth), sem gelos perpétuos; ii) **Terra Casa de Gelo** (Icehouse Earth), com extensas calotas de gelo que recobrem o planeta até ~35° de latitude; iii) uma condição de transição com os gelos restringidos às latitudes mais elevadas (calotas polares), como hoje acontece (Holocénico). Análises mais detalhadas, de maior resolução estratigráfica, mostram que as Terra Casa de Gelo intercalam períodos mais frios (glaciares), de calotas polares extensas, com períodos mais quentes (interglaciares). A Terra Estufa reduz a variação latitudinal da temperatura e a intensidade das correntes oceânicas; a Terra Casa de Gelo está associada a gradientes termoclimáticos muito mais intensos e a uma circulação mais vigorosa das águas oceânicas (Algeo et al., 2016). Grande parte do planeta pode estar submerso em gelo e os trópicos manterem-se quentes, como aconteceu no Carbonífero. A designação **Terra Bola de Neve** (Earth Snowball), ou **glaciação bola de neve** (snowball glaciation), refere-se a um extremo da Terra Casa de Gelo, em que as calotas se estendem ao nível médio do mar em latitudes tropicais.

O boring billion

O teor de O_2 atmosférico estabilizou em torno dos 2% (em volume), um valor dez vezes inferior aos atuais 21%, no período ~1850-760 M. a., entre a Grande Oxidação e o Evento de Oxidação Neoproterozoico (Daines et al., 2017; Stolper & Keller, 2018). Os oceanos mantiveram-se anóxicos, com elevados teores de sulfeto de hidrogénio

FIGURA 41
Terra Bola de Neve.
[Wikimedia
Commons.]



(ácido sulfídrico) e baixas concentrações de micronutrientes – condições *a priori* desfavoráveis para a vida (Poulton et al., 2004). A geoquímica das rochas deste período mostra um clima relativamente estável, pelo menos tão quente como o de hoje, sem evidências de períodos glaciares.

Neste longo intervalo de ~1000 M. a. estabeleceu-se um novo equilíbrio entre o O_2 exalado para a atmosfera a partir dos oceanos pelos organismos fotossintéticos marinhos e a oxidação da matéria orgânica sequestrada em rochas sedimentares expostas à superfície pelos movimentos tectônicos (Daines et al., 2017; Figura 40). Quanto maior a produção de oxigênio, mais intensa a oxidação da matéria orgânica, e vice-versa. A matéria orgânica sedimentar, por sua vez, tinha origem na deposição no fundo dos oceanos de esqueletos carbonados dos organismos fotossintéticos.

Os eucariotas entram em cena 1900-1700 M. a., mas a sua diversificação é mais tardia, no Neoproterozoico (1000-541 M. a.). Na bibliografia fala-se, por isso, do *boring billion*, os «mil milhões de anos aborrecidos» de estase climática e evolutiva (Lenton et al., 2014). A baixa pO_2 (pressão parcial do O_2) terá sido a causa principal para a lenta evolução de formas complexas multicelulares de vida durante um tão longo período de tempo. Nos continentes há evidências indiretas de coberturas criptogâmicas de cianobactérias desde o Neoarcaico (anteriores a 2500 M. a.), embora a sua

extensão, admite-se, tenha sido limitada (Figura 39). Os continentes permaneciam em boa parte desprovidos de vida.

Parece, no entanto, que no mar o *boring billion* não terá sido tão aborrecido assim. A evolução dos eucariotas e as primeiras etapas da sua diversificação ocorreram neste período. O cloroplasto, as plantas (por enquanto representadas por grupos algais) e as formas multicelulares de vida evoluíram nos mares pouco profundos do Mesoproterozoico, a meio do *boring billion* («A multicelularidade»). A pressão seletiva resultante deste prolongado e intenso stress ambiental, resultante das baixas concentrações de micronutrientes nos oceanos, foi essencial para desencadear inovações essenciais nos eucariotas a nível molecular (Mukherjee et al., 2018). Durante esta longa etapa da vida terráquea, evoluíram genes, e mecanismos genéticos e bioquímicos, determinantes para a complexificação da vida a partir do Neoproterozoico. Períodos posteriores, com concentrações superiores de micronutrientes nos mares facilitaram a diversificação da vida. As explosões câmbria (dos metazoários) e devónica (das plantas terrestres) têm causas que lhes são anteriores.

O Neoproterozoico

A rutura da estase, mais climática e geoquímica do que evolutiva, do *boring billion* dá-se no Tónico (1000-720 M. a.), o primeiro período da era Neoproterozoica

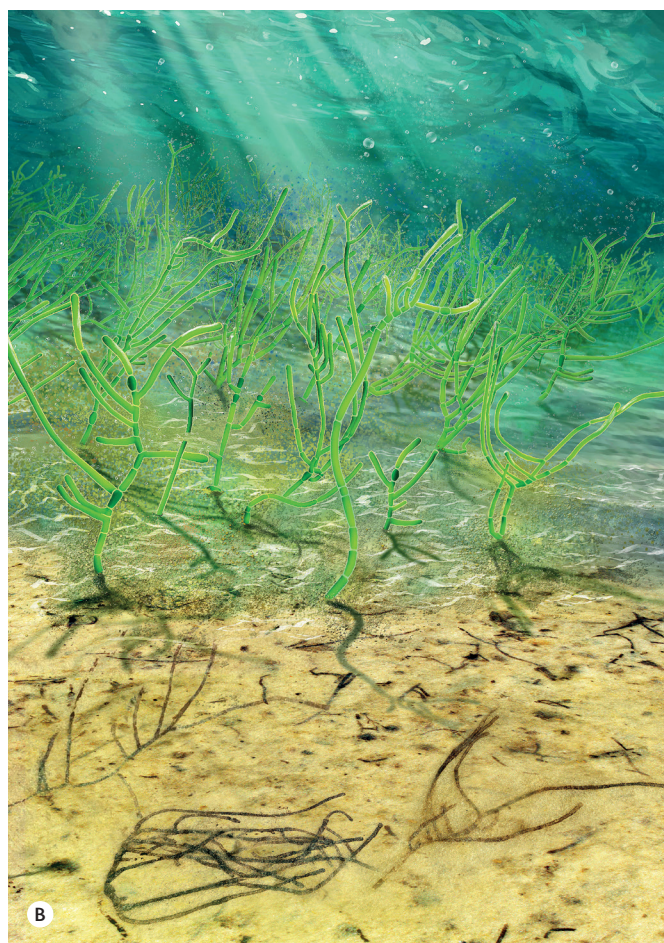


FIGURA 42
Evolução das algas pluricelulares macroscópicas. *Proterocladus antiquus*, uma alga verde marinha pluricelular e macroscópica (c. 2 mm de comprimento), foi um produtor primário nos ecossistemas bênticos na transição do Mesoproterozoico para o Neoproterozoico (c. 1000 M. a.). A abundância do *P. antiquus* nos depósitos fósseis na formação de Nanfen (NE da China) levanta a suspeita de que algas verdes tiveram um papel importante dos processos biogeoquímicos anteriores ao Criogénico (Tang et al., 2020). [Cortesia de Shuhai Xiao e Qing Tang.]

(1000-541 M. a.), imediatamente anterior à Terra Bola de Neve do período Criogénico (720-635 M. a.). O Evento de Oxidação Neoproterozoico arranca no Tónico e com ele a emergência de condições ambientais favoráveis à vida complexa. No Tónico Superior e no Criogénico assiste-se à evolução de ‘algas verdes’ macroscópicas e à sua proliferação em ambientes bênticos (das zonas costeiras até às profundidades onde penetra a luz solar) (Xiao & Tang, 2018; Tang et al., 2020; Figura 42). Com as algas nasceram cadeias tróficas com mais biomassa de produtores primários e mais eficientes a transferir nutrientes e energia, capazes de sustentar mais organismos heterotróficos de maior complexidade (Brocks et al., 2017). O aumento da pO_2 e os novos ecossistemas algais foram determinantes na complexificação e na radiação dos eucariotas pluricelulares, e em particular dos metazoários (animais), nos períodos geológicos seguintes, no Ediacário (635-541 M. a.) e no Câmbrio (541-485 M. a.) (Brocks et al., 2017; Del Cortona et al., 2020). A era Neoproterozoica faz a transição de um mundo dominado por biocenoses procariotas para um mundo com ecossistemas organizados em torno de eucariotas fototróficos, i. e., das algas. De entre elas nasceriam as plantas terrestres no final do Câmbrio-início do Ordovício.

No Criogénico (720-635 M. a.) e no Ediacário (635-541 M. a.) sucedem-se três glaciações em cerca de 150 M. a. Estão bem documentadas duas glaciações bola de neve, com a duração de alguns milhares de anos, no Neoproterozoico: **Sturtiana** (início 720 M. a.) e **Marinoana** (início 635 M. a.). Uma outra glaciação, a de **Gaskiers** (início ~580 M. a.), foi menos intensa (Li et al., 2013). Estes eventos glaciares foram correlacionados com a fragmentação do supercontinente da Rodínia (a glaciação Sturtiana coincide com o pico da rotura deste supercontinente), com grandes orogenias e eventos LIP [«As Grandes Províncias Ígneas (LIP)»] (Mills et al., 2011; Hoffman et al., 2017). A interrupção das glaciações bola de neve, tanto paleo como neoproterozoicas, deveu-se ao efeito de estufa resultante da acumulação de CO_2 de origem vulcânica na atmosfera. Estas cadeias causais estão explicadas no ponto «Química da atmosfera, tectónica e clima».

Evento de Oxidação Neoproterozoico

A informação geoquímica sugere que a concentração do O_2 na atmosfera tem dois períodos de acentuado crescimento (Figura 40). O primeiro destes períodos corresponde à Grande Oxidação, ocorrida no princípio do éon Proterozoico (era Paleoproterozoica). O segundo período – o **Evento de Oxidação Neoproterozoico** (EON) (Neoproterozoic Oxidation Event) – decorre no intervalo 800-630 M. a., do final do Tónico à transição Criogénico-Ediacário. Admite-se que o aumento da pO_2 tenha sido moderado, com avanços e recuos, mas suficiente para incrementar a oxidação dos oceanos e autorizar a radiação dos eucariotas pluricelulares no Ediacário

(365-541 M. a.) (Figura 40). As causas do EON, e da rotura do *boring billion*, são incertas. Os modelos biogeoquímicos minimizam o papel da evolução e expansão das algas, e apontam, por enquanto, para causas geoquímicas relacionadas com a intensa atividade tectónica dos dois últimos períodos do Neoproterozoico (Williams et al., 2019). Não pode, porém, ser rejeitado um papel, maior ou menor, das ‘algas verdes’ no EON.

Mais tarde, no Silúrico e no Devónico, dá-se uma ascensão intensa da pO_2 (Figura 40). Esta dinâmica está relacionada com a evolução das plantas terrestres e da biota a elas associada (e.g., fungos micorrízicos) e, em particular, de grandes traqueófitos e do bioma floresta no final do Devónico (Wallace et al., 2017; Allen et al., 2019). Estudos de geoquímica com isótopos de molibdénio mostram, de facto, que os oceanos se oxigenaram bastante tarde, entre 435-392 M. a., do Silúrico ao Devónico Médio (Lenton et al., 2016). De acordo com o modelo de Krause et al. (2018), desde o Carbonífero que a atmosfera manteve valores de pO_2 iguais ou superiores aos atuais, com um pico no Pérmico e outro no Triásico.

Allen et al. (2019) propõem uma explicação alternativa para o *boring billion* e para a moderação do EON: i) a produtividade dos ecossistemas proterozoicos dependia da redução do azoto atmosférico pelas cianobactérias através da nitrogenase; ii) o funcionamento da nitrogenase é inibido por teores muito baixos de O_2 , precisamente em torno dos 2%; iii) a produtividade dos ecossistemas e a pO_2 mantiveram-se baixas enquanto não evoluíram mecanismos de isolamento da nitrogenase da atividade do O_2 . As plantas terrestres isolaram a fotossíntese e a produção de O_2 (na parte aérea) da fixação simbiótica de N_2 (com simbioses nas raízes ou na rizosfera). Com mais azoto, mais fotossíntese, mais biomassa e mais sequestração de CO_2 no solo e no fundo dos oceanos (que permanece reduzida na forma orgânica sem retirar O_2 da atmosfera), inevitavelmente, a pO_2 subiu – no Devónico (Figura 40).

A vida interage com o planeta e, por sua vez, o planeta, sobretudo através da atmosfera, interfere na evolução da vida; este *feedback* repete-se a partir da Grande Oxidação. Primeiro as cianobactérias, depois as algas e por fim as plantas terrestres (com cianobactérias simbioses reduzidas a cloroplastos) foram os «engenheiros» responsáveis pela oxigenação da atmosfera terrestre. Os animais tiveram um papel passivo, obedeceram às condições impostas pelas plantas, adaptando-se. Por intermédio da atmosfera, as plantas marcaram indelevelmente, por mais de uma vez, a evolução da vida na Terra.

Antes de prosseguir, é conveniente aprofundar um pouco mais as interações entre a tectónica, a concentração atmosférica do CO_2 e do O_2 e o clima, tal é a sua importância na história evolutiva das plantas.

O CO₂ e O₂ atmosféricos e o clima

Deve-se ao físico francês Jean-Baptiste Fourier (1768-1830) a primeira descrição do chamado efeito de estufa (Fleming, 1998). O fenómeno é em teoria fácil de explicar: i) a atmosfera é transparente à maior parte da radiação solar; ii) a energia absorvida pela superfície terrestre é reemitida sob a forma de radiação infravermelha, «calor escuro» no dizer de Fourier; iii) a Terra é mais quente do que seria previsível porque a atmosfera é parcialmente opaca aos infravermelhos. O químico irlandês John Tyndall (1820-1893) descobriu que o CO₂, o vapor de água e o metano (CH₄) absorvem radiação na banda do infravermelho – são gases de estufa. Depois de provar que pequenas variações da concentração de CO₂ alteram o aquecimento de uma ampola de gás irradiada com luz solar, Tyndall concluiu que o mesmo sucederia na atmosfera terrestre. Os gases com efeito de estufa retêm a energia solar, como a cobertura de vidro ou de plástico de uma estufa. Quanto maior a sua concentração, mais quente a atmosfera. Tyndall foi também pioneiro ao associar os períodos glaciares com variações da concentração do CO₂ atmosférico⁷ (Fleming, 1998).

A noção de que no clima terrestre atuam mecanismos de *feedback* (retroação) é uma das grandes inovações do primeiro modelo matemático da interação entre o CO₂ e o clima terrestre, da autoria do químico sueco Svante Arrhenius (1859-1927) (Arrhenius, 1898). Vejamos um exemplo. Se por uma qualquer razão ocorre uma descida da temperatura no Ártico, a tundra – uma vegetação rasteira escura dominada por pequenos arbustos, plantas gramíneas e líquenes, que absorve grandes quantidades de luz solar – passará a estar coberta de gelo no verão. Uma vez que o gelo reflete a luz solar sem alterações do comprimento de onda para o espaço exterior, a quantidade de radiação sequestrada na atmosfera diminui e o clima arrefece ainda mais. Portanto, quando a **pCO₂** (**pressão parcial do CO₂**) desce, o clima arrefece, o **albedo** (a reflexão da luz) da superfície terrestre aumenta, facto que, por sua vez, potencia mais arrefecimento. O mecanismo inverso também é verdadeiro. Pequenas alterações na concentração dos gases de estufa são suficientes para desencadear retroações positivas que amplificam o seu efeito. Este é um dos temas-chave da investigação atual sobre o aquecimento global, os gases com efeito de estufa e o uso de combustíveis fósseis.

As investigações clássicas de Tyndall, de Arrhenius e do inglês Guy Callendar (1898-1964) – o proponente original da conexão causal entre os gases de estufa e o aquecimento global – foram desvalorizadas durante grande parte do século XX (Fleming, 1998). A modelação do clima e do ciclo do carbono à escala geológica evidencia que no Fanerozoico sucederam-se

períodos frios (Terra Casa de Gelo) e períodos quentes (Terra Estufa) controlados pela pCO₂ (Mills et al., 2019) (Figura 43). Grosso modo, a duplicação da pCO₂ induz uma subida aproximada da temperatura média do globo de 3 °C (Pagani et al., 2010). A evidência da intervenção da radiação cósmica e de outros mecanismos alternativos no clima é ténue (Royer et al., 2004).

O CO₂ tem um poderoso poder explanatório do registo paleoclimático, mas não só (Figura 43). O CO₂ é um macronutriente vegetal – é a origem do carbono que estrutura os compostos orgânicos e os seres vivos. Por conseguinte, as variações à escala geológica da pCO₂, para além do clima, condicionaram diretamente a composição e a produtividade dos ecossistemas planetários, e a história evolutiva das plantas. Teremos oportunidade de explorar diversas hipóteses que associam variações da pCO₂ com extinções em massa (e.g., «riníofitos»), a evolução de novos órgãos (folha) e a evolução e radiação de algumas grandes linhagens (e.g., eufilófitos). A «fome» de CO₂ no Paleogénico explica a evolução do metabolismo fotossintético em C4 (Figura 43).

A importância do O₂ na evolução da célula eucariota foi destacada nos primeiros parágrafos deste capítulo. Mas há mais, a evolução do gigantismo animal, concretizado com insetos gigantes no Carbonífero, e a inflamabilidade da vegetação à escala global foram relacionadas com períodos de elevada pO₂.

Indutores de mudança da pCO₂ e da pO₂

No Fanerozoico e à escala geológica, a pCO₂ foi controlada por quatro mecanismos essenciais (Royer, 2014):

- Mecanismos de sequestro (*sink*):
 - Meteorização das rochas e sequestro de carbono sob a forma de carbonatos;
 - Produção e sequestro de carbono orgânico (*carbon burial*);
- Mecanismos de devolução do carbono à atmosfera (*source*):
 - Atividade vulcânica;
 - Mineralização (oxidação) da matéria orgânica.

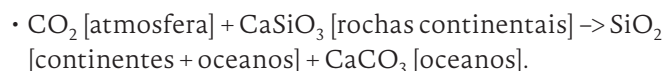
A pCO₂ e a pO₂ têm, como se verá, indutores de mudança comuns. Os estudos paleoclimáticos realizados para períodos geológicos mais recentes (Pleistocénico e Holocénico) mostram que nas escalas de resolução temporal mais finas (10³-10⁵ anos) o clima passa a ser controlado por outros fatores («Ciclos Milankovitch»).

Meteorização das rochas

A meteorização química das rochas sequestra CO₂ através de um mecanismo conceptualmente simples. O CO₂ reage com a água da chuva formando-se ácido carbónico (H₂CO₃), que, embora seja um ácido fraco, consegue atacar as estruturas cristalinas das rochas.

A meteorização química das rochas siliciosas, entre outras substâncias, gera iões hidrogenocarbonato (HCO_3^-), cálcio (Ca^{2+}) e magnésio (Mg^{2+}), que, depois de lixiviados pela água da chuva e drenados para mares pouco profundos (mares epicontinentais), precipitam sob a forma de carbonato de cálcio (CaCO_3) ou de magnésio (MgCO_3), i.e., de calcário e outras rochas sedimentares carbonatadas. A deposição de carbonatos transferiu-se em grande parte para oceanos mais profundos com a evolução de grupos de fitoplâncton com paredes celulares calcárias há cerca de 250-150 M.a., primeira metade do Mesozoico (Hull, 2017). O calcário depositado em águas profundas tem maior probabilidade de ser ciclado por subducção do que os calcários precipitados em mares epicontinentais [«As Grandes Províncias Ígneas (LIP)»] (Arvidson et al., 2014).

A sequestração de carbono mediada pela meteorização das rochas pode ser expressa de forma simplificada através da equação (Taylor et al., 2009):



Os modelos geoquímicos mostram que a meteorização é a principal sink de carbono à escala geológica.

As montanhas são uma consequência direta da tectónica de placas. A sequestração de CO_2 intensificou-se

durante as grandes orogenias, quando vastos sistemas montanhosos foram expostos à erosão e à meteorização química. Temperaturas e teores de CO_2 atmosférico elevados, a exposição de rochas fragmentadas pelos gelos no final de períodos glaciares (e.g., após as glaciações bola de neve do Neoproterozoico) e a extrusão em eventos LIP de rochas vulcânicas sensíveis à meteorização (e.g., basaltos) [«As Grandes Províncias Ígneas (LIP)»] tiveram um efeito análogo (Berner, 1999; Courtillot et al., 1999). As bactérias fotossintéticas e as plantas terrestres aceleraram este processo através da libertação de ácidos pelo sistema radicular que têm por função corromper as estruturas cristalinas das rochas e facilitar a libertação de nutrientes.

A meteorização química das rochas exporta nutrientes para os oceanos. A **lei do mínimo de Liebig** diz-nos que a produtividade primária, desde as florestas aos oceanos, é determinada pela concentração do nutriente mais limitante. O fósforo e, menos, o ferro têm um efeito tremendo na produtividade dos ecossistemas aquáticos, marinhos ou dulçaquícolas. Supõe-se que a concentração em micronutrientes na água do mar, em particular de selénio, molibdénio ou zinco, possa também ter condicionado a produtividade do fitoplâncton dos mares do passado (Large et al., 2015). Por conseguinte, os períodos de mais intensa meteorização das rochas estão correlacionados com mares mais ricos em nutrientes, mais fotossíntese e maior produtividade primária à escala do

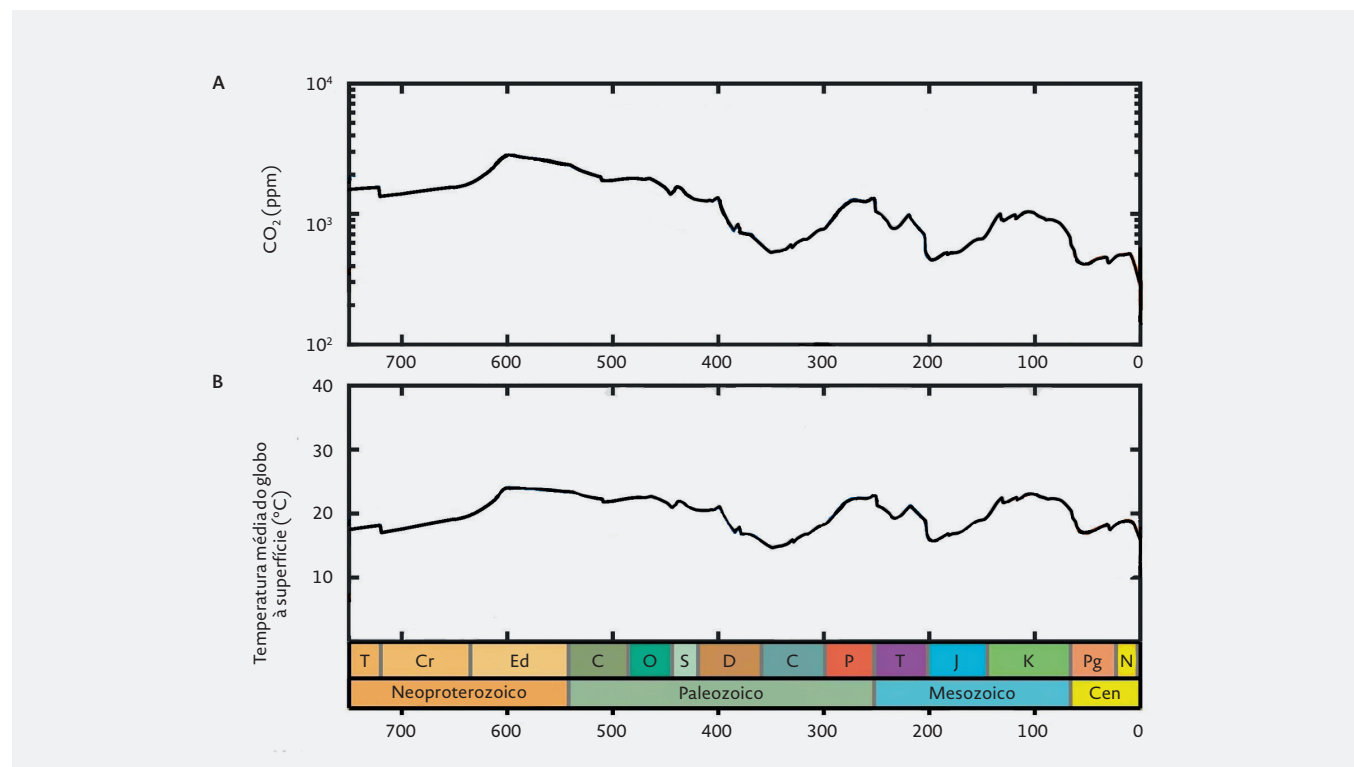


FIGURA 43
Modelação da concentração de CO_2 na atmosfera ($[\text{CO}_2]_{\text{atm}}$) (A) e temperatura média global à superfície (B). N.B.: i) escala logarítmica; ii) descida da concentração de CO_2 atmosférico e da temperatura global no final do Neoproterozoico, acentuada no Devónico (419-359 M.a.) e no início do Carbonífero (359-299 M.a.); iii) a $[\text{CO}_2]_{\text{atm}}$ e a temperatura sobem no Carbonífero, no Pérmico (299-252 M.a.) e oscilam no Triásico (252-201 M.a.); iv) após um colapso na transição Triásico-Jurássico, verifica-se uma recuperação no Jurássico (201-145 M.a.) e no Cretácico Inferior (145-66 M.a.), para se degradar novamente na transição Cretácico-Paleocénico; v) tendo por referência o Holocénico, o Paleogénico é razoavelmente quente, picos da $[\text{CO}_2]_{\text{atm}}$ e da temperatura global no Eocénico (56-33 M.a.) e no Miocénico (23-5 M.a.); vi) o final do Neogénico (Pliocénico) e o Quaternário (2,6-0 M.a.) estão associados a uma acentuada descida da $[\text{CO}_2]_{\text{atm}}$ e da temperatura global. [Adaptado de Mills et al. (2020), licença CC.]

globo, descida da $p\text{CO}_2$, e um incremento da $p\text{O}_2$ e das taxas de especiação (Large *et al.*, 2015; «Distribuição latitudinal da diversidade específica»). À escala geológica, oceanos pobres em nutrientes coincidem com níveis reduzidos de $p\text{O}_2$.

Sequestro de carbono na forma orgânica

O sequestro de carbono na forma orgânica, nos continentes ou nos oceanos, é a segunda maior *sink* de carbono do planeta, repetimos, à escala geológica. A modelação matemática da acumulação de matéria orgânica em qualquer sistema tem como ponto de partida duas taxas de efeitos contrários: i) taxa de produção de matéria orgânica; ii) taxa de mineralização (oxidação) da matéria orgânica. Todos os fatores que aumentem a produtividade primária das plantas e de outros seres fotossintéticos, e diminuam a taxa de mineralização promovem a sequestração de carbono. Neste texto exploramos três mecanismos: i) as explosões de algas; ii) a formação de carvão, e iii) a acumulação de matéria orgânica no solo.

As explosões de algas marinhas nas camadas iluminadas das massas de água marinha ricas em nutrientes geram uma chuva contínua de esqueletos carbonados que sedimenta nos fundos oceânicos. A decomposição das moléculas orgânicas consome O_2 , consequentemente, quanto maior a produtividade do plâncton, maiores os riscos de anoxia das águas profundas e mais favoráveis as condições para a sequestração de carbono sob a forma orgânica em sedimentos marinhos. Algo semelhante acontece hoje nas **zonas anóxicas (dead zones)** do golfo do México, fruto da eutrofização de grandes cursos de água doce que nele desaguam (e.g., rio Mississípi) causada pela agricultura intensiva. Sem O_2 , a matéria orgânica que se deposita nos fundos marinhos acumula-se, dando origem a depósitos de xistos betuminosos (*oil shale*) e de petróleo. Sem oxigénio para respirar, a biota marinha é sujeita a extinções massivas que se podem propagar em cascata aos ambientes terrestres.

Admite-se que a sequestração de carbono em condições de anoxia foi significativa no Neoproterozoico, no final do Ordovícico-início do Silúrico, final do Devónico, na transição Pérmico-Triásico, final do Jurássico Inferior e a meio do Cretácico. A produtividade dos oceanos reflete-se com sinais opostos na $p\text{CO}_2$ e na $p\text{O}_2$: se a produtividade sobe, a $p\text{CO}_2$ desce e a $p\text{O}_2$ sobe, e vice-versa. A eventual subida da $p\text{O}_2$ na atmosfera acaba por reoxigenar os oceanos anóxicos. A recuperação da concentração de O_2 (em profundidade) nos oceanos é facilitada pela redução da exportação de nutrientes a partir dos continentes, resultante, entre outros mecanismos, da estabilidade tectónica ou de superfícies continentais muito extensas (supercontinentes) e, por isso, secas.

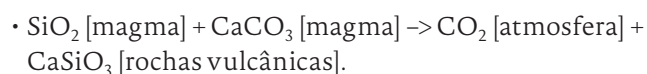
As já referidas explosões de algas, assim como a produção de carvão, envolvem um aumento da produtividade

e a acumulação de matéria orgânica em reservatórios geológicos, no primeiro caso no mar e no segundo em enormes bacias inundadas, com um ambiente redutor, pouco propício a fenómenos oxidativos. O papel do solo como *sink* de carbono cresceu com o aumento da produtividade dos ecossistemas terrestres no Devónico, período durante o qual, supõe-se, se potenciou o efeito de *sink* da meteorização das rochas («Efeito das primeiras plantas vasculares na química da atmosfera e no clima»).

O ciclo do carbono controla quer a $p\text{CO}_2$ quer a $p\text{O}_2$. A síntese de matéria orgânica pela fotossíntese gera O_2 ; a sua oxidação consome O_2 . Portanto, o sequestro de carbono orgânico reduz a $p\text{CO}_2$ e aumenta a $p\text{O}_2$. A correlação inversa da $p\text{CO}_2$ e da $p\text{O}_2$ não foi, porém, constante na história geológica da Terra porque o consumo de carbono pela meteorização das rochas não afeta a $p\text{O}_2$.

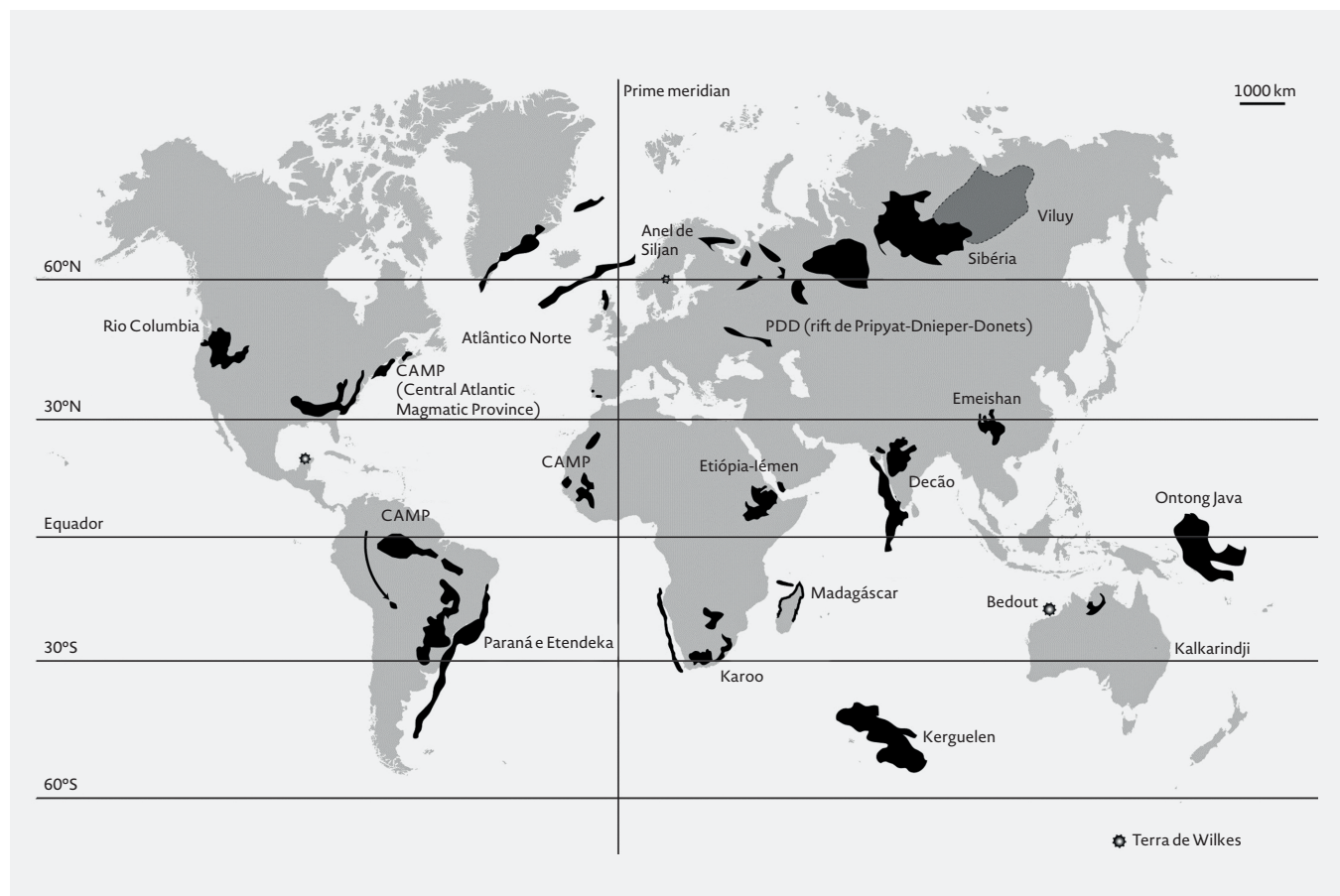
As Grandes Províncias Ígneas (LIP)

A Terra não é hoje uma enorme bola de gelo porque o ciclo do carbono é estabilizado à escala geológica pela ação de um poderoso mecanismo de ciclagem e devolução do CO_2 à atmosfera que se desenvolve no manto terrestre. Nas margens convergentes de placas tectónicas, grandes massas de sedimentos carbonatados e orgânicos são forçadas para o interior do manto. Este processo é designado por **subducção**. Os sedimentos ricos em carbono são decompostos pela ação do calor (decomposição térmica) e o CO_2 resultante é libertado para a atmosfera pela atividade vulcânica. Nos eventos de vulcanismo, o magma em ascensão eventualmente contacta e decompõe reservatórios de carbono mais superficiais, localizados nas crustas continentais (Kaiho *et al.*, 2020). A destruição térmica dos carbonatos subducados no manto ou profundamente exumados na crosta terrestre é essencialmente uma reação inversa da meteorização das rochas e resulta na criação de rochas silicícolas e a libertação de CO_2 (Ridgwell & Zeebe, 2005):



O retorno do CO_2 à atmosfera faz-se de forma descontínua, por pulsações. Só as emissões maciças, durante a atividade das chamadas **Grandes Províncias Ígneas** (Large Igneous Provinces, LIP), têm a capacidade de alterar o clima (v. Courtillot *et al.*, 1999; Sobolev *et al.*, 2016). Estes eventos são gigantescas erupções vulcânicas acompanhadas pela extrusão de vastas quantidades de magma basáltico durante um curto período de tempo (< 10 000 anos), com a emissão de efluentes gasosos em quantidades que ultrapassam a capacidade de sequestração do globo terrestre (Piombino, 2016). Frequentemente, são sucedidos por uma rutura de continentes. As LIP estão expressas por mantos basálticos imensos designados por *trapps* (Figura 44). Além de um dramático e repentino aquecimento global

FIGURA 44
Cartografia dos
mantos basálticos
(trapps) – eventos
LIP – mais relevantes.
As diferentes
cores referem-se
a diferentes tipos
de trapps, cuja
definição é irrelevante
para este texto. [Bond
& Grasby 2017, licença
CC.]



por efeito do aumento da concentração de gases com efeito de estufa (e os consequentes eventos de extinção de organismos terrestres), a formação das LIP induz uma rápida acidificação e anoxia dos oceanos, e a aniquilação e extinção catastrófica de organismos aeróbicos marinhos.

As maiores divisões cronológicas do tempo geológico coincidem com um evento LIP. A frequência e dimensão das LIP diminuiu significativamente no Cenozoico. Os fósseis mostram que as extinções estão mais relacionadas com subidas repentinas da temperatura do que com o arrefecimento global (Retallack, 2015). As LIP são poderosas causas de extinção, mas sem geodinâmica interna (e a devolução do CO₂ à atmosfera) o planeta Terra seria gelado e sem vida.

Mais sobre as relações entre tectónica e clima

O reconhecimento da importância da deriva dos continentes na história da biota terrestre coincidiu com a emergência do grande paradigma da geologia moderna, a **tectónica de placas**, na década de 1950. As conexões causais entre a tectónica de placas, a concentração atmosférica de gases com efeito de estufa (CH₄ e CO₂), em particular do CO₂, o clima e a evolução da vida terrestre foram compreendidas mais tarde, na última década do século XX. Neste ponto da argumentação, a seguinte relação causal deverá ser agora clara: orogenias => > meteorização das rochas => > produtividade dos mares => > sequestração de carbono sob a forma orgânica (carvão, petróleo e matéria orgânica do solo)

e inorgânica (carbonatos) => < temperatura global do planeta. A evolução das plantas, como veremos, influenciou esta cadeia causal. A geodinâmica interna do planeta recicla os carvões, petróleo e carbonatos e devolve o carbono à atmosfera na forma de CO₂.

Adicionamos agora mais dois fatores relevantes no controlo do clima à escala geológica: as calotas polares e a deriva dos continentes. A descida do nível dos mares em consequência da formação de grandes massas de gelo perpétuo influenciou a diferenciação de florestas pantanosas no Carbonífero e, por essa via, a sequestração de CO₂ sob a forma de carvão mineral («O Carbonífero»). O gelo e o *permafrost* (rególito mais solo congelados) sequestram grandes quantidades de CO₂ – e o gelo reflete a luz solar (Piombino, 2016). A deriva de massas continentais até aos polos potenciou este efeito. O posicionamento da Antártida no Polo Sul exerceu um enorme controlo no clima terrestre a partir do Oligocénico («Degradação climática eocénico-oligocénica»).

A formação de supercontinentes teve também um fortíssimo impacto na história climática do planeta. A distância do mar agrava a continentalidade (acentua as diferenças de temperatura entre as estações fria e quente) e a aridez climática (porque as massas de ar húmido perdem água à medida que progridem nos continentes). A aridez é exacerbada pela dimensão da massa continental e pela presença de sistemas montanhosos a sotavento. Estima-se que no centro do supercontinente da Pangeia, no Mesozoico, as temperaturas médias de verão poderiam atingir os 50 °C, acompanhadas

de intensa aridez (Crowley & North cit. Deconto, 2009). A aridez e a continentalidade no interior da Pangeia explicam a diversificação e o incremento da dominância das gimnospermas no Pérmico e no Triásico («Extinção permo-triásica»).

O termoclima é ainda controlado por múltiplos mecanismos relacionados com a tectónica de placas. Por exemplo, a abertura e o fecho dos oceanos condicionam o transporte de calor das latitudes tropicais em direção aos polos pelas correntes oceânicas e, como se acabou de referir, a concentração de grandes massas terrestres em latitudes elevadas facilita a acumulação de gelos perpétuos (Deconto, 2009). Em resumo, apesar das grandes conexões causais que controlam o clima e a composição da atmosfera estarem identificadas, a sua interação é complexa e incerta.

DO EUCARIOTA ANCESTRAL À EVOLUÇÃO DAS ALGAS

Os eucariotas

Eucariogénese

Durante pelo menos 1500 milhões de anos prevaleceram formas unicelulares simples, procarióticas, de Bacteria (eubactérias) e Archaea (arqueobactérias ou arqueias). Primeiro complexificou-se a célula, só depois evoluiu a pluricelularidade. As células eucariotas são substancialmente mais complexas do que as procariotas. Entre outras diferenças – exploradas até à exaustão nos livros e textos de biologia –, as células eucariotas possuem um núcleo e mitocôndrias, o organito celular onde se realizam duas etapas fundamentais da respiração celular: o ciclo de Krebs e a fosforilação oxidativa. De acordo com a teoria endossimbiótica, recuperada⁸ e popularizada na década de 1980 pela bióloga estado-unidense Lynn Margulis (Figura 45), o corpo da célula eucariota tem origem numa arqueia. As mitocôndrias, assim como os plastos que desempenham a função fotossintética nos eucariotas (cloroplastos), e eventualmente outros organitos celulares (e.g., amiloplastos), são eubactérias endossimbiontes profundamente modificadas por uma história evolutiva em comum com a arqueia hospedeira.

Um erro evitou que a eubactéria ancestral das mitocôndrias fosse digerida pela arqueia, sendo-lhe permitido replicar-se no interior da célula hospedeira. A teoria da evolução prevê que o eventual efeito nocivo de um parasita ou uma doença num hospedeiro diminua ao longo do tempo (Ewald cit. Armstrong, 2014). A morte ou uma depressão excessiva do sucesso reprodutivo de qualquer um dos contendores é evolutivamente contraproducente. A evolução acabou por metamorfosear uma relação parasita-hospedeiro, ou uma mera convivência accidental, numa relação simbiótica eficiente, que floresceu na emergência de um grupo



filogeneticamente heterogêneo de grande sucesso evolutivo: os eucariotas. Um processo semelhante repetiu-se, um pouco mais tarde, entre uma célula eucariota e uma cianobactéria. Uma única cianobactéria metamorfoseada pela evolução está na origem da vasta maioria dos cloroplastos que povoam as células dos eucariotas fototróficos⁹. As mitocôndrias e os cloroplastos têm o seu próprio ADN e dividem-se por fissão binária como os seus ancestrais bacterianos. Envolvem-nos duas membranas celulares: a membrana interior tem origem bacteriana, a externa provém da arqueia primordial. As mitocôndrias e os cloroplastos são evolutivamente mais próximos das eubactérias do que o resto da célula eucariota. A célula eucariota é uma quimera (volume I).

A eucariogénese (**evolução da célula eucariota**) está intimamente relacionada com a origem endossimbiótica da mitocôndria. Foram propostas mais de 20 teorias a explorar os detalhes deste evento (Zachar & Szathmáry, 2017). A **hydrogen hypothesis** – da autoria de Bill Martin e Miklós Müller – postula que a célula eucariota resulta da captura de uma alfa-proteobactéria aeróbica (precursora da mitocôndria) por uma arqueobactéria anaeróbica metanogénica (produtora de metano) adaptada para obter energia e moléculas orgânicas complexas a partir de dois gases, H_2 e CO_2 , libertando metano (CH_4) (Martin et al., 2014). Numa fase inicial, a eubactéria alimentava a célula hospedeira com hidrogénio, e esta, para sustentar o endossimbionte, adquiriu a capacidade de ingerir alimentos orgânicos. Os primeiros seres eucariotas provavelmente metabolizavam os produtos da fotossíntese de cianobactérias. Uma hipótese alternativa admite que o FECA (**first eukaryote common ancestor**), o ancestral de todos os eucariotas, seria uma arqueia anaeróbica heterotrófica que se alimentava de procariotas ingeridos por fagocitose (Martin et al., 2017). Uma bactéria do seu substrato alimentar veio a dar origem à mitocôndria. A idade do primeiro ancestral de todos os eucariotas, o FECA, é tremendamente incerta.

FIGURA 45
Teoria endossimbiótica: Lynn Margulis (1938-2011). O paper seminal de Lynn Margulis sobre a teoria endossimbiótica foi recusado 15 vezes antes de ser publicado em 1966. A origem bacteriana das mitocôndrias e cloroplastos viria a ser comprovada experimentalmente 12 anos depois, em 1978. [Extraído de <http://www.naturalezacantabrica.es/>.]

A endossimbiose da mitocôndria, talvez ocorrida uma única vez numa fonte hidrotermal oceânica, precipitou o desenvolvimento de um núcleo pela transferência de material genético da recém-formada **mitocôndria** para o genoma do hospedeiro. A mitocôndria, além de complexificar o genoma da arqueia primordial, introduziu a síntese de ATP por quimiosmose¹⁰ através de membranas bioenergéticas, e terá servido de semente ao sistema de membranas internas que caracteriza os eucariotas (Martin et al., 2017). Portanto, a mitocôndria e o metabolismo da energia estão na gênese do núcleo e da célula eucariota. Sem «energia química barata» não há complexidade; por conseguinte, a aquisição da mitocôndria e a origem da vida complexa (e.g., sexo e multicelularidade) são indissociáveis (Lane, 2015). Ainda assim, as bactérias e as arqueobactérias mantiveram-se estruturalmente simples, porque esta simplicidade é vantajosa em muitos ambientes terrestres, nos quais os seus descendentes eucariotas não foram capazes de as suplantarem.

A mitocôndria prova que o último ancestral comum de todos os eucariotas – o LECA (acrônimo de *last eukaryotic common ancestor*) – era aeróbico, o que pressupõe ter evoluído sob uma atmosfera (e com as camadas superiores dos oceanos) oxigenada ou em filmes bacterianos dominados por cianobactérias. Neste passo da argumentação, importa ter presente que o FECA é muito anterior ao LECA. Faz sentido que a evolução dos eucariotas ou, pelo menos, do seu grupo coroa (na base do qual se encontra o LECA), seja uma consequência da oxigenação da atmosfera no início do Paleoproterozoico («Fotossíntese oxigénica. A Grande Oxidação»). Os relógios moleculares situam o ancestral de todos os eucariotas atuais (grupo coroa), o LECA, em torno dos 1900 M. a. (Eme et al., 2014). Os estudos geoquímicos com moléculas bioindicadoras são congruentes com a genética ao colocarem a célula eucariota em datas posteriores à Grande Oxidação e à formação da camada de ozono (French et al., 2015). As primeiras provas fósseis seguras de eucariotas remontam a ~1 600 M. a. (Bengtson et al., 2017).

O ancestral de todos os eucariotas diversificou-se rapidamente em cinco supergrupos¹¹ (Adl et al., 2012): Opisthokonta, Amoebozoa, Excavata, SAR¹² e Archaeplastida. Grosso modo, os Opisthokonta incluem, entre outros seres, fungos (Fungi) e animais (Metazoa); as Amoebozoa reúnem essencialmente seres unicelulares; os oomicetas (Peronosporomycetes, = Oomycetes), as algas castanhas (Phaeophyceae) e as diatomáceas (Diatomea, = Bacillariophyta) são os grupos de SAR mais conhecidos; as plantas encontram-se nas Archaeplastida. Qualquer característica partilhada por todos os organismos destes cinco grupos foi certamente herdada do ancestral de todos os eucariotas. Portanto, a descrição da célula eucariota detalhada nos livros-texto de biologia é, indiretamente, uma tentativa de reconstrução do LECA.

A sexualidade

O LECA dividia-se por mitose e reproduzia-se sexualmente, alternando fecundação com meiose (Lane, 2015). A singamia e a meiose evoluíram durante a eucariogénese. A **sexualidade**, vale a pena insistir, é exclusiva dos eucariotas. A *Bangiomorpha pubescens*, uma alga vermelha fóssil com 1047 M. a., é a primeira prova paleontológica de reprodução sexual (Butterfield, 2000; Gibson et al., 2017; Figura 46). A hipótese *standard* estipula que os organismos sexuais produzem descendentes geneticamente mais diversos do que as espécies assexuadas, propriedade que incrementa o sucesso reprodutivo e as taxas evolutivas de espécies com um ciclo de vida longo (quando comparado com os procariotas) num mundo ecologicamente heterogéneo e em permanente mudança («Uma explicação evolutiva da sexualidade»). Por alguma razão, excetuando os vírus, os procariotas e um punhado de eucariotas, todos os organismos se reproduzem com regularidade por via sexual. As raras linhagens de eucariotas que enveredam por uma vida sem sexo tendem a extinguir-se rapidamente (Lane, 2015).

A evidência fóssil de eucariotas dispara no Neoproterozoico (1000-541 M. a.) com a evolução de paredes celulares resistentes à degradação microbiana. A maior parte dos grandes clados atuais de eucariotas divergiram antes de 1000 M. a., e diversificaram-se intensamente ~800 M. a., com morfologias complexas e formas multicelulares, pouco antes das glaciações neoproterozoicas, sob uma atmosfera mais rica em oxigénio, quando os oceanos primitivos começaram a convergir nas propriedades químicas que hoje os caracterizam (Parfrey et al., 2011). As algas ganham dominância ecológica, aparecem vários grupos de protozoários e possivelmente evoluem os fungos. Esta janela de tempo coincide com a formação e a rutura do supercontinente da Rodínia.

A multicelularidade

A evolução de formas coloniais é um fenómeno recorrente nos procariotas, nunca atingindo a complexidade dos organismos multicelulares eucariotas, dos quais as plantas são ilustres representantes. A multicelularidade evoluiu uma vez no grande clado dos animais, três vezes nos fungos e seis vezes nas algas (Niklas & Newman, 2013). Numa primeira fase, a transformação de uma alga unicelular num ser colonial envolveu um pequeno número de genes relacionados com o ciclo celular, que posteriormente foram trabalhados pela evolução (Hanshen et al., 2016). Quanto menos alterações genéticas envolver a evolução de uma dada característica, mais provável é a sua recorrência.

O desenvolvimento de mecanismos de comunicação intercelular foi um pré-requisito para a transição da condição colonial para modelos complexos de multicelularidade. Sem comunicação não há coordenação celular.

As células vegetais comunicam através dos plasmodesmos. Admite-se que os plasmodesmos evoluíram nas 'algas verdes' com a multicelularidade (Lucas & Lee, 2004). A sua complexidade aumentou posteriormente com a evolução dos embriófitos (plantas terrestres) e a invasão dos ambientes terrestres. A aquisição da multicelularidade possibilitou inovações no transporte, reprodução, dispersão e na eficiência no uso de recursos, determinantes na evolução e dominância ecológica das plantas terrestres. O ancestral comum de todas as plantas terrestres era, certamente, multicelular.

Um relato simplificado da evolução da multicelularidade nos eucariotas poderia ser o que se segue. Nos mares proterozoicos, organismos originalmente unicelulares por mais de uma vez falharam a separação das células após mitose (citocinese). A partir de aglomerados instáveis de células, evoluíram seres coloniais, com células similares e totipotentes, funcionalmente pouco diferenciadas. As características das primeiras tentativas de multicelularidade determinaram a sua extinção ou promoção por seleção. Progressivamente, as células individuais perderam a sua autonomia evolutiva, a dependência mútua aumentou e diluíram-se num todo multicelular. Finalmente, algumas células (células vegetativas, i. e., não reprodutoras) deixaram de se reproduzir em benefício de outras (células sexuais). A partir de organismos unicelulares, diferenciaram-se organismos coloniais simples, dos quais evoluíram formas multicelulares, com numerosos tipos celulares estruturados em tecidos e órgãos e células especializados na reprodução. A especialização celular conferiu importantes vantagens seletivas aos seres multicelulares. Para um mesmo número de células, admite-se que organismos com tipos celulares especializados (e.g., transporte, reprodução ou alimentação) são geralmente mais eficientes a extrair e a competir por recursos, e a reproduzir-se, do que os organismos pouco diferenciados a nível celular. Em biologia, como na economia, a especialização tem ganhos de eficiência. Mas faltam provas concludentes a corroborar esta hipótese ... na biologia.

A **hipótese da eucariofagia** (*eukaryophagy hypothesis*) dá uma outra explicação convincente, mas não universal, e, por enquanto, insuficientemente corroborada para a evolução da multicelularidade (Knoll, 2015). A capacidade de consumir grandes células (eucariofagia) evoluiu de forma independente em vários grupos de protistas. Esta capacidade pode ter espoletado uma **corrida às armas evolutiva**¹³ entre predadores e presas. Os fósseis indiciam que a pluricelularidade e o desenvolvimento de paredes celulares rijas foram duas soluções de proteção contra predadores protistas unicelulares ensaiadas com sucesso pela evolução. Seres multicelulares, grandes, com armaduras, são difíceis de fagocitar e digerir. A continuidade temporal da coevolução entre predadores e presas acelerou a diversificação e a expansão dos eucariotas, e da pluricelularidade, no Neoproterozoico (1000-541 M. a.).

A predação de bactérias azul-esverdeadas por protozoários ajuda a explicar a dominância ecológica do fitoplâncton eucariota a partir do Neoproterozoico (Knoll, 2015). Recorde-se que os ambientes anóxicos são colonizados por formas de vida simples, maioritariamente por microrganismos procariotas. Até as algas macroscópicas precisam de ambientes ricos em O₂. A hipotética pressão de seleção liderada pela eucariofagia só foi possível depois do aparecimento de águas oxigenadas após o Evento de Oxidação Neoproterozoico, o *habitat* dos primeiros ecossistemas dominados por eucariotas.

A *Grypania*, um estranho fóssil tubular encurvado com 2 mm de largura e 10 cm de comprimento, foi considerada o primeiro fóssil eucariota pluricelular (~1850 M. a.) (Han & Runnegar, 1992), porém, muitos autores defendem tratar-se de um procariota colonial. Em 2008, uma equipa de geólogos franceses descobriu no Gabão fósseis de seres multicelulares, supostamente eucariotas, com 2100 M. a. (El Albani et al., 2014). Dada a proximidade temporal da Grande Oxidação, a evolução destas formas foi correlacionada com um súbito acréscimo do O₂



FIGURA 46
A multicelularidade e as primeiras algas.
A) *Bangiomorpha pubescens* (c. 1200 M. a.), a mais antiga evidência fóssil de um eucariota sexuado. A sexualidade é, porém, anterior, herdada do LECA. N.B. que as divisões celulares da *Bangiomorpha* ocorriam em mais de um plano. [Cortesia de N. J. Butterfield.]

atmosférico. A contestação da interpretação original não tardou; Donoghue & Antcliffe (2010) defendem que não pode ser rejeitada a hipótese de os fósseis gaboneses serem bactérias coloniais. Descartando a *Grypania* e os macrofósseis do Gabão, os mais antigos seres pluricelulares de que há conhecimento provêm da Índia Central com ~1600 M. a. (Bengtson et al., 2017) e da formação de Gaoyuzhuang, na China, com 1,560 M. a. (Zhu et al., 2016). Os fósseis de Gaoyuzhuang mostram que mil milhões de anos antes da explosão câmbica, no Mesoproterozoico, habitavam o fundo de mares pouco profundos seres taloides, pluricelulares, algumas linhagens com a forma de língua, de quase 30 cm, sem grande especialização celular, provavelmente fotossintéticos e do grupo tronco¹⁴ das algas vermelhas (Zhu et al., 2016). A evolução precoce da multicelularidade nos oceanos é mais uma evidência de que a designação «*boring billion*» é inapropriada: um produto de uma visão metazoária do mundo.

As algas

As cianobactérias lideraram duas das maiores transições evolutivas da vida terrestre: a invenção da fotossíntese oxigénica e a introdução da vida fotossintética na linhagem dos eucariotas por endossimbiose (Dagan et al., 2013). Os cloroplastos de (quase) todos os grupos de algas¹⁵ e das plantas terrestres evoluíram a partir de uma cianobactéria endossimbionte muito antiga, anterior à divergência da maioria das linhagens atuais de cianobactérias e à evolução da redução do azoto atmosférico nas cianobactérias (Moore et al., 2019)¹⁶. A cianobactéria evolutivamente mais próxima dos cloroplastos – a *Gloeomargarita lithophora* – é dulçaquícola; foi, por isso, sugerido que os primeiros eucariotas fotossintéticos habitaram águas doces antes de se aventurarem no mar (Ponce-Toledo et al., 2017; Lewis, 2017).

Com a aquisição, por endossimbiose, de um plastídio fotossintético, os componentes orgânicos da célula vegetal passaram a ser produzidos no seu interior, a partir dos esqueletos carbonados fornecidos pela fotossíntese. A célula vegetal pôde então especializar-se no consumo de substâncias minerais simples,

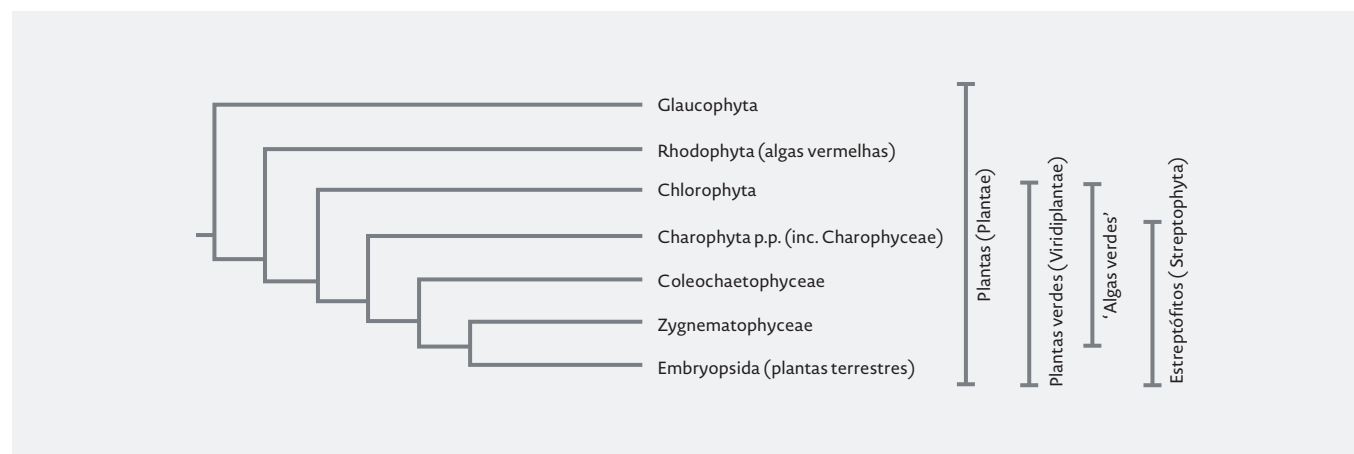
capazes de penetrar na célula por absorção – e, partindo do princípio que o FECA fazia fagocitose, esta característica tornou-se inútil. A fagocitose, ao contrário da absorção, é incompatível com o desenvolvimento de uma parede celular. A autotrofia está, portanto, à cabeça da longa cadeia causal que explica o aparecimento de uma parede rígida com a função de proteger o protoplasto contra predadores e ambientes hipotónicos.

Porém, a parede celular celulósica característica das plantas verdes dificulta a excreção de subprodutos tóxicos do metabolismo. Uma das soluções evolutivas encontradas pelas plantas para este problema consistiu na sua acumulação num vacúolo, que nas células mais velhas ocupa a quase totalidade do protoplasma (~80%), comprimindo o citoplasma e o núcleo para a periferia da célula. A parede celular e o vacúolo são apenas duas das muitas características que diferenciam a célula vegetal da célula animal. Além da acumulação de resíduos, o vacúolo foi trabalhado pela evolução para conferir rigidez estrutural às células, acumular químicos tóxicos para os inimigos das plantas ou armazenar substâncias de reserva. O vacúolo participa no processo de alongamento celular. Nas plantas vasculares, é determinante para a proteção das células contra a desidratação. Os pigmentos que conferem cor a algumas estruturas da flor (e.g., pétalas) são geralmente acumulados em vacúolos.

A evolução das Archaeplastida (Plantae) ocorre numa etapa precoce da história evolutiva dos eucariotas. A descoberta de uma putativa alga vermelha com ~1600 M. a. (Bengtson et al., 2017) coloca a evolução da endossimbiose fotossintética no intervalo 1900-1600 M. a., na segunda metade do Paleoproterozoico.

Do primitivo eucariota com um plastídio fotossintético evoluíram sequencialmente os glaucófitos, as algas vermelhas (Rhodophyta) e as ‘algas verdes’ (Figura 47). A fotoautotrofia e a especialização na absorção de substâncias minerais simples forçaram a evolução de vias metabólicas complexas. As novas moléculas produzidas pelas algas abriram novas possibilidades evolutivas aos organismos consumidores, e estão por

FIGURA 47
Relações evolutivas entre os grupos basais atuais de plantas. Filogenia de Leliaert et al. (2012) e Finet et al. (2012). [Original.]



detrás da evolução dos primeiros animais complexos no Criogénico e da sua diversificação no Ediacário (Brocks et al., 2017). Os ancestrais da maioria dos clados atuais de animais cedo basearam o seu catabolismo nos processos anabólicos das algas e das plantas terrestres que delas evoluíram.

O grupo coroa do grande clado das plantas (Archaeplastida), consoante foi definido no volume I, é constituído por **glaucófitos** (Glaucophyta) + **algas vermelhas** (Rhodophyta) + **plantas verdes** (= Viridiplantae). As ‘algas verdes’ mais as plantas terrestres constituem as plantas verdes ou Viridiplantae, um clado com mais de 500 000 espécies (Govaerts, 2001; Guiry, 2012). A datação do *Proterocladus antiquus*, a mais antiga alga verde conhecida (Tang et al., 2020), coincide com as estimativas moleculares de Parfrey et al. (2011) – c. 1000 M. a. (transição do Meso para o Neoproterozoico). É muito provável que as ‘algas verdes’ tenham evoluído em ambientes dulçaquícolas porque as **algas**¹⁷ mais primitivas – os glaucófitos – habitam águas doces. Os glaucófitos são um pequeno grupo de algas dulçaquícolas com um tipo arcaico de cloroplastos que mantém uma delgada parede de peptidoglicano (um constituinte fundamental da parede celular das eubactérias), um resíduo evolutivo da bactéria azul-esverdeada endossimbionte. Este legado evolutivo foi também detetado no briófito modelo *Physcomitrella patens* (Funariaceae). A via biossintética dos peptidoglicanos está ausente nas angiospérmicas, admitindo-se que tenha sido perdida nas primeiras fases da evolução das plantas com flor (Hirano et al., 2016).

A fotossíntese disseminou-se novamente nos eucariotas via endossimbiose, desta feita envolvendo a captura quer de ‘algas verdes’ quer de algas vermelhas por protistas não fotossintéticos (Keeling, 2010). A retenção de uma alga verde ou vermelha é um evento de endossimbiose secundária. Dois conhecidos grupos de algas, as **algas castanhas** (Phaeophyceae, SAR) e as **diatomáceas** (Diatomea, SAR), herdaram os seus cloroplastos de uma alga vermelha ancestral por endossimbiose secundária. As ‘algas verdes’ desempenham o papel de parceiro autotrófico nas euglenas fotossintéticas e nos dinoflagelados verdes. As Glaucophyta, as ‘algas verdes’ e as algas vermelhas são plantas; as algas castanhas, as diatomáceas, as euglenas e os dinoflagelados, e muitos outros grupos de algas, não. Os cloroplastos têm uma ancestralidade comum, são monofiléticos; os seres fotossintéticos, não.

A importância ecológica das algas atuais é máxima nos oceanos (Figura 48). As algas castanhas, as algas vermelhas e as diatomáceas têm um papel fundamental no ciclo do carbono: as algas vermelhas e as algas castanhas dominam as associações de algas marinhas litorais (=intertidais) e sublitorais (=neríticas), e as diatomáceas são determinantes no funcionamento de muitas comunidades fitoplanctónicas. As diatomáceas estão,

muito provavelmente, na origem da maior parte dos depósitos de petróleo e gás natural.

As ‘algas verdes’ habitam preferencialmente águas doces, mas também podem ser encontradas nos oceanos, em ambientes hipersalinos ou na superfície do solo. São o elemento autotrófico da maioria das simbioses líquénicas; o elemento heterotrófico é um fungo, geralmente um ascomiceta. Os **líquenes** não são plantas! Embora não sejam o grupo de algas mais diverso em espécies, as ‘algas verdes’ (= Chlorophyta + ‘Charophyta’) apresentam uma imensa variedade de formas e níveis de complexidade. Existem ‘algas verdes’ unicelulares e multicelulares, coloniais ou filamentosas, simples ou ramificadas. O corpo das formas multicelulares designa-se por **talo**¹⁸. Nestas plantas, o talo é uma estrutura mais ou menos complexa, sem raízes, caules ou folhas, com áreas especializadas na produção de células sexuais. O corpo das ‘algas verdes carofíticas’, atingiu, como se verá, uma assinalável complexidade. O ancestral de todas as plantas terrestres radica nas ‘algas verdes’: as plantas terrestres são «algas verdes» adaptadas aos ambientes terrestres.

Os estreptófitos

A divergência entre os dois grandes grupos de ‘algas verdes’ – os clorófitos e os estreptófitos –, colocada no intervalo 890,9-629,1 M. a. (do final do Tónico ao Criogénico) por Morris et al. (2018), poderá ser uma consequência da primeira glaciação do Criogénico, a Terra Bola de Neve Sturtiana. Os clorófitos provavelmente evoluíram em condições limitantes de luz, sob o gelo; os estreptófitos multiplicaram-se em águas doces, livres, na superfície do gelo, e para tal adotaram um novo sistema de fotossíntese, novos reguladores de crescimento e outras adaptações a meios subaéreos ou terrestres (Wang et al., 2020) que viriam a ser muito úteis aquando da colonização da terra firme (Becker, 2013). Os períodos glaciares são por natureza secos. Foi proposto que o último período frio do Criogénico – a glaciação de Gaskiers (início ~580 M. a.) – foi o estímulo necessário para os estreptófitos darem início à colonização da terra firme (Becker, 2013).

Entretanto, a vida multicelular aproveitou a oportunidade oferecida pela oxigenação da atmosfera e dos mares, porque era já suficientemente sofisticada para poder evoluir em tipos ainda mais complexos. À medida que a pO_2 crescia, evoluíram formas animais cada vez maiores, mais rápidas e inteligentes, e as cadeias tróficas complexificaram-se com várias categorias de predadores e presas. Os primeiros animais móveis e macroscópicos surgem no final do Ediacário (~575-565 M. a.) (Chen et al., 2015). A complexificação da vida no Neoproterozoico (1000-541 M. a.) culminou numa diversificação explosiva dos metazoários (animais) nos oceanos (540-520 M. a.), que assinala o início do período Câmbrio (541-~485 M. a.) e da era

Paleozoica (Chen et al., 2015). Fila como os moluscos ou os vertebrados emergiram a partir de grupos animais mais simples, hoje extintos, e radiaram intensamente. A importância do período Câmbrico na diversificação dos animais é tão grande que é corrente a designação de **explosão câmbrica** (*cambrian explosion*). A invasão da terra firme, primeiro pelas plantas e em seguida pelos animais, ocorreu, provavelmente, no final do Câmbrico ou no início do Ordovício. Como adiante se explicita,

as plantas terrestres diversificaram-se intensamente no Devónico (~419-359 M. a.): com propriedade, pode falar-se de uma **explosão devónica** dos embriófitos. As explosões câmbrica e devónica foram períodos de imensa criatividade evolutiva: mas ao mesmo tempo que evoluíam novas formas de vida, muitas outras eram destruídas.



FIGURA 48

Algumas algas do litoral de Portugal continental.

A) Clorófitos (Chlorophyta): *Cladophora* sp. (Cladophoraceae) com bolhas de oxigénio produzidas pela fotossíntese.

B) Algas castanhas (Heterokontophyta, Phaeophyceae): *Bifurcaria bifurcata* (Sargassaceae) com algas verdes *Ulva lactuca*, «alface-do-mar», em fundo (Chlorophyta, Ulvaceae).

C) Algas vermelhas (Rhodophyta): *Corallina elongata* (Corallinaceae).

[Fotos: Carlos Aguiar.]

2. À CONQUISTA DA TERRA FIRMA: AS PLANTAS TERRESTRES

ESTREPTÓFITOS. A ALGA VERDE ANCESTRAL DAS PLANTAS TERRESTRES

Inovações evolutivas na linhagem verde e nos estreptófitos

Do stock ancestral das plantas verdes, hoje extinto, divergiram dois grandes clados: os clorófitos e os estreptófitos (Leliaert et al., 2012). Os clorófitos incluem, entre outras ‘algas verdes’, a conhecida alface-do-mar (*Ulva lactuca*, Ulvaceae) (Figura 48A). Os estreptófitos comportam um grupo heterogêneo de algas dulçaquícolas – os ‘carófitos’ (Charophyta) – e as plantas terrestres¹⁹. Os clorófitos, os estreptófitos algais e as plantas terrestres têm em comum cloroplastos com tilacoides organizados em grana, clorofila a e b, reservas de amido e paredes celulares celulósicas (Simpson, 2010). Estas características estão ausentes dos glaucófitos e das algas vermelhas. Pese embora a enorme heterogeneidade morfológica, as sinapomorfias dos estreptófitos são vastas (Quadro 3).

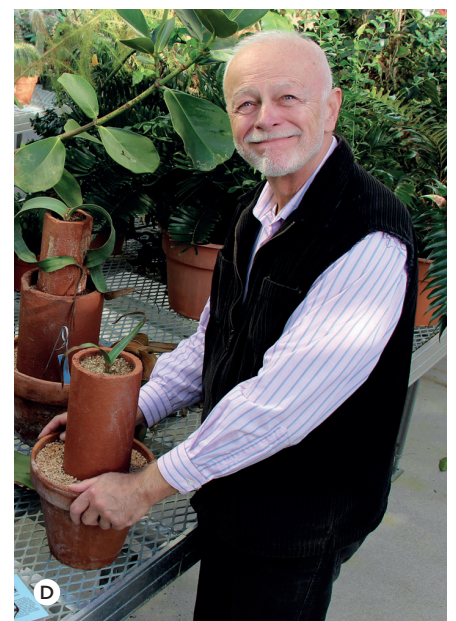
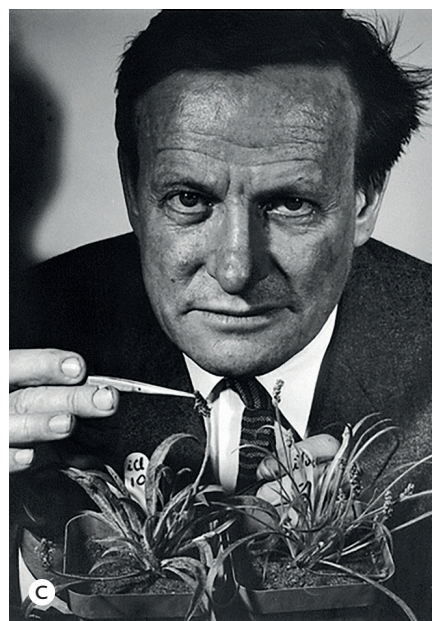
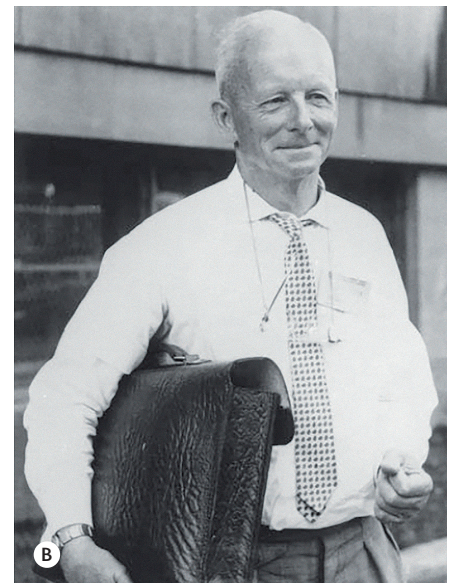
Os ‘carófitos’, o grado algal dos estreptófitos, compreendem desde pequenas algas unicelulares flageladas (grupo basal das Mesostigmatophyceae), a algas filamentosas multicelulares não ramificadas sem crescimento apical (Klebsormidiophyceae e a maioria das Zygnematophyceae), e algas multicelulares com talos ramificados de crescimento apical (grupos mais derivados das classes Charophyceae e Coleochaetophyceae) (Figura 47). A enorme variação da estrutura do corpo dos ‘carófitos’ mostra que as características exclusivas (sinapomorfias) dos estreptófitos evoluíram escalonadamente ao longo do tempo. Da leitura do Quadro 3, percebe-se que muitas das características que associamos aos embriófitos, e que condicionam a sua forma e função, foram herdadas do carófito ancestral. A sua sequência evolutiva é muito debatida. Uma hipótese plausível é a que se segue (Graham et al., 2000): i) parede celular celulósica; ii) corpo multicelular; iii) fragmoplasto; iv) plasmodesmos; v) células meristemáticas em posição apical; vi) ramificação (proliferação celular apical); vii) corpo tridimensional; viii) divisão celular assimétrica; ix) especialização celular; x) retenção do zigoto, e xi) placenta.

Evolução do corpo dos ‘carófitos’ multicelulares

A localização das células com capacidade meristemática e a orientação das divisões celulares (**planos de corte**)

determinam a forma das plantas multicelulares. Os grupos basais de ‘carófitos’ e as Zygnematophyceae são unicelulares ou, se pluricelulares, filamentosos não ramificados. Nas algas filamentosas não ramificadas, as células dividem-se segundo um plano de corte perpendicular ao sentido do maior comprimento. Nas Charophyceae e Coleochaetophyceae, a divisão celular está concentrada em células em posição apical, uma importante característica retida pelos embriófitos. Estas células dividem-se num ou em dois planos ortogonais, dando origem, respetivamente, a estruturas filiformes (nas Charophyceae) ou taloides (= planares, nas Coleochaetophyceae). Abaixo do ápice ocorrem

FIGURA 49
Quatro personagens-chave do estudo da evolução das plantas terrestres. A) Frederick Orpen Bower (1855-1948). B) Walter Zimmermann (1892-1980). C) George Ledyard Stebbins, Jr. (1906-2000). D) Karl Niklas (1948-). [Fotos de origens diversas de uso comum.]



células que se **dividem assimetricamente** (dão origem a células-filhas desiguais) segundo vários planos de divisão, que têm a função de diferenciar ramificações ou estruturas reprodutivas (gametângios). Portanto, os carófitos não têm verdadeiros meristemas apicais. O alongamento dos gametófitos dos ‘briófitos’ e do esporófito de plantas vasculares faz-se, essencialmente, pelas extremidades em verdadeiros meristemas apicais. No esporófito dos ‘briófitos’, este processo depende

QUADRO 3 Principais aquisições evolutivas (apomorfias) das Streptophyta (autores diversos)	
AQUISIÇÃO EVOLUTIVA	DESCRIÇÃO E COMENTÁRIOS
Multicelularidade	Evoluiu de forma independente em mais de um grupo de Streptophyta.
Células meristemáticas apicais (crescimento apical)	As células com capacidade meristemática em posição apical e, implicitamente o crescimento apical, são características partilhada pelas Charophyceae, Coleochaetophyceae e embriófitos. Como se explica no texto, as carófitas não têm verdadeiros meristemas apicais.
Talo complexo	Talo ramificado, com células especializadas e tecidos com arranjos tridimensionais de células resultantes de divisões celulares ao longo de mais de um plano, 2 nas Charophyceae e Coleochaetophyceae, 3 ou mais nos embriófitos.
Esporopolenina e outros polímeros complexos	A esporopolenina é o polímero biológico conhecido mais resistente à degradação físico-química e biológica. Nos carófitos mais avançados (Charophyceae, Coleochaetophyceae e Zygnematophyceae) foram detetadas substâncias precursoras da lenhina.
Sistema citocinético com fragmoplasto	Nos estreptófitos mais avançados – Charophyceae, Coleochaetophyceae, pelo menos algumas Zygnematophyceae e nos embriófitos – forma-se um fragmoplasto na citocinese, i.e., um sistema complexo de microtúbulos e outras estruturas celulares em torno do local por onde se irão separar as duas células filhas. A citocinese corresponde à divisão do citoplasma ocorrida no final da telófase (última etapa da mitose).
Parede celular baseada em polissacarídeos	As paredes celulares dos carófitos mais avançados e dos embriófitos têm características estruturais e composição similares e uma origem evolutiva comum.
Plasmodesmos complexos	Canais microscópicos que conectam o simplastos de células vizinhas. A informação sobre a presença de plasmodesmos em Coleochaetophyceae é contraditória. Provavelmente secundariamente ausentes nas Zygnematophyceae. Os plasmodesmos provavelmente evoluíram a par com a multicelularidade nas algas ‘verdes’. Característica herdada pelos embriófitos a partir do estreptófito ancestral.
Sistemas complexos de reprodução	Órgãos especializados na formação de gâmetas (gametângios) e oogamia. Comuns às Charophyceae e Coleochaetophyceae. Características herdadas pelos embriófitos. Supõe-se que as Zygnematophyceae são secundariamente isogâmicas.
Novos sistemas enzimáticos e novas vias bioquímicas e sistemas de regulação	E.g., um novo tipo de fotorrespiração adaptado a baixa pCO ₂ e elevada pO ₂ (indispensável na vida terrestre) e a biossíntese de vários reguladores de crescimento (e.g. auxinas e ácido abscísico)
Placenta	As Charophyceae e as Coleochaetophyceae possuem células especializadas na transferência de nutrientes entre a planta mãe e a oosfera ou o zigoto. Estas células estão na origem da placenta nos embriófitos.
Retenção e proteção do zigoto	As Charophyceae e as Coleochaetophyceae protegem o zigoto no interior do gametófito durante um período de tempo variável. Esta característica serviu como ponto de partida da evolução da alternância de gerações.

do grupo taxonómico («As plantas terrestres não vasculares atuais»).

Ao contrário dos ‘carófitos’, as plantas terrestres são maioritariamente constituídas por tecidos tridimensionais (as três dimensões com mais de uma célula de espessura), produzidos por divisões assimétricas, de orientação variável. É provável que as primeiras plantas terrestres partilhassem estas propriedades, porque a tridimensionalidade reduz a relação superfície/volume e, por essa via, as perdas de águas por transpiração. A produção de tecidos tridimensionais é mais um dos pré-requisitos para a terrestreização (Armstrong, 2014).

Enquanto os meristemas apicais dos gametófitos de fetos e ‘briófitos’ compreendem uma única célula inicial, os tecidos esporofíticos das plantas vasculares têm origem em mais de uma célula inicial. Meristemas mais complexos, com mais células com capacidade meristemática, produzem tecidos mais rapidamente. A evolução do crescimento 1-2D dos carófitos para 3D nas plantas terrestres é de algum modo recapitulada no desenvolvimento dos musgos durante a transição do protonema para o gametófito folhoso (Figura 53) (Harrison et al., 2017). As células do protonema têm, como em muitos ‘carófitos’ evoluídos, apenas um plano de corte.

Os carófitos mais evoluídos mostram já alguma especialização celular. As Charophyceae, por exemplo, diferenciam pequenas radículas que prendem as plantas ao substrato. Este grupo e as Coleochaetophyceae produzem um esboço de placenta, posteriormente herdado pelos embriófitos, constituído por células haploides especializadas na função de alimentar o zigoto que evoluíram, nos embriófitos, em placentas complexas (Graham et al., 2000)

A comparação dos genomas da alga *Klebsormidium flaccidum* (Klebsormidiophyceae) com os das plantas terrestres mostrou que as distâncias genéticas entre os ‘carófitos’ e as plantas terrestres são relativamente pequenas (Hori et al., 2014). A transição evolutiva de algas pluricelulares haplontes sem crescimento apical, similares ao *K. flaccidum*, primeiro em algas filamentosas com crescimento apical, depois, a evolução de ‘briófitos’ talosos haplodiplontes (com toda a maquinaria reprodutiva que os caracteriza) não envolveram mudanças genéticas profundas.

A ‘alga verde’ ancestral das plantas terrestres

Há mais de um século que as Charophyceae são consideradas o grupo irmão, i. e., o grupo filogeneticamente mais próximo das plantas terrestres. As carófitas são algas de água doce de assinalável dimensão (macrófitos). Produzem um talo (corpo) tridimensional (com tecidos 1-2D) e ramificado, complexo, com nós (nos quais se

inserir as ramificações) e entrenós, e alongam-se pelas extremidades. Os entrenós são constituídos por uma única célula cenocítica (com vários núcleos) de grande dimensão. Possuem um ciclo de vida haplonte oogâmico. O gametófito gera grandes gâmetas ♀ (oosferas) imóveis no interior de gametângios ♀ especializados (núculas) e gâmetas ♂ (anterozoides) pequenos ciliados e móveis em gametângios ♂ (glóbulos) (Figura 50). As núculas e os glóbulos são estruturas pluricelulares tri-dimensionais, funcionalmente similares, e certamente homólogas, respetivamente, dos arquegónios e dos anterídios das plantas terrestres (Niklas & Kutschera, 2010). Ao contrário das plantas terrestres, os gametângios ♀ das carofíceas contêm mais do que uma oosfera. Após a singamia, forma-se um zigoto diploide com uma parede de esporopolenina, o **oósporo**, resistente à secura e ao frio. Numa antecipação do que ocorre nas plantas terrestres, o zigoto é temporariamente retido e alimentado na planta maternal por células com a função de placenta. Depois de um período de tempo variável, o zigoto sofre meiose e dá origem a quatro-oito células haploides, que abandonam a planta mãe e reiniciam o ciclo de vida com a formação de novos gametófitos (Bennici, 2008).

Wodniok et al. (2011) questionaram a hipótese da carofíceia ancestral e, com base em dados moleculares, propuseram que as Zygnematophyceae, uma classe de ‘carófitos’ dulçaquícolas unicelulares ou filamentosos, à qual pertencem as conhecidas algas do género *Spirogyra*, são o grupo irmão dos embriófitos (Figura 51). Esta hipótese foi suportada por estudos posteriores (Wickett et al., 2014). As Zygnematophyceae são isogâmicas, por isso é provável que em algum momento da sua história evolutiva tenha ocorrido uma simplificação da sua biologia reprodutiva, primitivamente oogâmica. O mesmo terá acontecido com a ramificação, a retenção do zigoto e os plasmodesmos. A evolução independente de características tão complexas num ancestral das Coleochaetophyceae e Charophyceae e na Zygnematophyceae ancestral dos embriófitos é pouco parcimoniosa e, por isso, implausível. A simplificação das Zygnematophyceae é mais uma evidência de que a complexidade não é uma inevitabilidade em biologia da evolução (v. «Algumas características do processo evolutivo»). A nível celular, as similaridades entre as Zygnematophyceae e os embriófitos são mais claras. As Charophyceae são cenocíticas; as Zygnematophyceae, como as plantas terrestres, são verdadeiramente multicelulares (Leliaert et al., 2012; Zhong et al., 2015). Em alternativa, é possível que as plantas terrestres partilhem, afinal, uma ancestralidade comum com as Zygnematophyceae e as Coleochaetophyceae (Finet et al., 2012).

Pré-adaptações dos ‘carófitos’ à vida terrestre

Os grupos mais derivados dos ‘carófitos’ atuais possuem, em comum com os embriófitos, seus descendentes, um leque alargado de características vantajosas

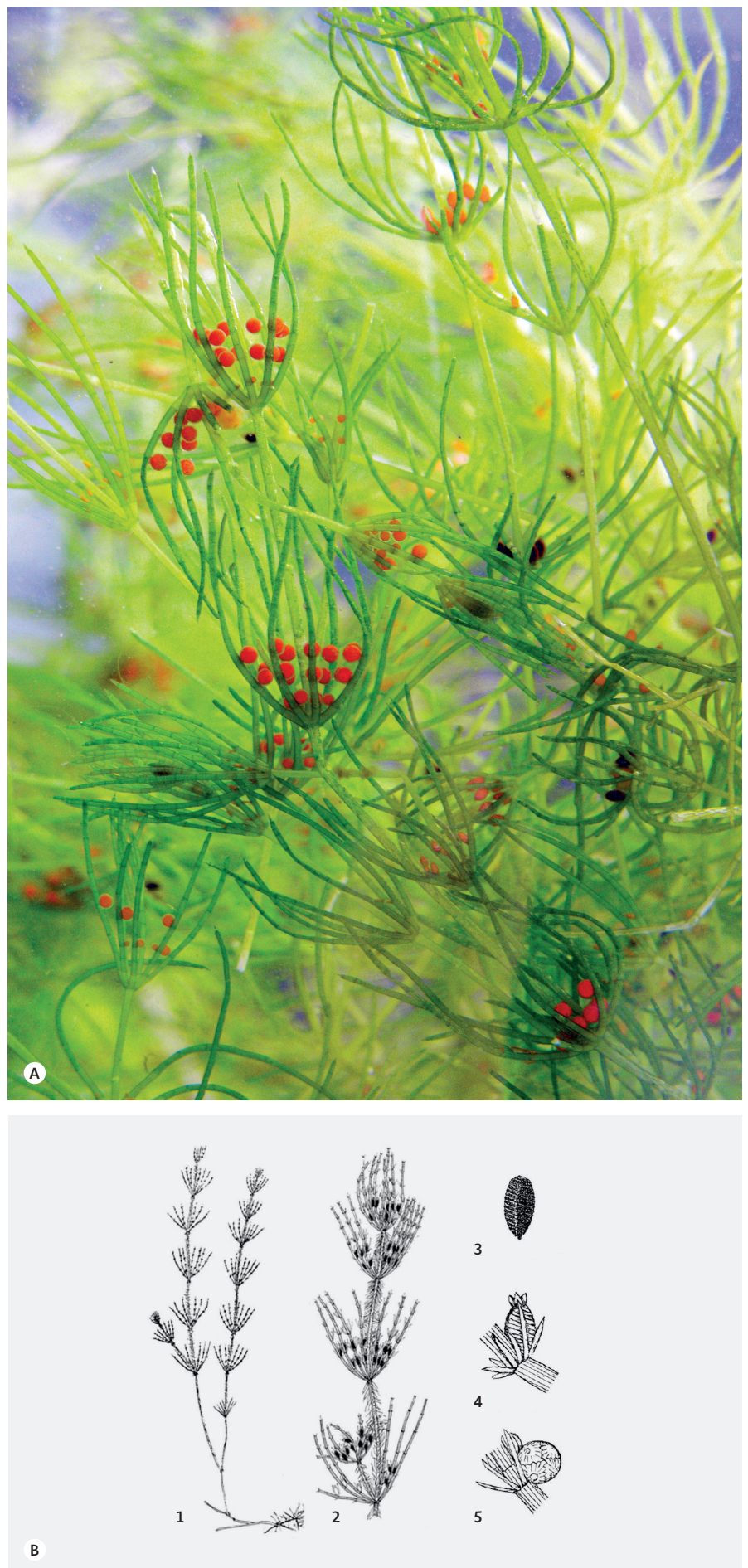


FIGURA 50
Morfologia de Charophyceae. A) *Chara* sp.; N.B., pluricelularidade, e núculas em diferentes estádios de maturação. B) *Chara aspera* (Charales, Charophyta): 1. hábito, N.B., rizoides; 2. planta com núculas; 3. oósporo; 4. núcula, e 5. glóbulo; cada barra representa 0,2 mm. [A] Fotografia cortesia de Luís Guilherme Sousa, Univ. Évora. B) 1-3 de Krause (1997) e 4-5 de Damska (1964).]

para lidar com habitats terrestres (Quadro 3). A parede celular dos ‘carófitos’ é mais rígida que a das restantes algas, adequada a suportar estruturas pluricelulares em ambientes terrestres (Harholt et al., 2016). Algumas espécies de carófitas até dispõem de rizoides (estruturas análogas mas menos eficientes que as raízes). A biossíntese de alguns reguladores de crescimento, indispensáveis na coordenação do desenvolvimento das plantas terrestres, evoluiu nos ‘carófitos’ (Hori et al., 2014). Biopolímeros complexos conferem-lhes resistência aos raios UV (precursores da lenhina e esporopolenina) e à dissecação (esporopolenina). Alguns dos genes envolvidos na resistência ao stresse ambiental, em particular à dessecação, partilhados por Zygnematomyceae e ‘briófitos’, foram adquiridos por uma alga estreptófito ancestral por via horizontal de uma bactéria do solo (Cheng et al., 2019).

A **esporopolenina** é o polímero biológico mais resistente à degradação físico-química e biológica de que se tem conhecimento. Protege da dessecação, de temperaturas extremas, da abrasão, do ataque de microrganismos e dos raios UV. A esporopolenina revestia inicialmente o zigoto das ‘carófitas’, que foi posteriormente deslocada para a parede dos esporos das plantas terrestres e, mais tarde, para o pólen das plantas com semente. A evolução da lenhina é discutida no ponto «Evolução do sistema vascular. A lenhina».

Como explicar este conjunto tão vasto de pré-adaptações (*sensu* Darwin) à vida terrestre nos grupos mais derivados de ‘carófitos’? Parte destas pré-adaptações foram certamente adquiridas no Criogénico, aquando da dicotomia clorófitas-estreptófitas. Uma hipótese, parcialmente alternativa, pressupõe que os antepassados comuns dos ‘carófitos’ mais derivados e dos embriófitos evoluíram em terra firme (Harholt et al., 2016). Alguns grupos de ‘carófitos’ mantiveram-se até hoje como algas

terrestres ou semiterrestres, de que são exemplo os mantos de *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae) que cobrem os muros nas áreas temperadas do Noroeste de Portugal e da Europa Ocidental. A linhagem dos ‘carófitos’ ancestrais diretos dos embriófitos sofreu uma amplificação do esporófito – adquiriu um ciclo de vida haplodiplonte – e prosseguiu a sua história evolutiva em terra firme. Outros grupos retornaram aos ambientes dulçaquícolas, equipados com adaptações acrescidas à vida terrestre; e.g., Charophyceae, Zygnematomyceae e Coleochaetophyceae. Os ancestrais carófitos imediatos dos embriófitos extinguíram-se, talvez por não conseguirem competir com os seus descendentes, deixando um enorme hiato evolutivo na biota atual entre as algas e as plantas terrestres. A complexa morfologia que permite aos vertebrados ou aos insetos viverem em terra firme evoluiu no mar (e.g., apêndices, membros, olhos, etc.); a história nos embriófitos fez-se no mar, em águas doces, na superfície dos gelos e em terra firme.

De qualquer modo, tendo em consideração a ecologia dos ‘carófitos’ atuais, o tronco ancestral de que descendem era provavelmente dulçaquícola. As plantas terrestres que suportam a presença de elevadas concentrações de sal na água do solo, as plantas ditas halófilas, são adaptações secundárias recentes a áreas costeiras ou a desertos salgados (Breckle, 2002).

AS PRIMEIRAS PLANTAS TERRESTRES

O ambiente terrestre

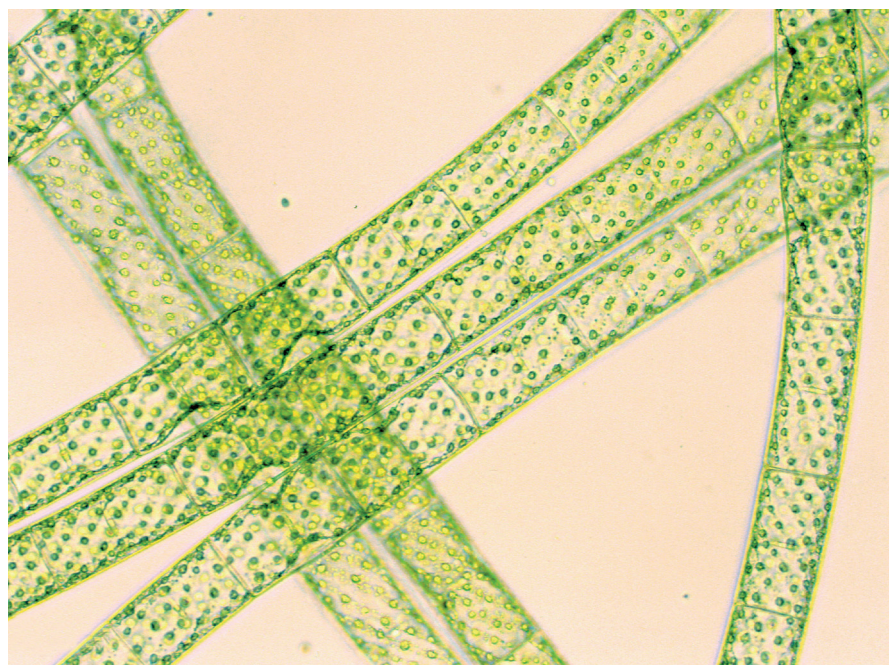
Condições ambientais para a terrestrialização

As paisagens terrestres emersas mantiveram-se nuas, tão desoladoras como um deserto, durante mais de 4 000 M. a., em cerca de sete oitavos da história do planeta Terra. Embora as cianobactérias, as algas e, muito mais tarde, no Câmbrio/Ordovício, as plantas terrestres não vasculares tenham habitado estes espaços, o seu grau de cobertura foi sempre escasso. A cor esmeralda que mancha a Terra vista do espaço é recente.

A transição das plantas de águas doces pouco profundas para ambientes terrestres – a **terrestrialização** – é um dos momentos-chave da história da vida; não só condicionou a história evolutiva do clado das plantas, como redesenhou as características da atmosfera, dos oceanos e dos continentes. A reboque das plantas terrestres, evoluíram todos os grupos animais atuais não aquáticos e os grupos animais que retornaram à água (e.g., cetáceos e insetos aquáticos), porque a produtividade primária das plantas terrestres não tem paralelo nos ecossistemas terrestres.

A terrestrialização só foi possível porque as condições ambientais mudaram, primeiro no Paleoproterozoico

FIGURA 51
Morfologia
de Zygnematomyceae.
Reprodução sexual
em *Spirogyra* sp.
[Wikimedia
Commons.]



com a grande oxidação e, depois, no final do Neoproterozoico, com o Evento de Oxidação Neoproterozoico. Sem uma atmosfera oxigénica e uma camada de ozono a bloquear os raios UV, a vida complexa em terra seria impossível. Como se referiu antes, foi proposto que a última glaciação criogénica foi o estímulo necessário para os estreptófitos se aventurarem em terra (Becker, 2013). O processo de terrestrialização começou, talvez, há quase 600 M. a. Todas as linhagens de Viridiplantae envolvidas na terrestrialização pertencem ao grupo dos estreptófitos. Das várias tentativas de colonização da terra firme, só uma teve sucesso: o clado das plantas terrestres.

Um novo ambiente seletivo

As plantas terrestres surgiram uma única vez na história da vida terrestre – são monofiléticas –, talvez no Leste do grande continente da Gondwana (Gerrienne et al., 2016). Sete características críticas do habitat terrestre condicionaram profundamente a evolução das plantas terrestres:

- A escassez cíclica de água;
- A concentração do CO₂ e O₂ no ar e nos nutrientes minerais em substratos rochosos ou no solo (as algas consomem gases e nutrientes dissolvidos na água);
- Um novo meio de suporte, que implicou uma sujeição aos efeitos da gravidade (a água que suportava as algas foi substituída por um substrato rochoso em contacto direto com o ar);
- Partes do corpo das plantas expostas a condições ambientais muito distintas (e.g., luz, humidade, rugosidade do suporte);
- A ineficiência da água como vetor de dispersão em meio terrestre;
- A exposição a radiações mutagénicas (raios UV), ainda que mitigadas pela camada de ozono;
- Instabilidade espacial e temporal das características dos habitats terrestres (e.g., flutuações e sazonalidade da temperatura e da humidade).

Os caracteres que distinguem as plantas terrestres das ‘algas verdes’ estão direta ou indiretamente envolvidos na resolução dos desafios evolutivos criados pelos habitats terrestres (Quadro 4). A evolução de substâncias protetoras contra as radiações UV e de um corpo tridimensional foi discutida anteriormente («Evolução do corpo dos “carófitos” multicelulares»). As adaptações ecofisiológicas à falta de água e à disponibilidade de nutrientes são referidas, respetivamente, nos pontos «Poiquilo-hidria vs. homeo-hidria» e «A nutrição vegetal na terra firme». O ciclo haplodiplonte, o esporo e o embrião são abordados em seguida («Evolução da haplodiploidia»).

Evolução da haplodiploidia

A teoria antitética de F. O. Bower

A proveniência algal das plantas terrestres foi teorizada pela primeira vez por L. Celakovsky (1834-1902), no final do século XIX, e aprofundada na **teoria antitética** do inglês F. O. Bower (1855-1948) (Figura 49A), no início do século XX (Bennici, 2008). Bower (1908) propôs que as plantas terrestres tiveram origem em ‘algas verdes’ multicelulares de ciclo de vida haplonte semelhante ao das Charophyceae. Bower sugeriu que, numa primeira fase da evolução das plantas terrestres, o zigoto teria ficado retido na planta mãe. Antes ou depois da **retenção do zigoto**, a meiose deu origem a células de resistência, os esporos, supõe-se, com a transferência da produção de esporopolenina da parede do zigoto

QUADRO 4
Principais aquisições evolutivas (apomorfias) das primeiras plantas terrestres (autores diversos)

AQUISIÇÃO EVOLUTIVA	DESCRIÇÃO E COMENTÁRIOS
Novos mecanismos bioquímicos e genéticos	E.g., acumulação de substâncias protetoras contra os efeitos dos raios UV (e.g. esporopolenina e cutina); sistemas de reparação do ADN mais avançados.
Novas adaptações ecofisiológicas	E.g., osmoregulação mais avançada; tolerância ou prevenção da dessecação, tolerância ao congelamento e resistência ao calor.
Simbioses radiculares	O estabelecimento de simbioses com fungos micorrízicos arbusculares facilitou a captura de nutrientes nos novos ambientes terrestres.
Meristemas apicais de maior complexidade	Presença de meristemas apicais tridimensionais constituídos por pequenas células.
Corpo de maior complexidade	Com tecidos tridimensionais. Inicialmente prostrado e rente ao solo (talo), com ou sem rizoides (estruturas análogas a raízes); depois com rizoides, cauloides e filídios, ereto ou prostrado. Ainda mais complexo nas plantas vasculares.
Revestimento por uma cutícula mais ou menos espessa	Ainda fina e incompleta nos ‘briófitos’. Um polímero lipídico, a cutina, é o mais conhecido constituinte da cutícula.
Estomas	Poros complexos por onde se realizam todas gasosas com o exterior; ausentes nas hepáticas (Marchantiidae).
Esporos	Evolução do esporo, um novo tipo de célula reprodutora revestida por esporopolenina, e resistente à dessecação e às radiações UV.
Complexificação do sistema reprodutivo	Anterídios (órgãos produtores de gametas ♂) e de arquegónios (órgãos produtores de gametas ♀) complexos (secundariamente reduzidos nos grupos mais evoluídos, e.g., plantas com flor). A diferenciação do esporo trouxe consigo um novo tipo de órgão reprodutor: o esporângio.
Esporófito multicelular, ciclo de vida haplodiplonte e alternância de gerações	Envolveu a retenção do zigoto pelo gametófito (haploide), a sua multiplicação por mitose e a diferenciação de um esporófito (diploide). Esta é a grande característica definidora das plantas terrestres porque, tanto quanto se sabe, a geração diploide dos carófitos é exclusivamente unicelular (reduzida ao zigoto).
Embrião	O embrião é um esboço de esporófito com origem no zigoto. Nos ‘briófitos’ e ‘pteridófitos’ forma-se nos arquegónios, nas plantas com semente no interior dos primórdios seminais. Os embriões são protegidos por estruturas especializadas; e.g., tegumento da semente.

para a parede do esporo (Strother, 2016). Neste ponto da evolução, o ancestral das plantas terrestres dispunha de um corpo tridimensional haploide e dispersava-se por esporos resistentes, diferenciados dois ou quatro por meiose do zigoto diploide.

A evolução do esporo, concretamente de meiosporos, precedeu, então, a evolução do esporófito. É possível, também, que a diferenciação do esporófito tenha sido precedida pela evolução de um gametófito taloide, com tecidos tridimensionais (Strother, 2016). Em seguida, terá ocorrido o momento-chave da evolução do ciclo haplodiplonte: o zigoto adquiriu a capacidade de se dividir por mitose (divisões mitóticas pós-zigóticas). Consequentemente, verificou-se um atraso na meiose que mudou de uma posição pós-zigótica para uma posição pré-espórica. A amplificação por mitose do zigoto gerou um embrião²⁰ que, por sua vez, se desenvolveu num esporófito multicelular (fase diploide). A regeneração do gametófito fazia-se pela germinação de um esporo; o zigoto converteu-se na primeira célula do esporófito. O gametófito especializou-se na produção de gâmetas e o esporófito na produção de esporos. Em resumo, as plantas terrestres são um resultado direto da intercalação de uma fase multicelular diploide num ciclo de vida haplonte, sendo o gametófito evolutivamente anterior ao esporófito.

Em termos moleculares, o genoma passou a codificar dois programas de desenvolvimento (ontogenias), um para o gametófito e outro para o esporófito, cada um sujeito a pressões de seleção específicas. A fertilização e a meiose são momentos (*checkpoints*) em que estes programas se substituem (Horst & Reski, 2016). As redes genéticas que governam o novo corpo diploide foram recrutadas de genes algais. Parte destes genes estava envolvida na ontogenia do corpo gametofítico (Yip et al. cit. Horst & Reski, 2016).

O desenvolvimento do ciclo haplodiplonte implicou a alternância de dois tipos de organismos: o gametófito (com n cromossomas) e o esporófito (com $2n$ cromossomas). Novamente de acordo com Bower, a **amplificação do esporófito** e, implicitamente, o desenvolvimento de um ciclo haplodiplonte heteromórfico teriam precedido ou imediatamente sucedido a adaptação aos habitats terrestres. Nas primeiras etapas da história evolutiva das plantas terrestres, o esporófito era mais ou menos fugaz e nutrido pelo gametófito. Mais tarde, nas plantas vasculares, os papéis invertem-se: o esporófito passa a ser a geração dominante. O esporófito alcança uma independência fisiológica total e o gametófito passa a estar dependente da proteção e nutrição do esporófito (v. sequência na Figura 62). O *Aglaophyton* (c. 410 M. a., Devónico Inferior) representa uma etapa intermédia, em que o corpo do gametófito e o do esporófito eram autónomos e de complexidade equivalente (Figura 61-A).

A teoria antitética de F. O. Bower é suportada pela evidência fóssil e genética (Haig, 2008; Niklas & Kutschera, 2010; Gerriene & Gonez, 2011). O ciclo haplodiplonte está também presente nas algas castanhas (Heterokontophyta, Phaeophyceae) e em alguns grupos de 'algas verdes' (e.g., *Ulva* e *Cladophora*), não sendo, em ambos os casos, homólogo do ciclo de vida haplodiplonte das plantas terrestres.

Razões evolutivas e vantagens da haplodiploidia

Recordemos que nos eucariotas sexuais, consoante a extensão e a complexidade das fases diploide e haploide, se reconhecem três tipos fundamentais de ciclo de vida: i) haplonte; ii) diplonte, e iii) haplodiplonte (volume I). Nos metazoários, está fixado o ciclo diplonte. Nas algas o ciclo de vida é variável e tem valor taxonómico. As plantas terrestres são haplodiplontes. Tanta diversidade significa que, em função do ambiente seletivo, a evolução promoveu a fase haploide, a fase diploide ou ambas (Otto & Gerstein, 2008). Centremo-nos portanto nas plantas terrestres e nos seus ancestrais algais haploides e tentemos responder a uma pergunta fundamental da biologia evolutiva: qual a razão de ser evolutiva da haplodiploidia?

As células haploides dos ancestrais algais das plantas terrestres têm uma maquinaria bioquímica menos pesada, mais barata em massa e em energia. Consequentemente, além de crescerem e de se multiplicarem com rapidez, são mais pequenas e têm uma elevada relação superfície/volume. De acordo com a **hipótese da poupança de nutrientes** (*nutrient-sparing hypothesis*), uma grande superfície em relação ao volume é vantajosa em ambientes pobres em nutrientes porque aumenta a eficiência da sua absorção (Lewis cit. Qiu et al., 2012). A abundância de seres de ciclo haplonte em meios aquáticos corrobora esta hipótese. A dominância da fase haploide nos 'briófitos' é certamente vantajosa nos ambientes pobres em nutrientes próprios deste grupo de plantas terrestres. Células pequenas têm também mais facilidade de se embeberem na água necessária de modo a cumprir todas as fases da reprodução sexuada, um aspeto importante em seres dependentes da água para cumprirem o ciclo de vida, como são os 'briófitos' e os 'pteridófitos'. Por fim, uma dominância da fase haploide elimina eficazmente as mutações deletérias, porque todos os genes deletérios não silenciados estão sob a ação direta da seleção.

O atraso da meiose que está na génese do ciclo haplodiploide incrementou a produção de esporos, pela simples razão de que esporófitos pluricelulares geram mais esporos com menos riscos (o sexo tem riscos) e menor consumo de energia do que um zigoto unicelular. Por outras palavras, o esporófito fomenta a proliferação e a disseminação dos organismos por via assexual, através dos esporos. De acordo com Bower, produzir muitos esporos foi indispensável para assegurar

a formação de gametófitos e a ocorrência de eventos de fecundação no meio terrestre.

É plausível que a produção de muitos esporos tenha sido vantajosa em *habitats* com escassos microssítios adequados para germinação dos esporos e onde o encontro dos gametas seja pouco provável, como aconteceria nas inóspitas paisagens câmblicas e ordovícicas. Porém, aparentemente, este não terá sido o motor da evolução da haplodiploidia – a descoberta de algas marinhas de ciclo haplodiplonte em meios marinhos falsificou a hipótese de Bower.

Em 1927, o botânico sueco Nils Svedelius (1873-1960) constatou algo de fundamental para entender a evolução e persistência da haplodiploidia das plantas terrestres (Qiu et al., 2012):

- Nos seres haplontes, a fecundação é imediatamente sucedida por uma única meiose – o zigoto é a única célula diploide;
- Nos seres haplodiplontes (e diplontes), cada fecundação é sucedida por numerosos eventos de meiose – cada esporófito produz numerosos esporângios e células-mãe dos esporos;
- Sendo a meiose a sede da recombinação genética e, portanto, a recombinação gera variação genética («Variação genética»), quanto mais meioses um indivíduo experimentar, maior a variação genética da sua descendência e maior a probabilidade de conceber descendentes bem-sucedidos em ambientes tão instáveis como a terra firme.

Assim sendo, nas algas e nas plantas terrestres evoluiu, de forma independente, uma fase diploide – e nos fungos uma fase dicariótica –, porque um esporófito multicelular produz mais meiócitos e, por essa via, gera descendência mais variável (por indivíduo). O gametófito também promove – de um modo insuficiente e distinto da meiose – a variação genética por intermédio da reprodução sexual.

Neste ponto da argumentação, estarão claras duas importantes hipóteses: i) o esporófito fomenta a proliferação e a disseminação das plantas terrestres por via assexual através dos esporos; ii) o ciclo haplodiploide intensifica a recombinação genética e, por essa via, a eficiência da seleção e a taxa da evolução por adaptação. O ciclo haplodiplonte das plantas terrestres soma outras vantagens em relação ao ciclo haploide da alga ancestral. Vejamos as mais relevantes.

A conquista do espaço terrestre aumentou a exposição a radiações mutagénicas e, com o tempo, a carga de mutações deletérias, que é de todo conveniente reduzir. Teoricamente, os mecanismos de «limpeza genética» são mais eficientes nos seres haplodiplontes do que nos diplontes porque a longevidade da geração gametofítica possibilita a expressão e a eliminação, por

abortamento dos gametófitos, de genes deletérios recessivos que na geração esporofítica não se expressariam. As plantas com semente fazem esta limpeza genética com baixos custos energéticos porque o gametófito está muito reduzido. Por outro lado, os indivíduos diploides podem acumular mutações (na parte do genoma que regula o funcionamento do esporófito) e as suas células manterem-se funcionais porque as mutações deletérias são geralmente recessivas. Nos seres haplontes, as mutações deletérias em genes não silenciados são imediatamente expressas com consequências imediatas no seu *fitness*. Os indivíduos diplontes (esporófitos) transportam uma carga de alelos recessivos que pode mutar livremente, protegida da seleção, constituindo uma espécie de banco genético a partir do qual podem evoluir alelos vantajosos. Em resumo, a haplodiploidia (e a diploidia) acelera a inovação genética e os seres haplodiplontes (e diplontes) estão mais bem-adaptados do que o ciclo haplonte a ambientes heterogêneos e instáveis. A evidência empírica a testemunhar esta hipótese não é conclusiva (Paquin & Adams, 1983).

A colonização da terra firme requereu modificações profundas na estrutura celular e no metabolismo. Evoluíram novos tipos celulares com novas funções. Simultaneamente, as plantas desenvolveram mecanismos de comunicação intercelular, de modo a coordenar uma diversidade crescente de tipos celulares e todo o processo de desenvolvimento para permitir a aclimação das plantas à instabilidade ecológica intrínseca dos *habitats* terrestres. As mudanças na forma, regulação e função dos plasmodesmos tiveram um papel crítico na adaptação dos embriófitos aos novos ambientes terrestres. Os plasmodesmos dos ‘carófitos’ e dos embriófitos são similares, um facto que sugere uma ancestralidade comum (Gaudioso-Pedraza & Benitez-Alfonso, 2014).

A intercalação de uma fase diploide trouxe outras consequências que não estiveram diretamente envolvidas nos primeiros passos evolutivos da haplodiploidia (v. o problema das proposições teleológicas em evolução em «Acaso ou necessidade»). A possibilidade de desenvolver tecidos complexos é uma delas. Seres estruturalmente mais complexos dão origem a ecossistemas mais complexos²¹ (Horst & Reski, 2016). Portanto, a diversificação das plantas terrestres e a complexificação do seu corpo foram determinantes na história da complexidade dos ecossistemas terrestres. A complexificação dos ecossistemas gerou novos nichos ecológicos e oportunidades de especiação. Dentro de determinados limites, a especiação gera mais especiação e a complexidade mais complexidade («Radiações adaptativas»).

As primeiras evidências de plantas terrestres

Os microfósseis com paredes celulares orgânicas – **palinórmorfos** – podem ter origem animal ou vegetal, marinha ou terrestre. Vão desde estruturas de resistência

FIGURA 52

'Briófitos' atuais. A) *Targionia lorbeeriana* (Marchantiidae), uma hepática talosa; N.B., esporângios de cor negra (esporófito) a emergir da extremidade do talo.

B) *Marchantia polymorpha* (Marchantiidae), uma hepática talosa; N.B., arquegonióforos (gametangióforos com gametângios ♀) em forma de chapéu de chuva, e concetáculos em forma de taça, produtores de mitósporos.

C) *Sphagnum palustre* (Sphagnaceae).

D) *Antitrichia curtipendula* (Bryidae), um musgo pleurocárpico; N.B., as cápsulas cor de laranja do esporófito.

E) Geração esporofítica do musgo acrocárpico *Funaria hygrometrica* (Bryidae); N.B., sedas encimadas por cápsulas (esporófito).

F) *Phaeoceros* sp. (Anthocerotidae).

G) *Phymatoceros bulbiculosus* (Anthocerotidae), um antóceros; N.B., talo do gametófito do qual emergem eixos esporangiais (esporófito). [A, C, D e F cortesia de César García (FCUL); F cortesia de Eduardo Dias (UA); G Carlos Aguiar.]



de origem planctônica a esporos e ao pólen. O termo **criptósporo** (*cryptospore*) é usado para designar esporos não marinhos, sem uma afinidade biológica clara com as plantas terrestres. Os criptósporos não têm a marca trilete (Figura 59), eram dispersos isolados (mónadas, não resultantes da dissociação de uma tétrada meiótica), em grupos de dois (díadas obrigatórias, resultantes de uma meiose somente com divisão reducional) ou quatro (tétradas obrigatórias, diferenciados após uma meiose com divisão reducional e equacional), ou tipos derivados, frequentemente envolvidos por um envelope com origem na parede da célula-mãe dos criptósporos (Edwards et al., 2014; Edwards & Kenrick, 2015). O registro de criptósporos estende-se do Câmbrio ao Devónico. O seu estudo debate-se com a escassez de meso e macrofósseis que os acompanhem e com sérios problemas terminológicos que dificultam estudos comparativos (Wellman et al., 2003). Parte destes criptósporos foram produzidos por ‘carófitos’, outros serão provenientes de hepáticas ou do grupo tronco dos embriófitos que os precede²². A detecção de díadas em *Haplomitrium gibbsiae*, uma espécie atual de Haplomitriales, o clado basal das hepáticas, suporta a hipótese de que alguns criptósporos provêm de embriófitos (Renzaglia et al., 2015).

Há uma clara evolução na morfologia dos palinomorfos entre o Câmbrio e o Devónico. Os criptósporos do Câmbrio são muito variáveis. Certos depósitos do Câmbrio Médio foram atribuídos a ‘carófitos’ em pleno processo de adaptação a ambientes terrestres (Strother, 2016), provavelmente enquadráveis no grupo tronco das plantas terrestres. Estes achados fósseis suportam a hipótese de que o esporo evoluiu antes do esporófito, um pressuposto da teoria antitética de Bower. Os primeiros criptósporos inequívocos de embriófitos foram recolhidos em estratos do início do Ordovício Médio (c. 470 M. a., andar Dapingiano), na Argentina, em terrenos do paleocontinente da Gondwana (Rubinstein et al., 2010). A partir do Ordovício Médio há uma representação contínua de esporos fósseis (Wellman, 2014). Hoje em dia aceita-se que os criptósporos posteriores ao Ordovício Médio, inclusivamente, são provenientes de plantas terrestres (Gerrienne et al., 2016).

Sphagnum (Figura 52-C) fósseis com 455-454 M. a. (Ordovício Superior), descobertos no estado do Wisconsin, nos EUA, são as mais antigas evidências de tecidos de plantas terrestres de que há conhecimento (Cardona-Correa et al., 2016). Seguem-se mesofósseis afins de hepáticas em rochas do Ordovício Final (~450 M. a.) no Omã (península arábica) (Wellman et al., 2003)... e pouco mais (v. Edwards et al., 2014). A primeira hepática inequívoca, o *Riccardiathallus devonicus*, foi recolhida na China em rochas do Devónico Inferior (Guo et al., 2012) e os primeiros antóceros fósseis são cretácicos (Taylor et al., 2009). Os mesofósseis ordovícicos de embriófitos são raríssimos, insuficientes para interpretar

adequadamente os depósitos de criptósporos e traçar com confiança as primeiras etapas da história evolutiva das plantas em ambientes terrestres. Ainda assim, supõe-se que as primeiras plantas terrestres se assemelhassem às hepáticas atuais (Marchantiidae). Os grupos basais dos embriófitos que constituem os ‘briófitos’ e, supõe-se, sobretudo as hepáticas, são os remanescentes vivos das primeiras etapas da colonização das imensas e vazias terras emersas paleozoicas (Figura 52-A, B). A fragilidade do gametófito dos ‘briófitos’ prejudica a sua fossilização e, provavelmente, explica a sua raridade.

Em resumo, as plantas terrestres colonizavam a terra firme pelo menos no Ordovício Médio, mas elementos do grupo tronco, adaptados ou não a ambientes terrestres, similares ou não às atuais hepáticas, terão evoluído na segunda metade do Câmbrio/início do Ordovício. Esta cronologia é consistente da evolução dos artrópodes terrestres (Misof et al., 2014), que provavelmente terão começado por se alimentar destas plantas quando colonizaram a terra firme. Estudos com relógios moleculares colocam a emergência das plantas terrestres no intervalo 514,8-473,5 M. a., do Câmbrio Médio ao Ordovício Inferior (Morris et al., 2018).

As plantas terrestres não vasculares atuais

Os grandes grupos

Os estudos filogenéticos moleculares e morfológicos resolvem as **plantas terrestres não vasculares** ou ‘**briófitos**’ em três grandes grupos naturais, neste texto considerados ao nível de subclasse (Figura 52): Marchantiidae (hepáticas), Bryidae (musgos) e Anthocerotidae (antóceros). Têm em comum três importantes conjuntos de características:

- Ciclo de vida haplodiplonte dominado pela fase gametofítica;
- Gametófito taloso ou folhoso de crescimento indeterminado resultante da atividade de uma célula totipotente (célula estaminal) em posição apical. Esta célula persiste no gametófito dos espermatófitos;
- Esporófito uniaxial (não ramificado), polarizado (com parte distal e proximal de distinta morfologia), de comprimento variável, mais ou menos vertical, funcionalmente dependente do gametófito, encimado por um único esporângio.

Sempre alimentado pelo gametófito, o esporófito diferencia esporos por meiose no interior do esporângio. Os ‘briófitos’ são determinantes na estrutura e funcionamento das florestas húmidas, das tundras e dos ecossistemas de zonas húmidas (e.g., turfeiras) e de montanha. Estima-se que existam 7000 a 9000 espécies de hepáticas (Von Konrat et al., 2010), 11 000 a 13 000 de musgos (Magill, 2010) e 200 a 240 espécies de antóceros (Villarreal et al., 2010).

FIGURA 53
Protonema. Gametófito folhoso a emergir do protonema de um briófito. [Cortesia de John Tiftickjian, Delta State University, EUA.]



O número de espécies dioicas de ‘briófitos’ é invulgarmente elevado: 60% são dioicas (com indivíduos unissexuais) e 40% monoicas (com estruturas reprodutivas ♀ e ♂ em partes distintas do mesmo indivíduo gametofítico) (Wyatt & Anderson, 1984). Os ‘briófitos’ são homospóricos a ligeiramente heterospóricos, produzindo, neste último caso, os esporos maiores gametófitos ♀ e os menores gametófitos ♂. Nos ‘briófitos’, assim como nas demais plantas terrestres, a oosfera nunca abandona o arquegônio e origina, depois de fecundada por um gameta ♂ (anterozóide), um zigoto diploide (primeira célula do esporófito). Nos ‘briófitos’, e nos ‘pteridófitos’, os anterozoides navegam num filme de água auxiliados por flagelos; o encontro dos gametas só é possível em biótopos permanentemente ou sazonalmente húmidos.

Os esporos dos ‘briófitos’ (como as sementes das plantas com semente) necessitam de se embeber em água para germinarem. Nos musgos, os esporos dão origem a uma estrutura filamentosa de curta duração semelhante a uma alga multicelular filamentosa conhecida por **protonema**, um resíduo evolutivo da alga ancestral (Figura 53). Cada protonema gera numerosos gametófitos folhosos que crescem, compactos, lado a lado. Nos dois grupos restantes, cada esporo germina num indivíduo.

O corpo gametofítico dos ‘briófitos’ é frágil, geralmente verde (fotossintético), de dimensão variável: de microscópico a mais de um metro. O gametófito dos antóceros e da maioria das hepáticas (**hepáticas talosas**) é taloso, i. e., tem uma forma laminar dorsiventral e prostrada. No gametófito das **hepáticas folhosas** e dos musgos, diferenciam-se estruturas análogas a raízes (**rizoides**), caules (**cauloides**) e folhas (**filídios**). Rizoides unicelulares estão presentes nos gametófitos de alguns ‘carófitos’, nos antóceros e nas hepáticas (exceto *Haplomitrium*); nos musgos, os rizoides são multicelulares (Duckett et al., 2014). Os filídios têm uma única célula de espessura, excetuando a pequena nervura média que percorre longitudinalmente os filídios dos musgos (Crandall-Stotler & Bartholomew-Began, 2007). O gametófito dos musgos tem uma filotaxia em espiral, enquanto nas hepáticas folhosas os filídios estão organizados em três fiadas. O gametófito dos **musgos acrocárpicos** expande-se na horizontal com ramificações mais ou menos regulares de direção vertical (Figura 52-E). Nos musgos acrocárpicos, os arquegônios e as cápsulas

inserem-se na extremidade de cauloides mais ou menos eretos, individualizados ou agregados em tufos densos. Nas **espécies pleurocárpicas**, os arquegônios e as cápsulas desenvolvem-se em pequenos cauloides laterais muito curtos, inseridos em cauloides mais longos e prostrados (Figura 52-D).

O esporófito das hepáticas consiste num **pé** imerso nos tecidos do gametófito e num eixo mais ou menos longo designado por **seda**, que sustém a **cápsula** (esporângio). O pé é um aglomerado irregular de células que tem por função deslocar nutrientes do gametófito para o esporófito. Nas hepáticas, o plano do corpo do esporófito é definido numa fase inicial do desenvolvimento; a formação do esporófito resulta de divisões celulares difusas por todo o corpo do esporófito; o alongamento da seda dá-se por expansão celular depois da maturação dos esporos (Thomas cit. Ligrone et al., 2012). Os esporófitos dos musgos e das hepáticas têm uma anatomia similar mas uma ontologia distinta. Nos musgos, a seda e parte do pé têm origem num **meristema basal** (*basal meristem*) intercalado a meio do embrião e ativo antes da maturação dos esporos (Ligrone et al., 2012). Os antóceros não possuem seda: o esporófito consiste num pé sucedido por um **eixo esporangial** (interpretável como um esporângio) fotossintético, com uma ontogenia e uma estrutura distintas da seda das hepáticas e dos musgos. O eixo tem uma forma cilíndrica, sendo constituído por uma coluna interna de tecido estéril exteriormente revestida por tecido produtor de esporos. O eixo é construído por um meristema basal que permanece ativo até à senescência do esporófito (Ligrone et al., 2012). Portanto, o eixo esporangial dos antóceros tem um crescimento indeterminado: novo tecido esporofítico é adicionado na base à medida que o eixo esporangial amadurece e liberta esporos distalmente. Nas hepáticas e nos musgos, os esporos são libertados do esporângio de uma só vez. O esporófito é fotossinteticamente autónomo, ou quase (Thomas et al., 1978), e mais duradouro nos antóceros e nos musgos do que nas hepáticas. Nos antóceros, os esporófitos chegam a diferenciar rizoides na base e existem relatos de esporófitos com uma vida temporariamente independente do gametófito (Simpson, 2010). Estas observações sugerem que os antóceros alcançaram um estágio evolutivo intermédio entre o grosso dos ‘briófitos’ e os polisporangiófitos (Armstrong, 2014).

O gametófito e o esporófito das hepáticas e dos antóceros não têm sistema vascular, embora nas hepáticas se tenham identificado células escassamente diferenciadas a desempenhar essa função. Os gametófitos da maioria dos musgos dispõem de um sistema vascular muito incipiente, constituído por células pouco especializadas, sem parede secundária nem pontuações, designadas por **hidroides** (*hydroids*), agrupadas num feixe no centro do caulóide (Ligrone et al., 2012). Num grupo de musgos, os Polytrichopsida, inclusivamente, ocorrem células análogas e com a função do floema, conhecidas por

leptoides (Crandall-Stotler & Bartholomew-Began, 2007). O transporte da água e de nutrientes faz-se, essencialmente, por capilaridade na superfície do gametófito; a absorção é, igualmente, aérea (Héban cit. Boyce & Lee, 2017). O esporófito de muitos musgos, mais concretamente a seda, dispõe de um feixe de tecido vascular. Não se sabe se a vasculatura dos traqueófitos está evolutivamente relacionada com os feixes vasculares dos musgos (Niklas, 2016).

Os estomas estão ausentes dos gametófitos de todas as plantas terrestres. Os pequenos poros, pelos quais se realizam trocas gasosas com o exterior, encontrados nos talos das hepáticas e no gametófito de alguns musgos (*Sphagnum*), não podem ser interpretados como estomas – evoluíram de forma independente –, porque não incluem células-guarda (Ligrone et al., 2012). A maioria dos musgos e dos antóceros têm, no entanto, estomas no esporófito: nos musgos apenas nos esporângios, nos antóceros os estomas distribuem-se por todo o eixo esporangial (Ligrone et al., 2012). A presença de estomas coloca os musgos, os antóceros e todas as plantas vasculares no grande clado dos estomatófitos – as plantas terrestres com estomas (Figura 64).

Relações evolutivas

As relações filogenéticas entre os três grandes grupos de ‘briófitos’, e entre estes e as plantas vasculares, são as interrogações mais pertinentes da história evolutiva das plantas (Figura 54). Diferentes combinações de dados moleculares/métodos de análise filogenética produziram quase todas as topologias possíveis de cladogramas a relacionar estes quatro grupos fundamentais de embriófitos. A escassa diversidade atual dos antóceros é um sério entrave na clarificação da filogenia dos ‘briófitos’.

O cladograma que tem recebido a aprovação da maior parte dos autores coloca as hepáticas como grupo basal dos embriófitos e os antóceros como irmãos das plantas vasculares (Figuras 54-A e 64) (Goffinet & Buck, 2004; Qiu et al., 2006; Liu et al., 2014; Ruhfel et al., 2014). Os antóceros e as plantas vasculares têm em comum um gametófito taloso e esporófitos verdes com estomas. Em algumas espécies de antóceros, os esporófitos possuem rizoides e chegam a ter, como se referiu, uma vida independente dos gametófitos (Simpson, 2010), um carácter definitivamente fixado nas plantas vasculares. Os antóceros e os fetos têm os gametângios imersos nos talos; a estrutura do embrião também é semelhante. Os macrofósseis suportam a hipótese de os antóceros serem o último grupo de ‘briófitos’ a evoluir («As primeiras evidências de plantas terrestres»).

As soluções alternativas inscritas na Figura 54, e algumas outras descritas na bibliografia, não podem, porém, ser rejeitadas. A monofilia de todos os ‘briófitos’, (Figura 54-D) tem importantes consequências na

interpretação da história evolutiva das plantas terrestres (Sousa et al., 2019).

Poiquilo-hidria vs. homeo-hidria

A inexistência de raízes, de estomas, de um verdadeiro sistema vascular e de uma cutícula espessa e contínua explica o pequeno tamanho do gametófito dos ‘briófitos’. Os rizoides exploram uma camada de solo de poucos milímetros e as micorrizas são pouco eficientes a absorver e a transportar água. A transpiração pelos estomas que está na base da fisiologia do transporte de água nas plantas vasculares não ocorre no corpo gametofítico dos ‘briófitos’. Como se acabou de referir, o gametófito dos antóceros não tem sistema vascular; nas hepáticas, identificaram-se células escassamente diferenciadas com essa função. Nos hidroides dos musgos, a água tem de atravessar pequenos poros de elevada resistência hidráulica, evoluídos a partir dos plasmodesmos: são um tecido de transporte ineficiente (Sperry, 2003).

A cutícula dos ‘briófitos’, tanto do gametófito como do esporófito, é simples, delgada, com grandes descontinuidades, que coloca as células em contacto direto com

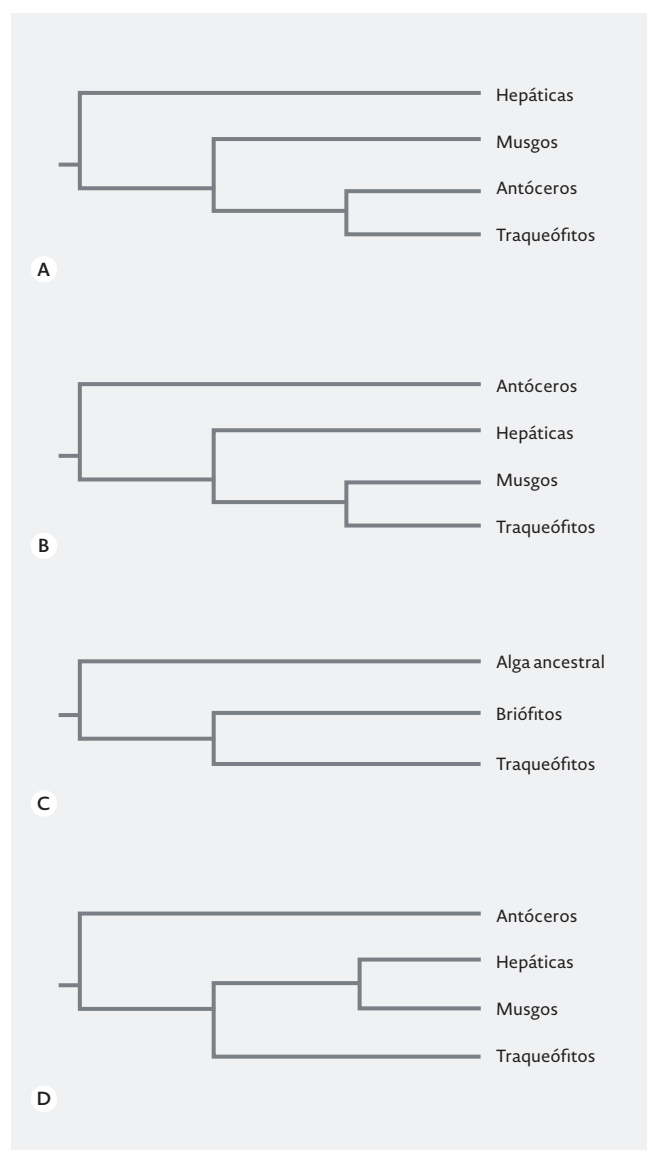


FIGURA 54
Relações evolutivas entre os grandes grupos de ‘briófitos’ e os traqueófitos. [Redesenhado de Wickett et al. (2014).]



FIGURA 55
Ecologia dos
'briófitos'. Hepáticas
e musgos numa
floresta das nuvens
dos Açores. [Cortesia
de Cândida Mendes.]

o exterior, de modo a facilitar as trocas gasosas com a atmosfera e a absorção dos nutrientes do filme de água que os cobre por capilaridade. Os 'briófitos' assim como os seus ancestrais, dependem da sua superfície externa para absorver CO_2 e para se descartarem do O_2 gerado pela fotossíntese. A cutícula, em contrapartida, é ineficiente na proteção contra a dessecação. A cutícula é constituída por substâncias cerosas hidrofóbicas é, por isso, provável que a cutícula tenha evoluído mais para facilitar a eliminação do excesso de água que cobre os 'briófitos' em ambientes húmidos do que para evitar as perdas de água (Boyce & Lee, 2017).

A hidratação das células é uma condição para o crescimento em todos os seres vivos. O crescimento em altura dos 'briófitos' não foi favorecido pela evolução, porque aumenta os riscos de exposição ao sol ou à ação dessecante do vento. As características morfológicas e anatómicas dos 'briófitos' obrigam-os a cumprir todo ou grande

parte do seu ciclo de vida na água, ou em condições de humidade relativa muito elevada. Por esta razão, os 'briófitos' epífitos são tão comuns nas florestas das nuvens, onde as folhas das árvores gotejam permanentemente (Figura 55).

Os 'briófitos' são, portanto, **poiquilo-hídricos**²³: o seu teor em água depende do contacto direto com a água ou da humidade do ar; hidratam-se rapidamente na presença de água e secam e entram em dormência na sua ausência. Este mecanismo é facilitado pela capacidade dos hidroides colapsarem sob stresse hídrico, evitando fenómenos de cavitação, e recuperarem a turgidez após hidratação. Os 'briófitos' resolveram o problema da indisponibilidade cíclica de água na terra firme tolerando a sua escassez. As plantas vasculares seguiram outro caminho: desenvolveram mecanismos que previnem a dessecação dos tecidos; são, como se verá, homeo-hídricas. Nas plantas vasculares, a tolerância à

dessecação dos 'briófitos' ancestrais perdeu-se no corpo vegetativo, ficando restringida aos esporos, grãos de pólen e sementes (Franchi et al., 2011).

Pese embora as limitações impostas pela estrutura do corpo e pela biologia da reprodução, os 'briófitos' atuais estão presentes em alguns dos ambientes mais extremos do planeta, desde os desertos à Antártida.

Os estomatófitos

A hipótese filogenética dominante postula que as hepáticas estão na base da grande árvore filogenética das plantas terrestres e que os estomas evoluíram uma única vez, no esporófito do ancestral de todos os estomatófitos (Kenrick & Crane, 1997; Chater et al., 2017). O grande clado dos **estomatófitos** é constituído por musgos, antóceros e plantas vasculares (Figuras 54-A e 64). Esta hipótese é controversa, porque os estomas estão ausentes nos grupos mais antigos de musgos (Merced, 2015).

Numa fase inicial da sua evolução, os estomas acumularam provavelmente duas funções (Ligrone et al., 2012): i) promover a perda de água para a atmosfera e assim incrementar, de forma ainda muito limitada, a captura de água e nutrientes no gametófito; ii) facilitar a dessecação dos esporos e, por essa via, a sua maturação e dispersão. Alguns autores veem neste último mecanismo uma força seletiva suficiente para a emergência do sistema vascular no esporófito dos polisporangiófitos.

Os estomas dos musgos e dos antóceros atuais desempenham um importante papel na secagem e na deiscência da cápsula. Aparentemente, são irrelevantes nas trocas gasosas do esporófito com o exterior (Field et al., 2016). Nas plantas vasculares, os estomas adquiriram a função de balancear a perda de água por transpiração com a absorção de CO₂, em resposta a um largo conjunto de estímulos (e.g., intensidade da luz, disponibilidade de água no solo e concentração tecidual de CO₂). Os espaços intracelulares vizinhos dos estomas e preenchidos com ar são uma das características associadas a este novo papel dos estomas. A evolução do parênquima lacunoso aumentou enormemente a superfície pela qual se realiza a difusão do CO₂ e do O₂, sem os riscos de dessecação enfrentados pelos 'briófitos', graças à sua localização no interior do mesófilo da folha e a uma regulação avançada ao nível dos estomas (Boyce, 2008).

Os estomas do esporófito dos grupos mais avançados de 'briófitos' são um elemento-chave e precursor da evolução da homeo-hidria posteriormente sucedida nos antepassados das plantas vasculares, pela síntese da lenhina e pela evolução de espaços intercelulares e de uma cutícula espessa. A ausência de estomas é uma das muitas causas explicativas da não complexificação do gametófito na longa história evolutiva das plantas terrestres.

A nutrição vegetal na terra firme

O desafio evolutivo representado pelo acesso aos nutrientes retidos nas estruturas cristalinas das rochas não deve ser desvalorizado. Sem um fornecimento abundante de nutrientes, a vida vegetal complexa não é possível. Foi proposto, faz meio século, que a terrestrialização das plantas foi facilitada pela interação com fungos micorrízicos (Nicolson, 1967). Vários argumentos concorrem favoravelmente para esta hipótese. A capacidade de desenvolver associações simbióticas a nível radicular com fungos é uma importante inovação que distingue as plantas terrestres dos 'carófitos'. (Quadro 4). Os gametófitos da maioria das hepáticas e dos antóceros estabelecem simbioses com fungos micorrízicos com ganhos mútuos (Field et al., 2015). Por uma qualquer razão desconhecida, os musgos não têm micorrizas. Os sistemas bioquímicos por detrás destas simbioses são ubíquos nas plantas terrestres. Foram descobertos esporos fósseis com ~450 M. a. (Ordovício Superior) semelhantes aos dos fungos de micorrizas arbusculares atuais (Redecker et al., 2000). Mesofósseis infetados com hifas fúngicas do Devónico Inferior com ~410 M. a. mostram que estas simbioses se transferiram para o esporófito nos primeiros momentos da evolução dos polisporangiófitos (Remy et al., 1999).

As micorrizas são uma forma evolutivamente engenhosa de ultrapassar as limitações físicas impostas pelos rizoides no acesso a nutrientes. A disponibilidade de nutrientes é aumentada pelas micorrizas através de dois mecanismos: i) a rede de hifas acede a porções de solo de outro modo inacessíveis; ii) a meteorização das rochas é acelerada. As micorrizas são pouco relevantes na resolução de dois outros problemas deparados pelas plantas terrestres: a absorção da água retida nas porosidades de rochas fissuradas ou do rególito (rocha fragmentada mais ou menos meteorizada) e o acesso ao azoto reduzido. Essas seriam duas das funções da raiz a partir do Devónico Médio.

A paisagem vegetal do Câmbrico ao Silúrico

Sabe-se pouco sobre as primeiras etapas da evolução das plantas terrestres porque a colonização da terra firme ocorreu num período muito recuado do Paleozoico, de uma forma evolucionariamente titubeante, por organismos prostrados de pequena dimensão e de estrutura pouco favorável à fossilização. O ar não oferece o mesmo tipo de suporte que a água às algas – submersas na água, as algas podem ultrapassar a dezena de metros sem tecidos de suporte, em terra são esmagadas pelo seu próprio peso –, e a lenhina estava ainda por evoluir. Estruturas de resistência, aptas à fossilização, como os criptósporos, são parcos em informação.

A terrestrialização das plantas seguiu várias fases, com seres fotossintéticos cada vez mais complexos e uma acumulação crescente de biomassa. A primeira fase

envolveu comunidades microbianas com cianobactérias. As bactérias azul-esverdeadas e os fungos tiveram um papel-chave na conquista da terra firme porque retinham e concentravam nutrientes (as bactérias azul-esverdeadas fixam azoto) e disponibilizavam-nos após decomposição, formando, pontualmente, estreitas camadas férteis de rocha meteorizada (Figura 39). O fungo filamentoso *Tortotubus protuberans*, com 440 M. a. (transição Ordovícico-Silúrico), é uma das primeiras evidências fósseis deste ecossistema prístino, anterior à expansão das plantas terrestres (Smith, 2016). As primeiras plantas terrestres provavelmente adaptaram-se a este habitat e serviram-se destes nutrientes explorados com a colaboração de fungos micorrízicos.

A segunda fase corresponde à expansão dos ‘briófitos’ taloides e/ou, eventualmente, de outros grupos de criptófitos primitivos desconhecidos a partir do Câmbrico Superior/Ordovícico Inferior («As primeiras evidências de plantas terrestres»). As plantas terrestres provavelmente evoluíram no megacontinente da Gondwana, alcançando uma expressão global entre o Ordovícico Inferior e o Ordovícico Superior (Gerrienne et al., 2016). A extensão do coberto dos criptófitos/briófitos ancestrais é incerta, mas os microfósseis mostram, no entanto, uma intensa diversificação das primeiras plantas terrestres não vasculares no Ordovícico Médio e no Superior. É igualmente incerto o papel das bactérias azul-esverdeadas na fixação de azoto na nova atmosfera oxigénica, para mais que os heterocistos (células de resistência quase impermeáveis ao oxigénio, em que atua a nitrogenase nas cianobactérias) só terão evoluído no Devónico (Allen et al., 2019). Fragmentos fossilizados com 455-454 M. a. provam a presença de ecossistemas turfosos dominados por esfagnos – musgos do género *Sphagnum*, da família monogenérica Sphagnaceae (Figura 52-C) – no Ordovícico Superior (Cardona-Correa et al., 2016). Admitindo a sequência evolutiva – hepáticas, briófitos, antóceros, plantas vasculares –, contestada como já se disse (v. Sousa et al., 2019), esta descoberta sustenta a hipótese de que os musgos evoluíram a partir de uma hepática ancestral nas primeiras fases do Ordovícico, e que a origem das hepáticas poderá recuar ao Câmbrico. Algum tipo de diversidade vegetal, seja ela de hepáticas ou de grupos extintos de criptófitos/‘briófitos’, colonizou as partes emersas do planeta 50 M. a. antes da evolução dos primeiros ‘riniófitos’ (Strother, 2016). Ao mesmo tempo que plantas experimentavam e davam os primeiros passos evolutivos na adaptação à terra firme, os animais diversificavam-se no mar. Datam, provavelmente, do Câmbrico tanto o grande clado vegetal dos embriófitos, como importantes filões de metazoários, como os cordados (e.g., vertebrados), os equinodermes (e.g., estrela-do-mar) e os artrópodes (o grupo tronco do qual evoluíram os insetos).

Numa terceira fase da terrestrialização, avançam as plantas vasculares. Os primeiros esporos com marca trilete a assinalar a evolução das plantas vasculares são,

talvez, do Katiano (Ordovícico Superior, ~450 M. a.) (Steenmans et al., 2009), mas a sua identidade é contestada (Edwards et al., 2014). Os macrofósseis são mais tardios: a primeira planta vascular inequívoca provém do Silúrico Superior (Ludlow, 427-423 M. a.) (Steenmans et al., 2009). Os relógios moleculares situam a evolução dos traqueófitos em 450-430 M. a., do Katiano (Ordovícico Superior) ao Wenlock (Silúrico) (Morris et al., 2018).

Em resumo, pelo menos desde o Ordovícico Médio até ao final do Silúrico, a terra firme foi colonizada por comunidades esparsas, que combinavam em diferentes proporções bactérias não fotossintéticas, cianobactérias, algas, fungos, líquenes, criptófitos/‘briófitos’ e, a partir do Silúrico, traqueófitos basais. **Coberturas criptogâmicas** (cryptogamic covers) é uma designação genérica para elas (Edwards et al., 2015). Comunidades ancestrais similares persistem hoje em ambientes extremos, demasiado secos ou quentes, ou afloramentos rochosos, desfavoráveis às plantas vasculares. As coberturas criptogâmicas são responsáveis por 7% da produtividade terrestre (Elbert et al., 2012), retendo, ainda hoje, uma assinalável relevância ecológica.

As turfeiras atuais ocupam 3% da superfície terrestre e sequestram cerca de 15 a 30% do carbono do solo, sendo os *Sphagnum* os principais responsáveis por este processo à escala global (Limpens et al., 2008). Os esfagnos desempenhavam, provavelmente, um papel relevante nos ciclos biogeoquímicos no Ordovícico Superior (Cardona-Correa et al., 2016). Evidências diversas indicam que as comunidades pré-vasculares terrestres tiveram uma relevância ecológica similar no Ordovícico e no Silúrico (Elbert et al., 2012). Admite-se que a elas se deve, ainda que de forma incipiente, a génese dos primeiros solos e a estabilização e promoção da meandrização dos cursos de água. Os sedimentos acumulados nos sistemas ribeirinhos no Ordovícico e no Silúrico serviram mais tarde de habitat a plantas de maior dimensão, vasculares e com raiz (Gibling & Davies, 2012).

A extinção ordovícico-silúrica

As plantas terrestres evoluíram sob uma atmosfera pelo menos dez vezes mais rica em CO₂ e com um teor de O₂ pelo menos cinco pontos percentuais inferior relativamente à atmosfera atual (Royer et al., 2014). O Sol de então emitia menos radiação do que hoje, razão pela qual o limiar da pCO₂ para dar início a uma glaciação era relativamente elevado (Royer, 2006). Este limiar desceu há medida que o Sol aqueceu ao longo do Fanerozoico. A partir do Ordovícico Médio, verificou-se uma tendência de descida da temperatura e da pCO₂ (Figura 43), que desembocou num curto mas intenso período glacial – a glaciação Hirnantiana –, com início em ~443 M. a.

A Terra Casa de Gelo Ordovícica e o degelo que lhe sucedeu estão correlacionados com os dois surtos de extinção que caracterizam a grande **extinção ordovícico-silúrica** (= extinção ordovícica), a segunda maior da história da vida terrestre depois da megaextinção pérmica (Finnegan et al., 2011). Em não mais de 2 M. a. extinguiram-se entre 22 e 26% das famílias, 49 e 61% dos géneros e 86% das espécies de animais invertebrados marinhos (Harper, 2010). As conhecidas trilobites foram dos organismos mais sacrificados na extinção ordovícico-silúrica. O seu efeito na biota vegetal terrestre, ainda incipiente, não atingiu a categoria de crise biótica universal verificada nos oceanos (Cascales-Miñana, 2016).

As causas do arrefecimento e posterior reaquecimento do clima ordovícico são incertas. Provavelmente, resultaram da convergência de causas várias que se potenciaram em processos de retroação positiva. A descida da temperatura estará, antes de mais, relacionada com uma queda da $p\text{CO}_2$ resultante da ação combinada de uma redução (temporária) de eventos LIP e do aumento da meteorização das rochas continentais (v. Algeo et al., 1995; Algeo et al., 2016). Vejamos os mecanismos. Uma poderosa orogenia, a Orogenia Taconica (terminada ~440 M. a.), expôs grandes massas de rochas siliciosas facilmente meteorizáveis (Kump et al., 1999). A meteorização das rochas continentais traduziu-se, ao nível dos oceanos, num aumento da deposição de carbonatos inorgânicos (calcários e rochas afins) e num afluxo acrescido de nutrientes, em particular de fósforo. Mais nutrientes => maior produtividade. Explosões de algas alimentaram uma chuva de esqueletos carbonados que se depositaram nos fundos oceânicos sequestrando carbono. De acordo com a «hipótese das espécies-energia» explicitada no ponto «Distribuição latitudinal da diversidade específica», há uma conexão causal entre a energia que percorre os ecossistemas e a especiação. Consequentemente, no final do Câmbrico e no início do Ordovícico, assiste-se a uma rápida diversificação dos organismos planctónicos conhecida por **Revolução Planctónica Ordovícica** (Ordovician Plankton Revolution) (Servais et al., 2016), na qual se incluem muitos grupos de algas. A sequestração de C em calcários, xistos betuminosos e petróleo depressiu a $p\text{CO}_2$, que trouxe consigo o frio. A deposição do carbono orgânico de origem algal reduziu a oxigenação dos mares, criando condições de anoxia que poderão ter desempenhado um papel relevante na extinção ordovícico-silúrica.

Uma outra hipótese atribui à evolução das plantas terrestres não vasculares (criptófitos e 'briófitos') um papel determinante nas explosões de algas ordovícicas. De acordo com autores como Algeo et al. (1995) e Lenton et al. (2012), os ácidos orgânicos segregados pelas cianobactérias e pelas primeiras plantas terrestres, auxiliadas por fungos micorrízicos, fomentaram a meteorização e a solubilização de nutrientes das rochas continentais, e sua lixiviação para rios e oceanos. Estudos posteriores

sugerem que as primeiras plantas terrestres tiveram, afinal, um efeito muito limitado no ciclo biogeoquímico do carbono (Edwards et al., 2015; Quirk et al., 2015). A tectónica é a causa mais plausível para os frios ordovícicos. De qualquer modo, independentemente da causa, biológica e/ou tectónica, a sequestração de carbono e o frio não bastam para explicar a megaextinção ordovícico-silúrica. A causa maior residirá em subidas bruscas da $p\text{CO}_2$ (e da temperatura global) resultantes de eventos LIP, testemunhados em escoadas basálticas entretanto detetadas na Argentina (Retallack, 2015).

3.

VENCER A GRAVIDADE: AS PRIMEIRAS PLANTAS VASCULARES

COMO SE RECONSTRÓI A EVOLUÇÃO DAS PLANTAS?

Fontes de evidência

A reconstrução da evolução das plantas ensaiada neste volume faz-se com múltiplas fontes de evidência, em que sobressaem as filogenias de base molecular e/ou morfológica, os fósseis, os relógios moleculares, a informação geológica com preponderância dos *proxies* geoquímicos (e.g., *proxies* da concentração dos gases atmosféricos e de eventos glaciares) e o estudo comparado da ecologia, da fisiologia e da estrutura dos grupos atuais. Os estudos filogenéticos ordenam as plantas atuais numa sequência temporal «taxa basais -> táxones derivados» com base em algoritmos de cladística, a partir de informação fóssil, morfológica e molecular. Os relógios moleculares e os fósseis datam os eventos de divergência. A reconstrução das características dos grupos ancestrais (i.e., das combinações ancestrais de caracteres) cruzada com informação geológica permite especular, com fundamento, sobre a natureza dos *habitats* ocupados pelas primeiras plantas, o ambiente seletivo em que evoluíram e a sua biologia e fisiologia.

Para facilitar a leitura do texto dos próximos capítulos fazem-se, em seguida, algumas notas introdutórias sobre duas importantes fontes de evidência: os fósseis e os relógios moleculares. O volume III contém uma breve apresentação do essencial das técnicas moleculares de reconstrução filogenética.

Informação fóssil

Os esporos, grãos de pólen, assim como de alguns tipos de algas microscópicas, dinoflagelados, rotíferos, restos de fungos e outras evidências orgânicas fossilizadas são **microfósseis** (Taylor et al., 2009). As estruturas vegetativas e reprodutivas de plantas vasculares fossilizadas são, consoante a sua dimensão, **meso** (de poucos milímetros) ou **macrofósseis** (de dimensões macroscópicas).

A datação das grandes transições evolutivas é tradicionalmente baseada em fósseis. A escassez e o enviesamento da informação fóssil – e.g., as plantas abundantes de zonas húmidas e de elevada relação C/N fossilizam mais e melhor – representam uma importante fonte de erro em história evolutiva. Felizmente, alguns grupos de plantas têm esporos ou tipos de pólen característicos,

duas estruturas que fossilizam facilmente, e em abundância. A data de ocorrência do primeiro fóssil é sempre uma aproximação grosseira da origem temporal de uma linhagem. Os fósseis oferecem datas mínimas de emergência de um grupo; só os relógios moleculares, a despeito das suas dificuldades metodológicas, podem oferecer datas máximas.

Relógios moleculares

Os relógios moleculares baseiam-se num princípio relativamente simples. Alguns segmentos de ADN estiveram sujeitos a taxas de substituição dos nucleótidos (mutações) lentas e mais ou menos constantes durante largos milhões de anos. As técnicas de relógio molecular servem-se desta constatação para datar eventos de divergência evolutiva, sendo o registo fóssil usado para calibrar as distâncias moleculares (dissimilaridade molecular) com o tempo geológico. A maior objeção a esta metodologia, claro está, decorre da assunção de que as taxas de evolução molecular são constantes, comuns a todas as linhagens, da atualidade até ao ponto calibrado pelos fósseis. Entretanto, estão a ser desenvolvidas metodologias para ultrapassar esta tremenda limitação (e.g. *relaxed molecular clock*). A calibração das árvores filogenéticas com fósseis mal datados, incorretamente identificados ou demasiado recentes é outra importante fonte de erro.

DINÂMICA DA EVOLUÇÃO DA FLORA TERRESTRE

Emergência, extinção e diversificação entre plantas terrestres

Num artigo de grande impacto publicado em 1983, Karl Niklas (Figura 49-D) e coautores identificaram quatro períodos-chave da radiação evolutiva das plantas terrestres (Figura 56):

- i) expansão e diversificação dos embriófitos e evolução das primeiras florestas no Silúrico-Devónico;
- ii) dominância dos licófitos nas zonas húmidas do Carbonífero e diversificação das ‘gimnospermas’²⁴;

iii) regeneração da vegetação terrestre após a megaextinção pérmico-triásica e o estabelecimento das gimnospérmicas modernas como grupo dominante da vegetação terrestre;

iv) radiação das angiospérmicas modernas no início do Cretácico e substituição das gimnospérmicas pelas plantas com flor na maior parte dos ecossistemas terrestres.

O progresso do conhecimento paleobotânico retificou as proposições de Niklas et al. (1983). Novas metodologias, concretamente o uso de *relaxed molecular clock*, e informação fóssil conduziram Silvestro et al. (2015) à identificação de três grandes picos de diferenciação de novas espécies e grupos de plantas vasculares – i) Devónico Médio, ii) Triásico Inferior e iii) Paleocénico –, e duas grandes extinções – i) Devónico Superior e ii) transição Permo-Triásico (Figura 58-C). Numa análise mais fina, à escala dos grandes grupos de plantas vasculares, os mesmos autores retiraram várias conclusões que servem de enquadramento ao texto dos próximos capítulos (Figuras 36, 57 e 58):

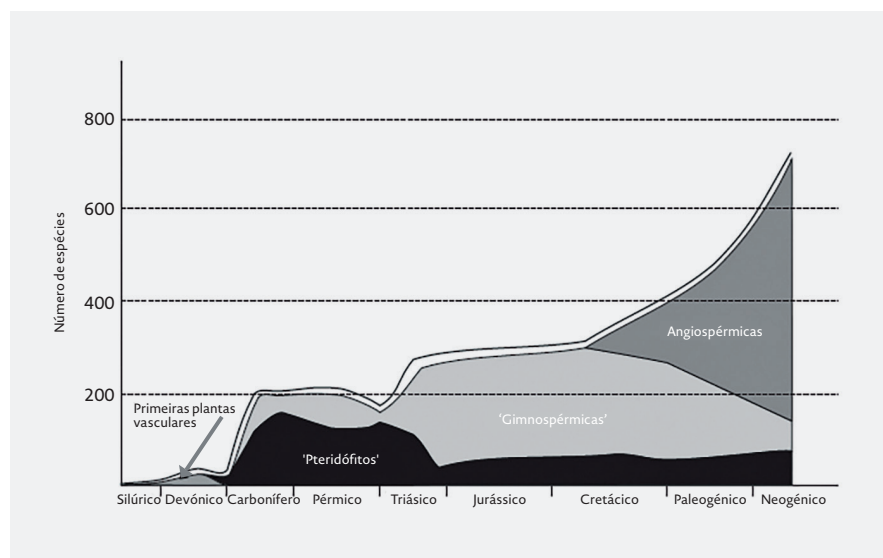
- As plantas vasculares de esporulação livre (*spore-bearing vascular plants*), sobretudo ‘riniófitos’, ‘zosterofilófitos’, ‘trimerófitos’ e licófitos, radiaram a meio do Devónico;
- As extinções do Devónico Superior, concentradas na transição Frasniano-Fameniano (os dois andares do Devónico Superior, ~360 M. a.), afetaram profundamente os grupos basais de polisporangiófitos (‘riniófitos’, ‘zosterofilófitos’ e ‘trimerófitos’), que praticamente desaparecem do registo fóssil no final do Devónico;
- Em contrapartida, as ‘gimnospérmicas’ passam incólumes a extinção frasniano-fameniana e diversificaram-se intensamente na segunda metade do Devónico, ocorrendo neste período um forte *turnover* de espécies no interior deste grupo (ambas as taxas, de emergência e de extinção, são elevadas);
- As taxas de formação de novas espécies e grupos, e de diversificação de ‘pteridófitos’ e ‘gimnospérmicas’ têm, respetivamente, um significativo incremento no início e no final do Pérmico;
- A extinção P-Tr teve um tremendo, mas temporário, impacto na diversidade taxonómica de ‘pteridófitos’ e ‘gimnospérmicas’;
- Os ‘pteridófitos’ e as ‘gimnospérmicas’ diversificaram-se novamente com intensidade no Triásico Inferior (no caso das ‘gimnospérmicas’ este pico arranca no Pérmico Superior, com uma espetacular interrupção na transição P-Tr);
- A partir do Triásico Médio, as gimnospérmicas modernas adquirem dominância na flora terrestre;
- A meio do Jurássico assiste-se a uma nova diversificação das ‘gimnospérmicas’;
- O grupo coroa das angiospérmicas explode no Cretácico Inferior;

- As angiospérmicas diversificam-se e expandem-se aceleradamente entre o Cretácico e o início do Paleogénico, com dois máximos na emergência de novas espécies e grupos, um no Cretácico Inferior e outro no Paleocénico;
- As taxas de extinção das angiospérmicas mantiveram-se sempre relativamente baixas em toda a sua história evolutiva;
- No Cretácico Superior ocorre uma súbita, prolongada e profunda perda de diversidade taxonómica de fetos e ‘gimnospérmicas’ (com uma importante contribuição da extinção dos fetos com semente); simultaneamente, ocorre um significativo abrandamento da diversificação das angiospérmicas;
- A transição C-Pg, ao contrário do que acontece com os dinossauros, não está associada a um incremento significativo das taxas de extinção das plantas terrestres;
- No Paleocénico e no Eocénico, assiste-se a uma recuperação dos fetos e ‘gimnospérmicas’, que de modo algum compensou o declínio verificado no Cretácico Superior.

Consequentemente, sucederam-se, dominando a vegetação terrestre, cinco grandes tipos de flora (Cleal & Cascales-Miñana, 2014):

- Plantas não vasculares (**flora briofítica**) – do Ordovícico ao final do Silúrico;
- Polisporangiófitos basais (**floras reofítica e eofítica**) – do final do Silúrico ao Devónico Superior;
- Licófitos e equisetófitos (em particular espécies arbóreas), fetos basais e ‘gimnospérmicas basais’ (**flora paleofítica**) – do Devónico Superior ao Triásico Inferior;
- Gimnospérmicas modernas (acrogimnospérmicas, i. e., cicadófitos, ginkgófitos, cupressófitos, pinófitos e gnetófitos) (**flora mesofítica**) – do Triásico Médio ao Cretácico Inferior;
- Angiospérmicas (**flora neofítica**) – desde o Cretácico Superior ao presente.

FIGURA 56
Evolução do número de espécies de plantas vasculares ao longo do tempo. [Redesenhado de Niklas et al. (1983) por Cascales-Miñana & Cleal (2014).]



ÉON	ERA	PERÍODO	ÉPOCA	IDADE/ANDAR	(M.A.); LIMITE INFERIOR	
Fanerozoico	Cenozoico	Quaternário	Holocénico		0,0117	11.700 cal. B.P. (g) - final da glaciação de Würm, início do interglaciar holocénico
			Plistocénico	Superior	0,13	
				Médio	0,78	
				Calabriano	1,80	
				Gelasiano	2,58	
		Neogénico	Pliocénico	Placenciano	3,60	2,6 M.a. (g) - deterioração do clima global: calote polar permanente no Ártico e o planeta entra numa alternância de períodos glaciares e interglaciares 3,2 M.a. (g, dm) - generalização do regime climático mediterrânico, radiação da flora mediterrânica 5,97-5,33 M.a. (g) - Crise Messiniana (Roveri et al., 2014) 7 M.a. - contração do mar de Tétis e início da formação do deserto do Sara (Zhang et al., 2014)
				Zanciano	5,33	
			Miocénico	Messiniano	7,25	
				Tortoniano	11,63	
				Serravaliano	13,82	
				Langhiano	15,97	
				Burdigaliano	20,44	
				Aquitano	23,03	
		Paleogénico	Oligocénico	Chattiano	27,8	15 M.a. (f) - expansão da vegetação de savana
				Rupeliano	33,9	
			Eocénico	Priaboniano	37,8	
				Bartoniano	41,2	
				Luteciano	47,8	
				Ipresiano	56,0	
			Paleocénico	Thanetiano	59,2	
				Selandiano	61,6	
				Daniano	66,0	
	Mesozoico	Cretácico	Superior	Maastrichtiano	≈72,1	33,6 M.a. (g) - calote polar Antártica (Zachos et al., 2008)
				Campaniano	≈83,6	
				Santoniano	≈86,3	
				Coniaciano	≈89,8	
				Turoniano	93,9	
				Cenomaniano	100,5	
			Inferior	Albiano	≈113	
				Aptiano	≈125	
				Barremiano	≈129,4	
				Hauteriviano	≈132,9	
				Valanginiano	≈139,8	
				Berriasiano	≈145,0	
		Jurássico	Superior (Malm)	Titoniano	≈152,1	66-48 M.a. (f) - intensa diversificação das angiospérmicas; florestas multiestrato 66 M.a. (g) - evento Chicxulub: extinção cretácico-paleogénica 76-66 M.a. (f) - pólen de asteráceas (Antártica) (Barreda et al., 2015)
				Kimmeridgiano	≈157,3	
				Oxfordiano	≈163,5	
			Médio (Dogger)	Calloviano	≈166,1	
				Bathoniano	≈168,3	
				Bajociano	≈170,3	
				Aaleniano	≈174,1	
			Inferior (Lias)	Toarciano	≈182,7	
				Pliensbachiano	≈190,8	
				Sinemuniano	≈199,3	
				Hettangiano	≈201,3	
		Triásico	Superior	Rhaetiano	≈208,5	164-145 M.a. - idade provável do grupo coroa das angiospérmicas (Coiro et al., 2019) 163,5-145 M.a. (f) - interação gimnospérmicas insetos polinizadores (Labandeira, 1998)
				Norian	≈227	
				Carniano	≈237	
			Médio	Ladiniano	≈242	
				Anisiano	≈247,2	
				Olenekiano	≈251,2	
			Inferior	Induano	≈251,9	
Pré-câmbrio	Proterozoico	Pérmico			≈298,9	200 M.a. (g) - rutura da Pangeia
		Carbonífero			≈358,9	
		Devónico			≈419,2	
		Silúrico			≈443,8	
		Ordovícico			≈485,4	247-195 M.a. (dm) - angiospérmicas (Morris et al. 2018) 247 M.a. (f) - pólen monossulcado (gt das angiospérmicas?) (Hochuli & Feist-Burkhardt, 2013)
		Câmbrio			≈541,0	
						336-308 M.a. (g) - extinção permo-triásica 336-308 M.a. (dm) - gimnospérmicas atuais (Morris et al. 2018) 365-330 M.a. (dm) - plantas com semente (Morris et al. 2018) 410 M.a. (f) - evidências de heterosporia (Bonacorsi et al. 2020) 430 M.a. (f) - Cooksonia (gt dos traqueófitos) (Edwards et al. 1992) 470 M.a. (f) - criptósporos de embriófitos (Argentina) (Rubinstein et al. 2010) 479 M.a. (dm) - insetos (Misof et al. 2014) 1.600 M.a. (f) - alga verde Pterocladus antiquus (Tang et al. 2020) 1.900 M.a. (dm) - LECA (Last Eukaryotic Common Ancestor) (Emme et al. 2014) 3.465 M.a. - arqueias fósseis do chert de Apex (Austrália) (Schopf et al. 2017) 3.950 M.a. (g) - evidências indiretas de vida (Tashiro et al. 2017)

FIGURA 57
Etapas-chave da evolução de plantas com semente. As estimativas de idade dos clados de Morris et al. (2018) referem-se sempre ao grupo coroa. Idades geológicas extraídas da Tabela Estratigráfica Internacional 2017/02 [Cohen et al. (2013), atualizada; terminologia estratigráfica de acordo com Pais & Rocha (2010)]. Legenda: gt – grupo tronco; gc – grupo coroa; dm – datação molecular; f – informação fóssil; g – informação geológica/geoquímica; M. a. – milhões de anos antes do presente.

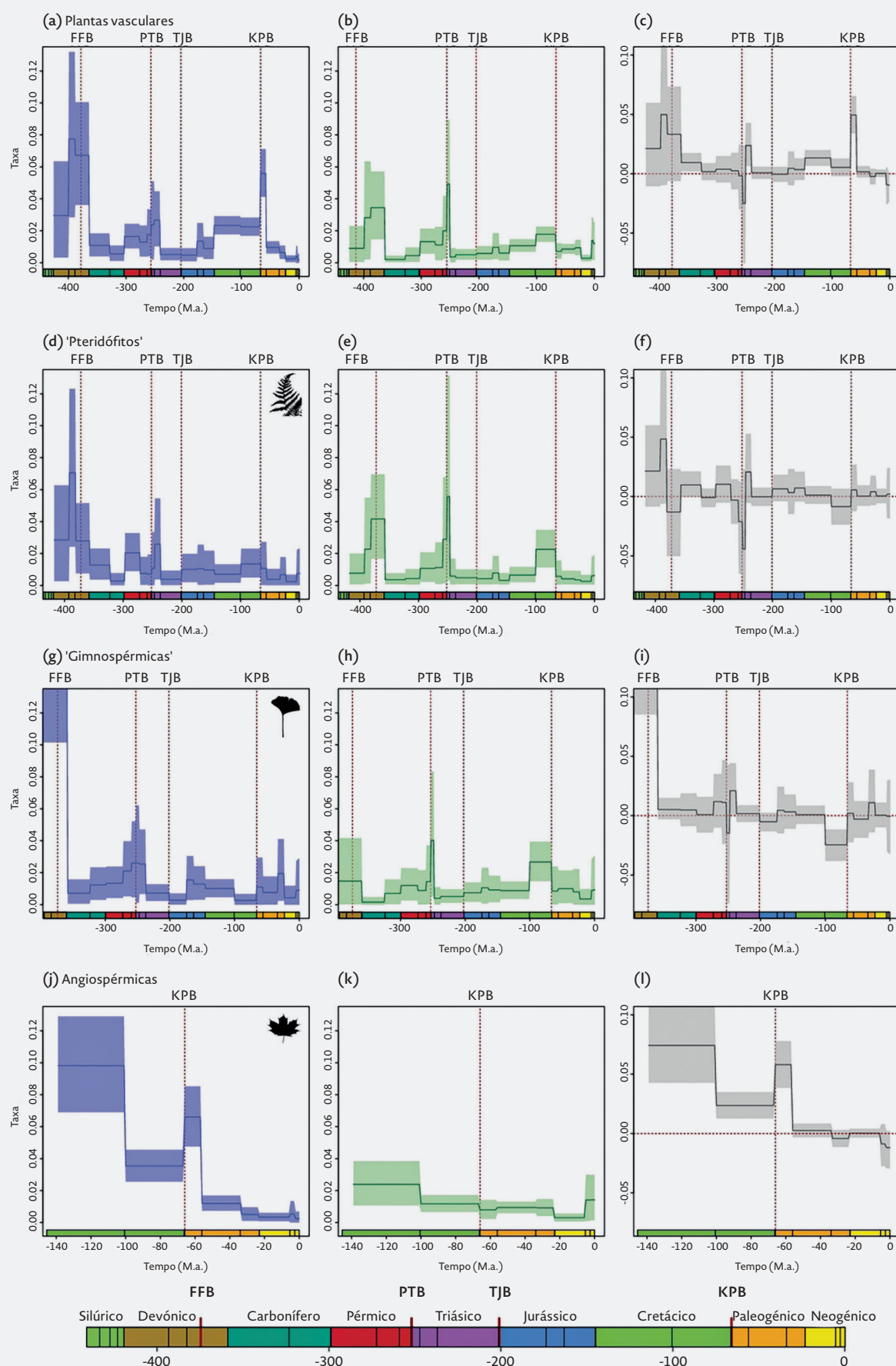


FIGURA 58

Taxas de emergência de novas espécies e grupos (*origination rate*) (a azul), extinção (*extinction rate*) (a verde) e diversificação (*diversification rate*) (a cinzento) de plantas terrestres. Estas taxas foram calculadas para as plantas vasculares num todo (a-c), plantas vasculares de esporulação livre (d-f), 'gimnospermas' (g-i) e angiospermas (j-l). A taxa de diversificação é calculada a partir da diferença das duas primeiras taxas: mede a acumulação de novas espécies e grupos de espécie por unidade de tempo. N.B., diversificação não é um sinónimo de radiação, embora os dois conceitos sejam muito próximos; os conceitos de taxa de especiação e de taxa de emergência de novas espécies e grupos são similares. Legenda: escala temporal (eixo dos x) em milhões de anos (M.a.); valores médios expressos com linha sólida, sombreadas com intervalo de credibilidade de 95%; linhas a tracejado indicam os eventos de extinção mais importantes, concretamente, as extinções frasniano-fameniana (FFB), pérmico-triásica (P-Tr), triásico-jurássica (T-J), e cretácico-paleogénica (K-Pg). [Adaptado de Silvestro et al. (2015).]

De forma surpreendente, ao contrário das outras floras, a ascensão das angiospérmicas (flora neofítica) a plantas dominantes da biota terrestre, e o consequente retrocesso de ‘pteridófitos’ e ‘gimnospérmicas’, parece ter sido independente de eventos de extinção em massa. Terá ocorrido uma dinâmica similar com as acrogimnospérmicas.

A FLORA REOFÍTICA E EOFÍTICA

Inovações evolutivas das ‘plantas vasculares de esporulação livre’

O Quadro 5 resume as principais aquisições evolutivas dos traqueófitos. Quatro grandes diferenças separam os traqueófitos dos ‘briófitos’:

- Autonomia completa do esporófito finda uma curta fase embrionária;
- Ciclo de vida dominado pelo esporófito;
- Esporófito ramificado e polisorangiado produzido por meristemas apicais;
- Presença de um verdadeiro sistema vascular.

A carência de um verdadeiro sistema vascular condiciona a biologia dos ‘briófitos’. Os ‘briófitos’ terrestres são pequenos e têm células pouco especializadas, maioritariamente fotossintéticas. Tanto os pouco eficientes rizoides, que penetram nas fissuras das rochas e fixam as plantas ao substrato, como os cauloides e os filídios absorvem água e nutrientes. A evolução de um sistema

vascular facilitou, *a posteriori*, o aumento do tamanho e a especialização do corpo das plantas, através da segregação espacial de uma parte aérea fotossintética e de uma parte subterrânea devotada à captura de água e de nutrientes. O passo evolutivo fundamental do sistema vascular que conduziu à emergência dos traqueófitos foi relativamente simples: consistiu na morte programada, no esvaziamento e no engrossamento das células que vieram a constituir o xilema (Sperry, 2005), inicialmente com fibras de celulose e, pouco depois, complementadas com deposições de lenhina (v.i.). Se o xilema é um sistema de transporte ascendente de solutos, o floema é um sistema de transporte descendente (pontualmente ascendente) dos produtos da fotossíntese.

Todas as células funcionais, bacterianas, animais ou vegetais, estão permanentemente embebidas em água: a maioria dos organismos vivos são constituídos por 80 a 90% de água. Uma pequena redução do potencial de água, i. e., da capacidade de a água se movimentar por efeito da gravidade, osmose e outras forças, tem um efeito dramático no seu funcionamento. Um sistema de transporte de água não chega por si só para garantir a hidratação das células vegetais. O meio aquoso em que as células das plantas vasculares estão permanentemente imersas é propiciado, no interior da célula, por um grande vacúolo pleno de água e, no exterior, por paredes esponjosas celulósicas saturadas em água (Breckle, 2002). Todo este sistema, por sua vez, está involucrado e protegido da dessecação por uma cutícula.

A conjugação de um corpo esporofítico rígido (lenhificado), bem isolado do exterior (através de uma epiderme cutinizada), com um sistema vascular eficiente (com traqueídeos) associado a órgãos especializados na busca e captura de água e nutrientes (inicialmente através de rizomas com pelos radiculares e mais tarde pela raiz), e estomas de regulação complexa, aumentou a tolerância à disponibilidade irregular de água (a par de uma acrescida eficiência na absorção de nutrientes). As plantas vasculares são **homeo-hídricas**: o teor em água do seu corpo, ao contrário do que acontece nos ‘briófitos’, não está em equilíbrio com a humidade ambiental. A homeo-hidria terá evoluído logo nos primeiros polisorangiófitos, a par com a evolução de esporófitos independentes (os gametófitos das plantas terrestres são todos poiquilo-hídricos). Esta complexa e extraordinária combinação de caracteres explica a radiação adaptativa das plantas vasculares do final do Sílurico-início do Devónico.

A descoberta de mesofósseis com ~410 M. a. (Devónico Inferior) colonizados por hifas fúngicas mostra que muito antes da «invenção» da raiz se desenvolveram relações micorrízicas entre os esporófitos dos polisorangiófitos e Glomeromycota (Remy et al., 1999) e fungos de um outro grupo, os Mucoromycetes (Field et al., 2015).

QUADRO 5	
Principais aquisições evolutivas (apomorfias) dos traqueófitos (autores diversos)	
AQUISIÇÃO EVOLUTIVA	DESCRIÇÃO E COMENTÁRIOS
Produção de lenhina	Deposição de lenhina nos elementos do sistema vascular num ancestral comum aos licófitos e eufilófitos, posterior aos ‘riniófitos’.
Paredes celulares com espessamento secundário	A partir do clado dos lenhófitos [‘progimnospérmicas’ + plantas com semente].
Cutícula e estomas mais evoluídos	Estomas abundantes nas partes fotossintéticas (folhas e caules primários). Tanto a cutícula como os estomas são determinantes na regulação homeo-hídrica.
Sistema vascular	Com floema e xilema. Os traqueídeos aparecem pela primeira vez nos ‘riniófitos’ e o lenho secundário no clado dos lenhófitos. Os vasos lenhosos surgiram, de forma independente, em alguns ‘pteridófitos’, nas Gnetidae e nas angiospérmicas.
Meristemas apicais (no esporófito)	A divisão celular envolvida no alongamento do esporófito e na reprodução está restringida a uma ou poucas células localizadas nos meristemas apicais caulinares. Os meristemas apicais radiculares, assim como os primórdios foliares, são aquisições evolutivas posteriores.
Crescimento indeterminado	O esporófito dos primeiros traqueófitos ramificavam-se por bifurcação e os esporângios eram terminais. Nas formas mais evoluídas (e.g., ‘zosterofilófitos’), os esporângios são laterais e o meristema apical indeterminado.
Raízes verdadeiras	Exceto nos grupos mais primitivos já extintos (e.g., ‘riniófitos’, ‘trimerófitos’ e ‘zosterofilófitos’). Evoluíram de forma independente nos licófitos e nos eufilófitos. Secundariamente ausentes nas Psilotales (Ophioglossidae).
Folhas	Associadas com os caules em sistemas caulinares. De dois tipos, microfilos e megafilos, desenvolvidos, respectivamente, nos licófitos e nos eufilófitos. Ausentes nos grupos mais primitivos, já extintos, de plantas vasculares (‘riniófitos’).
Esporófito autónomo do gametófito	Esporófito grande duração, com de vida independente do megagametófito.
Esporófito complexo e modular	Esporófito ramificado, de crescimento modular indeterminado, de corpo flexível, com folhas e numerosos esporângios.

Os Glomeromycota são agentes das chamadas micorizas vesículo-arbusculares (volume I). Estas simbioses – como haviam sido as simbioses fúngicas dos gametófitos das primeiras plantas terrestres – foram determinantes no sucesso evolutivo dos polisorangiófitos, porque melhoraram a extração de nutrientes de difícil acesso, sequestrados num substrato de rocha fragmentada e meteorizada (rególito). As micorizas têm um papel residual na absorção de água: a captura da água retida em profundidade no rególito foi a função primordial da raiz. A evolução do sistema vascular e da raiz são duas condições morfofisiológicas necessárias para crescer em altura. Na expansão devônica das plantas terrestres, viriam a ter também um papel determinante a aceleração da gênese do solo, a folha e uma nova estrutura adaptada a condições de stresse ambiental: a semente.

As plantas vasculares, ao libertarem-se da dependência de ambientes permanentemente húmidos, invadiram novos nichos ecológicos e novos espaços terrestres até à sua emergência desprovidos de vegetação. Noutros habitats excluíram competitivamente plantas terrestres não vasculares.

Os polisorangiófitos

Dispersos no Silúrico Inferior (a partir do Llandovery, <430 M. a.) e abundantes do Devónico Inferior em diante, surgem esporos isolados com uma marca em Y – **esporos triletes** (trilete spores) (Figura 59) –, uma prova indireta da presença de esporopolenina, e esporos amalgamados em grupos de quatro num tetraedro após meiose (Edwards et al., 2014). Os esporos triletes isolados,

embora pontualmente presentes nos ‘briófitos’, são característicos dos polisorangiófitos, i. e., das plantas vasculares mais os polisorangiófitos pré-vasculares, os antepassados diretos das plantas vasculares (Figura 60).

É provável que as referências de esporos triletes para o Ordovícico Final (Katiano, ~450 M. a.) (Steehans et al., 2009) não correspondam ainda a plantas vasculares (Edwards et al., 2014). Os mais antigos macrofósseis deste grupo foram recolhidos em terrenos do Ordovícico Superior (> 443 M. a.) na Polónia (Salamon et al., 2018). Fazendo fé na filogenia molecular, a evolução das plantas vasculares decorreu, entre 450,8-431,2 M. a., do Ordovícico Superior ao Llandovery, o primeiro período do Silúrico (Morris et al., 2018), datas coerentes com a informação fóssil.

A ocupação da *terra firma* só tem um carácter definitivo com a evolução, a partir de um antepassado briófitico, dos **polisorangiófitos** pré-vasculares, rapidamente sucedida pela emergência dos traqueófitos (Figura 64). O esporófito dos primeiros polisorangiófitos tinha uma estrutura muito simples: não possuía nem folhas nem raízes; resumia-se a um ou a um sistema de caules curtos dicotomicamente ramificados, cujas ramificações eram culminadas por um esporângio. Os caules de algumas espécies eram tão delgados (< 1 mm de diâmetro) que faz supor que os primeiros polisorangiófitos eram poiquilo-hídricos, com um esporófito fotossinteticamente não autossuficiente, dependente dos nutrientes fornecidos pelo gametófito (Boyce, 2008). Alguns autores preferem designar estes caules por eixos, dadas as suas diferenças anatómicas com os caules de grupos mais modernos de plantas. Tradicionalmente, e neste

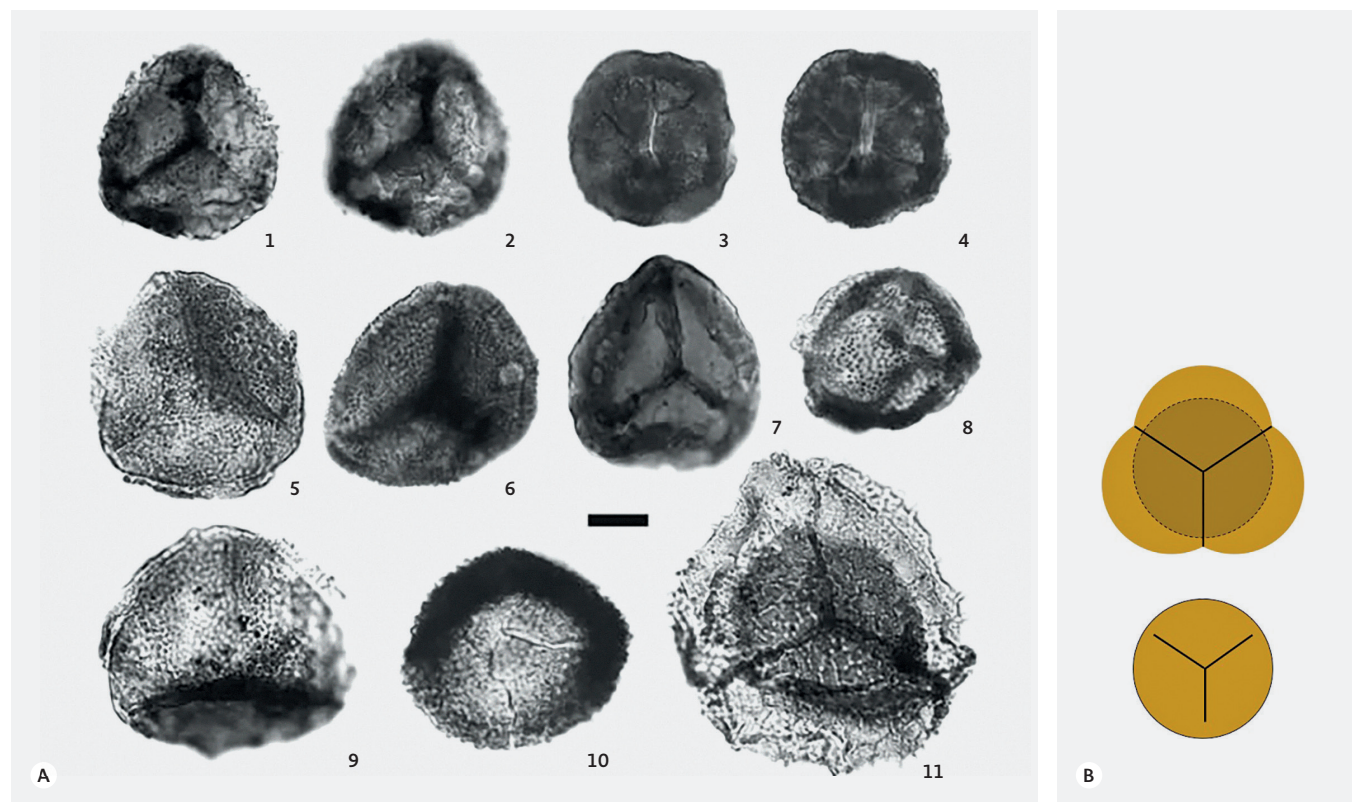
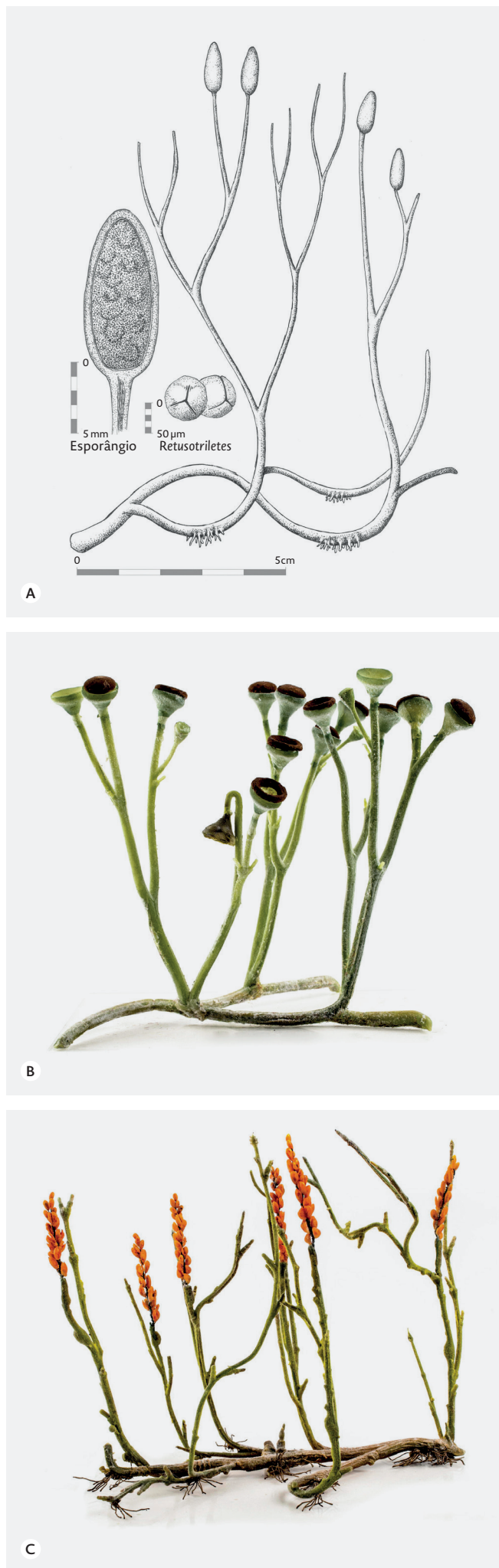


FIGURA 59
Os polisorangiófitos: esporos triletes.
A) Esporos devônicos de plantas vasculares com marca trilete de origem argentina. Barra: 10, 11 = 20 µm; para os restantes esporos barra = 15 µm; N.B. que a marca trilete está ausente dos grãos de pólen.
B) Representação esquemática de uma tétrada de esporos (em cima) e de um esporo isolado com marca trilete (em baixo).
[A] Amenábar et al. (2007). B) Original.]

FIGURA 60
Os 'polisporangi-
ófitos basais'.

A) Os caules
(do esporófito)
de *Aglaophyton* ('protra-
queófitos') tinham
apenas c. de 20 cm
de altura e 2 mm
de diâmetro (as *Rhynia*,
um 'paratraqueófito',
tinham uma dimensão
semelhante); N.B.,
esporos triletes
característicos dos
polisporangiófitos.
B) As *Cooksonia* (um
grupo basal de eutra-
queófitos) eram parti-
cularmente pequenas,
até 10 cm de altura
e 1,5 cm de diâmetro.
C) Os *Zosterophyllum*
(‘zosterofilófitos’)
tinham 20-30 cm
de altura. N.B.,
alguns *Psilophyton*
(‘trimerófitos’)
já ultrapassavam
os 50 cm de altura.
Este progressivo
aumento de altura está
associado a sistemas
vasculares cada
vez mais robustos
e complexos.
[Wikimedia
Commons.]



texto, estas plantas são reunidas num grupo parafilético de plantas, os 'riniófitos' (Figuras 60 e 64)²⁵.

Nos 'briófitos' o esporófito é constituído por um único eixo de crescimento determinado. Nos polisporangi-
ófitos, como o próprio nome indica, o esporófito é rami-
ficado. Os 'briófitos' e os polisporangi-
ófitos seguiram
duas estratégias evolutivas alternativas para maximizar
a produção de esporos. O gametófito ramifica-se inten-
samente nos 'briófitos', sobretudo nos musgos, em que,
além dos cauloides, essa ramificação se faz a partir
do protonema; cada ramificação produz depois um
ou mais esporângios. Nos polisporangi-
ófitos, rami-
fica-se o esporófito.

A sequência evolutiva de mudanças do corpo
dos 'briófitos' que conduziram à emergência dos polis-
porangi-
ófitos permanece, todavia, em grande parte, não
resolvida (hipótese dominante explicitada na Figura 62).
Admite-se que o ancestral de todos os polisporangi-
ófitos possuía um esporófito diminuto, dependente
de um gametófito taloso. Fósseis do Silúrico Médio
mostram estas estruturas (Edwards, 2000). A evolução
de um esporófito ramificado foi uma etapa evolutiva
indispensável para a evolução do crescimento modular
indeterminado (e de um incremento do potencial fotos-
sintético). A modularidade foi essencial para adaptar
a construção do esporófito à disponibilidade de recursos
(e.g., água e nutrientes) – em tandem, com a evolução
de tecidos vasculares especializados, abriu o caminho
à independência nutricional do esporófito (Tomescu
et al., 2014). À semelhança dos antóceros atuais, o espo-
rófito do polisporangi-
ófito ancestral estaria mergulhado
no gametófito e próximo do substrato, o que terá facili-
tado a evolução de pelos radiculares no esporófito e a sua
posterior independência nutricional (Ligrone et al.,
2012). Não há acordo entre os especialistas se os feixes
vasculares presentes nos esporófitos dos musgos
(ausentes secundariamente? dos antóceros) e nos polis-
porangi-
ófitos são homólogos, i. e., se têm a mesma
origem evolutiva. De qualquer modo, é provável
que partilhem sistemas génicos comuns. Este conjunto
alargado de hipóteses evolutivas acaba por ser uma
extensão da amplificação da diplófase postulada por
Bower (v.s.), que poderá ter ocorrido entre o Ordovício
Superior e o final do Silúrico.

De acordo com a hipótese do crescimento apical
(Tomescu et al., 2014), a transformação do esporófito
dos 'briófitos' ancestrais na morfologia do esporófito
dos polisporangi-
ófitos passou por um incremento
do crescimento vegetativo pela ação de meristemas
apicais capazes de se ramificarem dicotomicamente.
Estes meristemas ganharam ainda a capacidade de, num
dado momento do desenvolvimento da planta, trocar
de programa morfogénico, passando de um modo
vegetativo (meristema vegetativo) para um modo
reprodutivo (meristema reprodutivo). Portanto, a seda
dos 'briófitos' não é homóloga dos eixos ramificados

dos polisorangiófitos; o eixo dos ‘polisorangiófitos basais’ sim, é homólogo do caule dos traqueófitos hodiernos (embora a sua anatomia seja muito distinta). Esta hipótese é fortalecida pelo facto de os estomas nos ‘briófitos’ serem exclusivos dos esporângios. A origem dos meristemas apicais não está clarificada; uma deslocação do meristema basal próprio dos musgos e antóceros para uma posição apical é uma hipótese provável. O desenvolvimento de meristemas em posição apical no esporófito foi uma das inovações mais críticas na evolução das plantas terrestres, porque veio permitir a evolução de um corpo esporofítico complexo de crescimento indeterminado. A pressão de seleção que está na sua origem não é conhecida.

Os primeiros polisorangiófitos – os ‘**protraqueófitos**’ – possuíam **células condutoras**²⁶ não espessadas e sem lenhina, semelhantes aos hidroides dos musgos (Kenrick & Crane, 1997). Os ‘protraqueófitos’ não eram ainda verdadeiras plantas vasculares (pré-vasculares), eram poiquilo-hídricos e dependiam da pressão de turgescência para se manterem eretos. Constituem um grupo parafilético que inclui, entre outros, os géneros *Horneophyton* e *Aglaophyton* (Figuras 60-A e 64). O espessamento secundário das células condutoras, supostamente já com lenhina, evolui com os **paratraqueófitos** (Gerrienne & Genez, 2011). Esta inovação marca o advento das plantas vasculares. Pertencem a este grupo as *Rhynia* e outros fósseis similares. Os espessamentos lenhificados dos paratraqueófitos são anelares e descontínuos. Os primeiros **eutraqueófitos** (e.g., *Cooksonia pertoni*) possuíam igualmente espessamentos anelares, mas as paredes secundárias eram contínuas e pontuadas (Taylor et al., 2009): tinham evoluído os traqueídeos (Figuras 60-B, 63 e 64).

Algumas das inovações morfológicas e funcionais adquiridas pelos traqueófitos conferem-lhes assinaláveis vantagens competitivas frente aos ‘briófitos’ na maior parte dos habitats terrestres. Ainda assim, a importância das inovações morfológicas no sucesso evolutivo das plantas vasculares, e em qualquer outro grupo de plantas, concretizado quer pelo número de espécies quer pela sua dominância ecológica, pode estar menos nas inovações em si e muito mais na abertura de novas possibilidades evolutivas (nas inovações morfológicas e fisiológicas que as tornam possíveis), e num incremento da adaptabilidade às condições ecológicas prevalentes após a sua evolução.

As primeiras plantas vasculares

Evolução do sistema vascular. A lenhina

As plantas terrestres mantiveram-se pequenas, rentes ao solo, mais de 50 milhões de anos. O desenvolvimento no Silúrico (443-419 M. a.) de paredes celulares secundárias com deposição de lenhina, constitui um momento-chave da conquista da dimensão altura

pelas plantas terrestres. Além de alguma resistência ao ataque de parasitas, a lenhina conferiu rigidez mecânica ao corpo das plantas e aumentou a eficiência do seu sistema vascular. Plantas cada vez mais altas puderam ser abastecidas a grande distância por solutos, sem risco de colapso do xilema, agora sujeito a forças de sucção (pressão negativa) mais intensas. O xilema engrossado com lenhina é mais estanque e menos resistente ao fluxo da seiva porque, ao contrário da celulose, a lenhina é hidrofóbica. A lenhina é francamente mais resistente à degradação microbiana do que a celulose e isso, como se verá, fez e faz toda a diferença no comportamento dos resíduos orgânicos no solo. Esta inovação evolutiva espoletou a radiação das plantas vasculares e a evolução de novas formas mais diversas do que as simples e repetitivas fisionomias que caracterizam os ‘briófitos’.

A **lenhina** é um polímero biológico complexo de álcoois aromáticos. Os precursores do anabolismo da lenhina ocorrem dispersos no corpo dos ‘carófitos’ e dos ‘briófitos’. Supõe-se que nas primeiras plantas terrestres, assim como nos ‘briófitos’ atuais, estas substâncias funcionaram como protetores químicos contra os raios UV (Weng & Chapple, 2010) e/ou tinham um efeito antimicrobiano (Raven cit. Boyce et al., 2003). As plantas terrestres evoluíram no Ordovícico sob uma atmosfera pobre em O₂ (Figura 40), e, por essa razão, com uma delgada camada de ozono a protegê-las da radiação ultravioleta. Nestas condições, a lenhina e os seus precursores ofereciam vantagens adaptativas acrescidas. A evolução da lenhina, como de tantas outras características

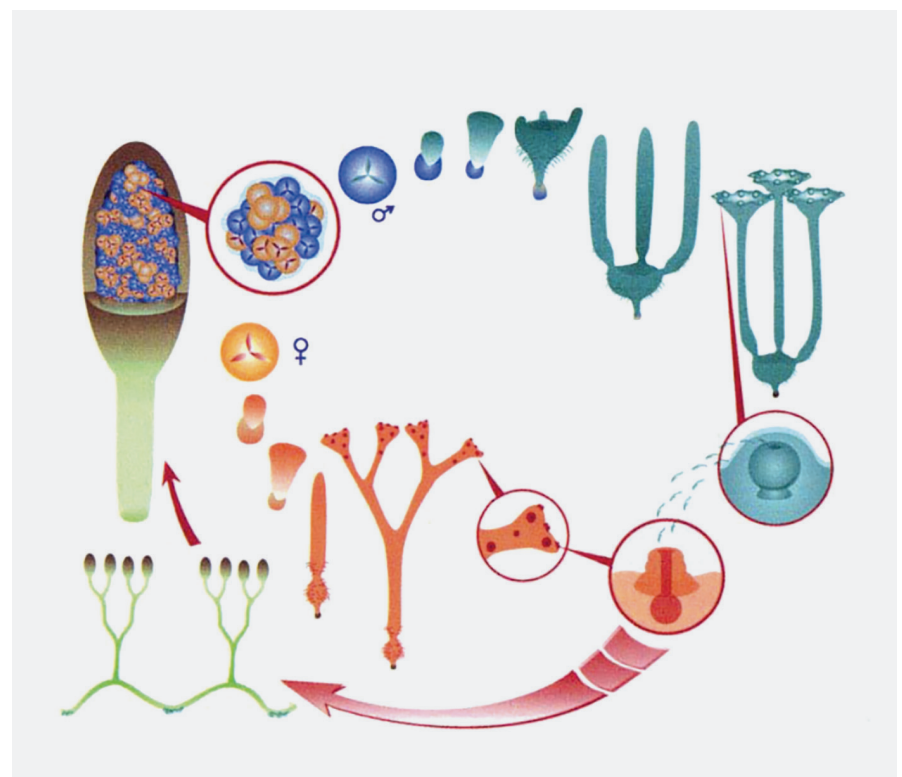


FIGURA 61
Ciclo de vida de *Aglaophyton*. Esporófito, a verde (à esquerda); N.B., esporângios com micrósporos (a azul) e megásporos (cor de laranja). A azul (à direita), gametófito ♂; N.B., gametangióforos ♂ em forma de disco com anterídios nas margens. A laranja (ao centro), gametófito ♀; N.B., no canto inferior direito, representação dos anterídios e arquegônios, e da migração dos gametas ♂. [Taylor et al. (2005).]

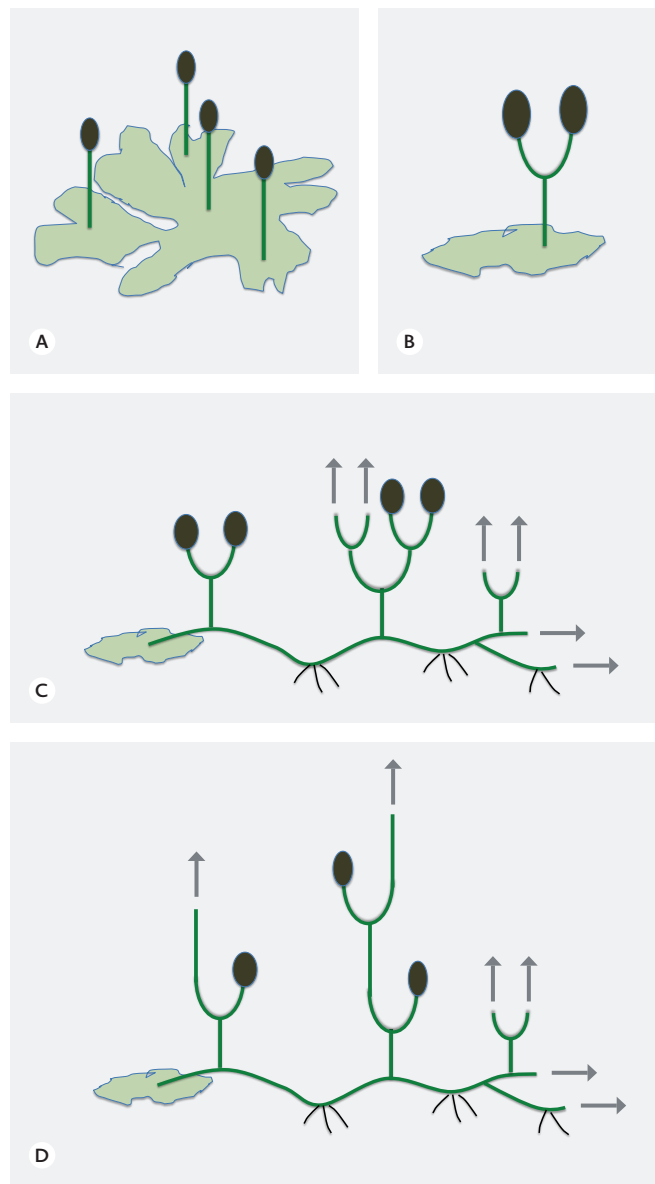
do vivo, é uma elaboração evolutiva de características primitivas com outras funções. A síntese da lenhina e a sua posterior deposição nos elementos traqueais e no esclerênquima, com o duplo papel de repelente da água e de reforço estrutural, evoluíram numa planta vascular subsequente aos primeiros polisorangiófitos e anterior à divergência dos licófitos. A evolução da lenhina teve, como se verá, um tremendo efeito na dinâmica do CO₂ atmosférico.

Evolução da dominância do esporófito

A evolução do ciclo de vida dominado pelo esporófito, característico das plantas vasculares a partir do ciclo de vida dominado pelo gametófito de um briófito ancestral, é um dos temas mais controversos da biologia da evolução de plantas (sequência evolutiva hipotética na Figura 62). A descoberta na década de 1980, na comuna de Rhynie, na Escócia, de gametófitos fossilizados com estruturas reprodutivas bem preservadas de *Aglaophyton*, *Rhynia* e outros 'protraqueófitos' e 'paratraqueófitos', com ~410 M. a. (Pragian, Devónico Inferior), trouxe uma nova luz sobre a questão. Os gametófitos

estudados eram autotróficos, autônomos, com estomas e elementos traqueais, morfologicamente distintos dos esporófitos (Taylor et al., 2005). Alguns eram inclusive bastante grandes, eretos e ramificados (Figura 61). Embora o esporófito fosse já a geração dominante nestas espécies, a grande complexidade dos gametófitos revela um ciclo de vida intermédio entre os 'briófitos' e as verdadeiras plantas vasculares (Taylor et al., 2009), uma importante descoberta que documenta a evolução da alternância de gerações e corrobora a teoria antitética de F. O. Bower. Gametófito e esporófito de complexidade morfológica e anatômica equivalente parece ser uma condição primitiva (plesiomorfia) nos polisorangiófitos. A preponderância da fase esporófitica e a autonomia do esporófito foram fixadas num 'protraqueófito' ancestral das primeiras verdadeiras plantas vasculares, ou em plantas intermédias entre os 'briófitos' e os protraqueófitos (Gerrienne & Genez, 2011). Foi sugerido que o incremento da dominância do esporófito na segunda metade do Silúrico foi acompanhado pela transferência e rearranjo para o esporófito dos genes que regularam o desenvolvimento dos gametófitos (Floyd & Bowman, 2007).

FIGURA 62
Evolução da dominância do esporófito (representação esquemática).
A) Ancestral briófitico de todas as plantas vasculares.
B) Ramificação dicotômica do esporófito.
C) Bifurcações com caules eretos e plagiotrópicos com pelos radiculares.
D) Lateralização dos caules e dos esporângios (comparar com *Aglaophyton* na Figura 60-A). Nesta representação, admite-se que os gametófitos são talóides e não produzem gametangióforos. Gametófito representado a verde-claro e o esporófito a verde-escuro.
[Original.]



A dominância absoluta da diplófase nas plantas vasculares possivelmente está relacionada com a vascularização do esporófito e com a impossibilidade de o mesmo acontecer, de forma eficiente, no gametófito. A duplicação da guarnição genética (diploidia) também oferece uma proteção contra eventuais mutações deletérias, mais prováveis em ambientes diretamente expostos às radiações ultravioletas, sem a proteção da sombra ou de massas de água livres. A dominância tem outras duas vantagens: i) o esporófito fomenta a proliferação e a disseminação das plantas terrestres por via assexual através dos esporos, e ii) intensifica a recombinação genética, e, por essa via, a eficiência da seleção e a taxa da evolução por adaptação («Razões evolutivas e vantagens da haplodiploidia»). A história evolutiva das plantas mostra que o esporófito, ao contrário do gametófito, tinha em si um enorme potencial para aumentar de tamanho, complexificar-se e adquirir novas formas e funções.

Cooksonia, 'trimerófitos' e 'zosterofilófitos'

As relações filogenéticas entre os primeiros grupos de plantas terrestres são difíceis de estabelecer. A escassez e o enviesamento da informação paleontológica, bem como a falta de detalhes na maior parte dos fósseis, são as maiores dificuldades. Consoante os autores, os grupos basais de polisorangiófitos e as primeiras plantas vasculares são repartidos por três, cinco ou mais grandes grupos. Até aos anos de 1970, admitiu-se que estas plantas estavam relacionadas com os fetos psilotófitos atuais, hipótese que foi definitivamente rejeitada por estudos moleculares subsequentes. A Figura 64 oferece um ponto da situação das suas relações de parentesco.

Os ‘protraqueófitos’ e os ‘paratraqueófitos’ já foram apresentados – ao nível do esporófito, tinham em comum com a *Cooksonia* uma fisionomia herbácea, caules afilos de ramificação dicotômica e a posição terminal dos esporângios). Nas bifurcações mais próximas do solo, alguns caules tomavam uma posição ereta, explorando o espaço aéreo; outros eram plagiotrópicos (prostrados) funcionando como estolhos ou rizomas (Figura 60-B). Estes caules plagiotrópicos, à semelhança dos gametófitos dos ‘briófitos’ e ‘pteridófitos’ atuais, dispunham de rizoides. A informação estratigráfica e a sua fisionomia mostram que habitavam margens perturbadas de cursos de água doce (Kenrick & Strullu-Derrien, 2014). Recorda-se que todas estas plantas são reunidas num grupo parafilético, os ‘riniófitos’ (Figura 64).

As *Cooksonia* evoluíram nas primeiras etapas do Silúrico (Wenlock, ~433-427 M.a.) (Libertín et al., 2018), atingiram uma grande relevância ecológica e extinguiram-se no Devónico Inferior (Figuras 60-B e 63) (Gerrienne & Genez, 2011). Os esporófitos de *Cooksonia* eram constituídos por caules de poucos milímetros a vários centímetros de altura, simples ou de ramificação dicotômica, sem folhas, sem raízes e com esporângios apicais discoidais de parede espessa, para evitar a dessecação dos esporos. As *Cooksonia* eram homospóricas e heteromórficas, com gametófitos taliformes²⁷ (Gerrienne et al., 2006). Como acontece nos ‘pteridófitos atuais’, o esporófito era nutrido pelo gametófito numa fase muito inicial do ciclo de vida. O esporófito era fotossinteticamente ativo, com uma vida independente do gametófito – como nos pteridófitos atuais, alternavam duas gerações fisiologicamente autónomas no que respeita à aquisição de nutrientes e à fotossíntese (Libertín et al., 2018). Da base do caule do esporófito, emergiam pelos radiculares que contactavam com as partículas do solo. Embora a morfologia externa se tenha mantido mais ou menos constante, a superfície dos esporos e o sistema vascular evoluíram. Algumas *Cooksonia* (Figura 63) são consideradas as primeiras plantas verdadeiramente vasculares (eutraqueófitos; Taylor et al., 2009). A presença de traqueídeos foi provada em exemplares do início do Devónico (Lochkoviano, 419-411 M. a.) (Edwards et al., 1992; Guerriene et al., 2006). Admite-se que a perda de água pelos estomas – a transpiração – gerava uma força de sucção suficiente para erguer a água absorvida do solo até ao topo das plantas. Os espessamentos com lenhina dos traqueídeos mantinham as plantas eretas e impediam o colapso do sistema vascular por efeito da pressão negativa propagada ao longo do xilema. Um aumento da espessura da cutícula é, provavelmente, uma das muitas novidades evolutivas trazidas pelas *Cooksonia*. Esta substância cerosa conteve as perdas de água pelas estruturas celulósicas do corpo das plantas, de outro modo elevadas, porque a celulose, recorda-se, é hidrófila. As *Cooksonia* devónicas (e.g., *C. pertoni* e *C. paranensis*) eram homeo-hídricas (Guerriene et al., 2006). As *Cooksonia* são, provavelmente, um grupo



FIGURA 63

Evolução da dominância do esporófito: corpo esporofítico de *Cooksonia paranensis*. N.B., ramificação dicotômica com codominância das ramificações; estruturas caulinares culminadas por esporângios em forma de taça. A *Cooksonia* tinha um ciclo de vida haplodiplonte heteromórfico, provavelmente homospórico; um resíduo visível na base da planta fossilizada deve corresponder ao gametófito (v. Gerrienne et al., 2006). Os esporos destacavam-se do esporângio e germinavam em gametófitos diminutos, possivelmente monoicos (com os dois sexos), fotossintéticos e autónomos; os anterídios produziam anterozoides que nadavam ao encontro da oosfera retida no arquegónio; após a fecundação, forma-se um zigoto; o zigoto germinava e do gametófito emergia o esporófito; os caules do esporófito ramificam-se dicotomicamente, e na sua extremidade diferenciam-se esporângios. O gametófito da *Cooksonia* era francamente mais simples que o do *Aglaophyton* (Figura 61). [Cortesia de Maria Antonieta da Conceição Rodrigues e Sérgio Bergamaschi (v. Milagres et al., 2018).]

artificial que incluirá os ancestrais das atuais plantas vasculares (Taylor et al., 2009).

O passo evolutivo seguinte às *Cooksonia* consistiu na lateralização dos caules e dos esporângios com a evolução de meristemas indeterminados e no desenvolvimento de um sistema vascular mais robusto. A evolução da ramificação lateral (= monopodial) a partir da ramificação dicotômica teve uma etapa intermédia, a chamada **ramificação pseudomonopodial**, na qual o meristema se cinde em dois, como na ramificação dicotômica, mas um dos ramos ganha dominância sobre o outro (culminação) (Figura 71).

Os ‘zosterofilófitos’ (e.g., *Zosterophyllum*) ramificavam-se de forma dicotômica ou pseudomonopodial. Tinham os caules revestidos de espinhos, escamas ou dentes; os esporângios distribuíam-se lateralmente ao longo dos ramos (Figura 60-C). Admite-se que são os ancestrais dos licófitos (Taylor et al., 2009).

Os ‘trimerófitos’ (e.g., *Psilophyton*) são mais complexos do que os ‘riniófitos’, dos quais descendem, ou os

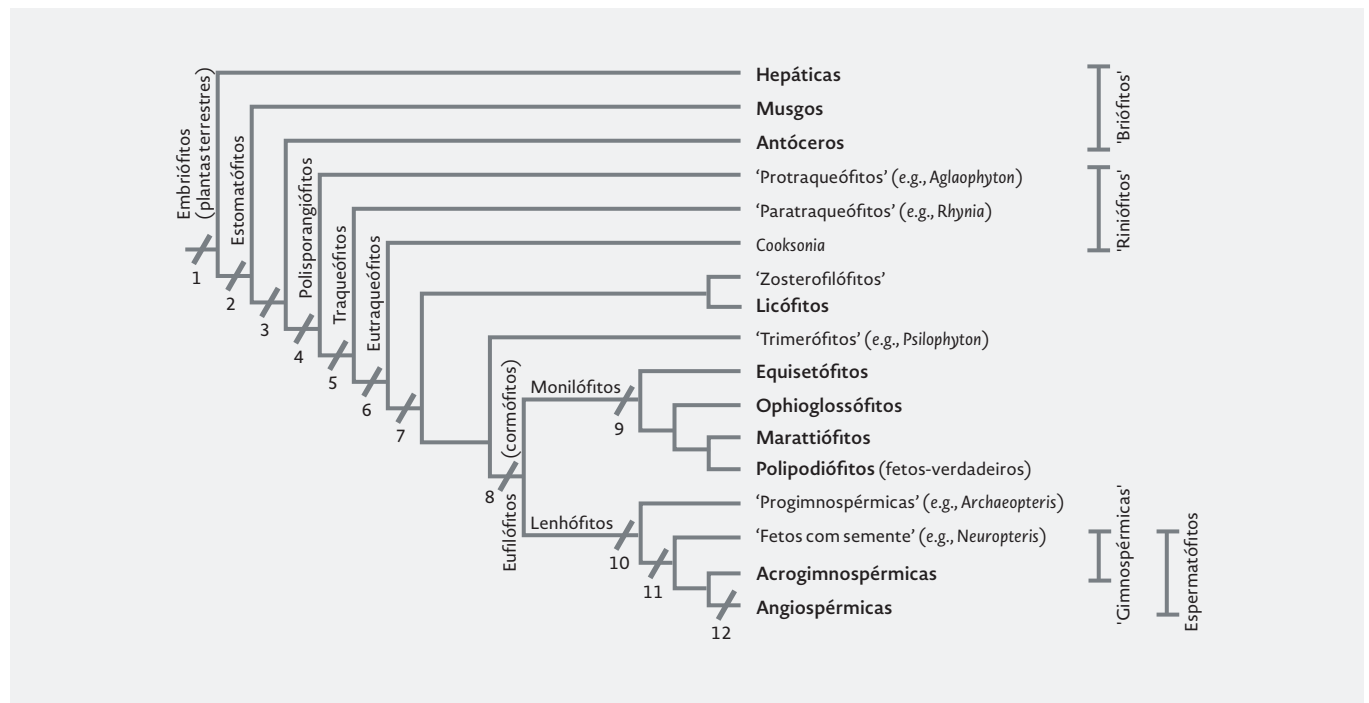


FIGURA 64

Filogenia simplificada dos primeiros grupos de plantas terrestres pré-vasculares e plantas vasculares (inc. grupos fósseis e atuais). Apomorfias mais relevantes: 1 – embrião; 2 – estomas; 3 – esporófito fotossintético e arquegônios mergulhados no tecido do gametófito; 4 – esporófito ramificado e esporos triletes; 5 – sistema de transporte da seiva xilémica com espessamentos com lenhina; 6 – traqueídeos; 7 – estruturas enraizantes; 8 – cormo (raiz, caule e megafilos); 9 – megafilo, feixes vasculares em forma de H no pecíolo das folhas; 10 – megafilo, câmbio vascular e xilema e floema secundários e periderme; 11 – semente; 12 – flor. Filogenia baseada em Gerrienne & Genez (2011) e Taylor et al. (2009) para os grupos fósseis, Liu et al. (2014) para os 'briófitos' e Rothfels et al. (2015) para os monilófitos. Apomorfias baseadas em Doyle (2013). Grupos com representantes na flora atual a negrito. 'Riniófitos', 'zosterofilófitos' e 'trimerófitos' constituem um grupo polifilético genericamente designado por 'polisporangiófitos basais'. [Original.]

'zosterofilófitos'. Os 'zosterofilófitos', não possuíam ainda verdadeiras raízes. A ramificação nestas plantas era pseudomonopodial a monopodial. Em muitas espécies, os ramos laterais ramificavam-se abundantemente e, inclusivamente, dispunham-se no mesmo plano (planação; Figura 71), num prelúdio da evolução do megafilo. Nos 'riniófitos', as dicotomias dos ramos eram irregulares; nos 'trimerófitos' mais avançados, as ramificações inseriam-se em espiral e a intervalos regulares num eixo principal. Ao contrário dos 'zosterofilófitos', os esporângios dos 'trimerófitos' tinham uma posição terminal e, em algumas espécies, as pontuações das paredes do xilema são areoladas. A *Pertica dalhousie* já atingia os 3 m de altura. Supõe-se que os fetos, as 'progimnospérmicas' e, possivelmente, os fetos com semente têm a sua origem neste grupo (Taylor et al., 2009).

A paisagem vegetal do Silúrico Superior ao Devónico Médio

As primeiras plantas vasculares ocuparam com biomassa aérea e subterrânea crescentes áreas de terra firme até aí colonizadas por coberturas criptogâmicas. O registo fóssil das plantas terrestres adensa-se no final do Silúrico (~420-425 M. a.) e culmina na já referida explosão devónica. Na transição Silúrico-Devónico verificou-se um acentuado aumento do coberto vegetal terrestre (plantas terrestres), por enquanto concentrado em planícies aluviais e em ambientes costeiros. As primeiras plantas vasculares, à semelhança dos seus ancestrais briofíticos, provavelmente, residiam

em habitats ciclicamente submersos por águas doces (Caruso & Tomescu, 2012). A terra firme restante estava desprovida de vegetação, ocupada por crostas de cianobactérias (Figura 39) ou por uma flora poiquilo-hídrica de natureza briofítica nas reentrâncias mais sombrias e húmidas. As plantas vasculares diversificaram-se logo no início do Devónico, e com mais intensidade a meio deste período. No Devónico Inferior expandem-se comunidades vasculares uniestratificadas, frequentemente monoespecíficas, de 'riniófitos' (e.g., *Horneophyton*, *Cooksonia* e *Rhynia*), 'trimerófitos' (e.g., *Pertica*) e licófitos basais (e.g., *Drepanophycus*) (Figura 65-A).

A raiz e a fisionomia de árvore evoluem no Devónico Médio («As primeiras árvores e as primeiras florestas»). O coberto vegetal diversifica-se e complexifica-se rapidamente (Figura 65-B). No Devónico Médio Inferior (Eifeliano, 393-388 M. a.) ocorriam comunidades multiestratificadas com um estrato basal de 'riniófitos' (espécies distintas das citadas anteriormente), e com licófitos, 'trimerófitos', 'zosterofilófitos' e cladoxilópsidos (e.g., *Calamophyton*) de maior dimensão, que se estendiam das margens de cursos de água pelas planícies aluviais adentro (Berry & Fairon-Demaret, 2001). As florestas do Givetiano (Devónico Médio Superior, 388-383 M. a.) incluíam já três grupos de árvores: licófitos, cladoxilópsidos pseudosporochaleanos e aneurofitales (grupo basal das 'progimnospérmicas') (Stein et al., 2012). A expansão da vegetação terrestre é retomada em direção ao interior dos continentes na passagem do Devónico Médio para o Superior

com a diversificação das 'gimnospermicas' (Gibling & Davies, 2012).

Os primeiros ecossistemas terrestres com seres autótrofos eucariotas estavam confinados a superfícies húmidas, geralmente na proximidade de cursos de água. Cobria o solo uma camada descontínua, de poucos milímetros de espessura, de 'algas verdes' e hepáticas talosas. A cobertura do solo com tecidos fotossintéticos atingiu alguns centímetros com a evolução dos musgos, na ordem dos decímetros com os licófitos e os fetos herbáceos, e poucos metros nas formações dominadas pelas primeiras plantas lenhosas de esporulação livre. O desenvolvimento contínuo de novas soluções para resolver o efeito devastador da secura edáfica nas plantas impeliu a vegetação para áreas até aí inexploradas pela vida vegetal. A espessura, a extensão da camada fotossinteticamente ativa sobre o solo e, por consequência, a produtividade primária continuaram a aumentar, como veremos nos próximos capítulos, com os cladoxilópsidos, as 'progimnospermicas', os fetos com semente, as gimnospermicas modernas e as angiospermicas, aproximando-se dos 100 m nas grandes florestas tropicais neogénicas.

A diversificação trófica dos primeiros ecossistemas terrestres, ocorrida a partir do Silúrico Superior-Devónico Inferior, é testemunhada pelos primeiros estragos fossilizados de artrópodes herbívoros (Labandeira, 2007). O primeiro vertebrado fóssil adaptado à locomoção terrestre, o tetrápode (animal com quatro membros) *Pederpes finneyae*, é bastante mais tardio, do Carbonífero Inferior. Os primeiros tetrápodes herbívoros datam do Pensilvânico-Pérmico Inferior (Sues & Reisz, 1998). A complexidade animal inscreve-se num crescendo da produtividade e da complexidade da vegetação à escala do globo.

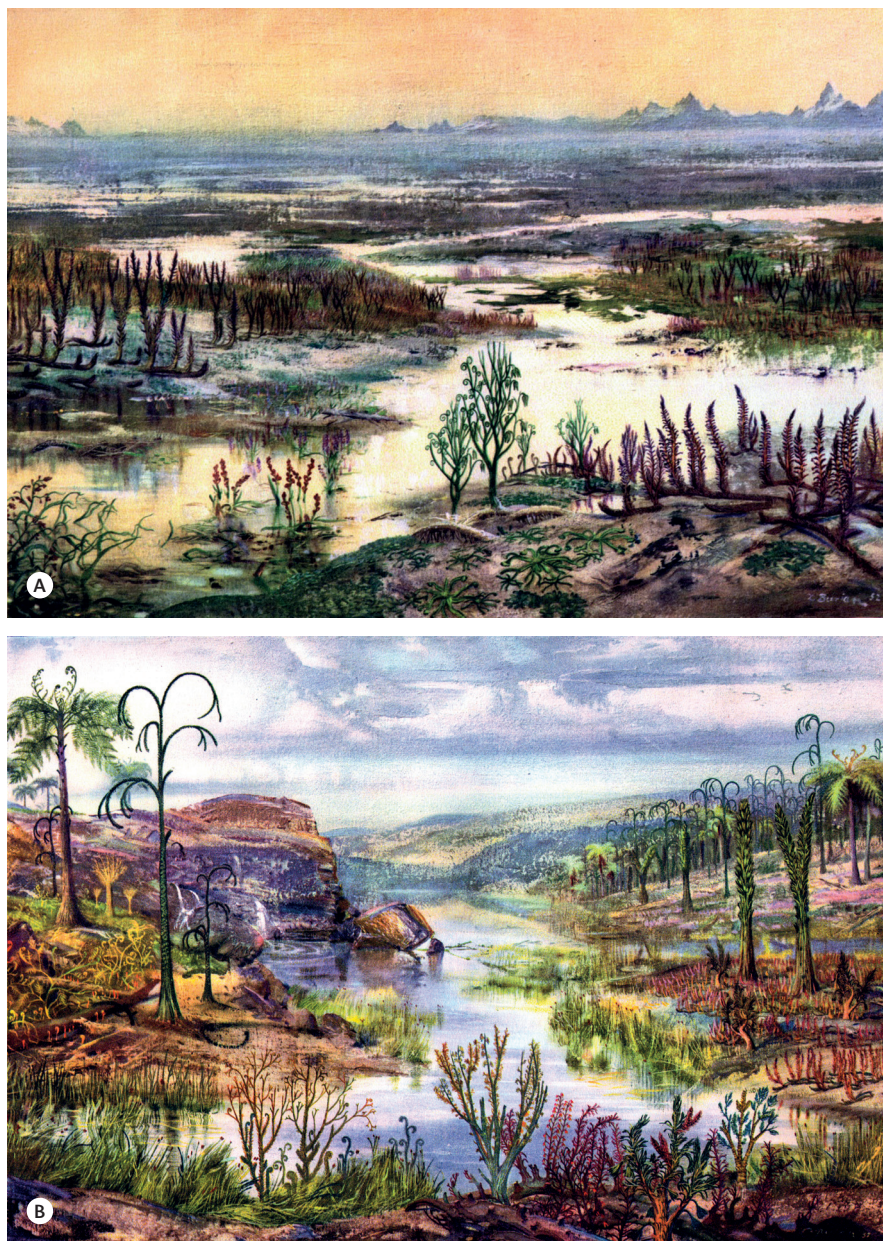


FIGURA 65

Reconstrução da paisagem vegetal no Devónico.

A) No Devónico Inferior, dominaram pequenas plantas vasculares herbáceas ('riniófitos', 'trimerófitos' e 'zosterofilófitos'); genericamente, estes grupos extinguiram-se na transição Frasniano-Fameniano (~360 M. a.), no Devónico Superior. **B)** No Devónico Médio, verifica-se um avanço das plantas para biótopos um tanto mais secos e a emergência de árvores e outras plantas lenhosas com crescimento secundário; no canto superior esquerdo, identificam-se duas árvores, da esquerda para a direita, uma pteridospérmica *Medullosales* (na realidade uma árvore carbónica) e um licófito (os mesmos grupos repetem-se no lado esquerdo da figura). [Gravuras de Zdeněk Burian (1905-1981).]

4. OCUPAR O SOLO E O ESPAÇO: LICÓFITOS E EUFILÓFITOS

EVOLUÇÃO DA RAIZ E CLIMA

A evolução da raiz

A raiz, tal como foi caracterizada no volume I, é um dos três órgãos fundamentais das plantas. Além do geotropismo positivo, caracterizam a raiz a simetria radial, a presença de pelos radiculares e de caliptra, e a ausência de adaptações à fotossíntese (e.g., estomas e cloroplastos) (Kenrick & Strullu-Derrien, 2014; Groff & Kaplan, 1988). Os 'riniófitos', e outros grupos basais de polisporangiófitos do final do Silúrico-início do Devónico, além de afílos não tinham raiz – dispunham de um **sistema de enraizamento com base em rizoides** (*rhizoid-based rooting systems*) (Kenrick & Strullu-Derrien, 2014), constituído por caules mais ou menos modificados, tipo estolho (prostrados sobre o solo) ou rizoma (submersos no solo), com rizoides dispersos. A raiz

evoluiu numa larga janela de 40 M. a. Nos paleossolos do início do Devónico detetam-se já pequenas raízes/ rizomas de licófitos²⁸ e de outros grupos de plantas herbáceas; no Devónico Superior evoluíram espécies com um sistemas radicular mais denso, que chegava a penetrar mais de 1 m de profundidade no solo (Gensel et al., 2001) (Figura 66).

As raízes foram a grande novidade evolutiva trazida, de forma independente, primeiro pelo clado dos licófitos (~419-408 M. a.) e depois pelos eufilófitos (v.i.) (Kenrick & Strullu-Derrien, 2014). Portanto, a evolução da raiz é posterior à divergência entre licófitos e eufilófitos – os grupos tronco dos licófitos e dos eufilófitos não tinham raízes. Em ambos os grupos, a raiz evoluiu a partir de um sistema de enraizamento de natureza caulinar com base em rizoides. Nos eufilófitos, a ramificação das raízes é endógena, a uma certa distância do meristema apical,

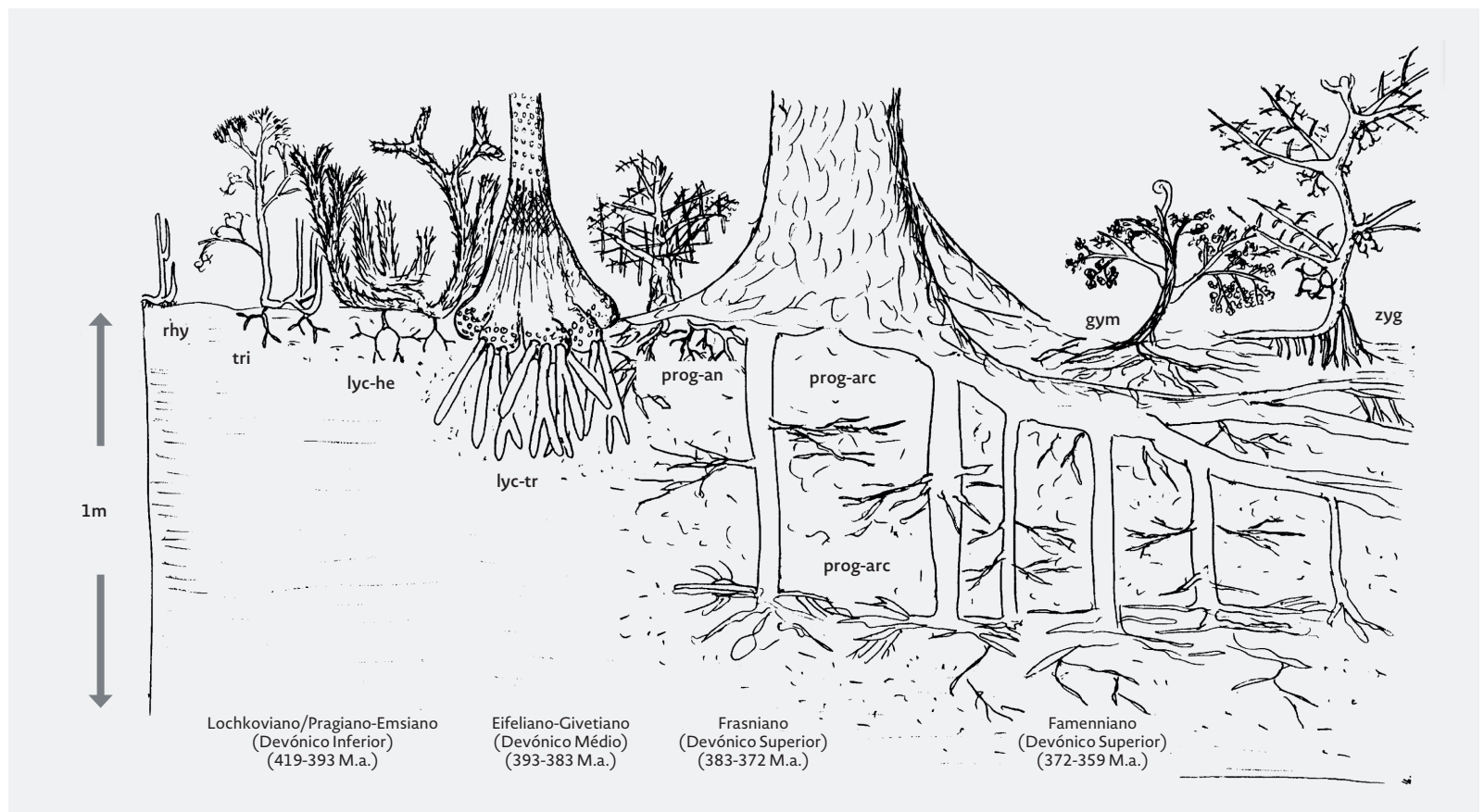


FIGURA 66

Evolução da raiz: dimensão relativa, forma e profundidade dos sistemas vasculares de espécies do Devónico Inferior (Pragian-Emsiano), Médio (Eifeliano-Givetiano) e Superior (Frasniano-Famenniano). Legenda: rhy – riniófitos, e.g., *Aglaophyton* e *Horneophyton*; tri – trimerófitos, e.g., *Psilophyton*; lyc-he – licófitos basais herbáceos, e.g., *Asteroxylon* e *Drepanophycus*; lyc-tr – licófitos basais arbóreos, e.g., *Lepidosigillaria* e *Cyclostigma*; prog-an – progimnospérmicas Aneurophytales, e.g., *Tetraxylopteris*; prog-arc – progimnospérmicas Archaeopteridales, e.g., *Archaeopteris*; gym – gimnospérmicas basais, e.g., *Elkinsia* e *Moresnetia*; zyg – polipodiófitos basais, e.g., *Rhacophyton*. [Algeo & Scheckler, 1998.]

a partir do periciclo ou da endoderme; nos licófitos, as raízes ramificam-se dicotomicamente através da divisão em dois do meristema apical – duas soluções evolutivas para o mesmo processo.

A evolução ainda ensaiou outros sistemas de enraizamento. As «raízes» dos licófitos arbóreos dos pântanos carboníferos eram constituídas por sistemas caulinares dicotomicamente ramificados e pouco profundos, sendo a absorção de água e de nutrientes realizada por microfílos muito modificados, que se destacavam da planta mãe à medida que esta crescia (**sistema radicular tipo *Stigmara***) (Rothwell cit. Kenrick & Strullu-Derrien, 2014). Um sistema radicular semelhante ocorre nos atuais *Isoetes* (Lycopodiidae) (Raven & Edwards cit. Matsunaga & Tomescu, 2016). O crescimento secundário dos licófitos carboníferos não envolvia a produção de novo floema, facto que dificultaria a distribuição de fotoassimilados às raízes. Foi, por isso, proposto que o sistema tipo *Stigmara* era autossuficiente e para tal emitia raízes com microfílos fotossintéticos que emergiam à superfície do solo (Phillips & DiMichele, 1992).

A zona pilosa é a parte da raiz mais eficiente na absorção de água e de nutrientes. Descobriu-se que a rede de regulação genética que controla o desenvolvimento dos rizoides nos gametófitos dos 'briófitos' é a mesma que controla os pelos radiculares nos esporófitos das plantas vasculares (Jones & Dolan, 2012). Sabe-se também que os genes que regulam o meristema apical da raiz parece terem sido originados a partir de uma duplicação dos genes dos meristemas apicais caulinares (Ligrone et al., 2012). Provavelmente, o sistema radicular das plantas vasculares atuais é uma elaboração evolutiva dos rizomas dos 'riniófitos' (Kenrick & Crane, 1997). Deste modo, o sistema radicular dos traqueófitos pode ser entendido como um sistema tubular com características anatómicas semelhantes aos caules dos primeiros polisperangiófitos, com uma anatomia, ao contrário do caule, fixada numa condição primitiva, que penetra e percorre o solo numa busca incessante de água e nutrientes, conectando os pelos radiculares absorventes com a parte aérea das plantas.

A água das chuvas naturalmente retida em profundidade em substratos porosos ficou, com o aparecimento das raízes, disponível para as plantas. Esta água tem a enorme vantagem de estar protegida da evaporação, de compensar, total ou parcialmente, períodos de penúria de precipitação e de servir de solvente aos nutrientes libertados pela meteorização das rochas ou pela ciclagem microbiana da matéria orgânica. A partir do momento que uma camada superficial, de 10 cm nos solos argilosos ou de 20 cm nos solos arenosos, fique seca, as perdas por evaporação através da superfície do solo ficam francamente reduzidas²⁹. Com mais água, a interrupção do crescimento é menor nos territórios com precipitações irregulares ou sazonais. Sem um

QUADRO 6 A evolução das plantas e o solo

A expansão espacial de ecossistemas com cada vez mais biomassa vegetal aumentou a produção de resíduos e forçou a acumulação de matéria orgânica no solo. A degradação microbiana de resíduos orgânicos soterrados no solo gera CO₂ que fica retido na atmosfera do solo; o CO₂ reage com a água do solo dando origem a um ácido fraco, o ácido carbónico (H₂CO₃). O ácido carbónico dissocia-se em ião hidrogenocarbonato (HCO₃⁻) ou ião carbonato (CO₃²⁻), libertando protões (H⁺) que, por sua vez, atacam as estruturas cristalinas das rochas. É este o mecanismo base da meteorização química. A meteorização química das rochas foi acelerada pela densas redes de micorrizas que desde o início acompanham a evolução das plantas terrestres, e, a partir do Devónico Médio, pela evolução da raiz (Quirk et al., 2015). As plantas absorvem grande parte dos nutrientes do solo sob a forma iónica, dissolvidos em água. A meteorização química das rochas gera vários subprodutos, uns solúveis, outros não. São solúveis os iões Na⁺, Cl⁻ e carbonato, e importantes nutrientes vegetais como o K⁺, Ca²⁺ e o Mg²⁺. Os iões PO₄³⁻, HPO₄²⁻ e H₂PO₄⁻ tendem a ser insolubilizados pelo cálcio, ferro e alumínio, na forma de espécies químicas não assimiláveis pelas plantas (a biodisponibilidade do fósforo é máxima com pH próximo da neutralidade). A formação de minerais da argila – a fração mais fina (dimensão média < 0,002 mm) e reativa do solo – a partir do rególito (rocha fragmentada ou pulverizada, mais ou menos alterada pela meteorização) aumenta a fertilidade do solo porque as argilas, à semelhança da matéria orgânica do solo, têm cargas eléctricas à superfície que retêm os nutrientes catiónicos (de carga positiva) libertados pela meteorização das rochas. Os nutrientes adsorvidos nas argilas e na matéria orgânica do solo estão (parcialmente) protegidos da lixiviação (arrastamento pela água para fora da rizosfera) e disponíveis para serem absorvidos pelas plantas. Os solos quimicamente férteis têm uma elevada capacidade de troca catiónica (muitas cargas eléctricas positivas por unidade de massa), e um grande stock composicionalmente equilibrado de nutrientes, recarregável a partir de uma reserva mineral facilmente meteorizável. O solo tal como o conhecemos e definimos hoje é uma criação devónica. Como veremos, na história evolutiva das plantas identifica-se um segundo momento de profunda alteração das propriedades dos solos à escala global: a evolução das angiospérmicas («Causas para o sucesso evolutivo das angiospérmicas»).

acesso a esta água, as plantas jamais poderiam evoluir para crescer em altura. A raiz foi um pré-requisito para a evolução do arbusto e da árvore.

Efeito das primeiras plantas vasculares na química da atmosfera e no clima

As plantas terrestres do Ordovícico (485-444 M. a.) e do Silúrico (444-419 M. a.) eram ainda muito pequenas, não possuíam raízes e a sua área de ocupação era demasiado escassa para exercerem um efeito significativo na meteorização das rochas e na formação de solo. Crê-se que tiveram um efeito residual nos ciclos biogeoquímicos e na composição química da atmosfera. A evolução das plantas vasculares, em particular após a «invenção da raiz», desencadeou um poderoso processo de retroação positiva (Quadro 6), em que a expansão espacial das plantas e a evolução de espécies de biomassa crescente, por um lado, e a meteorização das rochas e a diferenciação de solos mais profundos e férteis, por outro, se amplificaram mutuamente (Lenton et al., 2012). A raiz teve outra consequência: separou espacialmente a parte fotossintética da planta (canópia) do sistema radicular, abrindo caminho ao estabelecimento de relações simbióticas com bactérias diazotróficas (na raiz ou na rizosfera) (Allen et al., 2017) – o azoto é o grande nutriente da produtividade, recorde-se. Com o alargamento da superfície terrestre coberta com plantas numa atmosfera oxigenada, vieram os primeiros fogos, na última época do Silúrico, no Pridoli (423-419 M. a.) (Glasspool et al., 2004).

O teor de matéria orgânica do solo depende das taxas de incorporação de resíduos no solo (por sua vez relacionada com a produtividade) e de mineralização da matéria orgânica («Sequestro de carbono na forma orgânica»). O teor de matéria orgânica varia de perto de 0% nos solos dos desertos a mais de 20% (frequentemente > 50%) nas turfeiras. A evolução das plantas vasculares causou a sequestração no solo de enormes quantidades de CO₂ (soil carbon burial) porque o input de matéria orgânica no solo aumentou e a evolução da lenhina diminuiu a sua taxa de mineralização. Para compreender a dimensão do stock de carbono no solo, basta saber que, atualmente, o solo armazena 80% (2500 x 10¹² kg) do carbono total dos ecossistemas terrestres (3170 x 10¹² kg), um valor 3,1 vezes superior ao carbono acumulado na atmosfera (800 x 10¹² kg) (v. Ontl & Schulte, 2012). Como se explicou no ponto «Glaciações bola de neve proterozoicas», a meteorização dos silicatos consome CO₂, que se precipita nos mares sob a forma de rochas carbonatadas. A meteorização das rochas tem, porém, um outro efeito. Parte dos nutrientes minerais são lixiviados pela água das chuvas e transportados para o mar. No Devónico ocorreu um aumento da concentração de nutrientes nos mares pouco profundos que originou grandes explosões de

plâncton. A grande produtividade planctónica gerou ambientes bênticos anóxicos, modificando significativamente os habitats marinhos, e potenciou ainda mais a sequestração de carbono («Efeitos das primeiras plantas terrestres na composição química da atmosfera e no clima») (De Vleeschouwer et al., 2017). A sequestração de carbono sob a forma de carvão no Carbonífero envolve outros mecanismos de natureza climática e tectónica («Causas da acumulação de carvão»).

Por intermédio desta complexa cadeia causal, a expansão das plantas vasculares com raiz causou um aumento dos stocks de carbono sequestrado na litosfera e na hidrosfera, que, por sua vez, se traduziu numa descida acentuada da pCO₂ no Devónico Médio, no intervalo 416-360 M. a. (Figura 43). O clima manteve-se quente até ~360 M. a., em torno desta data tornou-se progressivamente frio e árido. O período frio que se seguiu, conjugado com uma intensa anoxia oceânica e alterações na composição da atmosfera, supõe-se, contribuiu para uma importante extinção global: a extinção do Devónico Superior [«A extinção frasniano-fame-niana (~360 M. a.)»].

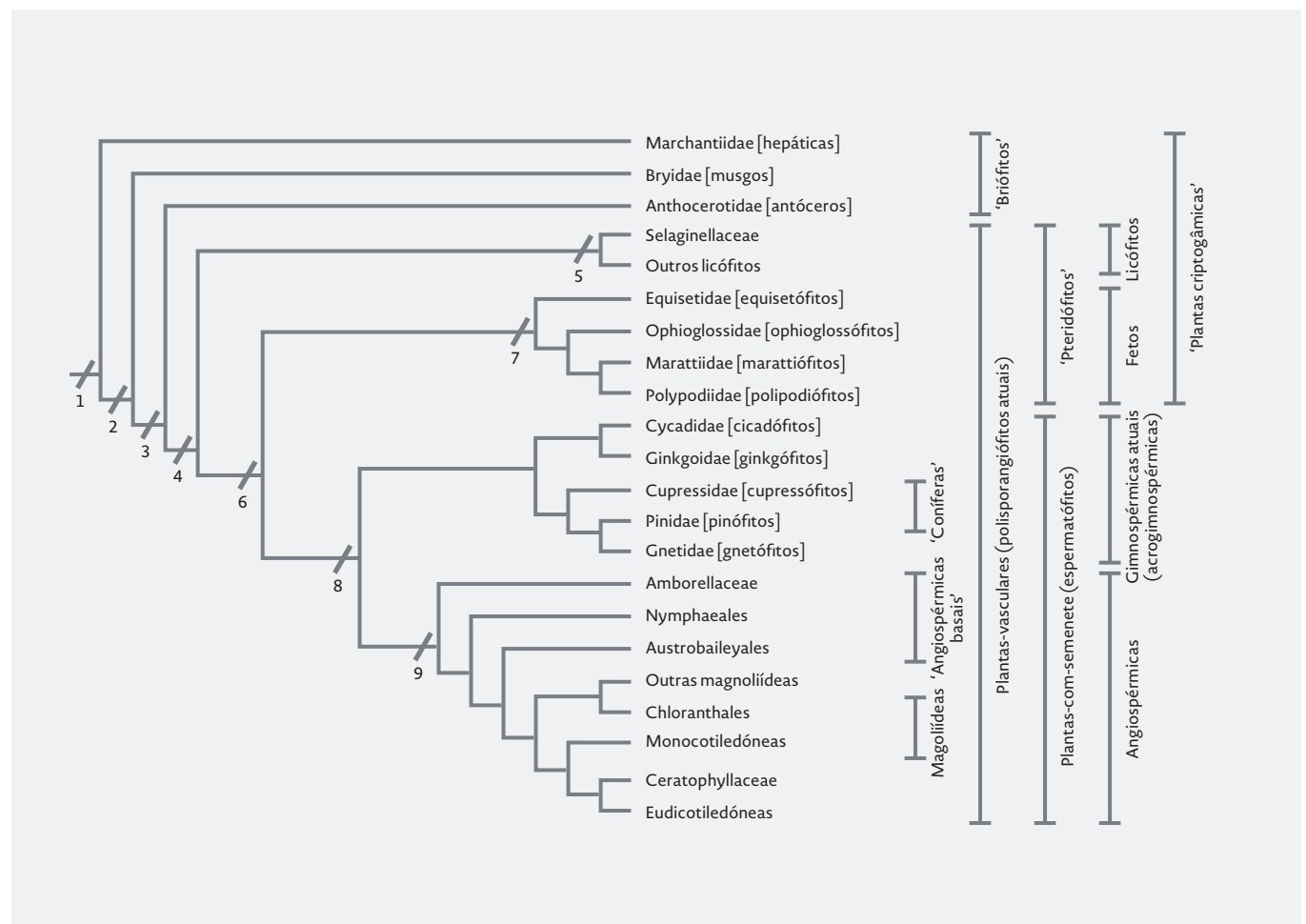


FIGURA 67

Relações evolutivas entre as plantas terrestres atuais. Apomorfias: 1 – crescimento tridimensional, esporos, esporopolenina, alternância de gerações e embrião; 2 – estomas no esporófito; 3 – esporófito fotossintético e arquegônios mergulhados no tecido do gametófito; 4 – esporófito ramificado, esporos triletes, traqueídeos, dominância do esporófito; 5 – raiz, microfilos; 6 – raiz; 7 – megafilo, feixes vasculares em forma de H no pecíolo das folhas; 8 – megafilo, câmbio vascular, xilema e floema secundários, periderme, pólen e semente; 9 – vasos lenhosos, ramificação axilar, flor. Filogenia baseada em Liu et al. (2014) para os briófitos, Rothfels et al. (2015) para os fetos e Wickett et al. (2014) para os licópodos, gimnospérmicas atuais e angiospérmicas (excetuando Ceratophyllaceae). Nomenclatura de acordo com Chase & Reveal (2009). «Criptogamia» significa, literalmente, gametófito escondido (no solo). [Original.]

Os nexos causais explorados mais relevantes neste ponto foram identificados por Algeo et al. (1995) na designada hipótese da «land plant-weathering rate». Há uma evidente e complexa conexão causal entre as plantas terrestres, o clima terrestre e a evolução da vida, que pode ser esquematizada do seguinte modo:

- Inovações evolutivas das plantas terrestres =>
- Aumento da produção de biomassa e da libertação de ácidos no solo pelo sistema radicular (e micorizas associadas) e pela decomposição microbiana dos resíduos vegetais =>
- Aumento da acumulação de carbono orgânico no solo e aceleração da meteorização das rochas =>
- Aumento da sequestração de CO₂ no solo e no fundo dos oceanos sob a forma de carbonatos ou depósitos orgânicos =>
- Redução do teor atmosférico de CO₂ =>
- Descida da temperatura =>
- Aumento das taxas de extinção, eventualmente suficientemente elevadas para atingir a categoria de extinção em massa =>
- Novas soluções evolutivas, eventualmente sucedidas por radiações adaptativas.

Este mecanismo não tem ação imediata porque as inovações não provocam alterações «instantâneas» do coberto vegetal, a química da atmosfera e o sistema climático exibem uma resiliência natural, e podem entrar em ação mecanismos de sinal contrário (e.g., eventos LIP). Entre a evolução de sistemas radiculares profundos e a glaciação do Devónico Final vai um intervalo de c. 30 M. a. Admite-se que o mecanismo antes descrito condicionou pelo menos duas vezes a história evolutiva das plantas terrestres: i) diversificação e emergência de novos grupos de plantas vasculares no Devónico, e ii) a diversificação das angiospérmicas. O arrefecimento do globo causado pela expansão das plantas com raiz no Devónico teve como corolários evolutivos a «invenção» do megafilo (e a evolução dos eufilófitos) e a extinção de 'riniófitos', 'zosterofilófitos' e 'trimerófitos' [«Teoria telomática de W. Zimmermann. A evolução da folha (megafilo)»]. A emergência das angiospérmicas baixou de forma mais lenta mas irreversível a pCO₂ do Cretácico Superior em diante (Taylor et al., 2009), potenciou o seu próprio sucesso evolutivo em detrimento das gimnospérmicas e abriu caminho para um arrefecimento do globo na segunda metade do Cenozoico, que ainda hoje perdura e condiciona a vida no planeta.

As plantas modificam profundamente o ambiente, são **engenheiros de ecossistemas** (ecosystem engineers); por vezes, estas alterações são tão profundas e generalizadas que condicionam e, eventualmente, desembocam primeiro em extinções e depois em novos surtos evolutivos.

OS LICÓFITOS

Evolução

Dois grupos irmãos fundamentais na história da flora terrestre, os licófitos e os eufilófitos (Figuras 67 e 68), evoluíram, respetivamente, no final do Silúrico e a meio do Devónico. Os **licófitos** (Lycopodiidae) são extraordinariamente antigos, divergiram de um zosterofilófito no Silúrico Superior, pelo menos 50 M. a. antes dos restantes 'pteridófitos', concretamente dos monilófitos. A *Baragwanathia*, o mais antigo licófito fóssil de que há conhecimento, coexistiu com os 'riniófitos', e com outras plantas estruturalmente simples (Figura 69; Taylor et al., 2009). A origem silúrica da *Baragwanathia* é coerente com as datações do Ordovícico Superior-Llandovery dos traqueófitos e corrobora uma origem única das plantas vasculares (e dos traqueídeos) («As primeiras plantas vasculares»).

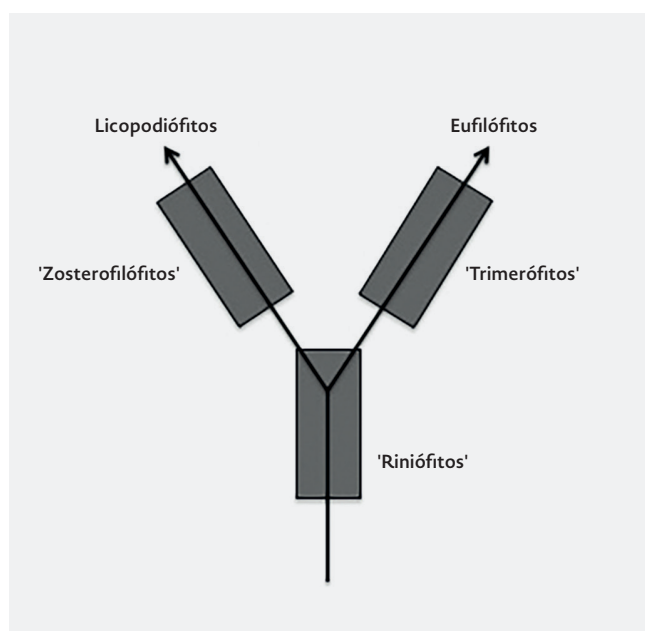


FIGURA 68
Ancestrais e relações filogenéticas entre licopodiófitos e eufilófitos.
[Original.]



FIGURA 69
Os primeiros licófitos: fóssil australiano de *Baragwanathia longifolia*. Os mais antigos fósseis do género datam do Pridoli, a última época do Silúrico (c. 422 M. a.) (Kraft & Kvaček, 2017).
[Rodney Start, Museums Victoria.]

FIGURA 70
Licófitos atuais.
A) *Diphasiastrum*
madeirense
 (Lycopodiaceae);
 N.B., estróbilos na
 extremidade dos
 caules e ramificação
 dicotômica.
B) *Palhinhaea cernua*
 (Lycopodiaceae).
C) *Isoetes hystrix*
 (Isoetaceae).
D) *Selaginella krausiana*
 (Selaginellaceae).
 [A, B e D, Açores; C,
 Portugal continental;
 fotos: Carlos Aguiar.]



Os licófitos tiveram um pico de diversidade e de abundância no Carbonífero (359-299 M. a.), tendo alguns gêneros desempenhado um importante papel nos ecossistemas terrestres deste período (e.g., *Asteroxylon* e *Lepidodendron*) (Figura 73-A, B). A maioria das jazidas de carvão do Carbonífero provém do lenho de licófitos lenhosos. A sua importância declinou a partir do Pensilvânico. As primeiras plantas heterospóricas surgiram nos licófitos.

Licófitos atuais (subclasse Lycopodiidae)

Os licófitos são plantas terrestres rizomatosas de ramificação dicotômica, com microfilos (sem megafilos) (Figura 70). A flora atual compreende três ordens. As Lycopodiales são homospóricas (esporos iguais) e produzem gametófitos bissexuados. Os esporófilos das Lycopodiales surgem organizados em estruturas reprodutivas semelhantes a pequenos cones ou cilindros (estróbilos) localizadas na extremidade dos caules; quando maduros, os estróbilos caem no solo, libertando os esporos. As Selaginellales e as Isoetales são heterospóricas com gametófitos unissexuados. As Selaginellales desenvolvem caules prostrados muito característicos. As Isoetales são um estranho grupo

de plantas gramínoides com folhas estreitas, em cuja base alargada se alojam os esporângios. O grupo coroa das Isoetales diferenciou-se a meio do Paleogénico (Wood et al., 2020). Têm uma moderada relevância na flora atual (~1300 espécies) (PPG I, 2016); estão escassamente representadas em Portugal (9 sp. em Portugal continental, 8 nos Açores e 6 na Madeira).

OS EUFILÓFITOS. A EVOLUÇÃO DA FOLHA

Teoria telomática de W. Zimmermann. O megafilo

Em termos funcionais, as plantas distinguem-se dos restantes seres vivos pela junção de duas grandes características: i) o consumo de nutrientes a partir de soluções nutritivas gasosas (ar) e líquidas (água do solo) muito diluídas (volume I), e ii) a fototrofia. O ar em torno das plantas está em permanente renovação; os nutrientes e a água, pelo contrário, têm de ser continuamente esgravatados no solo. A conversão da energia solar em energia química é proporcional à superfície de coleção e conversão da energia solar interposta entre a radiação solar e o solo.

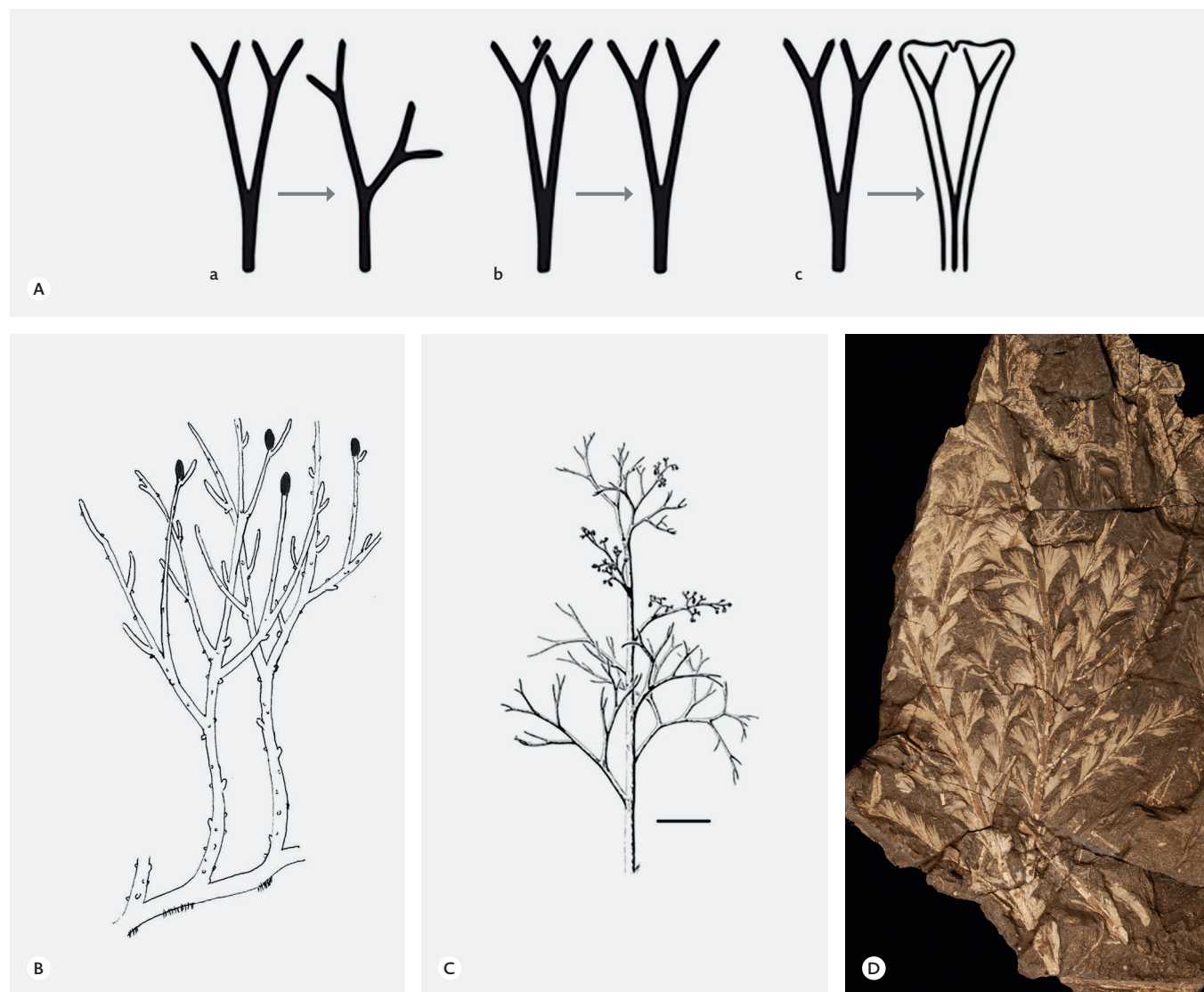


FIGURA 71
Evolução do megafilo.
A) Sequência de três processos elementares na evolução dos megafilos a partir de um sistema de telomas:
a – culminação (overtopping);
b – planação (planation);
c – concreção (webbing).
B) Ramificação simples de *Rhynia* (riniófito, c. 410 M. a.).
C) Planação em *Actinoxylon* (progimnospermica, c. 380 M. a.).
D) Concreção em *Archaeopteris* (progimnospermica, c. 370 M. a.).
A, Zimmermann (1952); C e D, Wikimedia Commons.]

O sistema de enraizamento com base em rizoides e os sistemas de ramos afilos (sem folhas) tridimensionais dos 'riniófitos' foram uma solução temporária e ineficiente para capturar água, nutrientes e luz. A seleção trabalhou ativamente estas ineficiências e forçou a evolução nas plantas vasculares, por mais de uma vez, de duas soluções engenhosas: a raiz e um sistema de caules com folhas, que se ramificam e adelgaçam até que uma rede fina de raízes e folhas preencha o espaço, transformando a planta numa barreira densa e espessa, especializada na captura de recursos diluídos e escassos. Tanto a raiz como a folha evoluíram a partir de um órgão primordial: o caule.

A **teoria telomática** (telome theory) do botânico alemão Walter Zimmermann (1892-1980) (Figura 49-B; Figura 71) tem servido, desde os anos 30 do século passado, para explicar as inovações evolutivas verificadas ao nível da folha nas primeiras fases da evolução das plantas vasculares. Ainda no âmbito da teoria telomática, os caules providos de sistemas vasculares complexos, que caracterizam os traqueófitos mais evoluídos, teriam resultado da concrescência de dois ou mais telomas. Esta ramificação da teoria telomática não é desenvolvida neste texto. A teoria é também usada para explicar a evolução do tegumento da semente (Figura 84).

A condição arcaica do corpo das plantas vasculares resume-se a um sistema tridimensional de caules fotossintéticos afilos, com um único feixe vascular, dicotomicamente ramificados, estéreis ou encimados por esporângios. Os 'riniófitos' representam esta condição. Zimmermann designou por **telomas** os segmentos terminais determinados e estéreis de caules dicotomicamente ramificados. No volume I reconheceram-se dois tipos de estruturas foliares: microfilos e megafilos, o primeiro silúrico, o segundo devónico. Os **microfilos** são estruturas folheares irregularmente distribuídas pelo caule, pequenas e em forma de agulha (aciculares), sem lacunas folheares e abastecidas por uma única nervura não ramificada. Os **megafilos** têm, originalmente, uma forma laminar, um sistema vascular complexo, lacunas folheares e ligam-se ao caule por um pecíolo. Para W. Zimmermann, os microfilos são telomas reduzidos; os megafilos teriam evoluído a partir de sistemas tridimensionais de telomas, envolvendo

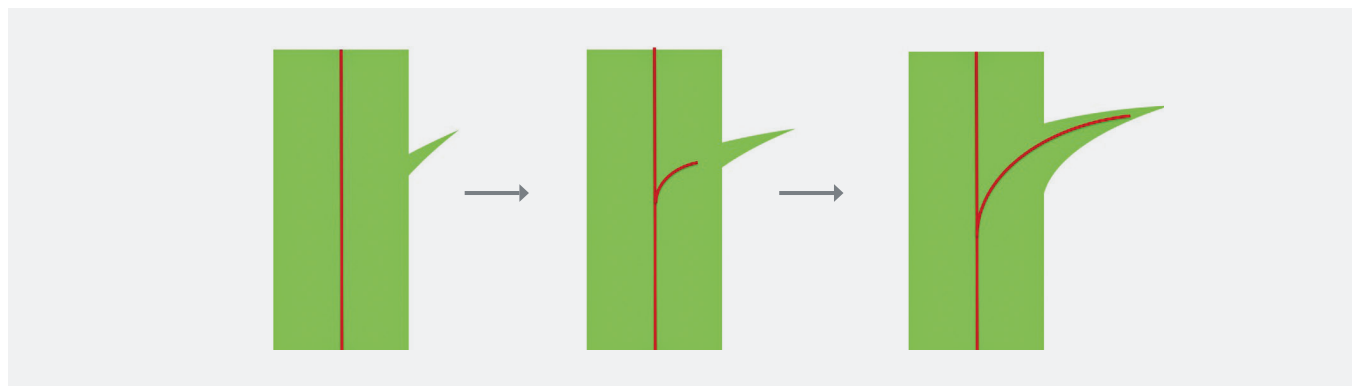
uma série hipotética de três transformações sequenciais (Figura 71) (Beerling & Fleming, 2007):

- i) **culminação** – diferenciação de ramos laterais determinados (telomas) dominados por caules (eixos) de crescimento indeterminado;
- ii) **planação** – torção dos sistemas de ramos laterais (telomas) de modo a ocuparem um mesmo plano;
- iii) **concrecência** – diferenciação de limbos folheares através da conexão dos telomas aplanados por expansões laterais de mesofilo clorofilino (as nervuras foliares são remanescentes dos telomas).

A produção de ramos laterais fotossintéticos determinados e tridimensionais característicos da culminação é visível nos 'trimerófitos' do Devónico Inferior (e.g. *Psilophyton*). A planificação otimiza a dispersão dos esporos e a interceção da luz; possivelmente, tem também vantagens mecânicas – foram detetadas em várias 'progimnospermicas' (*Actinoxylon*) e cladoxilópsidos do Devónico Médio (Figura 71-C e 78). Nas 'progimnospermicas' do género *Archaeopteris*, no Devónico Superior (~370 M. a.), observa-se um mesofilo foliar, muito recortado, a conectar os segmentos de ramos laterais (concrecência): tinham evoluído os megafilos (Figura 71-D).

Os microfilos (primários³⁰) evoluíram uma única vez nos licófitos. Os megafilos evoluíram de forma independente quatro (equisetófitos, polipodiófitos, 'progimnospermicas' e plantas com semente) ou talvez mesmo nove vezes (Tomescu, 2009). A ontologia das folhas dos polipodiófitos e das plantas com semente indicia uma origem evolutiva distinta: enquanto as folhas dos polipodiófitos são construídas a partir uma única célula meristemática inicial, as folhas das plantas com semente desenvolvem-se a partir de um grupo de células recrutadas no flanco do meristema apical (Vasco et al., 2013). No Mississípico (359-323 M. a.), a flora terrestre era dominada por licófitos arborescentes com grandes microfilos, acompanhados por vários grupos de plantas com megafilos (fetos, 'pteridospérmicas' e equisetófitos); as plantas com megafilos ganharam dominância do Pensilvânico, e em definitivo no Triásico Médio, com

FIGURA 72
Evolução do microfilo
de acordo com
a teoria das enações
de F. O. Bower.
[Original.]



o declínio dos licopódios arbóreos, a expansão dos monilófitos e a emergência das acrogimnospermicas.

A ideia de que a evolução da forma das plantas terrestres pode ser reduzida a um conjunto elementar de mecanismos atuante numa estrutura elementar – o teloma – é muito apelativa. Porém, não são conhecidas séries fósseis completas de espécies filogeneticamente aparentadas que confirmem a evolução da folha a partir da transformação de telomas. E a distinção entre microfilo e megafilo no registo fóssil não é límpida. Têm sido propostas hipóteses alternativas à teoria telomática para explicar a evolução das estruturas foliares. Por exemplo, é mais ou menos consensual que os microfilos evoluíram a partir de emergências espiniformes (**enações**) do caule, inicialmente avasculares, conforme havia proposto F. O. Bower (Figura 72). As evidências genéticas e paleontológicas confluem, porém, na corroboração da teoria telomática da evolução do megafilo (Beerling, 2007).

O clima e a evolução do megafilo

O suprarreferido colapso devónico da pCO_2 (Figura 43) e a descida da temperatura global parecem estar relacionados com a emergência de novas soluções evolutivas no clado das plantas vasculares, entre as quais sobressaem as folhas verdadeiras (megafilos), cormo (já com raiz) de maior massa, altura e complexidade (Beerling, 2005; Beerling, 2007) e, possivelmente, o crescimento secundário (lenhófitos). Estas inovações, por sua vez, explicam a explosiva diversificação devónica das plantas vasculares, a extinção dos polisorangiófitos e o intenso *turnover* de flora no final do Devónico. Este processo, como se verá, terá sido facilitado por eventos geológicos catastróficos [«A extinção frasniano-fameniana (~360 M. a.)»]. A argumentação é a que se segue.

Os ‘riniófitos’ eram constituídos por sistemas de caules esguios (telomas), mais ou menos eretos, de escassa altura, pouco eficientes a capturar a luz. Uma parte significativa da luz incidente atingia o solo e, eventualmente, os talos prostrados dos gametófitos. Estruturas vegetativas tão simples evitavam o sobreaquecimento das plantas, mas coartaram durante 40-50 M. a. a evolução dos megafilos e a complexificação do corpo das plantas vasculares (Beerling, 2005). Quando a *Cooksonia* e outros polisorangiófitos basais colonizaram a terra firme, viviam num clima muito mais quente e dispunham de 15 vezes mais CO_2 na atmosfera do que hoje (Beerling, 2007).

A primeira resposta à fome de carbono consistiu num aumento da densidade estomática (número de estomas por unidade de área). Os estomas aumentaram a eficiência fotossintética sob baixas concentrações de CO_2 e simultaneamente, potenciaram as perdas de água por transpiração – e a transpiração arrefece as plantas. Entretanto, a descida da concentração de CO_2

na atmosfera causou uma queda acentuada da temperatura terrestre («Efeito das primeiras plantas vasculares na química da atmosfera e no clima»). Um sistema eficiente de arrefecimento e temperaturas ambientais mais baixas criaram uma oportunidade para a evolução de estruturas laminares fotossintéticas (megafilos), perpendicularmente expostas ao sol, de outro modo sujeitas a sobreaquecimento.

Os megafilos incrementaram, em simultâneo, a eficiência da interceção da luz e da fotossíntese (sob uma atmosfera cada vez mais pobre em CO_2). A maior produção de fotossintetizados por unidade de massa e a prévia evolução da raiz possibilitaram um aumento da massa e da altura dos esporófitos, que por sua vez favoreceu a evolução de uma vasculatura mais eficiente. Na mesma senda evolutiva, a meio do Devónico surge o câmbio vascular e o crescimento secundário.

Um esporófito que cresce em altura e ensombra o solo é incompatível com uma fase gametofítica prolongada e de grande biomassa. Por outro lado, os sistemas de caules de baixa cobertura dos ‘riniófitos’, pouco eficientes a capturar luz e carbono, certamente adaptados a ambientes muito favoráveis à vida vegetal (solos de baixa), não podiam competir com os eficientes e grandes eufilófitos. Estavam criadas as condições para a completa subordinação do gametófito ao esporófito, para a exclusão competitiva dos ‘riniófitos’ e de outros grupos basais de polisorangiófitos (e.g., ‘zosterofilófitos’ e ‘trimerófitos’), e para uma radiação adaptativa dos eufilófitos [«A extinção frasniano-fameniana (~360 M. a.)»].

Os eufilófitos

Os **eufilófitos** (Euphyllophyta) abrangem os monilófitos (fetos) e os lenhófitos. Os lenhófitos, por sua vez, englobam os ancestrais já extintos das plantas com semente (as ‘progimnospermicas’), e as plantas com semente (Figura 64). O nome **eufilófito** alude ao facto de os megafilos se terem diferenciado, neste grupo. Caracterizam-se ainda por se ramificarem lateralmente, pela inserção helicoidal das ramificações caulinares e, muito importante, pela presença de raízes. Os eufilófitos podem ser considerados os primeiros **cormófitos** por terem um corpo vegetativo com raízes, caules e folhas verdadeiras. Os eufilófitos, e todas as plantas vasculares atuais (exceto os licófitos), descendem dos ‘trimerófitos’, um grupo extinto basal de plantas vasculares.

MONILÓFITOS E LENHÓFITOS. EVOLUÇÃO DO CÂMBIO

Monilófitos

Os monilófitos são provavelmente monofiléticos (Wickett et al., 2014); estão representados nas floras

atuais pelos fetos. É possível que os extintos cladoxilópsidos estejam na base da árvore filogenética dos monilófitos (Figura 78). Dois grupos de monilófitos tiveram um grande significado na paisagem vegetal do Carbonífero em diante: os equisetófitos e os polipodiófitos, ambos representados na flora atual. Os equisetófitos recuam ao Devónico (409-384 M. a.); atingiram uma diversidade significativa no Carbonífero, com abundantes formas arbóreas (e.g., *Calamites*; Figura 73-C). A origem dos polipodiófitos está mal compreendida; os primeiros fósseis reconhecíveis como tal datam do final do Carbonífero.

Lenhófitos

Evolução do câmbio

O câmbio vascular e a produção de lenho secundário evoluíram de forma independente várias vezes – e.g., nos ‘trimerófitos’, licófitos, equisetófitos e lenhófitos –, a primeira das quais no Devónico Inferior (~408 M. a.) (Gerrienne et al., 2011), antes da evolução da raiz e da folha. Embora o lenho atualmente seja apenas produzido por plantas com semente, são abundantes fósseis de licófitos *Lepidondendrales* e de equisetófitos *Calamitales* lenhosos (Figuras 73-A, C).

Foi proposto que a evolução do crescimento secundário se deveu à descida da pCO_2 (Gerrienne et al., 2011). Como se referiu anteriormente, a fome de CO_2 forçou a evolução de densidades estomáticas elevadas no Devónico Médio. Para se alimentarem adequadamente, as plantas precisavam de manter os estomas abertos durante o período luminoso. A redução da resistência estomática à difusão do CO_2 envolve um temível *trade-off*: maiores perdas de água. O crescimento secundário teria então evoluído para reduzir as perdas de água (a lenhina e a suberina são substâncias hidrofóbicas). O aumento da água disponível para a transpiração trouxe um importante ganho: redução dos riscos de sobreaquecimento dos recém-evoluídos megafilos. O câmbio foi posteriormente utilizado com vantagem na organização do crescimento em altura.

O clado dos lenhófitos data do Devónico Médio (~397-385 M. a.), mas recua, provavelmente, ao Devónico Inferior (Gerrienne et al., 2011). Engloba dois grupos: as extintas ‘progimnospérmicas’ (*Progymnospermopsida*) e as plantas com semente, suas descendentes. O câmbio (**câmbio unifacial**) dos ‘pteridófitos’ paleozoicos e mesozoicos com crescimento secundário produzia quantidades limitadas de xilema secundário e nenhum floema secundário. Nos licófitos arbóreos, a resistência estrutural era atribuída por uma periderme muito espessa (v. Boyce & DiMichele, 2016). Portanto, o crescimento secundário destas plantas era muito distinto do que se pode observar nas gimnospérmicas e angiospérmicas atuais. O câmbio (**câmbio bifacial**) dos **lenhófitos**, pelo contrário, combina a produção centrípeta de xilema com a diferenciação de floema para o exterior (Pryer et

al., 1996). As células cambiais dos lenhófitos têm ainda a particularidade de conjugarem divisões periclinais com um grande número de divisões anticlinais, acompanhando o engrossamento do caule (Gerrienne et al., 2011). É fácil de perceber que estas duas características são essenciais nas grandes árvores, sobretudo em habitats não permanentemente húmidos. De facto, salvo raras exceções, entre os licófitos e os monilófitos, a altura da maior parte dos grupos anteriores aos lenhófitos é relativamente modesta (5-10 m).

‘Progimnospérmicas’

Os primeiros lenhófitos, as ‘progimnospérmicas’, são um grupo parafilético paleozoico de lianas, arbustos e árvores. Florestas monoespecíficas de *Archaeopteridales* dominaram as terras baixas do Devónico Superior (Frasniano 383-372 M. a.). As ‘progimnospérmicas’ regrediram acentuadamente no Carbonífero e extinguiram-se no Pérmico. As plantas deste grupo reproduziam-se por esporulação livre. São conhecidas espécies homo e heterospóricas. A raiz, a presença de câmbio bifacial, a anatomia do caule, tanto primário como secundário, e o modelo de ramificação, com um alongamento monopodial do tronco e ramos de várias ordens de crescimento indeterminado, aproximam-nas das gimnospérmicas atuais (Taylor et al., 2009).

Nas ‘progimnospérmicas basais’, os *Aneurophytales*, a última fase da evolução do megafilo – a concrecência – não estava concluída: em vez de folhas (megafilos) tinham ramos laterais de ramificação dicotómica, estando as ramificações de última ordem reduzidas a pequenos apêndices fotossintéticos. Nas *Archaeopteris* (*Archaeopteridales*), um grupo mais avançado de árvores ‘progimnospérmicas’ (Figura 71-D), conectavam-se ao tronco grande ramos dispostos num único plano, com pequenos megafilos de nervação dicotómica, por vezes peciolados. Pelo menos em algumas espécies, os esporângios inseriam-se na página inferior de folhas especializadas (esporofilos), como acontece em alguns fetos atuais.

A bifurcação (ramificação dicotómica) é a forma ancestral de ramificação de gametófitos e esporófitos. A ramificação axilar evoluiu de forma independente nos gametófitos das hepáticas e musgos e nos esporófitos das plantas vasculares (Harrison, 2017). As ‘progimnospérmicas’ não possuíam ainda gemas axilares; folhas com gemas axilares (e a ramificação axilar) evoluíram num grupo não determinado de fetos com semente.

Admite-se que a origem das plantas com semente radica num grupo não identificado de ‘progimnospérmicas’ heterospóricas. Portanto, a evolução do crescimento secundário e de uma vasculatura moderna precedeu a evolução da folha (megafilo), a heterosporia e a semente. A hipótese de as gimnospérmicas terem evoluído de

um aneurofitais homospórico não pode, porém, ser descartada.

OS MONILÓFITOS ATUAIS (FETOS)

Grandes grupos

Os ‘pteridófitos’ são os descendentes mais diretos das primeiras plantas vasculares na flora vascular atual. O ciclo de vida dos ‘pteridófitos’ principia com a germinação dos esporos e a formação de um protalo (= gametófito dos ‘pteridófitos’), haploide, raramente com mais de 10 mm de comprimento, provido de rizoides e semelhante ao talo de algumas hepáticas, onde se diferenciam anterídios e/ou arquegônios (Walker, 2012). A deslocação dos anterozoides em direção à oosfera, retida num arquegônio, depende da presença de um filme contínuo de água. Embora tenham introduzido um número significativo de inovações evolutivas vantajosas,

os ‘pteridófitos’ partilham com os ‘briófitos’ a necessidade da presença ininterrupta de água para cumprirem o ciclo sexual. Concluída a fecundação, o crescimento vegetativo do esporófito pode decorrer com potenciais de água mais baixos no solo. Neste sentido, os ‘briófitos’ e os ‘pteridófitos’ são seres anfíbios.

Os ‘pteridófitos’ (‘pteridophytes’³¹) são um grupo para-filético (não compreendem todos os descendentes de um ancestral comum), razão pela qual este termo deve ser usado de forma coloquial. Sob esta designação são abrangidos dois grupos monofiléticos:

- Licópódios ou lycopodiófitos (Lycopodiidae);
- Monilófitos (Monilophyta) (= fetos³²; ferns).

Os licófitos são evolutivamente anteriores aos fetos [«Licófitos atuais (subclasse Lycopodiidae)»]. Reconhecem-se dois grandes grupos de fetos: ‘fetos eusporangiados’ e fetos leptosporangiados. Os ‘fetos



FIGURA 73
Exemplos fósseis dos grandes grupos atuais de ‘pteridófitos’.
A) *Lepidodendron dichotomum* (Lycopodiidae) (Carbonífero?); N.B., cicatrizes dos microfilos que revestiam os caules.
B) *Lycopodites selaginoides* (Lycopodiidae) (Carbonífero?).
C) *Calamites aproximatus* (Equisetidae) (Carbonífero?).
D) *Pecopteris miltoni* (Marattiidae) (Carbonífero?).
[Fósseis expostos no Museu Botânico da Universidade de Coimbra; identificações expostas; fotos: Carlos Aguiar.]

FIGURA 74
Esporângios.
 Esporângios agrupados em soros com indúsio (pequena aba que protege os esporângios) em *Polypodium vulgare* (Polypodiaceae, Polypodiidae). [Foto: Carlos Aguiar.]



eusporangiados – ophioglossófitos, equisetófitos e marattiófitos – retiveram a condição ancestral de esporângios com mais de uma célula de espessura, diferenciados a partir de várias células iniciais. Nos **fetos leptosporangiados** (= polipodiófitos), os esporângios têm uma célula de espessura e derivam de uma única célula inicial. Os **monilófitos** repartem-se por quatro grandes clados, geralmente tratados com a categoria de divisão ou classe, despromovidos por Christenhusz et al. (2011b) à categoria de subclasse (Figura 75):

- Equisetófitos (Equisetidae);
- Ophioglossófitos (Ophioglossidae);
- Marattiófitos (Marattiidae);
- Polipodiófitos (Polypodiidae).

Subclasse Ophioglossidae

As plantas da subclasse Ophioglossidae pertencentes ao género *Psilotum* (Psilotales) apresentam uma estrutura simplificada do corpo vegetativo (ausência de megafilos e de raízes) em resultado da simplificação evolutiva de um ancestral estruturalmente mais complexo.

A proximidade evolutiva entre os *Psilotum* (Psilotales) e os *Ophioglossum* e *Botrychium* (Ophioglossales) foi recentemente desvendada. Estes dois últimos géneros, ambos indígenas de Portugal continental, têm raízes verdadeiras e megafilos, mas, à semelhança dos *Psilotum*, a absorção de nutrientes do solo depende de associações micorrízicas. Os ophioglossófitos são um grupo de fetos homospóricos de escasso registo fóssil, pobre em espécies (~129 espécies) (PPG I, 2016). Com 4 sp. em Portugal.

Subclasse Equisetidae

A subclasse Equisetidae (equisetófitos) inclui fetos terrestres, herbáceos e rizomatosos, de caules articulados, estriados e ocos, com ramificações verticiladas e folhas verdadeiras (megafilos) muito reduzidas, escamiformes e verticiladas. Os chamados esporangióforos (estrutura na qual se inserem os esporângios) estão organizados em estróbilos localizados na extremidade dos caules. As equisetas são homospóricas, produzem gametófitos bissexuados ou masculinos. Atualmente, estão reduzidas a ~15 espécies no género *Equisetum*, quatro das quais presentes em Portugal continental.

Subclasse Polypodiidae

A subclasse Polypodiidae é o grupo mais evoluído (mais rico em caracteres derivados) e recente de fetos. Apresentam uma morfologia diversa. Geralmente são perenes e rizomatosos; algumas espécies têm uma fisionomia arbórea (e.g., *Cyathea cooperi*, Cyatheaceae, uma importante invasora nos Açores); raramente são anuais (e.g., *Anogramma leptophylla*, Pteridaceae). Os gametófitos são fotossintéticos e, por regra, com a forma de um coração estilizado. Os esporófitos apresentam folhas (megasporofilos) de grande dimensão (**frondes**), de prefoliação circinada (desenrolam-se formando como que um báculo), geralmente de recorte profundo ou 1-3 compostas. As frondes férteis e as frondes estéreis são morfologicamente distintas em algumas espécies (e.g., *Osmunda regalis* e *Blechnum spicant*; Figura 77). Os esporângios localizam-se na página inferior das frondes, solitários ou agrupados em **soros** geralmente protegidos por uma escama (**indúsio**) (Figura 74), têm uma única célula de espessura (leptosporângios) e contêm um número relativamente reduzido de esporos. Na superfície dos esporângios distingue-se uma fiada de células de paredes engrossadas (**anel**) que tem por função projetar de forma explosiva os esporos. A posição na folha, a estrutura dos esporângios e a estrutura do anel têm um enorme valor taxonómico. Os polipodiófitos são homospóricos, excetuando duas pequenas famílias aquáticas, Marsileaceae e Salviniaceae (inc. Azollaceae). A *Azolla filiculoides*, uma conhecida invasora aquática flutuante, é o mais pequeno feto conhecido, com um tamanho médio de 0,5-1,5 cm. A subclasse Polypodiidae é de longe o grupo mais diverso de fetos atuais com ~9000 espécies.



FIGURA 75
Grandes grupos de monilófitos.
Ophioglossidae:
A) *Psilotum nudum* (Psilotaceae);
B) *Ophioglossum vulgatum* (Ophioglossaceae).
Marattiidae:
C) *Angiopteris evecta* (Marattiaceae).
Equisetidae:
D) *Equisetum telmateia* (Equisetaceae);
E) *Vandenboschia speciosa* (Hymenophyllaceae).
F) Estróbilo (estrutura em forma de pinha) e microfilos de *Equisetum arvense* (Equisetaceae).
Polypodiidae:
G) *Polypodium interjectum* (Polypodiaceae);
H) *Diplazium caudatum* (Athyriaceae);
[A] cortesia de Sandra Mesquita; C) Wikimedia Commons; restantes fotos de Carlos Aguiar.]

FIGURA 76
Filogenia simplificada
dos 'pteridófitos'.
[Adaptado de Rothfels
et al. (2015).]

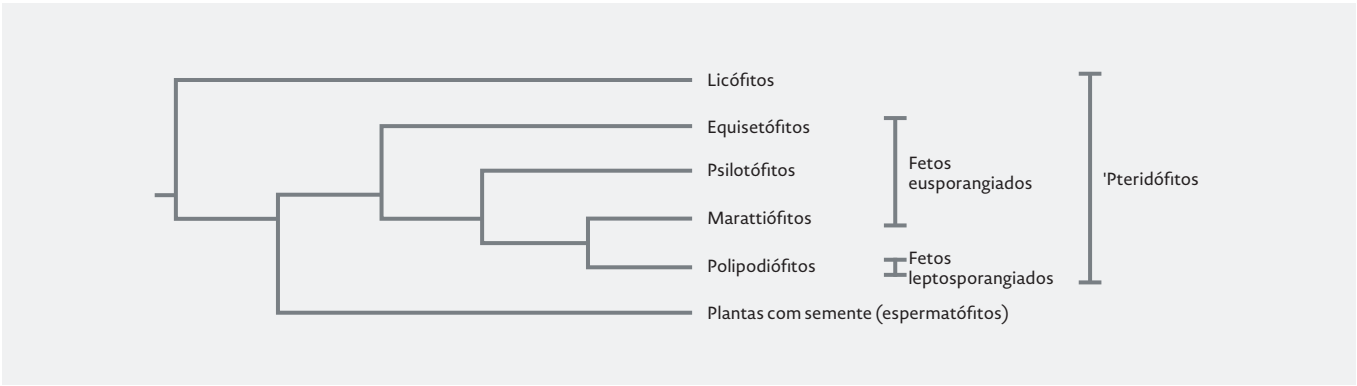


FIGURA 77
Polipodiófitos basais. *Osmunda regalis* (Osmundaceae). N.B., folhas dimórficas. Um fóssil do Triásico Superior recolhido na Antártida, de nome *Osmunda claytoniites*, mostra que as osmundáceas pouco mudaram em mais de 200 M. a., um caso extremo de estase evolutiva (Phipps et al., 1998). Portanto, a *O. regalis* é um fóssil vivo, um organismo que se mantém em estase evolutiva há muito tempo, ainda mais antigo do que quatro exemplos famosos: o *Ginkgo biloba*, a *Metasequoia glyptostroboides*, as cicadáceas e a *Wollemia nobilis*, e vive nos rios europeus e africanos. É importante reter que os representantes de grupos muito antigos não são obrigatoriamente fósseis vivos; por exemplo, não são conhecidos fósseis a provar que as hepáticas ou os antóceros se mantiveram incólumes à mudança. Os *Lycopodium* e parentes próximos atuais são elaborações evolutivas (de história mal conhecida) posteriores dos licófitos arbóreos do Carbonífero. O mesmo acontece com os *Equisetum* e com os grupos mais antigos de gimnospermas. [A] São Miguel, Açores, foto de Carlos Aguiar; B) cortesia de Miguel Porto; C) cortesia de João Almeida.]

Relações evolutivas

As relações filogenéticas entre as grandes linhagens de 'pteridófitos' foi resolvida por Rothfels et al. (2015) (Figura 67). Os fetos fossilizaram abundantemente e a morfologia das folhas diz muito sobre a sua taxonomia, duas razões por que os fósseis e o cronograma filogenético obtido por Rothfels et al. (2015) são coincidentes.

Os primeiros monilófitos evoluíram no Devónico Inferior, na janela 409,3-384,9 M. a., antes dos espermatófitos (Morris et al., 2018). O equisetófitos estão na base da árvore dos monilófitos. Embora tenham evoluído um pouco mais tarde, atingiram, como os licófitos, um pico de diversidade no Carbonífero e entraram, em seguida, em declínio. Custa a crer que os descendentes atuais dos grandes licófitos e equisetófitos arbóreos do Carbonífero sejam plantas herbáceas que frequentemente passam despercebidas.

O grupo que se segue, os psilotófitos, foram erradamente, com base na sua morfologia, considerados «fósseis vivos», aparentados com as primeiras plantas vasculares. A filogenia molecular, secundada por novos estudos morfológicos, provou que o corpo destas plantas é secundariamente simplificado. Os marattiófitos recuam ao Carbonífero. Adquiriram grande relevância ecológica no Pérmico e no início do Mesozoico (e.g. *Psaronius*). Morfologias similares às atuais evoluíram no Mesozoico (Taylor et al., 2009). Hoje em dia, estão confinados, sem grande expressão, aos trópicos. Os marattiófitos são o grupo irmão dos polipodiófitos.

Os polipodiófitos são o grupo mais recente e diverso de fetos. Evoluíram entre o Pensilvânico e o Pérmico, são, por isso, contemporâneos das acrogimnospérmicas. A Osmundaceae, a família basal atual dos polipodiófitos, está representada em Portugal pelo feto-real (*Osmunda regalis*) (Figura 77), um feto frequente em linhas de água permanentes. Quer as filogenias moleculares quer os dados fósseis mostram que a maior parte dos géneros atuais de polipodiófitos data do Cretácico ou do Paleogénico. No Cretácico Superior dá-se um intenso *turnover* na flora criptogâmica vascular, com elevadas taxas de extinção de fetos eusporangiados e de emergência de novas espécies e grupos de polipodiófitos (Figura 58). Para explorar em pleno os novos *habitats* criados pelos ecossistemas dominados por angiospérmicas, os fetos desenvolveram novas estratégias adaptativas para lidar com as condições de baixa luminosidade gerada pela canópia das grandes árvores angiospérmicas. Apesar de serem um dos grupos mais antigos de plantas terrestres, a diversificação dos fetos atuais é posterior e uma consequência da evolução do grupo coroa das angiospérmicas.

AS PLANTAS NO DEVÓNICO SUPERIOR : A FLORA PALEOFÍTICA

As primeiras florestas

No início do Devónico, as plantas terrestres não ultrapassavam os 30 cm de altura; no final do Devónico (Fresniano) as 'progimnospérmicas' archaeopteridas (Archaeopteridales) atingiam mais de 1,5 m de diâmetro e 30 m de altura e distribuíam-se desde os trópicos até às paleolatitudes boreais (Figura 71-D). A fisionomia de árvore evoluiu de forma recorrente e independente em vários grupos de plantas vasculares. Os cladoxilópsidos do Devónico Médio Inferior (Eifeliano, 393-388 M. a.) estão entre as primeiras árvores de que há conhecimento (Giesen & Berry, 2013). Os **cladoxilópsidos** pseudosporochnaleanos (Cladoxylopsida, Pseudosporochnales), e.g., *Wattieza* (Figura 78), são um grupo obscuro, descendente dos 'trimerófitos', talvez ancestral dos eufilófitos, de plantas semelhantes a fetos arbóreos, enraizadas (apenas com raízes adventícias), de crescimento secundário inexistente ou concentrado na base (Giesen & Berry, 2013), sem megafilos, com um tronco encimado por uma coroa de ramos caducos (por cladoptose). As florestas do Givetiano (Devónico Médio Superior, 388-383 M. a.) amalgamavam três grupos de árvores: licófitos, cladoxilópsidos pseudosporochnaleanos, e aneurofitales (Stein et al., 2012). A diversidade das paisagens vegetais do Devónico Superior



FIGURA 78
As primeiras
árvores. *Wattieza*
(Pseudosporochnales,
Cladoxylopsida), uma
árvore do Devónico
Médio. N.B., ramos
caducos, planificados,
com funções foliares.
[Reconstituição
de Frank Mannolini/
New York State
Museum.]

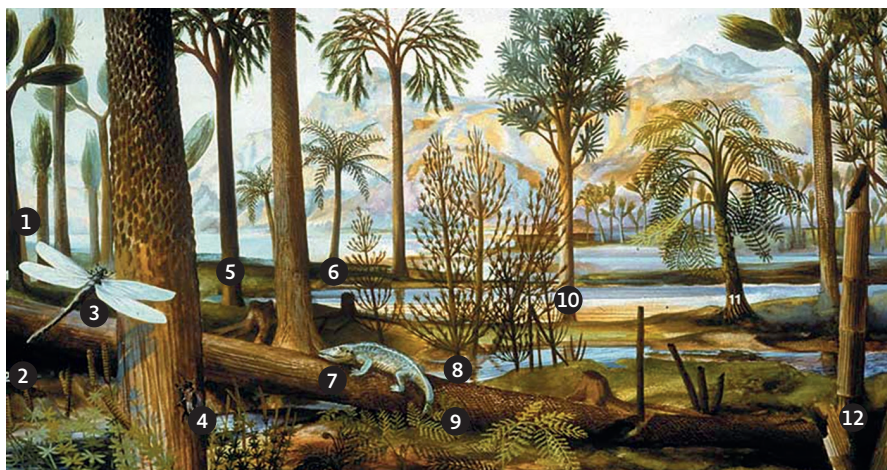


FIGURA 79

Florestas tropicais turfosas carboníferas. 1. *Sigillaria* (licófito); 2. *Sphenophyllum* (equisetófito); 3. libélula *Meganeura* (Odonata); 4. barata (Blattoptera); 5. *Lepidodendron* (licófito); 6. *Psaronius* (feto marattiófito); 7. Anfíbio; 8. *Calamites* (equisetófito); 9. *Mariopteris* (pteridospérmica); 10. *Bothrodendron* (licófito); 11. Pteridospérmica *Medullosales*; 12. Tronco morto de *Calamites* (equisetófito). Muitas árvores das florestas pantanosas carbônicas atingiam alturas assinaláveis; por exemplo, os *Medullosales* alcançavam os 10 m de altura, os *Psaronius* os 15 m, os *Calamites* os 20 m e os *Lepidodendron* e as *Sigillaria* os 30 m. Os licófitos, os equisetófitos e os marattiófitos atuais estão muito longe da grandeza dos seus antepassados do Carbonífero. [Pintura de Arthur Singer (1917-1990).]

é assinalável, incluíam desde florestas de grandes árvores com crescimento secundário, em que preponderavam os *Archaeopteris*, com um sub-bosque de arbustos, trepadeiras e plantas herbáceas, a florestas-galeria e vegetação especializada de zonas húmidas. As formações de *Archaeopteris* constituíram as primeiras florestas de árvores com megafilos e anatomia e fisiologia modernas. As *Archaeopteris* evoluíram no Eifeliano (Devónico Médio), têm uma enorme expressão a partir do Fameniano (372-359 M. a., Devónico Médio) e extinguem-se no Mississípico Inferior (início do Carbonífero) (Beck cit. Taylor et al., 2009).

Em todos os grandes grupos de plantas vasculares evoluíram árvores e lenho secundário. Quais as vantagens de ser alto, de ser árvore? A competição pela luz e a dispersão eficiente dos esporos (e mais tarde das sementes) são explicações recorrentes para a evolução de plantas cada vez maiores e o aparecimento das primeiras árvores e das primeiras florestas. Ser árvore tem mais vantagens (Petit & Hampe, 2006): resistência à escassez temporária de recursos (e.g., água e nutrientes armazenados no tronco); resistência (através do distanciamento da canópia) à perturbação pelo fogo e pela herbivoria; o ciclo de vida longo reduz os riscos de extinção local; e elevada atração de mutualistas.

A extinção frasniano-fameniana (~360 M. a.)

O Devónico Superior testemunha um intenso turnover de espécies e grupos de plantas, i. e., elevadas taxas de extinção e de emergência (Silvestro et al., 2015). Nesta época geológica diversificaram-se os licófitos arbóreos, evoluíram e diversificaram-se as ‘gimnospérmicas’ (representadas pelos primeiros grupos de fetos com semente) e, na transição Frasniano-Fameniano, os dois andares do Devónico Superior (~360 M. a.), extinguem-se em massa dos ‘polisporangiófitos basais’ (e.g.,

‘riniófitos’ e ‘zosterofilófitos’). Os espermatófitos atravessaram incólumes este evento. A extinção frasniano-fameniana, uma das big five reconhecidas por Raup & Sepkoski (1982) (Figura 31), foi relacionada com um evento LIP: os trapps de Viluy, na Sibéria (Ricci et al., 2013). O impacto do LIP de Viluy foi agravado pelo efeito da evolução das plantas vasculares na composição da atmosfera e no clima no Devónico Superior («Efeito das primeiras plantas vasculares na química da atmosfera e no clima»). Foi sugerido que a exclusão competitiva por grupos recentemente evoluídos, concretamente pelos eufilófitos, desempenhou um importante papel na extinção dos ‘polisporangiófitos basais’ no Devónico Superior (Galtier & Meyer-Berthaud, 2006). Esta dinâmica de extinção haveria de se repetir com a expansão das gimnospérmicas no Triásico Médio e, com notável intensidade, na segunda metade do Cretácico com as angiospérmicas.

AS PLANTAS DO CARBONÍFERO AO TRIÁSICO INFERIOR: A FLORA PALEOFÍTICA

O Carbonífero

Contextualização geológica

A história geológica do Carbonífero (359-299 M. a.), o período geológico paleozoico que sucede ao Devónico (419-359 M. a.) e antecede o Pérmico (299-252 M. a.), é marcada pela acreção do grande continente da Pangeia, resultante da colisão dos megacontinentes da Laurásia (a norte) e da Gonduana (a sul), aos quais se juntaram outras placas tectónicas mais pequenas à deriva no grande oceano Pantalássico (Figura 35). A Laurásia corresponde grosso modo à Eurásia e América do Norte. A Gonduana era constituída pelas atuais América do Sul, África, Austrália, Antártida e Índia. A acreção do supercontinente da Pangeia estava concluída, ~320 M. a., a meio do Carbonífero (Gutiérrez-Alonso et al., 2008). A orogenia Varisca, resultante da colisão daqueles dois grandes blocos continentais, esteve na génese dos granitos das montanhas do Norte e Centro de Portugal (Dias & Ribeiro, 2013). Entre os maciços montanhosos que se soerguiam em consequência das colisões continentais diferenciaram-se extensas bacias tectónicas. Na zona equatorial, a combinação de enormes áreas depressionárias inundadas com um clima húmido e quente (clima tropical húmido) criou condições propícias para o desenvolvimento de florestas tropicais pantanosas, acumuladoras de turfa³³, de elevada produtividade primária, genericamente conhecidas por florestas de carvão (coal forests) (Figura 79).

Dinâmica do CO₂ e O₂ atmosféricos e do clima

A descida da pCO₂ e da temperatura iniciadas no Devónico aparentemente consolidam-se no Carbonífero,

apesar de próximo do final do Devónico ter ocorrido uma breve e incipiente atenuação, graças à desgaseificação das extrusões vulcânicas de eventos LIP (Piom-bino, 2016). A dinâmica do CO_2 é explicada pela ação de mecanismos de sequestro de carbono, como foi referido anteriormente, com uma intervenção direta ou indireta das plantas. A expansão da vegetação terrestre e a evolução de plantas lenhosas de porte arbóreo sequestrou carbono na matéria orgânica do solo e sob a forma de biomassa aérea e subterrânea. As condições anóxicas dos ecossistemas tropicais pantanosos carboníferos fomentaram o soterramento de uma gigantesca massa de carbono que fossilizou sob a forma de carvão. A rocha fresca exposta pelas cordilheiras variscas acelerou a meteorização das rochas e, por essa via, a sequestração de CO_2 atmosférico sob a forma de carbonatos nos oceanos. A meteorização, por sua vez, foi acelerada pela evolução da raiz e de plantas com maior biomassa.

Antes da evolução das plantas terrestres, a concentração atmosférica do O_2 não ultrapassaria os 12 a 15%, contra os 21% atuais. A intensa fotossíntese a partir do Devónico Superior catapultou a concentração de O_2 para valores em torno dos 30% no final do Carbonífero e no Pérmico, um valor sem precedente na história da atmosfera terrestre (Figura 40). As pO_2 elevadas promoveram a evolução de insetos de grande dimensão (e.g., libelinhas gigantes, Odonata) (Figura 79) e fogos florestais severos (Igamberdiev & Lea, 2006). A concentração do O_2 atmosférico declinou aceleradamente a partir do Pérmico Médio Final, atingindo ~15% na crise permo-triásica para se reerguer de novo no Cretácico, de modo a condicionar a história evolutiva das angiospérmicas («Causas do sucesso evolutivo das angiospérmicas»). Em resumo, no final da era Paleozoica, a concentração de carbono e de oxigénio na atmosfera está inversamente correlacionada, atingindo, respetivamente, concentrações máximas e mínimas no Pensilvânico-Pérmico Inferior (Figuras 40 e 43; Royer et al., 2014), extremos que por sua vez coincidem com a síntese da Pangeia e uma Terra Casa de Gelo (Shi & Waterhouse, 2010).

A maior parte do Mississípico (Carbonífero Inferior), a primeira das duas épocas em que se divide o Carbonífero, foi razoavelmente quente, embora com tendência para uma progressiva alternância entre períodos quentes e frios. A partir do Mississípico Médio os períodos frios tornam-se cada vez mais longos e intensos. ~330 M. a. estabelece-se uma calota de gelo permanente no Sul da Gondwana. Sem significativos eventos LIP para reconstruir a pCO_2 , a Terra Estufa antecarbonífera deu lugar a uma Terra Casa de Gelo, com os gelos a descender abaixo da latitude 30°. A chamada **Idade do Gelo Paleozoica Superior** (Late Palaeozoic Ice Age) durou cerca de 40 M. a. (~330-290 M. a.), do Mississípico Superior até meio do Pérmico Inferior. Foi o período frio mais extenso do Fanerozoico, e jamais enfrentado pelas plantas terrestres (Montañez & Poulsen, 2013).

A importância relativa e a sequência das causas do arrefecimento do globo no Carbonífero não está bem esclarecida. A evidência empírica e os modelos numéricos mostram que a pCO_2 é o principal promotor de alteração do clima global (Montañez & Poulsen, 2013; Anagnostou et al., 2016). A Idade do Gelo Paleozoica Superior foi espoletada, como se referiu, por uma descida da pCO_2 com origem na exposição de rocha fresca aos agentes de meteorização pelo levantamento de montanhas pela orogenia Varisca (Cleal & Thomas, 2005), e, claro, pelas inovações evolutivas adquiridas pelas plantas anteriormente descritas. O efeito da descida da pCO_2 no clima global foi potenciado pela concentração de grandes massas na proximidade do Polo Sul do grande continente da Gondwana, pela diminuição do transporte de calor pelas correntes marítimas das latitudes equatoriais em direção aos polos, em consequência da acreção da Pangeia (v. Shi & Waterhouse, 2010). A expansão das florestas pantanosas de licófitos é posterior, e dependeu (v.i.) do início da Idade do Gelo Paleozoica Superior. Portanto, a massiva sequestração de CO_2 sob forma de carvão no Pensilvânico amplificou e perenizou o frio e o gelo, mas não foi a sua causa direta.

Durante a **Idade do Gelo Paleozoica Superior**, com particular incidência no Pensilvânico, períodos frios e secos (períodos glaciares) foram intercalados por melhorias temporárias do clima (períodos interglaciares), suficientemente longas para causar movimentos latitudinais da flora (Montañez et al., 2007). O frio era acompanhado pelo alargamento das calotas polares e pela descida do nível dos oceanos. As fases húmidas promoveram as plantas de esporulação livre e a acumulação de carvão em grandes planícies inundadas. O frio e a aridez climática eram acompanhados pela terrestrialização de zonas húmidas e pela diversificação e expansão das plantas com semente. As fases húmidas e quentes tornaram-se cada vez mais ténues com a aproximação do Pérmico.

O mais profundo dos períodos interglaciares (idade Kasimoviana, 307-304 M. a., no Pensilvânico) foi quente e seco, e está relacionado com o colapso das florestas de carvão (v.i.). O clima arrefeceu novamente no final do Pensilvânico, para reaquecer a partir do final do Pérmico Inferior. Este regime termoclimático de Terra Casa de Gelo, com uma alternância de períodos glaciares e interglaciares, foi retomado no Jurássico Médio (~170 M. a.), no Oligocénico-início do Miocénico (apenas no hemisfério sul, sobretudo no intervalo ~28,0 M. a.-~26,3 M. a.) e outra vez no final do Pliocénico até ao presente (a partir de ~2,6 M. a.) (Korte et al., 2015; Liebrand et al., 2017; Willet et al., 2015). A humanidade vive atualmente um intervalo interglacial da **Terra Casa de Gelo Quaternária** (Quaternary Ice House) – o Holocénico.

Causas da acumulação de carvão

No Carbonífero, como se depreende do nome, ocorreu uma sequestração maciça de carbono sob a forma de carvão. A deposição de carvão teve início no final do Mississípico, um pico no Pensilvânico Inferior (323-315 M. a.) e Médio (315-307 M. a.), em plena Idade do Gelo Paleozoica Superior, e reduziu-se acentuadamente no Pensilvânico Superior (idade Kasimoviana, 307-304 M. a.) (Cleal & Thomas, 2005). Os extensos depósitos de carvão justificam que o Pensilvânico (323-299 M. a.) seja conhecido por Idade do Carvão (Coal Age). Os depósitos de carvão pensilvânicos espalham-se atualmente pela América do Norte, Europa e China, territórios durante o Carbonífero posicionados em torno do equador, no oeste da Pangeia. A Revolução Industrial na Europa fez-se à custa desta fonte não renovável de energia.

Uma das hipóteses avançadas para explicar este pico da produção de carvão – a *evolutionary lag hypothesis* – postula que a evolução da lenhina precedeu a evolução dos fungos lenhícolas (Floudas et al., 2012). Sem micróbios para degradar a lenhina, o planeta sofreu uma espécie de «indigestão» de biomassa orgânica vegetal que se depositou sob a forma de carvão. O desajustamento temporal entre produtores e decompositores de lenhina foi entretanto contestado, porque os licófitos arbóreos, de onde provém a maior parte do carvão do Carbonífero, tinham pouca lenhina (as espécies ricas em lenhina surgem, mais tarde, com a evolução dos fetos com semente e das plantas com semente). Por outro lado, foi provado que as enzimas

que colaboram na metabolização da lenhina são anteriores ao Carbonífero (Nelson et al., 2016). A acumulação de carvão no Pensilvânico resultou, certamente, de uma combinação de clima tropical húmido com enormes bacias tectónicas inundadas com águas pouco profundas, adequada ao crescimento vegetal e à sedimentação de matéria orgânica. Embora a Terra Casa de Gelo tenha restringido o clima tropical a latitudes mais equatoriais, uma descida sem precedentes do nível do mar pôs a descoberto grandes áreas de plataforma continental, alargando o *habitat* disponível para as florestas de carvão (Cleal & Thomas, 2005).

Outros dois factos afiguram-se relevantes na explicação da génese dos depósitos carboníferos de carvão: i) mesmo com pouca lenhina, a folhada dos ‘briófitos’, licófitos e fetos atuais decompõe-se mais lentamente que a folhada de gimnospérmicas e angiospérmicas (Cornwell et al., 2008); ii) as térmitas, com a colaboração de simbiontes microbianos, são determinantes na degradação do lenho e folhadas em ambientes tropicais e subtropicais, e algumas espécies, inclusivamente, digerem a lenhina (Geib et al., 2008), no entanto, a sua evolução é tardia, talvez do Jurássico (Bignell et al., 2011).

Paisagem vegetal

O Carbonífero é o primeiro momento da história da vegetação terrestre com um registo fóssil adequado para um ensaio de reconstrução do coberto vegetal à escala global. O clima e a flora no Carbonífero foram suficientemente diversos para que se tivessem diferenciado biomas dispostos por faixas latitudinais concretas (**zonação latitudinal da vegetação**). A partir do Pensilvânico/Pérmico, a vegetação ganha um forte carácter provincial, i. e., a composição das comunidades vegetais características de cada bioma variam acentuadamente com a geografia, em particular com a latitude. Os leitores mais interessados podem explorar estas diferenças no livro de Willis & McElwain (2013).

Pese embora a dramática evolução e expansão da vegetação terrestre no Devónico, datam do Carbonífero as primeiras provas da presença de plantas em áreas hidricamente não compensadas (e.g., cimos de encosta e relevos convexos) e de grandes extensões cobertas por vegetação vascular profundamente enraizada. É provável que somente no Carbonífero as plantas tenham começado a alterar significativamente o ciclo hidrológico através da transpiração de grandes massas de água acumulada em profundidade (Boyce & Lee, 2017).

Os ‘pteridófitos’ [licófitos + fetos] dominaram a paisagem vegetal terrestre do Carbonífero ao Triásico Inferior. Metade das espécies carboníferas conhecidas de plantas vasculares pertence às subclasses Lycopodiidae e Equisetidae (Kenrick & Davis, 2004) (Figura 81). Nas suprarreferidas florestas de carvão dominavam grandes licófitos arbóreos (Lepidodendrales, Lycopodiidae).

FIGURA 80
Carvão mineral.
A antracite é o mais puro dos carvões minerais (com maior teor em carbono e menor teor em impurezas). Os depósitos mais extensos de antracite datam do Carbonífero – têm origem em florestas pantanosas com turfeiras ombrogénicas. [Wikimedia Commons.]



Estas árvores constituem 60 a 80% da biomassa fossilizada sob a forma de carvão no Pensilvânico Inferior e Médio. Por norma, ultrapassavam os 20 m de altura. Acima do estrato dominante despontavam aqui e ali grandes árvores com 40-50 m de altura e 2 m de diâmetro (Boyce & DiMichele, 2016). A estrutura da canóia dos licófitos originava florestas abertas. A luz penetrava até ao solo, onde sobreviviam um variado estrato de plantas herbáceas e arbustivas igualmente oligotróficas e adaptadas a ambientes turfosos. As florestas pantanosas carboníferas integravam ainda equisetófitos, que iam da planta rasteira à grande árvore de 40 m (*Calamites*), polipodiófitos, «progimnospermicas» e ‘pteridospermicas’, entre as quais *Lyginopteris*, *Medullosales* e *Cordaitales* (Boyce & Lee, 2017). Tanto os *Medullosales* como os *Cordaitales* evoluíram no Carbonífero (Taylor et al., 2009; Quadro 8). As florestas de carvão eram, na realidade, mosaicos de vegetação. Os equisetófitos arbóreos, com longos e abundantes rizomas, dominavam a vegetação de margens instáveis de cursos de água. Os solos não inundados que ponteavam e envolviam as florestas de carvão eram o habitat de espécies xerófilas, i. e., adaptadas à secura.

As florestas de carvão eram os domínios dos ‘pteridófitos’ arbóreos. Os descendentes das plantas com semente evoluídas no final do Devónico habitavam as áreas secas dispersas ou que envolviam as florestas de carvão

e imensos territórios que se prolongavam em direção aos polos. Estes ambientes foram o palco da evolução de um grupo significativo de novas linhagens de ‘gimnospermicas’, entre as quais os Voltziales, os ginkgófitos e os cicadófitos (Quadro 8). Do stock dos Voltziales evoluíram no Terciário as ‘coníferas’ atuais. Na vegetação xerófila do Pensilvânico Superior tiveram particular importância os *Peltaspermales* e os Voltziales. Dois grandes grupos de fetos, os marattiófitos e os polipodiófitos (fetos leptosporangiados), são também carboníferos mas não é claro o seu habitat primário.

O baixo teor em cinzas dos carvões do Pensilvânico Inferior e Médio mostra que se diferenciaram em florestas pantanosas com turfeiras ombrogénicas, i. e., abastecidas pela água das chuvas, sem intervenção de águas freáticas enriquecidas em nutrientes minerais (Figura 80). Turfeiras similares desenvolvem-se nos trópicos atuais em ombroclimas hiper-húmidos com 11-12 meses, em que a precipitação excede a evapotranspiração (Cecil cit. DiMichele et al., 2000). O teor em cinzas aumenta nos carvões do Pensilvânico Superior, um sinal de que se formaram em turfeiras minerotróficas, com influxos de nutrientes provenientes de águas superficiais ou subterrâneas, sinal do desenvolvimento de uma estação seca (sazonalidade climática). A progressiva degradação das condições ambientais no Pensilvânico traduziu-se numa concentração das florestas tropicais



FIGURA 81
Conjunto de plantas fósseis do Carbonífero Superior (~303 M. a.; Bacia Carbonífera do Douro, São Pedro da Cova). No sentido dos ponteiros do relógio sucedem-se: 1 – Fragmento de folha *Cordaites* sp. (*Cordaitales*, *Cordaitidae*); 2 e 6 – Extremidade de caule da equiseta *Asterophyllites equisetiformis* (*Equisetidae*); 3 e 8 – Folha de *Pecopteris* cf. *jongmansii* (*Marattiidae*); 4 – Estróbilos maduros da calamitácea *Palaeostachya* sp. (*Equisetidae*); N.B., estrutura provavelmente homóloga do estróbilo da Figura 75-F; 7 – Folha de *Pecopteris ameromii* (*Marattiidae*); 9 – Fragmento de caule de pteridófito ou pteridospermica; 10 – Extremidade de caule de *Annularia sphenophyllioides* (*Equisetidae*); N.B., presença de megafilos obovados de uma evidência de que as folhas análogas a microfilos que caracterizam os equisetófitos atuais são secundárias. [Cortesia de Rui Dias (Univ. Évora); espécimes amavelmente identificados pelo paleontólogo Pedro Correia (Univ. do Porto).]

húmidas pantanosas de licófitos nas latitudes tropicais, numa redução da taxa de diversificação dos 'pteridófitos' e num aumento da evolução de novos grupos e espécies de plantas com semente (Figura 58).

Há ~305 M. a., na idade Kasimoviana, movimentos tectónicos correspondentes à última fase da orogenia Varisca causaram uma elevação das bacias tectónicas e um *input* acrescido de sedimentos carregados dos planaltos que as envolviam, por conseguinte, as toalhas freáticas afundaram-se, os pântanos terrestrializaram-se e as florestas de carvão de licófitos praticamente extinguiram-se na Pangeia Ocidental (Cleal & Thomas, 2005). Este processo foi acompanhado por um período quente e seco (Montañez & Poulsen, 2013).

Após o colapso das florestas de carvão no período Kasimoviano, as florestas pantanosas fragmentaram-se em pequenas bolsas envolvidas por vegetação xerofítica (Falcon-Lang et al., 2009) que previamente havia ocupado áreas planálticas bem drenadas (Cleal & Tomas, 2005). Os licófitos foram entretanto substituídos por fetos arbóreos marattiófitos (e.g., *Psaronius*; Figura 82) e por 'gimnospérmicas' (sobretudo *Peltaspermales*). Este intenso *turnover* de flora e vegetação marca o surgimento das primeiras formações vegetais de canópis fechada da história da vegetação terrestre. No final do Carbonífero, a maioria dos licófitos arbóreos estava extinta no que é hoje a Europa e a América do Norte. As florestas de carvão persistiram no Leste da Pangeia até ao final da Idade do Gelo Paleozoica Superior, em territórios hoje localizados na China e na Coreia, porque foram menos tocados pelos movimentos tectónicos (Montañez & Poulsen, 2013). As formas arbóreas de equisetófitos tiveram idêntico destino. No Pérmico Médio estavam erradicados os grandes pântanos tropicais que caracterizaram o Carbonífero.

O Pérmico

Clima

O clima ainda é frio no início do Pérmico Inferior (Cisuraliano). No decorrer desta época geológica verifica-se uma ligeira recuperação da $p\text{CO}_2$ talvez pela ação de um novo LIP (Piombino, 2016). Simultaneamente, a Pangeia desloca-se para norte, afastando as massas continentais do Polo Sul. A convergência destes dois mecanismos origina um desagravamento do clima depois de ~290 M. a. Ao longo do Pérmico Inferior e Médio, o clima global passa por uma fase de transição, com alguma instabilidade na $p\text{CO}_2$, antes de convergir numa Terra Estufa no Pérmico Superior (Shi & Waterhouse, 2010). A $p\text{CO}_2$ tem um novo pico no final do Pérmico (Figura 43), a partir de 260 M. a., com os LIP correspondentes aos *trapps* de Emeishan e siberianos, os motores da grande extinção permo-triásica. E extingue-se a calota de gelo que cobria uma parte do Sul da Gondwana (Montañez & Poulsen, 2013).

Em consequência da libertação de CO_2 pela atividade vulcânica, o clima manteve-se quente no Mesozoico (252-66 M. a.), com uma interrupção no Jurássico Inferior, porém, os teores atmosféricos deste gás de estufa não mais atingiram os valores dos primeiros períodos do Paleozoico (e.g., do Câmbrio ao Silúrio) (Mills et al., 2020).

Na história do clima terrestre, é frequente a associação frio-aridez, porque os gelos polares e as baixas temperaturas do ar diminuem a evaporação da água dos mares, e a expansão das calotas de gelo origina uma contração dos oceanos e um aumento da superfície continental emersa. Por exemplo, no Quaternário, as áreas não submersas pelo gelo da Eurásia e da América do Norte foram frias e áridas nos períodos glaciares. Esta correlação é alterada nas áreas continentais quando entram em jogo outros fatores, como a dimensão dos continentes, as correntes marítimas ou a circulação geral da atmosfera. A grande dimensão da Pangeia teve um enorme impacto no clima global, porque as diferenças de temperatura entre o interior do supercontinente e o oceano, mais acentuadas nos períodos não glaciares, geraram um gigantesco sistema de monções nas latitudes tropicais e subtropicais, com uma alternância de períodos secos (estação fria) e períodos hiper-húmidos (estação quente). Por conseguinte, no intervalo Carbonífero-Pérmico verifica-se um acréscimo progressivo da aridez e da sazonalidade nas áreas continentais, características climáticas mais intensas nos períodos interglaciares e na Terra Estufa Pérmica (Peyser & Poulsen, 2008). O bioma deserto expandiu-se com o retrocesso dos glaciares no Pérmico. As gimnospérmicas eram as plantas mais bem preparadas para acompanhar estas alterações climáticas.

Paisagem vegetal

No início do Pérmico ocorriam três grandes biomas (v. Falcon-Lang et al., 2015):

- Bosques caducifólios temperados de *Glossopteridales*, no Sul da Gondwana;
- Florestas tropicais de estação seca de 'coníferas' primitivas (*Voltziales*), com 'pteridospérmicas' *Peltaspermales* e fetos;
- Florestas tropicais húmidas de licófitos, equisetófitos e fetos no Leste da Pangeia, *grosso modo* onde hoje se situa a China.

A subida da temperatura e da humidade no Cisuraliano (início do Pérmico) tiveram como resposta um incremento temporário da taxa de diversificação de plantas de esporulação livre (Figura 58). Em princípio a regressão dos gelos incrementa o transporte da humidade dos oceanos para as superfícies terrestres. Porém, como se referiu antes, ao longo Pérmico médio e Superior, os efeitos da melhoria climática no regime de precipitações foi contrabalançado por alterações nas correntes marítimas e na circulação geral da atmosfera

resultantes da acreção da Pangeia e do seu deslocamento para norte (Roscher & Schneider 2006). A consequente expansão das zonas áridas intra-continetais explica a extinção dos ecossistemas tropicais húmidos herdados do Carbonífero; explica também o incremento da taxa de diversificação das acrogimnospérmicas no Pérmico e no Triásico Inferior (Figura 58). Escasseiam os fósseis para o comprovar, mas tendo em consideração a ecologia das espécies atuais dos grupos que se diversificaram no Pérmico/início do Triásico – e.g., adaptação a ambientes extremos, áridos e semi-áridos, frios ou quentes dos cicadófitos e ‘coníferas’ – é provável que a vegetação terrestre tenha, nesta janela de tempo, atingido a tolerância ecológica que hoje demonstra (Boyce & Lee 2017).

Foi neste fundo de aumento da temperatura e da secura que evoluíram os grupos de gimnospérmicas que haveriam de se tornar dominantes no Mesozoico, concretamente, cicas, bennettitales, ginkgos, gnetófitos e ‘coníferas’.

Extinção permo-triásica

A mãe de todas as extinções em massa (v. «Extinções em massa. Evolução das angiospérmicas no Paleogénico»), a extinção permo-triásica (P-Tr), ocorreu há ~252 M. a. As causas estão bem identificadas (Burgess & Bowring, 2015). A formação dos trapps siberianos, a leste dos montes Urales (Figura 44), carregou a atmosfera de SO₂, de CO₂ e de outros gases de estufa (e.g., CH₄)

(Figura 43). O seu efeito foi exacerbado pela instalação dos trapps de Emeishan, oito milhões de anos antes, ~260 M. a. (Zi et al., 2010). A uma curta e profunda pulsação fria seguiu-se um prolongado e intenso aquecimento do globo, entre 6-8 °C (Royer et al., 2004), a acidificação e anoxia dos oceanos, e a interrupção das correntes de advecção que transportam os nutrientes dos fundos oceânicos até camadas mais superficiais expostas à luz (e mais produtivas). As tropicais *Cycas* atingiram a Gronelândia (Looy et al., 1999). Estas alterações climáticas foram suficientemente severas para causar uma biocrise e modificar profundamente os ecossistemas terrestres e marinhos. Numa curta janela temporal de apenas 60 000 anos extinguiram-se ~81% das espécies marinhas e 70% da vida terrestre (Burgess et al., 2014).

A extinção P-Tr teve um impacto significativo na flora vascular: Rees (2002) calculou que mais de 50% das espécies vegetais foram exterminadas. A evidência fóssil mostra que das 20 famílias de ‘pteridófitos’ e de ‘gimnospérmicas’ presentes no Pérmico, apenas seis e quatro, respetivamente, persistiam no Triásico (Grauvogel-Stamm & Ash, 2005). Os Glossopteridales extinguiram-se na transição P-Tr e pouco depois desapareceram os Gigantopteridales (Rees, 2002). Extinguiram-se também os licófitos Lepidodendrales arbóreos e os Cordaitales. Ainda assim, a profundidade da extinção P-Tr nas plantas foi recentemente questionada (Nowak et al., 2019).



FIGURA 82
Fetos fósseis. Corte transversal de um tronco fossilizado de *Psaronius brasiliensis* (Marattiidae). O nome genético *Psaronius* é aplicado a troncos cuja folhas geralmente são colocadas no género *Pecopteris*. N.B., um cilindro central com feixes vasculares em forma de chaveta emersos numa massa de células parenquimatosas, por sua vez envolvido por um espesso manto de raízes adventícias. [Fóssil exposto no Museu de História Natural de Londres; foto de Carlos Aguiar.]

5.

A EMANCIPAÇÃO DA ÁGUA: OS ESPERMATÓFITOS

INOVAÇÕES E TENDÊNCIAS EVOLUTIVAS

Os espermatófitos partilham um conjunto surpreendentemente alargado de inovações evolutivas, sobretudo a nível reprodutivo (Quadro 7). No corpo vegetativo sobressaem um sistema radicular profunda e o câmbio vascular, embora, como se referiu anteriormente, o crescimento secundário não seja exclusivo das plantas com semente. As plantas com semente têm um gravitropismo rápido – se deslocadas para uma posição horizontal, encurvam-se rapidamente em resposta à força da gravidade –, característica que deve ter facilitado a penetração em profundidade no solo em busca de água (hidrotropismo) e, a nível aéreo, a adaptação a habitats ciclicamente perturbados (Zhang et al., 2019).

Estudos comparativos com fetos atuais mostram que as plantas com semente têm uma regulação estomática mais flexível e eficiente. Consequentemente, e sem entrar em detalhes (mais informação em McAdam & Brodribb, 2013), as plantas com semente seriam mais eficientes a utilizar a água (produziam mais biomassa por unidade de água transpirada) do que os seus ancestrais de esporulação livre. Não há melhor adaptação à secura do que usar bem a água para produzir biomassa.

A semente e os caracteres reprodutivos a ela associados (Quadro 7) implicaram nove grandes consequências evolutivas que se supõe determinantes para o sucesso evolutivo dos espermatófitos frente aos ‘pteridófitos’:

- Maior proteção dos gametófitos ♂ e ♀ – os gâmetas encontram-se acima do solo, pendurados no esporófito, protegidos da ação de muitos parasitas e fitófagos;

QUADRO 7 Principais aquisições evolutivas (apomorfias) das plantas com semente a nível reprodutivo	
AQUISIÇÃO EVOLUTIVA	DESCRIÇÃO E COMENTÁRIOS
Primórdio seminal	Estrutura constituída pelo(s) tegumento(s) + nucelo (= megasporângio) com uma abertura (o micrópilo); nucelo protegido por 1 (gimnospérmicas e angiospérmicas) ou 2 (angiospérmicas) tegumentos; o primórdio seminal maduro contém o megagametófito.
Esporângios inseridos, isolados ou em grupos, em suportes simples ou ramificados	Nas plantas com semente atuais ocorrem quatro tipos de estrutura de suporte: (i) escamas seminíferas (próprias das gimnospérmicas estrobiladas, e.g. Pinaceae), (ii) pequenos caules (simples em <i>Taxus</i> , ramificados em <i>Ginkgo</i>), (iii) solitários em forma de leque (algumas Cycadidae) e (iv) carpelos (angiospérmicas) (vd. Volume I). Dois tipos de microsporófilos: escamas polínicas (nas gimnospérmicas) e estames (nas angiospérmicas).
Estruturas de suporte geralmente inseridas em braquiblastos	São braquiblastos o eixo das estruturas reprodutivas das gimnospérmicas estrobiladas (com estróbilos, e.g. eixo das pinhas e dos gálbulos) e o receptáculo da flor nas angiospérmicas.
Heterosporia	Esporos de dois tipos: megásporos e micrósporos que dão origem, respectivamente, aos gametófitos ♀ e ♂. Carácter herdado da progimnospérmica ancestral de todos os espermatófitos.
Redução do número de megásporos por megasporócito e retenção dos megásporos	Dos 4 megásporos formados após meiose do megasporócito (= célula-mãe do saco embrionário ou célula-mãe dos megásporos) apenas um sobrevive, retido e envolvido pelos tecidos megasporângio.
Retenção do gametófito ♀ (endoptotalia)	O megásporo funcional dá origem por mitose a um saco embrionário haploide (o megagametófito ou gametófito ♀) envolvido pela parede do megásporo (endosporia); o gametófito ♀ permanece retido no interior do primórdio seminal (endoptotalia), afastado do solo e nutrido pelo esporófito materno.
Simplificação dos gametófitos	Redução acentuada da complexidade dos gametófitos e dominância absoluta da geração esporofítica.
Redução da complexidade dos gametângios	Os espermatófitos atuais não possuem anterídios (gametângios ♂); os arquegónios (gametângios ♀) persistiram apenas nas gimnospérmicas.
Pólen	Os micrósporos (= grãos de pólen unicelulares) diferenciam-se logo após a meiose dos microsporócitos organizados em tétradas (grupos de quatro). O grão de pólen maduro é constituído pelo gametófito ♂ envolvido pela parede do esporo (endosporia e endoptotalia) e protegido por um invólucro (esporoderme).
Gametófito ♂ adaptado à dispersão	Grãos de pólen transportados durante a polinização dos microsporângios (= sacos polínicos) até à proximidade dos megasporângios. As primeiras plantas com semente eram anemófilas.
Gota de polinização, tubo polínico e alimentação do gametófito ♂ pelo esporófito polinizado	Nas gimnospérmicas atuais o pólen é capturado por gotas de polinização segregadas pelo primórdio seminal para o exterior através do micrópilo; os grãos de pólen afundam-se na gota de polinização ou são arrastados quando esta é absorvida, e entram numa câmara polínica, no interior do primórdio; os grãos de pólen germinam na vizinhança do micrópilo, e produzem um tubo polínico que se alimenta do megasporângio (nucelo) e transporta os gâmetas ♂ até à proximidade dos gâmetas ♀; nos grupos mais primitivos (<i>Cycas</i> e <i>Ginkgo</i>) o tubo polínico extrude gâmetas ciliados. Nas angiospérmicas, a captura do pólen faz-se no estigma e o gametófito ♂ (sob a forma de tubo polínico) é alimentado pelo estilete da planta polinizada.
Semente	A semente é constituída por: i) um eixo com um pólo radicular e outro caulinar (embrião); ii) órgãos anexos de reserva; iii) uma proteção (tegumento) construída a partir do(s) tegumento(s) do primórdio seminal. No final da embriogénese, geralmente, a semente desidrata-se com mais ou menos intensidade (exceto Cycadidae, <i>Ginkgo</i> e angiospérmicas de sementes recalcitrantes) e entra num estado de vida suspenso (quiescência ou dormência).

- Enorme incremento de trocas genéticas entre indivíduos distantes: polinização cruzada mediada pelo vento ou agentes animais;
- Aumento da independência da fecundação das condições ambientais: o encontro dos gametas ♂ e ♀ passou a ser independente da presença de água;
- Maior proteção do esporófito imaturo (embrião incluso na semente) da dessecação, de danos mecânicos e da fitofagia e parasitismo;
- Independência ecológica do esporófito: nos fetos, o nicho ecológico do esporófito está estritamente dependente da ecologia do gametófito; nas plantas com semente, o gametófito não condiciona a ecologia do esporófito;
- Facilitação do estabelecimento do esporófito imaturo através da energia e dos nutrientes acumulados na semente;
- Oportunidade evolutiva para um incremento da dispersão a longa distância do esporófito (através da semente);
- Aceleração das taxas evolutivas e consequente incremento da velocidade de adaptação a novos habitats.

Os grandes grupos de espermatófitos partilham (Figura 90), total ou parcialmente, algumas tendências evolutivas: i) redução da duração e da complexidade da geração gametofítica; ii) redução (simplificação) dos esporângios, e iii) complexificação dos esporófitos.

EVOLUÇÃO DA SEMENTE E DO PÓLEN

A heterosporia

Nas plantas homospóricas, os esporófitos disseminam esporos de igual tamanho que dão origem a gametófitos também iguais. As plantas heterospóricas produzem esporos ♂ (**micrósporos**) e ♀ (**megásporos**), os primeiros menores e com menos massa do que os segundos, que por sua vez diferenciam, respetivamente, protalos ♂ (**microprotalos**) e ♀ (**megaprotalos**). Nas plantas homospóricas, a expressão da sexualidade e a reprodução são controladas pelo gametófito; nas plantas heterospóricas, o esporófito determina a sexualidade do gametófito (Petersen & Burd, 2017).

As primeiras plantas terrestres eram homospóricas. A substituição da **homosporia** pela **heterosporia** ocorreu, de forma independente, em várias linhagens de plantas vasculares de esporulação livre, entre as quais os licófitos, os fetos leptosporangiados, os equisetófitos, e, nas ‘progimnospérmicas’, o clado de onde brotaram as plantas com semente (Bateman & DiMichele, 1994). A primeira evidência fóssil de heterosporia provém do Devónico Inferior (410-408 M.a.) (Bonacorsi et al., 2020).

Os ‘pteridófitos’ homospóricos produzem protalos fotossintéticos de maior dimensão do que as espécies heterospóricas. Como os fetos dependem da presença

de água livre para concretizar a sua sexualidade, teoricamente, a reiteração de períodos húmidos muito curtos selecionou positivamente os mecanismos de reprodução sexual rápida associados à heterosporia (Haig & Westoby, 1988). É possível, por isso, que a heterosporia seja, na origem, uma adaptação a climas pouco pluviosos ou de precipitações sazonais. Esta explicação é frágil; outras, mais plausíveis e complexas, são oferecidas por Petersen & Burd (2017).

Como sempre acontece, qualquer novidade estrutural desdobra-se em novas oportunidades evolutivas. A heterosporia facilitou a evolução da germinação e do desenvolvimento do gametófito ♀ no interior das paredes do esporo, características que permitiram uma maior proteção do gametófito ♀ e um controlo do seu desenvolvimento por parte do esporófito.

Admite-se que a heterosporia precedeu e foi essencial para a evolução da semente: os micrósporos e os megásporos foram, respetivamente, os precursores dos grãos de pólen e dos primórdios seminais.

O primórdio seminal

Recorde-se que o primórdio seminal consiste num **megasporângio** indeiscente (nucelo) envolvido por 1-2 tegumentos. O megasporângio nas plantas com semente – o nucelo – contém um único megásporo funcional. A germinação do megásporo dá origem a um gametófito ♀ (**megagametófito**), homólogo do megaprotalo dos ‘pteridófitos’, que permanece retido no interior do primórdio seminal (endoprotalia) durante toda a sua existência. Os megagametófitos produzem um a vários arquegónios (gametângios ♀), cada um com uma oosfera. Os arquegónios não são reconhecíveis nas angiospérmicas. Nas gimnospérmicas pode ser fecundada mais de uma oosfera, dando origem a mais de um embrião. A **poliembrião** é frequente nas gimnospérmicas, por exemplo, quase todos os géneros de pináceas produzem sementes com mais de um embrião. No entanto, só raramente as sementes contêm mais de um embrião funcional.

Uma explicação plausível para o aparecimento do primórdio seminal poderia ser a que se segue (Figura 83). A heterosporia terá sido, como se referiu, o primeiro passo na evolução do primórdio seminal. Num momento inicial da história evolutiva das plantas vasculares, é possível que tenha ocorrido um atraso, geneticamente determinado, na libertação dos megásporos no trimerófito ou na progimnospérmica ancestral de todos os espermatófitos. Este atraso poderá ter tido origem numa pequena anomalia no sistema de deiscência das paredes de um megasporângio com uma a poucas células-mãe dos megásporos e um a poucos megásporos. Este atraso culminou na **retenção dos megásporos** no interior do megasporângio. Entretanto, o número de esporos funcionais foi reduzido a apenas um

(monomegasporia), de dimensão acrescida. A sequência evolutiva do primórdio seminal passou ainda pela germinação dos megásporos no interior das paredes do esporo (endomegasporia) e pela retenção do gametófito ♀ (endoprotalia ♀) no interior do megasporângio. O gametófito ♀ toma o nome de saco embrionário e é homólogo do megaprotalo dos 'pteridófitos'. Por uma mera questão volumétrica, a endomegasporia foi

obrigatoriamente precedida por uma redução e simplificação do gametófito ♀.

O nucelo, um tecido especializado na nutrição e proteção do gametófito ♀, evoluiu a partir da parede do esporângio, portanto, tem uma origem maternal. A parte distal do nucelo modificou-se de modo a capturar o pólen, permitir a sua germinação e a penetração dos gâmetas

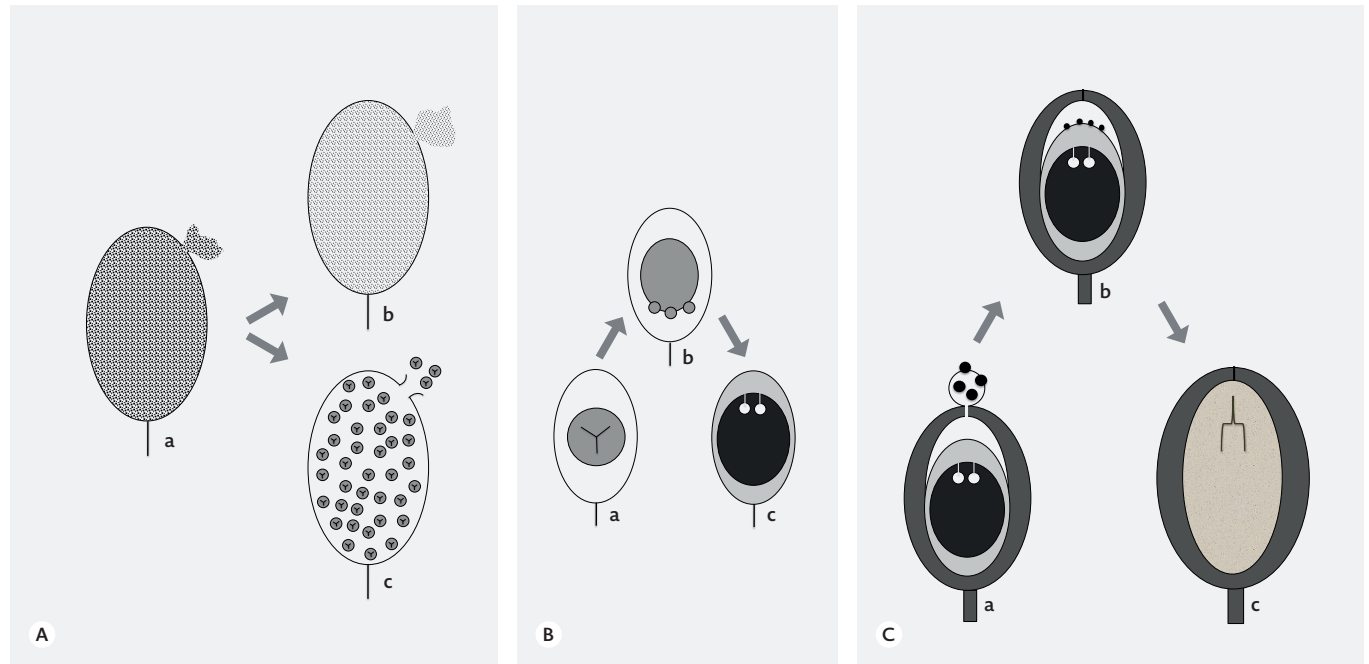


FIGURA 83

Representação esquemática da evolução do primórdio seminal. A) Evolução da heterosporia: ancestral homospórico (a); heterosporia caracteriza-se pela coexistência, no mesmo indivíduo (monoícia) ou em indivíduos distintos (dioícia), de microsporângios (com micrósporos) (b) e de megasporângios (com megásporos) (c) – os micrósporos dão origem a gametófitos ♂ e os megásporos a gametófitos ♀. B) Retenção dos megásporos, monomegasporia, endomegasporia e endoprotalia ♀: redução do número de células-mãe dos megásporos a uma, a qual, por sua vez, e por meiose, origina uma tétrada de quatro esporos (a), sendo que apenas um dos esporos é funcional (monomegasporia) (b); retenção e germinação do megásporo funcional no interior das paredes do esporo (endosporia), e retenção do gametófito no interior do esporângio (endoprotalia) (c); a partir de células do megasporângio, evolui o nucelo, que enche o interior do primórdio seminal (a cinzento) (c); o gametófito ♀, representado a negro com dois arquegônios funcionais a branco, germina no interior das paredes do megásporo (c). C) Representação do primórdio de uma gimnospérnica: a) gota de polinização a capturar quatro grãos de pólen; em b) deu-se a absorção da gota de polinização e a libertação dos gâmetas no interior da câmara micropilar, que se preparam para invadir o nucelo (cinzento-claro) e partir ao encontro das oosferas (pequenos círculos brancos), contidas no interior do gametófito feminino (a negro); c) semente madura com embrião, mergulhado no endosperma (cor mais clara), revestido por um tegumento. N.B., em a e b as setas representam sequências evolutivas. [Original inspirado em Armstrong (2014).]

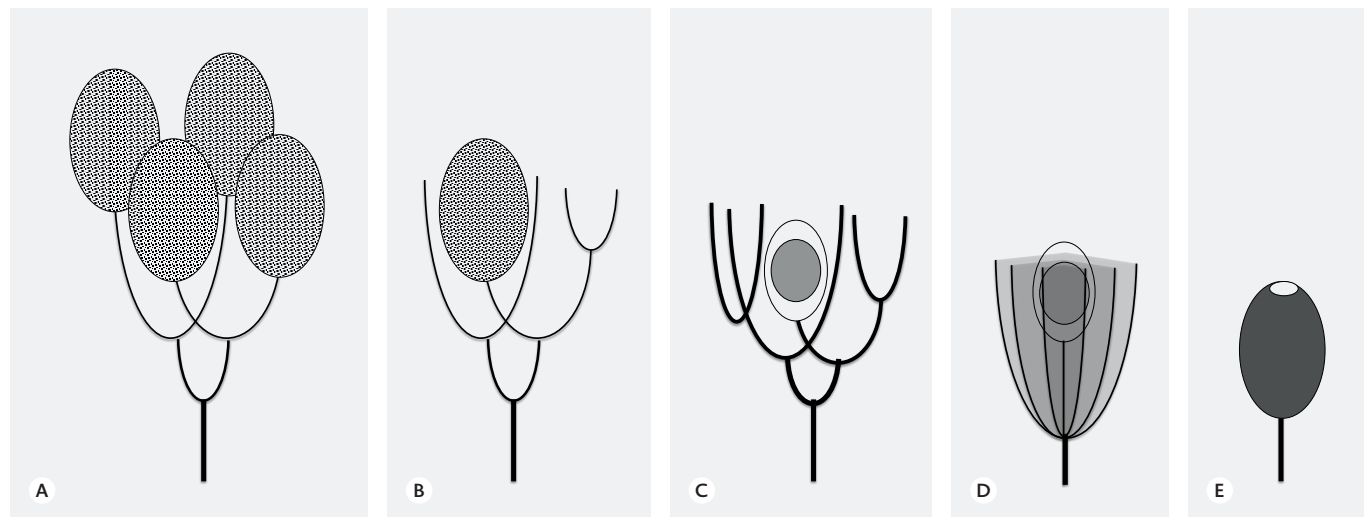


FIGURA 84

Representação esquemática da evolução do tegumento do primórdio seminal. Hipótese: o tegumento tem origem em telomas férteis, i.e., com esporângios terminais. A) Sistema caular dicotomicamente ramificado de megasporângios com esporos abundantes (condição ancestral). B) Esporângios envolvidos por um sistema de ramos férteis determinados de ramificação dicotômica (telomas). C) Redução do número de esporos funcionais a um por esporângio e retenção de megásporo. D) Proteção do megasporângio por um sistema de ramos concrecentes (comparar com Figura 86), que acabará por dar origem ao primórdio seminal envolvido por um tegumento. E) O tegumento envolve o primórdio, deixando uma abertura (micrópilo) para a penetração dos gametófitos/gâmetas ♂; o tegumento tem a dupla função de proteger o primórdio seminal e a semente depois de madura, sendo a primeira função evolutivamente anterior à segunda. [Original.]

♂ ao encontro dos gâmetas ♀. A diferenciação de uma câmara polínica³⁴ aberta para o exterior foi a solução evolutiva então encontrada. Finalmente, o megasporângio simplificado foi envolvido, e protegido, por um tegumento, na extremidade do qual persistiu uma pequena abertura, o micrópilo.

A teoria sobre a origem do tegumento mais consistente e com suporte fóssil envolve a coalescência de telomas, consoante está explicitado na Figura 84. Presume-se que os primeiros espermatófitos fossem anemófilos. É possível que os telomas tivessem, numa fase inicial ainda livres, a função de facilitar a captura do pólen (Taylor et al., 2009). Tinha evoluído o primórdio seminal. Um pequeno e fortuito «defeito» no sistema de deiscência dos esporos desembocou numa nova linhagem de plantas vasculares – as plantas com semente – de enormes possibilidades evolutivas. Toda esta complexa história evolutiva decorre no Devónico.

O primórdio seminal das primeiras plantas com semente não estava revestido por um tegumento que fechasse o nucelo ao exterior. O nucelo dos **pré-óvulos** (pré-primórdios seminais) fossilizados apresenta-se envolvido por apêndices parcialmente concrecentes, interpretados por muitos autores como uma condensação de telomas, férteis ou não, dicotomicamente ramificados, uma hipótese apresentada na Figura 84. A genética corrobora uma hipótese alternativa: os apêndices dos pré-óvulos, e consequentemente os tegumentos, têm uma origem *ad novo*, a partir de órgãos laterais iniciados por meristemas do nucelo (Mathews & Kramer, 2012). Os apêndices dos pré-óvulos provavelmente destinavam-se a atrair o pólen por via aerodinâmica; a função de proteção será posterior (Niklas, 1997).

Pese embora a lógica interna dos modelos discutidos neste ponto, a verdade é que não só a heterosporia não é uma premissa da evolução da semente, como também não estão resolvidos o quando (tempo), o como (sequência evolutiva) e as causas (vantagens seletivas) da evolução de cada uma das características que compõem a semente e o pólen. De qualquer modo, as vantagens seletivas teriam de ser significativas, porque várias das inovações enunciadas ocorreram isoladamente, ou em diferentes combinações, em vários grupos de 'pteridófitos' heterospóricos. Além das 'progimnospermicas', das quais divergiram as plantas com semente, aproximaram-se da semente alguns licófitos e equisetófitos arbóreos do Carbonífero. Por causas desconhecidas, estas últimas linhagens não foram capazes de se diversificar e extinguiram-se no início do Pérmico. *Lepidocarpon* e outros licófitos retinham um megásporo funcional num megasporângio indeiscente; o megásporo germinava num gametófito ♀; a fecundação dependia do transporte pelo ar de micrósporos até à vizinhança do gametófito ♀, alcandorado na copa da árvore; a dispersão dava-se sob a forma de uma estrutura análoga à semente (Figura 85;

Taylor et al., 2009). Um formidável caso de convergência evolutiva com os espermatófitos.

O pólen

Os gametófitos ♂ e ♀ evoluíram em paralelo nos ancestrais das plantas com semente. Numa primeira fase da sua evolução, o gametófito ♂, à semelhança do gametófito ♀, ficou retido no interior das paredes do micrósporo (**endoprotalia** ♂). A simplificação da estrutura celular do gametófito ♂ (**microgametófito**) foi, no entanto, muito mais profunda, a tal ponto que os microgametófitos das gimnospermicas (e das angiospermicas) não diferenciam anterídios.

Nas gimnospermicas atuais, o transporte de microgametófitos ao encontro dos megagametófitos – a polinização – é realizado pelo vento, e secundariamente por insetos. A polinização entomófila das duas linhagens entomófilas atuais de gimnospermicas – cicadófitos e gnetófitos – é muito antiga, pelo menos mesozoica nos gnetófitos e talvez carbonífera nos cicadófitos (Peñalver et al., 2012). Supõe-se que para capturarem o pólen, as primeiras plantas com semente exsudavam uma gota de polinização pegajosa rica em açúcares para o exterior do nucelo, que depois era absorvida, transportando o pólen para o interior de uma câmara polínica. Com a evolução dos tegumentos, a gota de polinização passou a ser exsudada para o exterior do tegumento (Doyle, 2013). A reprodução das gimnospermicas atuais continua a depender da água, embora brevemente, durante a exposição da gota de polinização ao exterior. A gota de polinização desapareceu nas angiospermicas. De qualquer modo, ao contrário das plantas

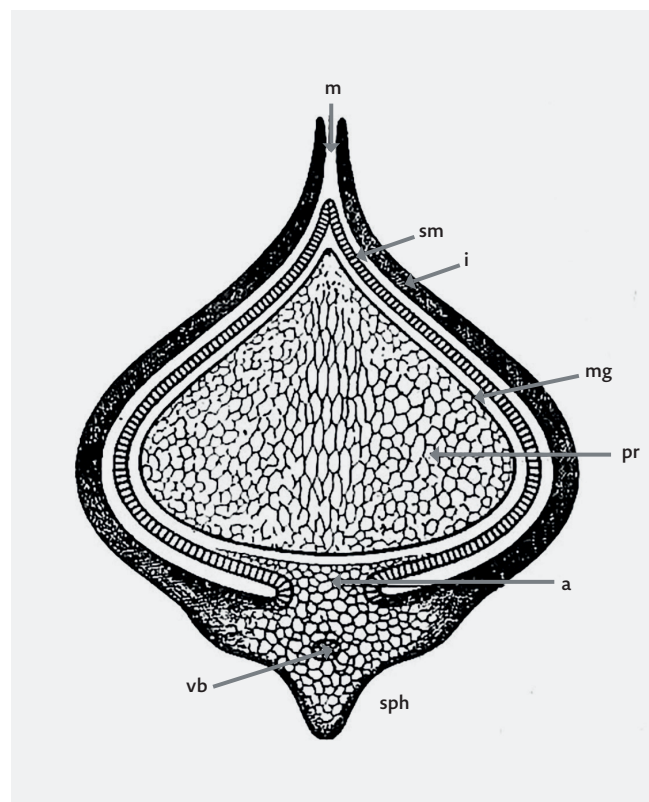


FIGURA 85
Análogos evolutivos da semente. Representação diagramática de um análogo de semente de *Lepidocarpon*: vb – feixe vascular; sph – esporofilo; a – inserção do macrosporangio; i – tegumento; m – micrópilo; sm – macrosporangio; mg – parede do megásporo; pr – gametófito ♀. [Wikimedia Commons.]

de esporulação livre, as plantas com semente não necessitam de filmes contínuos de água no ambiente exterior às plantas para se dar o encontro dos gametas.

Depois de capturado pelo primórdio seminal, o pré-pólen ficava retido na câmara polínica, a sua parede rompia-se e o gametófito σ libertava gametas σ flagelados (anterozoides) que nadavam ao encontro dos anterídios. O tubo polínico evoluiu com a função de aderir o gametófito σ às paredes da câmara polínica e daí extrair parte do seu sustento (função haustorial) (Johri, 1992). Esta característica ancestral (plesiomorfia) persistiu, sem modificações, nos cicadófitos e ginkgófitos (v. volume I). Estes dois grupos de gimnospérmicas têm uma câmara polínica de grande dimensão e produzem um tubo polínico acelular exclusivamente haustorial; a extremidade do tubo polínico rompe-se e liberta gametas σ flagelados (anterozoides) autónomos na sua deslocação ao encontro da oosfera.

Entretanto, a esporoderme dos micrósporos alterou-se significativamente, convertendo-se na parede de uma nova estrutura exclusiva dos espermatófitos: o grão de pólen. Como se referiu no volume I («Ciclo de vida das plantas com semente»), um grão de pólen unicelular

é homólogo a um micrósporo; o pólen pluricelular corresponde ao gametófito σ , sendo homólogo do microprotalo dos 'pteridófitos'. A deslocação de gametas σ não flagelados pelo tubo polínico e a sua libertação na proximidade dos gametas φ (**sifonogamia**) são uma aquisição posterior, que terá evoluído de forma independente nas acrogimnospérmicas mais avançadas e nas angiospérmicas. A função de transporte de gametas do tubo polínico é mais um exemplo de exaptação entre as plantas.

EVOLUÇÃO DAS GIMNOSPÉRMICAS

As primeiras gimnospérmicas. Os fetos com semente

Os espermatófitos evoluíram no Devónico Médio em habitats perturbados, possivelmente na sombra de grandes *Archaeopteris*, a partir de um grupo não identificado de 'progimnospérmicas' (Prestianni & Gerrienne, 2010). Os relógios moleculares apontam datas muito mais tardias para o grupo coroa dos espermatófitos, c. 300 M. a., no final do Mississípico (Carbonífero) (Magallón et al., 2013). O grão de pólen e o primórdio seminal, assim como a raiz e a folha, são «invenções» devónicas. A hipótese de as plantas com semente atuais e os fetos atuais serem grupos irmãos é bem aceite, porém as suas relações evolutivas e ancestralidade de modo algum estão resolvidas (Rothwell & Nixon, 2006).

Um fóssil extraordinário com 385 M. a. (Givetiano, Devónico Médio), encontrado na Bélgica, a *Runcaria heinzelinii*, é considerado um precursor das plantas com semente (grupo tronco dos espermatófitos) (Gerrienne et al., 2004). A *Runcaria* é um dos raros fósseis de transição conhecidos em coleções paleobotânicas (Figura 86). Tem um tegumento com 16 lobos (telomas) não concrescentes e um megasporângio com um único megásporo, fechado ao exterior, que obrigava os gametófitos ou os gametas σ a perfurarem quimicamente a sua parede para atingirem a oosfera. A sua origem provavelmente radica nas 'progimnospérmicas' *Aneurophytales* (Gerrienne et al., 2004).

As primeiras sementes verdadeiras surgem ~20 M. a. depois da *Runcaria*, no Devónico Superior (e.g., *Elkinsia polymorpha*) (Figura 87), com primórdios seminais já parcialmente cobertos por um tegumento (definindo um micrópilo) e uma abertura na parede distal do megasporângio (definindo uma câmara polínica) (Taylor et al., 2009). A maior consequência da evolução da semente foi, obviamente, a libertação da reprodução sexual da dependência da água, que permitiu às recém-evoluídas plantas com semente ocuparem habitats mais secos, distantes dos pântanos e das margens dos cursos de água. A área vazia de vegetação disponível para ser tomada pelas plantas com semente era imensa, porque

FIGURA 86
As primeiras plantas com semente. Reconstrução de *Runcaria heinzelinii*; N.B., folhas a envolver parcialmente um tegumento de 16 lóbulos (telomas) em espiral no interior do qual se encontra um megasporângio sem qualquer abertura ao exterior. É provável que os microgametófitos dissolvessem enzimaticamente as paredes do megasporângio, de modo que os gametas masculinos encontrassem os megagametófitos. [Wikimedia Commons.]



uma boa parte do interior dos continentes devônicos 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'

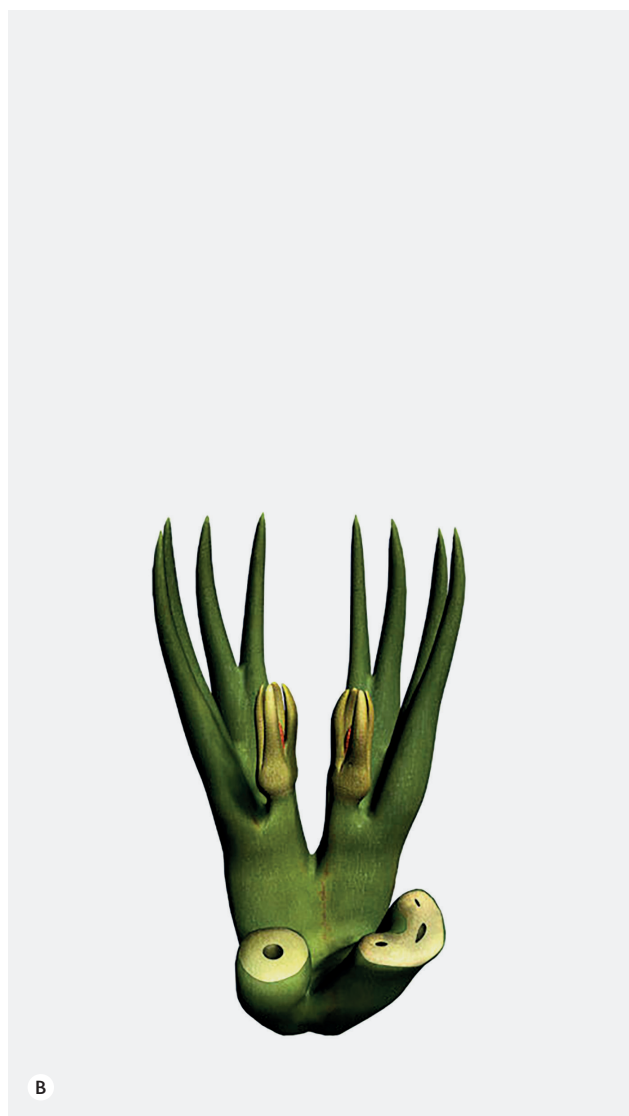
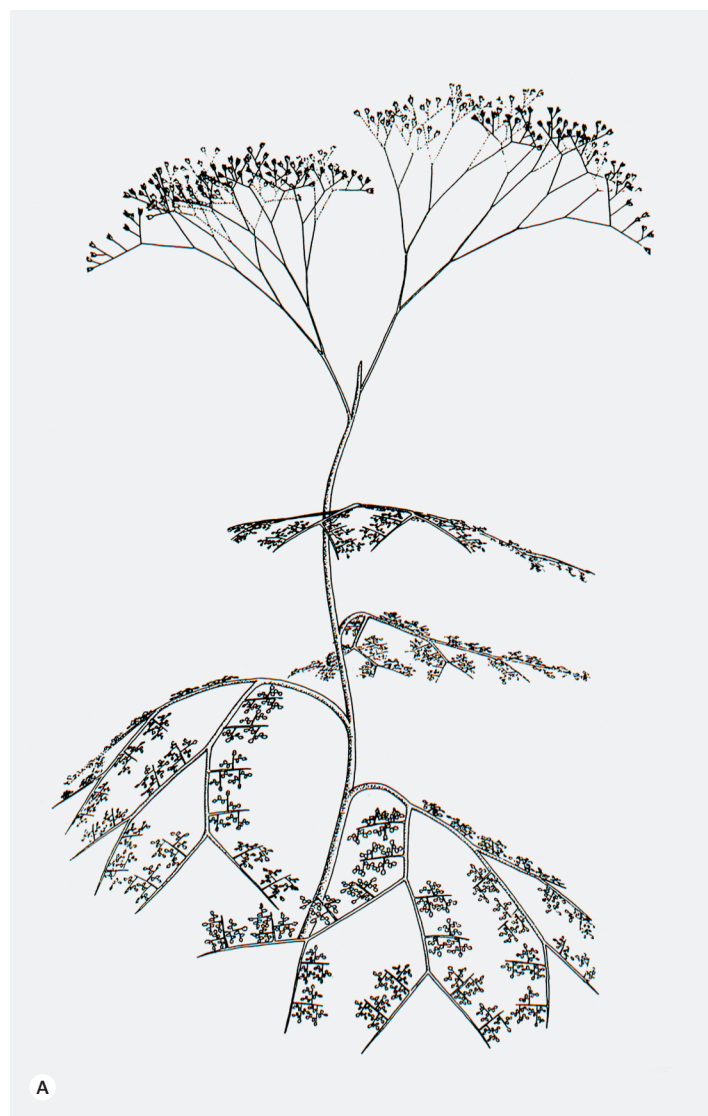


FIGURA 87
As primeiras plantas com semente.
Elkinsia polymorpha.
A) Hábito da planta.
B) Reconstrução da cúpula e da semente de *Elkinsia polymorpha*. N.B., a cúpula é um sistema de caules que protege um primórdio seminal, neste caso constituído por quatro ou cinco lóbulos concrescentes na base que revestem 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.]

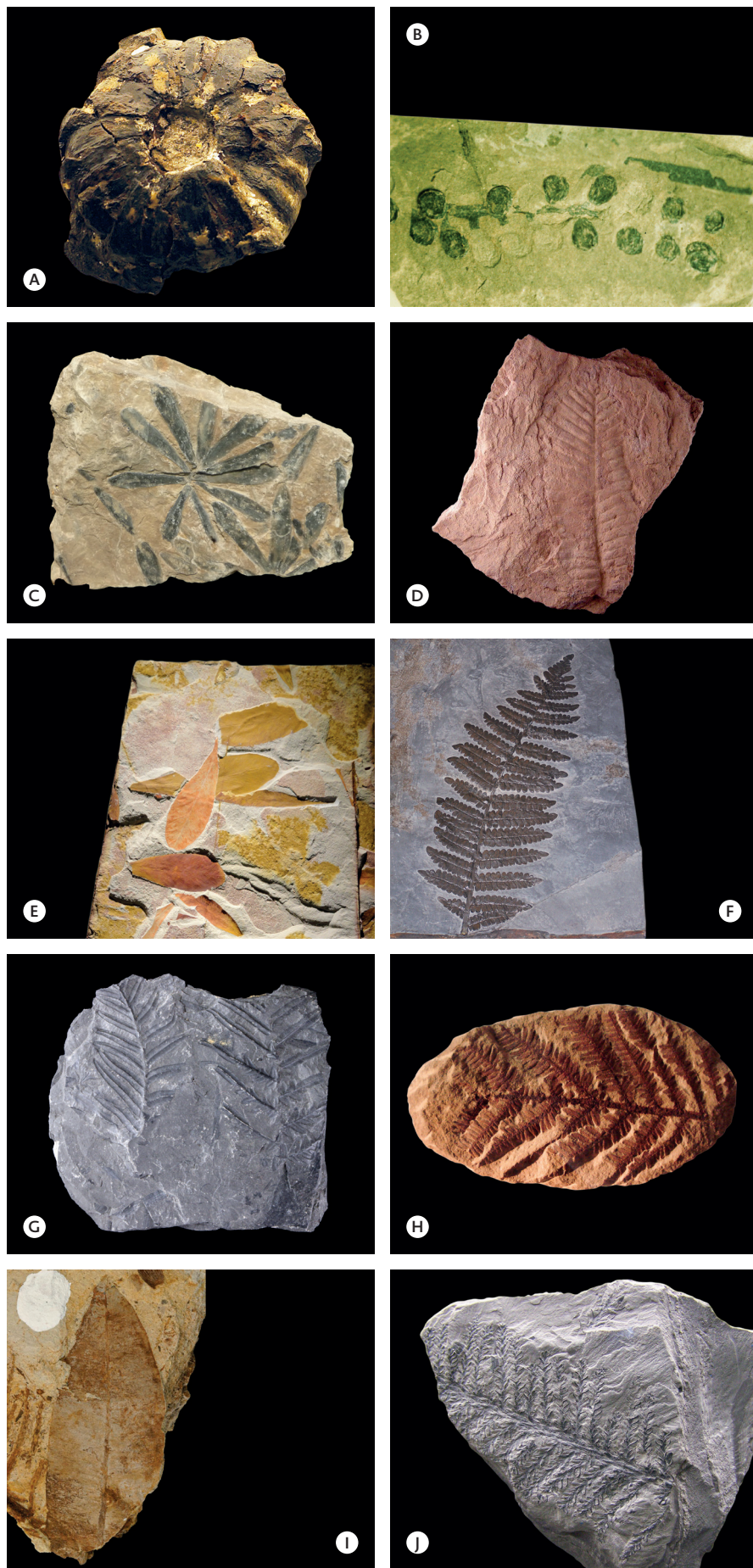


FIGURA 88
Principais grupos extintos de gimnospermas. A) Estróbilo unissexual fóssil de *Williamsonia gigas*; N.B., estrutura reprodutiva imatura encerrada por brácteas. B) Ramo fértil de *Caytonia nathorstii* com cúpulas que guardam no interior aglomerados de primórdios seminais (Caytoniales). C) *Cordaites 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 'gimnospermas'* (diversos autores)

Bennettitales (= Cycadeoidales) (Figura 88-A)

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

Caytoniales (Figura 88-B)

Plantas arbustivas; folhas palmaticompuestas; 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 penaticompuestas, de nervura média saliente, muito semelhantes às folhas das angiospermas; 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, penínervas de nervação reticulada e nervura média saliente; primórdios seminais inseridos de múltiplas formas (livres ou no interior de cúpulas) na página superior de megasporófilos planos (interpretados como caules por alguns autores). Grupo parafilético, ecologicamente versátil, do Superior ao Triásico, dominante no supercontinente de Gondwana 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 'gimnospermas', heterogêneo a nível reprodutivo; maioritariamente trepadeiras. Tegumento das sementes incompletamente fechado. E.g., *Lyginopteris*, *Lagenostoma* e *Mariopteris*.

Peltaspermales (Figura 88-H)

Folhas pinadas semelhantes às dos fetos; primórdios inseridos em megasporófilos 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-I)

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-J)

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 gimnospermas 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 Gondwana 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 + gimnospermas + paleozoicas. As suas afinidades evolutivas não estão clarificadas (Glasspool et al., 2004). Alguns grupos de 'gimnospermas' 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 gimnospermas modernas (acrogimnospermas) 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

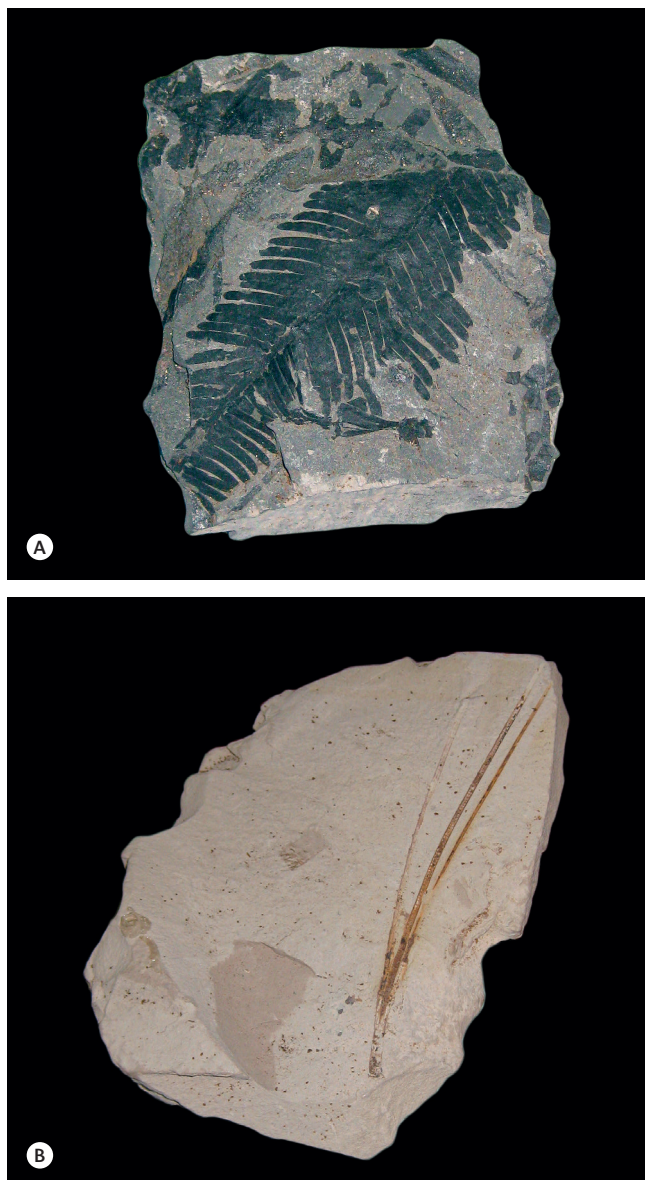


FIGURA 89
Fósseis de grupos atuais de gimnospermas (acrogimnospermas).
A) *Pterophyllum lipoldii* (Cycadidae) (Triásico?).
B) Fóssil jurássico de *Pinus* sp. (Pinaceae, Pinidae). [Fósseis expostos no Museu Botânico da Universidade de Coimbra; fotos: Carlos Aguiar.]

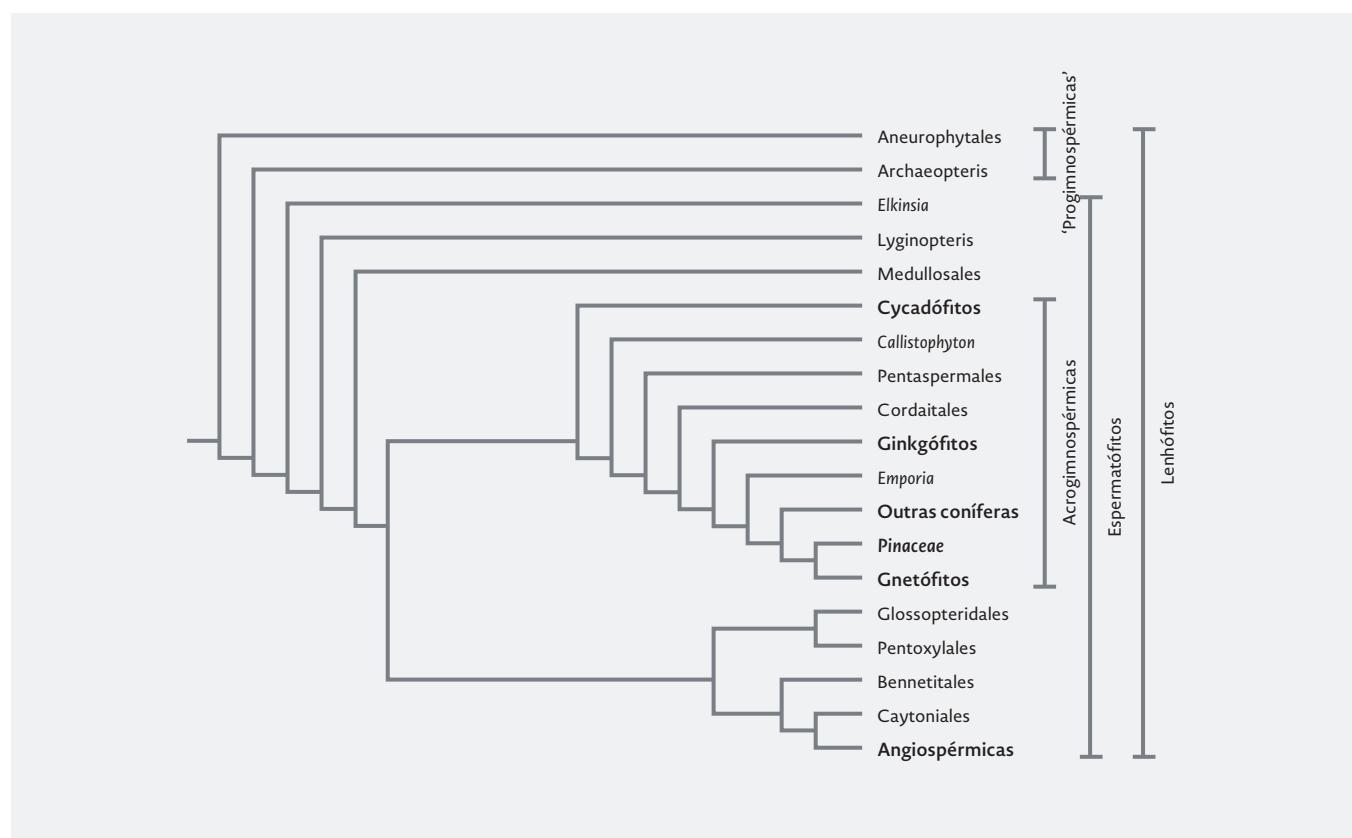


FIGURA 90
Filogenia simplificada das 'gimnospermas' fósseis e atuais.
N.B. que as gimnospermas, definidas como todas as plantas com semente não angiospermas, são um grupo parafilético; que as gimnospermas atuais (acrogimnospermas) são monofiléticas, e que as pteridospérmicas são polifiléticas. Grupos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

Pantalássico – teve um forte efeito na circulação geral da atmosfera e no clima. No Pérmico, o último período da era Paleozoica e que sucede ao Carbonífero, verificou-se uma paulatina subida da temperatura. No Pérmico Superior agravou-se a irregularidade espacial e a sazonalidade da precipitação (Ziegler et al., 2003). Diferenciaram-se extensas áreas semidesérticas a desérticas de clima continental no interior da Pangeia, povoadas por flora xerofítica, entre a qual despontavam algumas das primeiras ‘coníferas’.

As gimnospérmicas modernas (acrogimnospérmicas)

Grupos atuais de acrogimnospérmicas

Reconhecem-se seis grandes linhagens nas plantas com semente atuais: cicadófitos, ginkgófitos, cupressófitos, pinófitos, gnetófitos e angiospérmicas (Li et al., 2017; Figuras 89 e 91), sendo as cinco primeiras designadas por gimnospérmicas atuais ou acrogimnospérmicas



FIGURA 91
Grandes grupos acrogimnospérmicas.
A) Cycadidae: *Encephalartos transvenosus* (Zamiaceae).
B) Ginkgoideae: *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae).
C) Gnetidae: *Gnetum macrostachyum* (Gnetaceae).
D) Pinidae: Plantação de *Pinus nigra* subsp. *laricio* (Pinaceae).
E) Cupressidae: Bosque de *Araucaria angustifolia* (Cupressaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil.
[B) e C) Wikimedia Commons; restantes fotos de C. Aguiar.]



(Acrogymnospermae) (Cantino et al., 2007). As acrogimnospérmicas são um grupo monofilético. O termo **conífera** reúne cupressófitos e pinófitos. As cinco linhagens – tratadas neste texto com a categoria de subclasse – separaram-se entre si entre o Pensilvânico e o Triásico Superior. Correntemente, são aceites menos de 1000 espécies de gimnospérmicas atuais, repartidas do seguinte modo (Christenhusz et al., 2018):

- Cicadófitos (Cycadidae) – 2 famílias (Cycadaceae e Zamiaceae), 9 géneros e ca. 200 sp.;
- Ginkgófitos (Ginkgoidae) – 1 família (Ginkgoaceae), com 1 género e 1 espécie, o *Ginkgo biloba*;
- Cupressófitos (Cupressidae) – 5 famílias (Araucariaceae, Podocarpaceae, Cupressaceae s.l., Sciadopityaceae e Taxaceae), 52 géneros e 371 sp.;
- Pinófitos (Pinidae) – 1 família (Pinaceae), 11 géneros e 224 sp.;
- Gnetófitos (Gnetidae) – 3 famílias (Welwitschiaceae, Gnetaceae e Ephedraceae), 3 géneros e ca. 90 sp.

A descrição dos cinco grandes grupos de gimnospérmicas atuais fica adiado para o volume III.

A baixa diversidade taxonómica atual das acrogimnospérmicas resulta de uma profunda crise atravessada pelo grupo durante o Cretácico e parte do Paleocénico, em consequência da evolução das angiospérmicas (Figura 58). A descida da temperatura do globo sentida a partir do Oligocénico deve ter contribuído para a extinção de muitos grupos de ótimo tropical. Em contrapartida, as alterações climáticas estimularam a evolução de novos grupos adaptados ao frio, razão pela qual as linhagens de acrogimnospérmicas do hemisfério norte são mais recentes do que as do hemisfério sul, maioritariamente tropicais.

Os **cicadófitos**, o mais antigo grupo de acrogimnospérmicas, evoluíram no Pensilvânico (e.g., *Taeniopteris* e *Phasmatocycas*). Os cicadófitos tiveram um pico de diversidade e dominância no Jurássico e no Cretácico, antes de regredirem, paulatinamente, no Terciário (Taylor et al., 2009). A sua importância foi particularmente acentuada no Jurássico, de tal modo que o Jurássico é por vezes referido como a «Idade das cicas». Curiosamente, as espécies atuais de cicadófitos são bastante recentes (< 12 M. a.). A evolução e a especiação dentro deste grupo tão antigo terão sido reativadas com o estabelecimento de simbioses com insetos polinizadores (Nagalingum et al., 2011), uma experiência evolutiva muita tardia, porque as angiospérmicas coevoluem com enorme sucesso com insetos desde o Jurássico Superior/Cretácico Inferior («Coevolução com insetos e diversidade»).

Fósseis de idade pérmica (e.g., *Trichopitys*) foram interpretados como ancestrais ou membros do grupo tronco dos **ginkgófitos**. Este grupo, provavelmente relacionado com os Peltaspermales (Herrera et al., 2017),

atingiu uma grande expressão no Mesozoico (com um máximo no Triásico Superior), sofrendo em seguida um declínio acentuado, por pouco não se extinguindo no Cenozoico (Zhou & Wu, 2006). Persistiu uma única espécie, o *Ginkgo biloba*, numa pequena área recôndita no Centro da China.

Um grupo primitivo hoje extinto com origem no Carbonífero, as Voltziales, faz a transição entre outro grupo extinto de gimnospérmicas, os Cordaitales, e os modernos **cupressófitos** e **pinófitos**. A divergência dos cupressófitos do clado pinófitos³⁵ + gnetófitos é recente: Triásico (Morris et al., 2008). A informação fóssil coloca a origem do grupo coroa e da maioria das famílias atuais de cupressófitos no Triásico (e.g. Araucariaceae, Cupressaceae e Podocarpaceae), quando as ‘coníferas’ dominavam a paisagem terrestre.

Os pinófitos englobam uma única família, as Pinaceae, a família mais diversa de maior interesse económico das gimnospérmicas atuais. A documentação fóssil do grupo coroa dos pinófitos recua até ao Jurássico Superior (Rothwell et al., 2012). Um ramo fossilizado pelo fogo no Valanginiano (Cretácico Inferior) relaciona a evolução género *Pinus* com ambientes ciclicamente percorridos pelo fogo, provavelmente facilitado por uma atmosfera rica em O₂ (Falcon-Lang et al., 2016). O género *Pinus* e o grupo coroa das angiospérmicas são coetâneos. A presença de angiospérmicas explica, provavelmente, por que razão as duas linhagens em que se divide o género – subgén. *Pinus* e *Strobus* – são, respetivamente, constituídas por espécies adaptadas a paisagens com fogo e ambientes ou muito quentes ou muito frios com solos pobres em nutrientes (Keeley, 2012).

A história evolutiva dos **gnetófitos** é mal conhecida. É muito provável que partilhem um ancestral comum com os pinófitos (Bower et al., 2000). Gnetófitos basais habitavam o atual Norte da China no Pérmico Superior (Wang, 2004). Os gnetófitos estavam disseminados no Jurássico e radiaram no Cretácico Inferior, em sincronia com as angiospérmicas. Nunca atingiram a expressão territorial e a dominância dos outros grandes grupos de acrogimnospérmicas.

Todas as grandes linhagens de acrogimnospérmicas, assim como os fetos leptosporangiados, evoluíram no Paleozoico, mas só atingiram as características e a diversidade estrutural e funcional dos seus representantes atuais no Mesozoico. As gimnospérmicas modernas dominaram a paisagem vegetal terrestre até à transição do Cretácico Inferior para o Cretácico Superior, momento a partir do qual a dominância ecológica das angiospérmicas se tornou inequívoca. A maior parte do carvão mesozoico e cenozoico tem origem nos troncos de ‘coníferas’. O sucesso evolutivo das angiospérmicas «empurrou», progressivamente, as gimnospérmicas atuais para «habitats extremos», muito secos, muito quentes, muito frios, com substratos

muito seletivos (e.g., solos derivados de rochas ultra-básicas e sistemas dunares) ou sujeitos a perturbações cíclicas muito severas (e.g., pelo fogo).

Tendências evolutivas

Nas cinco linhagens de acrogimnospermicas existe uma tendência evolutiva para uma simplificação do estróbilo, sobretudo dos estróbilos ♀, através da redução do número e tipo de partes, sementes e/ou dimensão.

Nos cicadófitos, os megasporofilos foliares das *Cycas* estão reduzidos a escamas nas *Zamiaceae*. Os estróbilos dos ginkgófitos fósseis compreendiam numerosos primórdios seminais; no *G. biloba* são apenas dois. O estróbilo das 'coníferas' resulta da simplificação de um sistema caulinar ramificado (v.i.). Algumas espécies de 'coníferas' produzem, inclusivamente, apenas uma semente por estróbilo (e.g., *Taxus*, *Podocarpus* e alguns *Juniperus*).

No grupo mais avançado das acrogimnospermicas – nos gnetófitos –, por mais de uma vez agregaram-se no mesmo estróbilo esporângios ♀ e ♂ (nos géneros *Gnetum* e *Welwitschia*), embora sem a formação de

verdadeiros estróbilos bissexuais, porque um dos sexos é estéril (Conway, 2013). E tanto os primórdios seminais como os microsporofilos têm na base brácteas que diferenciam uma estrutura semelhante a um perianto. Os gnetófitos ensaiaram um esboço de estróbilo bissexual que não teve, porém, o mesmo sucesso evolutivo da flor das angiospermicas. Na história evolutiva das plantas, a justaposição de esporângios ♂ e ♀ em estróbilos bissexuais funcionais ocorreu em apenas duas linhagens – Bennettitales e angiospermicas – e supõe-se que de forma independente a partir do grupo das 'pteridospémicas'. Só o último grupo sobreviveu até ao presente (Rudall & Bateman, 2010).

Evolução do estróbilo

Nas plantas com semente, os esporângios – primórdios seminais (megasporângios) e sacos polínicos (microsporângios) – inserem-se em **órgãos de suporte** (bearing organs) de origem foliar ou caulinar. Nas acrogimnospermicas, os sacos polínicos desenvolvem-se em órgãos exclusivamente foliares: os microsporofilos. Suportam os primórdios seminais, órgãos de natureza foliar (nem sempre assimiláveis no conceito de megasporófilo) ou caulinar (ramos férteis). Estes órgãos de suporte surgem, geralmente, agregados em estruturas unissexuais designadas por **estróbilos**. Os primórdios seminais solitários das *Taxaceae* e os ramos férteis do *Ginkgo biloba* são dois conhecidos exemplos de gimnospermicas de estróbilos muito simplificados e, por isso, ordinariamente consideradas como não estrobiladas. Os estróbilos, por sua vez, podem ser simples ou compostos. Os **estróbilos simples** são constituídos por um único eixo alongado, de entrenós geralmente evidentes, com esporofilos apensos. Nos **estróbilos compostos**, de um eixo principal divergem eixos caulinares secundários em que se inserem os esporofilos ou diretamente esporângios. Nas gimnospermicas, um estróbilo simples é análogo a uma flor e um estróbilo composto a uma inflorescência. O conceito lato de estróbilo adotado neste texto faz da flor um estróbilo simples, bissexual, muito condensado (com entrenós curtos) (Florin, 1951).

Os esporângios e os ramos férteis são anteriores à evolução da folha. Não está esclarecida a evolução dos esporofilos das 'progimnospermicas' a partir dos sistemas caules com esporângios dos 'trimerófitos' ancestrais, assim como a sequência evolutiva que vai dos esporofilos das 'progimnospermicas' até aos fetos com semente ancestrais das acrogimnospermicas. A evolução do estróbilo das 'coníferas' (pinófitos + cupressófitos) está, porém, razoavelmente bem compreendida. A origem e a evolução dos estróbilos dos restantes grupos de acrogimnospermicas, e da maioria das gimnospermicas fósseis, deparam-se com hiatos irredutíveis no registo fóssil.

A interpretação mais aceite do estróbilo ♀ das 'coníferas' foi originalmente proposta pelo paleobotânico

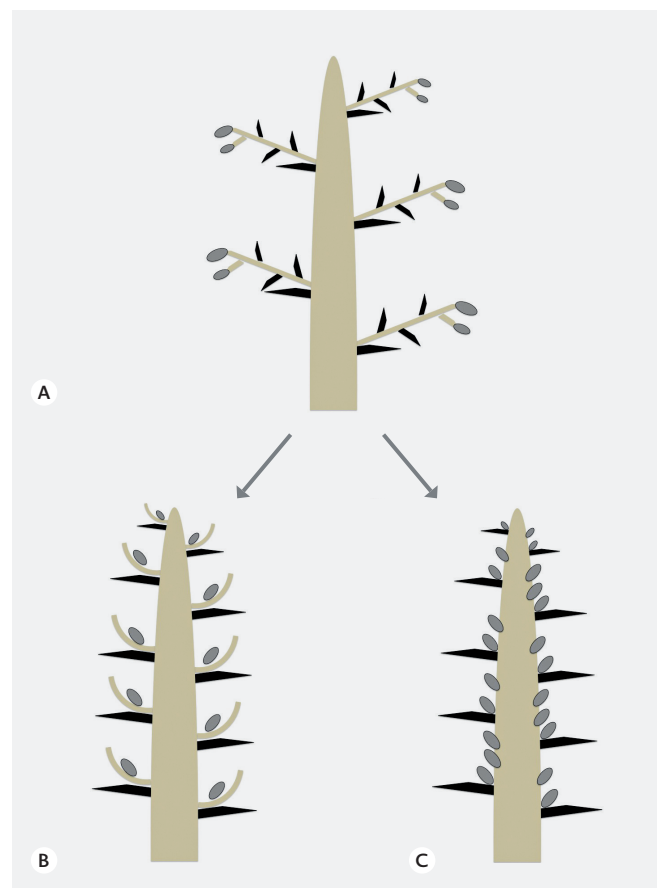


FIGURA 92
Representação diagramática da evolução do estróbilo ♀ nas 'coníferas' (em corte longitudinal). A) Condição ancestral (muito simplificada) de um estróbilo composto, representada pelos *Cordaitanthus* (género fóssil de fetos com semente da ordem Cordaitales). B) Estróbilo ♀ composto de Pinaceae; a negro escamas tectrízes e a castanho um eixo e escamas ovíferas apenas. C) Estróbilo ♀ secundariamente simplificado de Cupressaceae s. str. (excluindo antigas taxodiáceas); brácteas férteis a negro. Legenda de cores: as estruturas caulinares a castanho, estruturas foliares a negro e primórdios seminais a cinzento.

sueco Carl Rudolf Florin (1894-1965) (Conway, 2013; Tomlinson, 2012). De acordo com este autor, o ancestral de todas as ‘coníferas’ – representado pelos Cordaitales, um grupo paleozoico extinto de ‘gimnospermicas’ – possuía um estróbilo ♀ composto muito laxo (pouco compacto), constituído por um eixo do qual divergiam, espaçadamente, ramos férteis com múltiplos primórdios seminais (Florin, 1951; Figura 92-A). O estróbilo ♀ arcaico tinha duas ordens de caules: um eixo primário com ramificações de primeira ordem – diz-se, por isso, composto. Os estróbilos das ‘coníferas’ atuais são uma simplificação deste modelo primitivo, com estruturas reprodutivas mais simples e compactas. Esta interpretação tem um razoável suporte fóssil (Tomlinson, 2012).

O estróbilo ♀ dos pinófitos é um sistema de caules, um estróbilo composto muito simplificado (Figura 92-B). Nas cupressáceas, a família mais diversa de cupressófitos, as escamas ovulíferas estão reduzidas a uma pequena protuberância (invisível nas frutificações maduras) nos géneros basais (nas antigas taxodiáceas; e.g. *Sequoia*) – este resquício evolutivo desaparece por completo nos grupos mais avançados (Cupressaceae s.str.) (Figura 92-C). Por conseguinte, os estróbilos ♀ são compostos nas antigas taxodiáceas e secundariamente simples nas Cupressaceae s.str. Em ambos os casos, os estróbilos ♀ são constituídos por um eixo revestido com brácteas férteis, homólogas das escamas tectrizes dos pinófitos. Os estróbilos ♀ das pináceas e das cupressáceas mostram uma morfologia distinta e, provavelmente, não partilham uma ancestralidade comum. Alguns autores estendem o conceito de megasporófilo às brácteas férteis dos cupressófitos, outros consideram que não há evidências destas estruturas nas gimnospermicas atuais.

A estrutura dos estróbilos das acrogimnospermicas foi analisada com detalhe no volume I («Sistema reprodutivo das gimnospermicas atuais»). Neste ponto da história evolutiva das plantas, importa recordar alguns padrões e tendências evolutivas aí referidos. Todas as espécies conhecidas têm estróbilos ♂; excetuando os gnetófitos, os estróbilos ♂ são sempre simples, i. e., são constituídos por um eixo caulinar com microsporófilos. Algumas das acrogimnospermicas têm estróbilos ♀ simples (e.g., cicadófitos), assim como vários grupos extintos (e.g., Bennettitales). Em parte dos cupressófitos, os estróbilos ♀ são secundariamente simples: evoluíram de estróbilos ♀ compostos. Os gnetófitos, as pináceas e os extintos Cordaitales, por exemplo, têm estróbilos ♀ compostos. Como se referiu anteriormente, foi possível obter uma sequência evolutiva do estróbilo ♀ das ‘coníferas’ a partir dos Cordaitales paleozoicos e concluir que as pináceas têm estróbilos compostos, que nestas famílias os primórdios seminais se inserem em caules modificados (escamas ovulíferas) e que as ‘coníferas’ com estróbilos simples (araucariáceas e cupressáceas mais evoluídas) evoluíram de espécies com estróbilos compostos (Florin, 1951).

Relações evolutivas entre os grandes grupos de acrogimnospermicas

As relações evolutivas entre as seis grandes linhagens atuais de plantas com semente – Ginkgoideae, Cycadidae, Pinidae, Cupressidae, Gnetidae e angiospermicas – não estão fechadas. O debate faz-se em torno de duas grandes hipóteses. Os estudos cladísticos baseados na morfologia das estruturas reprodutivas dos grupos atuais e de fósseis de plantas com semente, apoiados por raros estudos de base molecular, indiciam que os gnetófitos são evolutivamente próximos das angiospermicas (**hipótese do antófito**) (Figura 93-A). De facto, os gnetófitos e as angiospermicas partilham um grupo muito significativo de características: vasos lenhosos, folhas penínervas, dupla fecundação (incompleta nos gnetófitos) e estruturas reprodutivas hermafroditas (não funcionais nos gnetófitos). A descoberta de frutos fósseis em Portugal continental que associam os gnetófitos às Bennettitales veio recuperar a importância dos gnetófitos na evolução das angiospermicas (Friis et al., 2007). A filogenia molecular, pelo contrário, coloca as acrogimnospermicas num grupo monofilético, irmão das angiospermicas com percentagem de bootstrap em torno dos 100% (v. «Sistemas cladísticos» no volume III) (Ruhfel et al., 2014; Wickett et al., 2014; Morris et al., 2018) (Figura 93-B e C). A rejeição da hipótese do antófito implica: i) os caracteres morfológicos antes descritos não são homólogos (resultam de convergência); ii) as Bennettitales e grupos próximos são linhagens independentes dos gnetófitos (Figura 90); iii) o ancestral comum das acrogimnospermicas e das angiospermicas terá sido um feto com semente do final

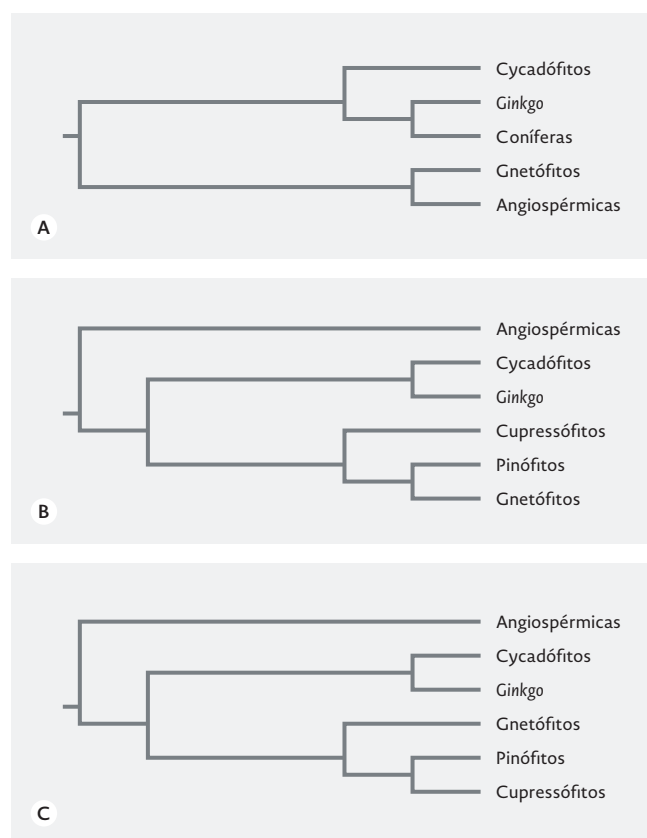


FIGURA 93
Relações evolutivas entre os grandes grupos de acrogimnospermicas.
A) Hipótese do antófito.
B) Hipótese das gnetopina.
C) Hipótese das gnetopina com forte suporte molecular e é, por isso, adotada neste texto.
[Redesenhado de Wang & Ran (2014).]

do Devónico-início do Carbonífero («Origem da flor: principais hipóteses»).

Aceitando a muito provável monofilia das acrogimnospérmicas, ficam por resolver as relações de parentesco dos cinco grandes grupos acrogimnospérmicas. Um clado com *Cycadidae* e *Ginkgo* tem um bom suporte molecular (Wu et al., 2013; Wickett et al., 2014). As grandes dúvidas assentam na posição dos gnetófitos, dos cupressófitos e das pinófitas na árvore filogenética das acrogimnospérmicas. Na bibliografia confrontam-se várias alternativas. A hipótese com maior suporte molecular – **hipótese das gnepina** (Figura 93-B) – admite que os pinófitos são irmãos dos gnetófitos e que as ‘coníferas’ são parafiléticas (Wang & Ran, 2014; Wickett et al., 2014). A **hipótese das gnetifer** (Figura 93-C) – ‘coníferas’ monofiléticas, irmãs dos gnetófitos – não pode, no entanto, ser descartada (Wickett et al., 2014).

As dificuldades enfrentadas na resolução das relações filogenéticas, com base em informação fóssil ou molecular, das linhagens atuais de acrogimnospérmicas e destas com as angiospérmicas têm duas causas. As acrogimnospérmicas são um subconjunto demasiado pequeno e enviesado da enorme diversidade taxonómica de gimnospérmicas que povoaram o planeta Terra no final do Paleozoico e no Mesozoico, constituído por plantas morfológica e molecularmente muito divergentes do ancestral de todas as gimnospérmicas. Por outro lado, a divergência entre este grupo de espermatófitos e a linhagem de ‘gimnospérmicas’ que deu origem às angiospérmicas é muito profunda. Os riscos de atração de ramos longos são muito grandes entre as acrogimnospérmicas (v. volume III). A contribuição que as gimnospérmicas atuais podem dar para a compreensão da evolução das angiospérmicas é provavelmente diminuta.

AS PLANTAS DO TRIÁSICO MÉDIO AO CRETÁCICO INFERIOR: A FLORA MESOFÍTICA

As condições ambientais extremas amenizaram ~1,5 M. a. depois do início da crise permo-triásica, provavelmente em consequência do abrandamento da atividade magmática nos *trapps* siberianos (Zhang et al., 2015). O Triásico tem sido considerado um período da Terra Estufa – sem calotas polares nem grandes oscilações climáticas, com os continentes agregados numa enorme massa continental (Pangeia) centrada nos trópicos, rodeada por um grande oceano (Pantalássico), penetrada por um grande golfo, o mar de Tétis. O supercontinente da Pangeia durou ~120 M. a. (~320–200 M. a.), do Carbonífero Médio ao final do Triásico (Gutiérrez-Alonso et al., 2008).

A catástrofe permo-triásica não teve um impacto tão dramático na flora como na biota animal. Conforme se pode verificar na Figura 58, a extinção P-Tr foi seguida por uma expansão temporária, no Triásico Inferior, de ‘pteridófitos’ de carácter pioneiro, em particular de licófitos *Pleuromeiales* (género *Pleuromeia* e *Annalepis*), afins das atuais isoetáceas, acompanhados por licófitos *Lycopodiales* (e.g. *Lycopodites*) e *Selaginellales* (e.g. *Selaginellites*). A recuperação da diversidade da flora terrestre para níveis pré-catástrofe demorou mais de 10 M. a. É incorreto apelidar o Mesozoico de era das gimnospérmicas. No Triásico Inferior dominou uma flora com elementos antigos – de licófitos, equisetófitos, fetos basais e ‘gimnospérmicas’ basais (e.g., *Lyginopteridales*) –, herdada do Paleozoico; a subjugação das ‘gimnospérmicas’ pelas angiospérmicas no Cretácico Superior é um dos temas do ponto «As plantas com flor».

Ainda no Triásico Inferior, foi retomada e amplificou-se a intensa radiação das ‘gimnospérmicas’, iniciada no final do Pérmico, com o aparecimento e/ou diversificação de novos grupos, sobretudo de cicadófitos, cupressófitos, pinófitos e ginkgófitos.

As plantas com semente dominam o coberto vegetal global a meio do Triásico e as taxas de diversificação retraem-se no Triásico Superior e no Jurássico Inferior. Das quatro fases da radiação das ‘gimnospérmicas’ – Devónico Superior, final do Pérmico-Triásico Inferior, Jurássico Médio e Oligocénico (Figura 58) –, o Triásico é a mais intensa. Esta diversificação das ‘gimnospérmicas’ parece ter ocorrido em latitudes temperadas da Gondwana. A partir do Triásico Médio, as gimnospérmicas modernas adquirem dominância na flora terrestre.

A expansão triásica das gimnospérmicas modernas não tem, por enquanto, uma explicação satisfatória. Possivelmente, foi uma consequência a longo prazo do declínio das zonas húmidas que dominaram a paisagem vegetal terrestre no Carbonífero. As gimnospérmicas modernas que tinham evoluído nos *habitats* terrestres localizados na margem das grandes depressões húmidas e nas latitudes mais elevadas – recordamos que a semente é uma adaptação à aridez – substituíram os ‘pteridófitos’ das florestas pantanosas a partir do Pensilvânico e diversificaram-se. A extinção P-Tr provavelmente acelerou e consolidou este *turnover* de flora.

O Triásico terminou com um LIP que deu origem à Província Magma Atlântica e marca o início da fragmentação da Pangeia (Figura 44). O mecanismo associado à extinção triásico-jurássica envolveu, provavelmente, variações do nível do mar, anoxia e acidificação dos oceanos, atmosfera tóxica, descida da pCO_2 e alterações climáticas (Hautmann, 2012). A descida da pCO_2 traduziu-se numa descida abrupta

da temperatura global no Jurássico Inferior. O clima reaqueceu paulatinamente até ao Cretácico Inferior, estabelecendo-se a Terra Estufa Cretácica (Figura 43). A extinção na transição Triásico-Jurássico teve um forte impacto na biota animal (Figura 31), mas, aparentemente, menor nas plantas terrestres.

No Jurássico consolida-se a dominância dos dinossauros nas biocenoses de vertebrados terrestres. A descida da temperatura associada ao início do Jurássico está correlacionada com um pequeno pico na diversificação de 'pteridófitos' e um retrocesso nas plantas com semente. A rotura da Pangeia em duas grandes massas continentais, a Laurásia a norte e a Gondwana no hemisfério sul, separadas pelo oceano Atlântico Central, o embrião do atual oceano Atlântico, aumentou as linhas de costa e aumentou a precipitação em territórios áridos no Triásico. Extensas áreas de vegetação xerófila foram substituídas por florestas tropicais húmidas de 'gimnospérmicas', que criaram uma oportunidade para uma nova radiação das 'gimnospérmicas' no Jurássico Médio e Superior (McElwain et al., 1999) e talvez, o habitat onde haveriam de evoluir as angiospérmicas.

A zonação latitudinal da vegetação estabelecida no Carbonífero foi ainda mais marcada no Jurássico e nos tempos geológicos subsequentes, porque as diversidades funcional e especificadas plantas terrestres cresceram ao longo do tempo do Neogénico, azonação latitudinal do clima. Nas latitudes mais elevadas ocorriam comunidades florestais temperadas, com ginkgófitos, coníferas de folhas largas, fetos e equisetófitos. A diversidade aumentava, como hoje, em direção aos trópicos, com cinturais latitudinais de vegetação temperada termófila e por fim tropical. Nestas latitudes tinham grande expressão os cicadófitos, Bennettitales e coníferas micrófilas (Willis & McElwain, 2013).

No Cretácico Inferior entram em cena as angiospérmicas. Neste período, os gnetófitos e angiospérmicas estavam a diversificar-se intensamente nas mesmas latitudes e nos mesmo habitats. A competição entre os dois grupos foi ganha pelas angiospérmicas e, por isso, a flora atual de gnetófitos resume-se a três géneros com ca. 90 espécies, a maioria adaptada a ambientes extremos (Friis et al., 2011).

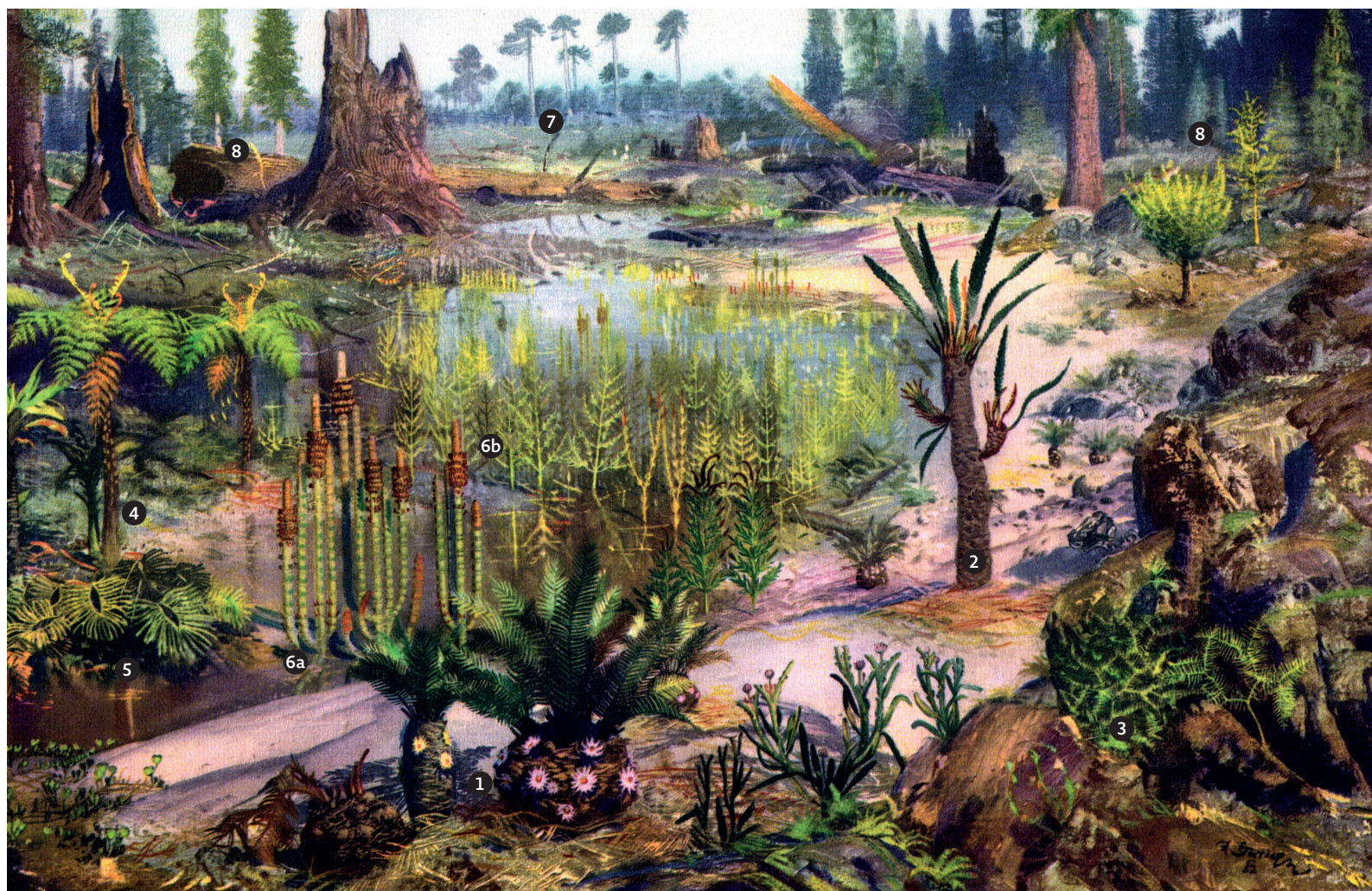


FIGURA 94

Paisagem mesozoica nos territórios atualmente correspondentes ao Centro da Europa. Em frente, ao centro, três acrogimnospérmicas Bennettitales: (1) *Cycadeoidea*, (2) *Williamsonia sewardiana* e (3) *Wielandiella angustifolia*. No centro da Figura (6), uma comunidade semiterrestre de equisetófitos, com plantas dos géneros *Equisetites* (6a), *Neocalamites* e *Schizoneura* (6b). À esquerda, fetos com semente Medullosales (4), com um sub-bosque de fetos (polipodiófitos) da família Dipteridaceae (5). Ao fundo, *Araucaria* (7) e outras coníferas (8), com um sub-bosque de fetos, as plantas forrageiras dos dinossauros. N.B. que na Figura não estão ainda representadas plantas com flor. [Legenda baseada em Kelber (2009); pintura de Zdeněk Burian (1905-1981).]

6. FECUNDAR A TERRA E DOMAR OS ANIMAIS: AS PLANTAS COM FLOR

INOVAÇÕES EVOLUTIVAS. CAUSAS DO SUCESSO EVOLUTIVO

O sucesso evolutivo das angiospérmicas é inquestionável. Embora sejam o mais recente grande grupo de plantas, excetuando as florestas boreais de acrogimnospérmicas (a **taiga**) e as formações árticas de musgos e líquenes (a **tundra**), dominam a grande maioria dos ecossistemas terrestres. A maior parte da produtividade primária terrestre é da sua responsabilidade. As angiospérmicas são francamente mais diversas do que os restantes grandes grupos de plantas vasculares, atuais ou fósseis. Representam ~80% das espécies de plantas terrestres atuais, com ~300 000 espécies atualmente, enquadradas em 416 famílias (APG IV, 2016).

Há um grande debate em torno do sucesso das angiospérmicas, seja ele avaliado em número de espécies ou medido pela sua abundância ou dominância ecológica. A explicação parece ser multifatorial, envolvendo uma interação entre as características endógenas e o potencial evolutivo das angiospérmicas (e dos seus competidores mais diretos, as acrogimnospérmicas), e um lento deslizar das condições ambientais no Cretácico Superior (v. Crepet & Niklas, 2009; Niklas, 2016).

As angiospérmicas reúnem dez grandes inovações evolutivas que explicam boa parte o seu sucesso evolutivo e a regressão das acrogimnospérmicas:

- Corpo vegetativo de grande plasticidade fenotípica;
- Elevadas taxas evolutivas;
- Corpo vegetativo «evolutivamente flexível», i. e., capaz de adquirir formas muito diversas por adaptação, com partes a modificarem-se a diferentes velocidades (e.g., folha e flor);
- Sistema vascular mais eficiente e especializado no transporte de solutos;
- Maior densidade de nervuras foliares;
- Coevolução com animais polinizadores e dispersores;
- Fase juvenil curta;
- Reprodução mais rápida, eficaz e eficiente (Quadro 9);
- Sistemas eficientes de promoção da alogamia;
- Capacidade de modificar o *habitat* em seu favor.

QUADRO 9 Principais aquisições evolutivas (apomorfias) das plantas com flor a nível reprodutivo	
AQUISIÇÃO EVOLUTIVA	DESCRIÇÃO E COMENTÁRIOS
Carpelo	Megasporófilo ♀.
Germinação estigmática do pólen	Nas acrogimnospérmicas o pólen germina diretamente no micrópilo; nas angiospérmicas o pólen é capturado pelo estigma, germina e diferencia um tubo polínico que progride pelo estilete ao encontro dos primórdios seminais protegidos no ovário.
Segundo tegumento	O primórdio das acrogimnospérmicas tem 1 tegumento. Secundariamente as angiospérmicas podem ter apenas 1 tegumento.
Megagametófito de menor dimensão	Megagametófito reduzido a oito células, um número substancialmente inferior ao megagametófito das acrogimnospérmicas.
Dupla fecundação	Envolve dois núcleos espermático que fertilizam, respectivamente, a oosfera e a célula central.
Perianto	Duas funções maiores: proteção e fotossíntese próxima (cálice) e de atração de polinizadores (corola).
Fruto	Resulta do amadurecimento das paredes do ovário.

Corpo vegetativo

A plasticidade fenotípica permite que um dado genótipo produza múltiplos fenótipos ao longo de gradientes ecológicos. As vantagens da plasticidade fenotípica foram elucidadas no início do volume I e no ponto «Adaptação vs. aclimação» neste volume. Em seguida discutem-se alguns aspetos da flexibilidade evolutiva do corpo, o sistema vascular e a densidade de nervuras das angiospérmicas. Várias formas de mutualismo com animais e a evolução e as vantagens do corpo reprodutivo das angiospérmicas são os temas fortes de vários pontos deste sexto capítulo. As angiospérmicas modificaram as características do solo e por essa via ganharam poder competitivo frente às acrogimnospérmicas; por razões pedagógicas, esta fascinante hipótese é avaliada perto do fim do capítulo, no ponto «O solo e as angiospérmicas».

A flexibilidade evolutiva do corpo vegetativo conjugada com elevadas taxas evolutivas permitiram a rápida adaptação das angiospérmicas a uma multitude de *habitats* e de regimes de perturbação; e.g., desertos (**xeromorfia**), copa das árvores (**epifítia**), sistemas dulçaquícolas (**hidrofitia**) e perturbação intensa pela herbivoria ou pelo fogo. Por exemplo, o ciclo de vida

anual, dominante nas áreas desérticas, é quase exclusivo das angiospérmicas (são conhecidos alguns fetos anuais e nenhuma acrogimnospérmica). Taxas evolutivas elevadas são uma pré-condição para a coevolução com os animais («Coevolução com insetos e diversidade») e podem ser relevantes na velocidade a que as plantas migram e eventualmente escapam à extinção perante alterações climáticas globais (Williams et al., 2016).

A eficiência acrescida do sistema vascular deve-se à presença de elementos de vaso xilémico (tipo celular quase exclusivo das angiospérmicas³⁶), elementos de tubo crivoso e células companheiras mais eficientes. Nas angiospérmicas lenhosas, o equilíbrio mecânico da parte aérea faz-se com a ajuda de fibras xilémicas porque os elementos vaso conferem menos rigidez estrutural às plantas do que os traqueídeos.

Mesmo nas grandes árvores, um terço a três quintos da resistência hidráulica estão concentrados em poucos centímetros das folhas, porque, antes de sair para a atmosfera, a água tem que abandonar o xilema e percorrer o mesófilo foliar (Sack & Holbrook, 2006). De modo a mitigar esta restrição, a **densidade de nervuras** (vein density) nas angiospérmicas – medida, por exemplo, em mm de nervura por mm² de superfície foliar – é francamente superior à dos outros grupos de plantas vasculares (Boyce et al., 2009). Menor resistência hidráulica => células foliares mais facilmente hidratadas => estomas abertos durante mais tempo => melhor abastecimento em CO₂ => mais fotossíntese.

O sistema vascular e a densidade de nervuras das angiospérmicas refletiram-se num aumento das taxas de transpiração, de extração de CO₂ da atmosfera e de crescimento. As angiospérmicas fósseis do Cretácico Inferior

apresentam densidades de nervuras mais baixas nas folhas do que as espécies do Cretácico Superior e do Paleogénico, uma observação coerente com a hipótese de as angiospérmicas se terem adaptado a novas ecologias a partir do final do Cretácico (Feild et al., 2011). De qualquer modo, desde uma fase muito precoce da sua história evolutiva que as plantas com flor transpiram mais água e crescem mais depressa do que as acrogimnospérmicas. O aparecimento das plantas com flor aumentou a produtividade primária global.

Biologia da reprodução

A maior eficácia e eficiência reprodutiva é uma consequência direta das novidades estruturais e funcionais reprodutivas resumidas no Quadro 9. A germinação estigmática do pólen favoreceu a evolução de sistemas eficientes de promoção da alogamia (e.g., sistemas de autoincompatibilidade) e de seleção de gâmetas. O segundo tegumento aumentou a proteção do gametófito ♀. Um megagametófito de menor dimensão implicou um menor investimento parental antes da fertilização; o investimento parental foi concentrado na formação do embrião. A formação do endosperma após a fecundação reduziu o desperdício de energia; nas acrogimnospérmicas, o endosperma é total ou parcialmente (nas pinófitas) diferenciado antes da fecundação, o que implica um investimento energético parental significativo de alto risco (a fecundação pode ou não acontecer). As peças do perianto desempenham funções de proteção e fotossíntese próxima (cálice) e de atração de polinizadores e de seleção de polinizadores (corola). A interação com animais polinizadores tem ganhos energéticos assinaláveis (o desperdício de pólen é menor) e aumenta a variação genética (amplia a probabilidade de trocas genéticas entre indivíduos pouco aparentados).



FIGURA 95
Estróbilos de Bennettitales. A) Fóssil da estrutura reprodutiva de Cycadeoidaceae (Bennettitales; Cretácico); N.B., recetáculo com megasporófilos. B) Reconstrução do cone bissexual de *Williamsoniella* (Bennettitales; Jurássico Médio) em corte longitudinal; N.B., de fora para dentro, brácteas, microsporófilos e um recetáculo alargado onde alternam escamas interseminais e sementes inseridas em megasporófilos curtos. As semelhanças das Bennettitales com as flores das angiospérmicas são notáveis. [A] Wikimedia Commons; B) Harris (1944).]

A rapidez da fecundação e formação das sementes nas angiospérmicas é notável: nas acrogimnospérmicas prolonga-se por mais de um ano, enquanto uma angiospérmica pode florir e produzir semente e disseminar-se em poucos dias. Em condições ótimas, a *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), a espécie de referência dos estudos de genética vegetal, produz flores quatro a cinco semanas após a germinação e sementes maduras três a quatro semanas depois (Rivero et al., 2014). Além da função de proteção, o carpelo, depois de amadurecido e transformado em fruto, alargou as soluções evolutivas para a dispersão das sementes. Nas acrogimnospérmicas, os primórdios seminais estão mais sujeitos à fitofagia por insetos, a doenças, ao efeito mecânico do vento e da chuva e à dessecação; a dispersão é geralmente autocórica ou anemocórica. O encurtamento do período juvenil acelerou as taxas evolutivas das plantas com flor face às acrogimnospérmicas (o número de gerações por unidade de tempo aumentou).

A ORIGEM DAS ANGIOSPÉRMICAS. A EVOLUÇÃO DO CARPELO E DA FLOR

A flor evoluiu uma única vez: todas as flores são homólogas; todas as plantas com flor partilham um ancestral comum; as angiospérmicas são um taxon monofilético. A gênese da flor envolveu, numa gimnospérmica ancestral não identificada, a condensação de estruturas reprodutivas unissexuais numa estrutura bissexual com os órgãos femininos no centro (esporófilos ♀, i. e., carpelos) rodeados por órgãos masculinos (esporófilos ♂, i. e., estames), a que mais tarde se juntou um envelope de apêndices estéreis (perianto). A flor é um estróbilo profundamente modificado pela coevolução com animais polinizadores. O consenso dos especialistas termina aqui. Nem a origem da flor nem a origem das angiospérmicas estão clarificadas (Friis et al., 2011). Darwin considerou a evolução da flor e das angiospérmicas «um abominável mistério»; o mistério continua tão denso como há 130 anos (Rothwell et al., 2009).

Relações evolutivas entre acrogimnospérmicas e angiospérmicas

A demanda da origem da flor, da origem das angiospérmicas e da gimnospérmica ancestral de todas as angiospérmicas são uma e a mesma tarefa. Os grupos extintos de ‘gimnospérmicas’ são muito numerosos e morfologicamente diversos. Entre os grupos enumerados no Quadro 8, já foram relacionados com a origem das angiospérmicas ‘Gigantopteridales’, Pentoxylales, Cordaitales, Caytoniales e Bennettitales (Wang, 2010). O estatuto de grupo irmão das angiospérmicas é ainda ciclicamente atribuído a um grupo de gimnospérmicas atuais: os gnetófitos. Pese embora a intensa investigação, não há um consenso sobre qual o grupo fóssil que liga evolutivamente as ‘gimnospérmicas’ com as angiospérmicas.

Um importante grupo mesozoico extinto de ‘gimnospérmicas’, as Bennettitales, tinha um hábito semelhante às Cycadaceae atuais, de quem são, aliás, evolutivamente próximas. Algumas das suas espécies, em particular as *Williamsoniella*, produziam estruturas reprodutivas muito semelhantes a flores no Jurássico Médio. A Figura 95 mostra que eram constituídas por microsporófilos planos com sacos polínicos marginais e megasporófilos curtos com primórdios seminais terminais, intercalados com escamas estéreis. Toda a estrutura era protegida exteriormente por um involúcro de brácteas estéreis semelhante a um perianto, crê-se que ainda sem a função de atrair polinizadores (Crane & Herendeen, 2009). Dada a sua similaridade com as flores de algumas magnoliídeas, admite-se que seriam polinizadas por coleópteros e dípteros (Crepet & Friis, 1987). Os polinizadores seriam atraídos por recompensas alimentares.

A similaridade das estruturas reprodutivas da *Williamsoniella* com a flor faz deste grupo de acrogimnospérmicas

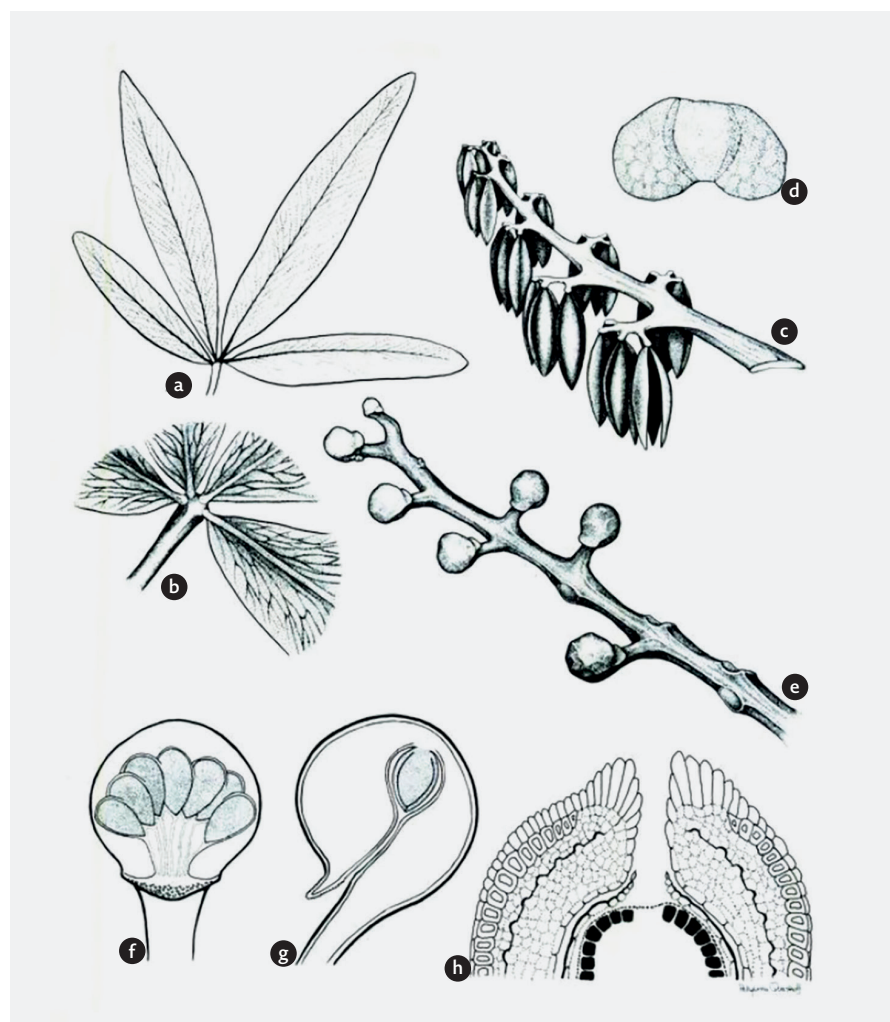


FIGURA 96

Morfologia de Caytoniales. A) e B) Detalhes da folha de *Sagenopteris*. C) Eixo com três a cinco microsporângios suspensos de *Caythonanthus*. D) Grão de pólen com sacos aeríferos de *Caythonanthus*. E) Ramo fértil de *Caytonia*, onde se inserem estruturas de origem foliar designadas por cúpulas, que contêm no seu interior aglomerados de primórdios seminais; supõe-se que as cúpulas são megasporófilos enrolados transversalmente (repare-se que os carpelos das angiospérmicas são megasporófilos dobrados longitudinalmente) (Wang, 2010; Figura 88-B). F) e G) Sementes de *Caytonia* encerradas numa cúpula madura (em corte longitudinal), com a forma de capacete. H) Primórdio seminal de *Caytonia*, com um único tegumento. N.B., os órgãos das plantas fossilizadas geralmente destacados uns dos outros, por isso, folhas, caules e órgãos de suporte do pólen e dos primórdios seminais de um mesmo taxon têm nomes distintos até que a descoberta de fósseis mais completos os relacione entre si; *Sagenopteris*, *Caythonanthus* e *Caytonia* referem-se, provavelmente, ao mesmo taxon (Wang, 2010). [Figuras clássicas de várias proveniências coligadas por Crane (1983).]

um forte candidato a ancestral das angiospérmicas. Duas outras evidências corroboram esta hipótese. Aparentemente, eram polinizadas por insetos (v.i.). O oleanano, uma substância terpenica protetora contra a herbivoria por insetos comum nas angiospérmicas, foi detectado em fósseis pérmicos de 'Gigantopteridales' e mesozoicos de Bennettitales. Esta descoberta é apontada como uma prova da sequência evolutiva 'Gigantopteridales' -> Bennettitales -> angiospérmicas (Taylor et al., 2006). Muitos paleobotânicos consideram, no entanto, que o arranjo espacial das escamas interseminais e dos primórdios seminais é demasiado derivado (= evoluído) (Wang, 2010). A semelhança entre a flor e a estrutura reprodutiva de Bennettitales dever-se-ia, então, à convergência evolutiva e não à partilha de uma ancestralidade comum. Os Bennettitales estariam, sim, relacionados com os cicadófitos (Crepet & Stevenson, 2010).

Doyle (2013) faz uma acesa defesa do posicionamento dos Caytoniales como grupo irmão das angiospérmicas (Figura 90). Os primórdios de *Caytonia* têm um tegumento e as angiospérmicas dois (secundariamente um); Doyle admite que o segundo tegumento das angiospérmicas teria evoluído de um órgão de natureza foliar designado por cúpula (Figura 96). Ficaria, portanto, por resolver a origem do carpelo. Como acontece com os Bennettitales, não existe uma sequência evolutiva fóssil que ligue as *Caytonia* às angiospérmicas (Wang, 2010). Quanto aos gnetófitos, como adiante se refere («Origem da flor: principais hipóteses»), a genética mostra que são evolutivamente próximos dos pinófitos: as similaridades com as angiospérmicas resultam de convergência.

Embora o ancestral das angiospérmicas não seja conhecido, os fósseis provam que entre o Pérmico e o momento da diferenciação do grupo tronco das angiospérmicas no Jurássico evoluíram, de forma independente e recorrente, várias soluções para a proteção dos primórdios seminais análogas ao carpelo. Os Caytoniales não são o único exemplo. As estruturas reprodutivas dos Bennettitales e dos gnetófitos assemelham-se a flores. A folha, a raiz, a semente, o carpelo e a flor foram «ensaiados» pela evolução por várias vezes. No caso da semente e da flor (e do carpelo), apenas uma das tentativas sobreviveu até ao presente, representadas, respetivamente, pelos clados dos espermatófitos e das angiospérmicas.



Evolução de estruturas reprodutivas bissexuais e do carpelo. Coevolução insetos-angiospérmicas

No volume I defendeu-se que a polinização teve um papel-chave na evolução da flor. A flor é uma coadaptação a animais polinizadores. As linhas que se seguem exploram esta hipótese.

Primeiras evidências de relações mutualistas entre insetos polinizadores e plantas

Os insetos – classe Insecta – divergiram de um crustáceo ancestral no Ordovício Inferior (~479 M. a.) (Misof et al., 2014). Plantas, fungos e insetos invadiram a terra firme e integraram os primeiros ecossistemas terrestres em simultâneo. A armadura bucal trituratora é plesiomórfica (ancestral) nos insetos (Figura 97-A). Várias linhagens de insetos do Pérmico (298,9-252,2 M. a.) evidenciam adaptações ao consumo de pólen na disposição das peças da armadura bucal (Rasnitsyn cit. Labandeira, 2010). Coprólitos (excrementos fossilizados) de insetos mostram que o consumo de pólen estava estabelecido antes do Carbonífero (Labandeira, 1998).

A probóscide³⁷ (Figura 97-B, C) é mais tardia, evoluiu de forma independente em várias linhagens, primeiro de forma incipiente no Pérmico e depois, novamente, a partir do Jurássico (Labandeira, 2010). Há duas explicações para a evolução da probóscide, talvez

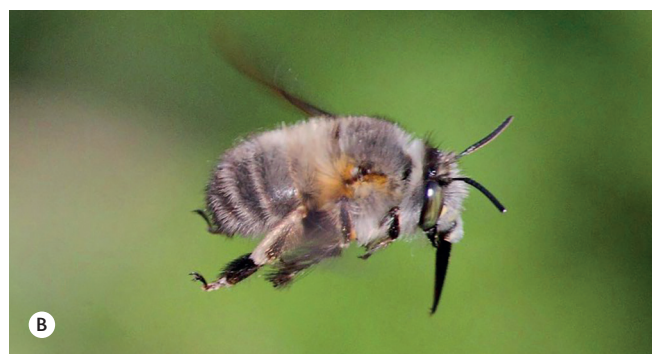


FIGURA 97
Armaduras bucais de insetos e polinização.
A) Coleóptero carabídeo com armadura bucal trituratora.
B) *Anthophora* sp. (Apidae) com probóscide, excerto.
C) *Pieris rhamni* (Pieridae) a extrair néctar de flores de *Rubus* (Rosaceae).
[A) e B) cortesia de Albano Soares; C) cortesia de Ernestino Maravalhas.]

complementares: i) a probóscide é uma adaptação ao consumo de líquidos alimentares de origem vegetal; ii) os predadores acoitados nas plantas selecionaram positivamente insetos com probóscide, capazes de se alimentarem afastados das estruturas vegetais que forneciam alimento (Lunau, 2002). Portanto, a **palinofagia** (consumo de pólen) é evolutivamente anterior à **nectarivoria** (consumo de líquidos alimentares de origem vegetal). De qualquer modo, antes da expansão das angiospérmicas no Cretácico, a interação das plantas com os insetos, e outros animais, resumia-se, em grande medida, a servir ou a não servir de alimento a espécies com armadura bucal trituradora.

O néctar extrafloral aparece em certos fetos, como o cosmopolita *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae), com funções similares ao seu equivalente nas angiospérmicas (Lawton & Heads, 1984). Foi aventada a hipótese de que os nectários extraflorais precedem os nectários florais e que evoluíram numa etapa precoce da história evolutiva das plantas vasculares (Fahn, 1988). A coevolução e o estabelecimento de relações mutualistas entre plantas terrestres e insetos são provavelmente anteriores à emergência das plantas com semente, mas as evidências são circunstanciais.

Os primeiros insetos a polinizar gimnospérmicas terão sido atraídos pelo valor alimentar do pólen e da gota de polinização (Lunau, 2002). A descoberta de pequenas peletas fecais (coprólitos) nos estróbilos de cicadófitos, de Bennettitales e dos gnetófitos fósseis mostra que vários grupos avançados de gimnospérmicas interagiam com insetos polinizadores, pelo menos a partir do Jurássico Superior (163,5-145 M. a.) (Labandeira, 1998). A intervenção de insetos polinizadores melhorou a eficiência da polinização (a percentagem de primórdios seminais fecundados por planta cresceu) e a qualidade do pólen (as trocas genéticas com plantas mais distantes, de maior dissimilaridade genética) aumentou. A variação genética populacional aumentou e os riscos de depressão endogâmica nas populações rarefeitas diminuíram. Como várias vezes se defendeu, os indivíduos das populações de maior variação genética tendem a produzir mais sementes viáveis, a ter uma prole saudável de bons reprodutores (de maior *fitness*) e a evoluir mais rapidamente. Estas vantagens foram mais do que suficientes para pôr em marcha, a meio do Mesozoico, a seleção natural no processo de polinização e a coevolução plantas-insetos. À função reprodutiva primordial da gota de polinização e dos microsporófilos somou-se uma outra: a atração de polinizadores.

As vantagens evolutivas da polinização cruzada, de distrair os visitantes alados dos primórdios seminais e de selecionar bons polinizadores, e a competição pelos polinizadores forçaram as gimnospérmicas entomófilas a oferecer recompensas alimentares crescentes. Nas acrogimnospérmicas, o pólen é mais importante do que

as gotas de polinização; nas angiospérmicas, o néctar é a recompensa mais relevante.

O esboço de polinização entomófila de algumas 'gimnospérmicas' do Jurássico Superior dependia da visitação, pelos mesmos indivíduos, dos estróbilos ♂ e ♀, localizados em distintos pontos da canópis das plantas ou em diferentes plantas. Os riscos de polinizações ineficientes eram grandes, talvez mais graves nas gimnospérmicas ancestrais das angiospérmicas porque, provavelmente, teriam os indivíduos dispersos, distanciados uns dos outros (Wing et al., 2012). O aumento da visitação por insetos e a pressão de seleção para acelerar e aumentar a eficiência das trocas de pólen poderão ter impulsionado a emergência de estróbilos hermafroditas nos Bennettitales e no ancestral comum de todas as angiospérmicas. A hermafroditia impediu, ainda, que as espécies polinizadoras se especializassem num tipo de estrutura reprodutiva (estróbilos ♂ ou ♀, e, mais tarde, flores estaminadas ou pistiladas), colocando em perigo o processo de polinização (Crepet, 1984). A hermafroditia incrementa os riscos de depressão endogâmica, por isso, provavelmente, evoluiu em paralelo com mecanismos de promoção da alogamia.

Atrair polinizadores envolve sérios riscos: os insetos agilizam a polinização, mas podem ingerir pólen, primórdios seminais e sementes. No Jurássico, o período geológico em que se desenrolam as fases iniciais da associação plantas-polinizadores animais, predominavam grupos de insetos trituradores (e.g., coleópteros), potencialmente devastadores para as estruturas reprodutivas das gimnospérmicas entomófilas. A redução do risco de fitofagia passou pelo desenvolvimento de morfologias reprodutivas que protegessem os primórdios seminais e o pólen de polinizadores indiferenciados. Na *Williamsoniella* (Bennettitales) (Figura 95) diferenciaram-se microsporófilos de grande espessura e brácteas a intercalar os megasporófilos com a função de deter a fitofagia. As cúpulas dos Caytoniales (Figura 96-G) e de outros grupos de 'gimnospérmicas' desempenharam a mesma função. A proteção dos primórdios (e das respetivas gotas de polinização) em posições cada vez mais profundas nos estróbilos ♀ teve uma resposta, a evolução independente de várias linhagens de insetos polinizadores com probóscides longas, entre as quais alguns grupos de moscas e de himenópteros (Labandeira, 2010).

Nos parágrafos anteriores identificaram-se três adaptações das 'gimnospérmicas' à polinização por insetos mandibulados: oferta de recompensas, a evolução de estróbilos bissexuados e a proteção dos esporângios ♂ e ♀. Uma quarta adaptação consiste no desenvolvimento de chamarizes (*decoys*) que distraíssem a atenção dos insetos das estruturas reprodutivas. O eixo da estrutura reprodutiva e as brácteas que intercalam os megasporófilos dos Bennettitales poderiam

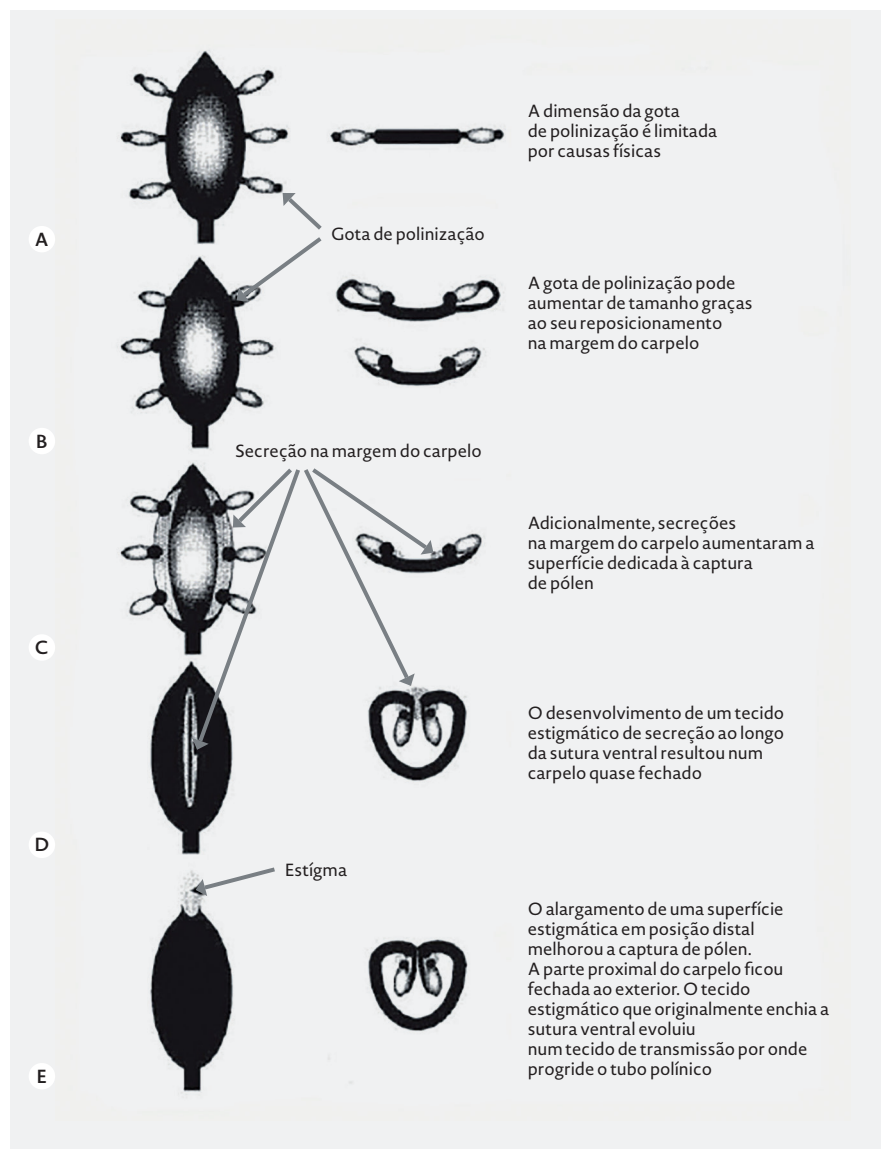
ter funcionado como um chamariz de carácter alimentar (Labandeira, 2000).

Evolução do carpelo

Entretanto, outras forças atuavam na evolução do megasporófilo. As 'gimnospermas' ancestrais de todas as angiospermas, à semelhança da maioria das 'gimnospermas' mesozoicas, segregavam para o exterior, através do micrópilo, uma gota de polinização para capturar o pólen coespecífico aportado pelo vento. Esta gota criou uma oportunidade evolutiva para a polinização entomófila. A gota de polinização perfaz uma pequena superfície para capturar pólen e destaca-se com facilidade pela ação direta do vento e da oscilação dos ramos. Numa primeira etapa da evolução do carpelo, os primórdios terão infletido para o interior do megasporófilo, ficando a gota de polinização em contacto com a sua página superior (Figura 98). A gota de polinização pôde, então, crescer e capturar mais pólen sem riscos acrescidos de ser destacada do primórdio (Stüzel & Röwekamp cit. Lunau, 2002). Um líquido tão nutritivo não passou, claro, despercebido aos insetos.

A hipótese dominante postula que o carpelo é uma adaptação à pressão de seleção causada pelo consumo de primórdios seminais por insetos com armadura bucal trituradora num contexto de polinização entomófila (Figura 98). Assim sendo, isolar os primórdios seminais de potenciais fitófagos foi a primeira função do carpelo. Foi sugerido que, para além da proteção conferida aos primórdios seminais, a evolução de carpelos fechados foi dirigida pelas vantagens seletivas dos sistemas de autoincompatibilidade como mecanismo de promoção da polinização cruzada (Zavada & Taylor, 1986). Foi também sugerido que a dicogamia ou os sistemas de autoincompatibilidade foram um pré-requisito para a evolução de estróbilos bissexuais, dos quais a flor é o exemplo paradigmático (Batman et al., 2011).

A gota de polinização da gimnosperma ancestral perdeu as funções de atrair polinizadores e capturar pólen e extinguiu-se. Nas recém-evoluídas angiospermas, a atração de polinizadores nectarívoros passou a ser desempenhada por nectários, auxiliados pelo perianto. Nas acrogimnospermas, cada primórdio captura pólen *per se*; nas angiospermas, um único órgão recetor, a sutura carpelar ou, mais tarde, o estigma, coleta pólen para todos os primórdios seminais, com ganhos significativos de eficiência no uso do pólen. O desaparecimento da gota de polinização algures no Jurássico marca o final de um longo processo de progressiva independência da reprodução sexual da água livre iniciado com a evolução da semente a meio do Devónico. A evolução de frutos alados ou de frutos carnudos para serem dispersos, respetivamente, pelo vento ou por animais é posterior à evolução do carpelo.



As 'angiospermas basais' (e.g. *Nymphaeaceae*) retiveram características antigas, das fases iniciais da evolução do carpelo. Nestas espécies, os carpelos são livres (gineceu apocárpico), total ou parcialmente selados por secreções ou pelo entrelaçamento de pelos, funcionando a sutura carpelar como uma superfície estigmática (Friis et al., 2011; Figura 98-D). Nos grupos mais avançados de angiospermas, a sutura carpelar foi preenchida com tecido e a captura do pólen passou a ser realizada por um estigma (Figura 98-E). O estigma distanciou-se da porção do carpelo preenchida com primórdios seminais (ovário) através da diferenciação de um estilete.

A evolução do estilete melhorou a exposição dos estigmas à chuva polínica e aumentou a distância percorrida pelos tubos polínicos, e, por essa via, a competição entre os gametófitos σ , transformando-se num sistema de seleção dos melhores gametas σ (Mulcahy, 1979; v.i.). O estilete foi aproveitado por muitas plantas para favorecer a polinização cruzada e reduzir os riscos de endogamia, por exemplo, através do afastamento dos estigmas das anteras.

FIGURA 98
Modelo conceptual de evolução do carpelo e do estigma nas angiospermas. [Baseado em Stüzel & Röwekamp (cit. Lunau, 2002)]

A sequência evolutiva descrita nos parágrafos anteriores cai na chamada teoria da **origem filospórica do carpelo** (*phyllosporous origin*) ou teoria do megasporófilo (Taylor et al., 2009), que por sua vez emana diretamente da hipótese do euanto («Origem da flor: principais hipóteses»). De acordo com os seus defensores, o carpelo é uma folha com funções reprodutivas femininas (megasporófilo) dobrada para a página superior, ou para a página inferior, com os primórdios seminais originalmente dispostos ao longo da sutura carpelar. Por muito elegante que seja, a verdade é que o modelo conceptual da evolução do esporófilo explicitado nas Figuras 98 e 99-A não tem um suporte fóssil. Uma corrente alternativa (*stachyosporous origin*) propõe que o carpelo é uma bráctea (repete-se a origem foliar) que envolveu um ramo curto no qual primitivamente se inseriam os primórdios seminais (Melville, 1983; Figura 99-B). A bráctea deu origem ao carpelo e os eixos caulinares de última ordem à placenta. Esta hipótese é coerente com a observação de que os órgãos de natureza caulinar que suportam os esporângios nos 'riniófitos' evoluíram antes da folha. É ainda apoiada por estudos de genética funcional

(Endress & Doyle, 2009), de ontologia do carpelo em algumas espécies e pelo facto de a anatomia dos feixes vasculares das folhas e da placenta ser distinta, sendo os feixes vasculares placentários similares aos feixes dos 'riniófitos' fósseis (Zhang et al., 2017). Não é difícil adaptar os argumentos utilizados na Figura 98 à teoria estaquiospórica.

Outros aspetos da reprodução sexual nas angiospérmicas

A curta duração do ciclo sexual é uma das grandes inovações das angiospérmicas. As causas são várias. Uma das mais importantes reside na elevada rapidez de crescimento do tubo polínico, que se supõe esteja relacionada com a natureza química da sua parede (Williams, 2008). Na maioria das angiospérmicas, a fase progâmica, que decorre entre a captura do pólen e a fecundação, demora menos de 48 horas, com um máximo de frequência nas 24 horas, podendo atingir em casos excecionais os 12 meses (Williams, 2008). Excetuando os gnetófitos, com velocidades equivalentes às angiospérmicas, no grosso das acrogimnospérmicas a fase progâmica dura de dois a seis meses e um número significativo de espécies ultrapassa os 12 meses (Williams, 2008).

Enquanto nas acrogimnospérmicas há uma continuidade citoplasmática entre o grão de pólen e a extremidade do tubo polínico, nas angiospérmicas formam-se ciclicamente tampões de calose (um polímero da glicose) que mantêm as células espermatófitas sequestradas na extremidade distal do tubo. Esta característica exclusiva das angiospérmicas reduz os riscos de danos nos tubos polínicos e permite que estes atinjam comprimentos assinaláveis (Lord, 2000). É provável que a evolução de tubos polínicos de crescimento rápido e longos tenha precedido a evolução do carpelo (Williams, 2008).

A chamada **competição do pólen** refere-se à disputa entre microgametófitos pela fecundação dos gametas ♀ que ocorre no momento da germinação do pólen no estigma ou, com particular incidência, durante o alongamento do tubo polínico no estilete. Foi comprovado experimentalmente que a competição do pólen é frequente nas angiospérmicas e que a competição intensa resulta em taxas de germinação superiores, plântulas mais vigorosas e de crescimento mais uniforme, e indivíduos adultos de maior poder competitivo, vantagens que convergem num sucesso reprodutivo acrescido (Delph & Havens, 1998).

Nas acrogimnospérmicas, o pólen é capturado diretamente pelo primórdio seminal. Não se conhecem nas gimnospérmicas sistemas de autoincompatibilidade pré-zigótica (antes da fecundação) nem um sistema de seleção de gametas similar ao das angiospérmicas (competição do pólen). Foi proposto que a embriônia simples funciona como um mecanismo de seleção (pós-zigótico) da melhor descendência (Zavada & Taylor,

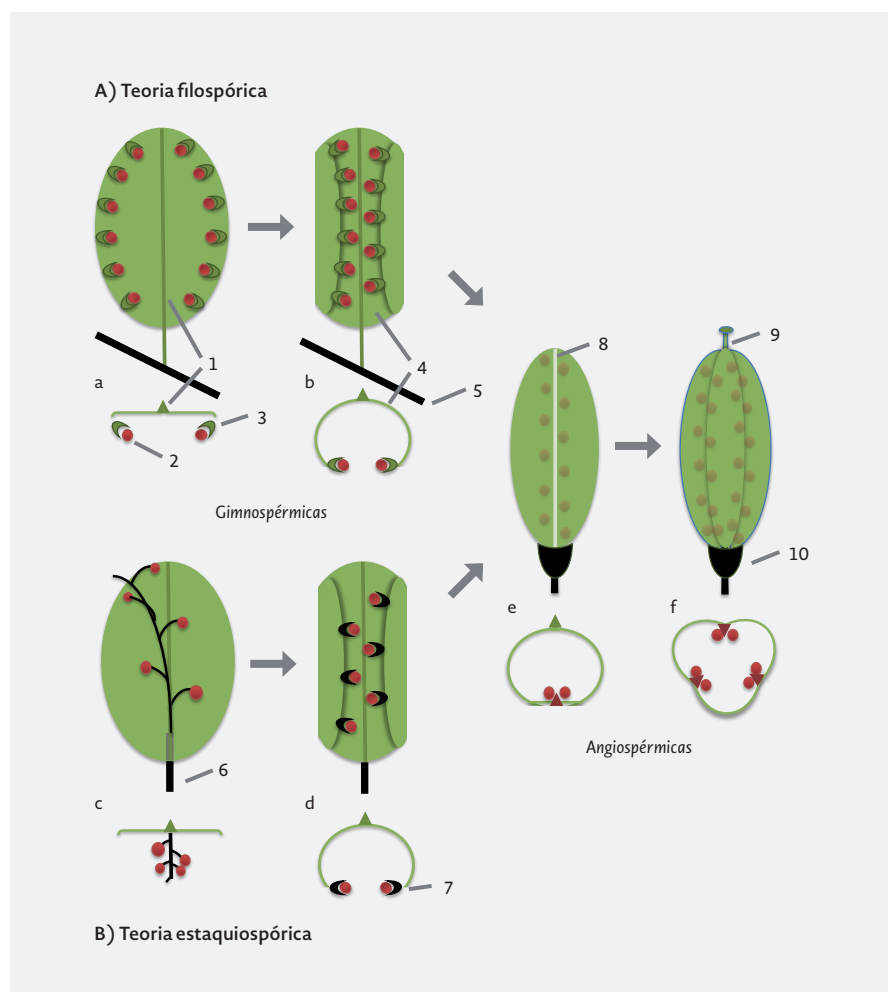


FIGURA 99
Modelos conceptuais da evolução do carpelo. A) Teoria filospórica (a-f): a) megasporófilo aberto com primórdios marginais; b) involuço do megasporófilo; B) Teoria estaquiospórica (c-f): c) estrutura caulinar com primórdios seminais na axila de uma bráctea; d) involuço da bráctea, adesão dos caules à bráctea e deslocalização dos primórdios para as margens da bráctea. Legenda: e) pistilo unicarpelar com primórdios marginais (placentação marginal) e sutura carpelar estigmática; f) pistilo tricarpetal paracárpico; 1) nervura média; 2) primórdio seminal; 3) placenta; 4) carpelo conduplicado (pré-carpelo); 5) eixo caulinar; 6) pedúnculo; 7) placenta de origem caulinar; 8) sutura carpelar; 9) estigma; 10) receptáculo. Estruturas de origem caulinar a negro; estruturas foliares a verde. [Original.]

1986). Este sistema de triagem é menos eficiente do que a seleção de pólen e tem custos energéticos significativos para a planta maternal (atua com os embriões já diferenciados).

A evolução do carpelo e a polinização por insetos aumentaram a competição do pólen e a eficácia da seleção dos gametas nas angiospérmicas e terão contribuído para o sucesso evolutivo deste grupo taxonómico (Mulcahy & Mulcahy, 1987).

Coevolução entre insetos polinizadores e plantas com flor

As linhagens de insetos com armadura trituradora ou dotados de probóscide que polinizavam as 'gimnospérmicas' entomófilas mesozoicas foram então cooptadas pelas angiospérmicas (Labandeira, 1998). As 'angiospérmicas basais' atuais são primariamente polinizadas por coleópteros e dípteros (Thien et al., 2000) – testemunham as primeiras etapas da coevolução angiospérmicas-insetos. Os riscos de fitofagia das estruturas reprodutivas por insetos trituradores repetiram-se nas primeiras angiospérmicas.

O afastamento dos primórdios seminais dos polinizadores iniciado com o carpelo continuou com a evolução do ovário ínfero, da simpetalia e da simetria bilateral, no Cretácico Superior. Simultaneamente, a interação com os insetos polinizadores promoveu a evolução de flores vistosas, com partes edíveis, pólen rico em proteínas e nectários. Em suma, estruturas reprodutivas mais atrativas para os insetos.

A evolução de flores com pétalas de unha comprida e justaposta, e a simpetalia (e a diferenciação de um tubo da corola), com a função de selecionar polinizadores e de reduzir o desperdício de pólen (volume I), tiveram um forte efeito na evolução dos grupos de insetos com probóscide, adaptados ao consumo de néctar. Consequentemente, os insetos holometábolos³⁸ mais dependentes e adaptados ao consumo das recompensas alimentares da flor e que envolviam menores riscos de fitofagia para as plantas diversificaram-se logo no Cretácico Inferior (Misof et al., 2014), a par com as angiospérmicas. Entre os novos grupos de insetos polinizadores, sobressaem grupos holometábolos com armaduras bucais com longa probóscide, de que são exemplo algumas famílias de moscas e abelhas. As borboletas com probóscide evoluíram e diversificaram-se no final do Cretácico ou no Paleocénico, a par com grupos mais evoluídos de plantas com flor (Wheat et al., 2007). A evolução independente de armaduras de probóscide longa a partir de armaduras bucais trituradoras em vários grupos de insetos holometábolos é um extraordinário exemplo de convergência evolutiva. A flor e a diversificação das linhagens com probóscide são duas provas inequívocas da coevolução entre insetos e plantas.

A relação entre insetos polinizadores e plantas com semente tem então duas fases. A primeira decorre do meio do Jurássico até ao primeiro pico de diversificação das angiospérmicas, no Cretácico Inferior (v.i.). Envolve sobretudo gimnospérmicas e grupos basais de insetos (e.g., coleópteros). A revolução a partir daí operada na flora terrestre conduziu vários grupos de insetos à extinção, e promoveu a diversificação dos grupos atuais de insetos polinizadores, em que sobressaem alguns grupos de moscas (dípteros), as borboletas (lepidópteros) e as abelhas (himenópteros).

As plantas com flor elevaram o mutualismo com polinizadores a um grau de generalização e sofisticação nunca atingido pelas 'gimnospérmicas'. Por várias razões. Em primeiro lugar, é importante insistir, as angiospérmicas evoluem depressa. Depois, a flor facilitou a evolução de novos sistemas de polinização, com vetores animais, energeticamente mais eficientes do que a polinização anemófila característica das 'gimnospérmicas' (os riscos de desencontro entre o pólen e as estruturas reprodutivas femininas diminuíram). Sendo necessário menos pólen, as plantas com flor puderam desviar mais recursos para a produção de sementes. Por outro lado, a proteção dos primórdios e das sementes, respetivamente pelo ovário e pelo fruto, forçou a evolução de sementes mais pequenas: quanto maiores as sementes, maior a despesa energética em estruturas de proteção. Se as sementes eram mais pequenas, podiam ser produzidas em maior número.

Evolução do endosperma

Nas plantas vasculares de esporulação livre, o esporófito é alimentado pelo gametófito, durante toda a vida nos 'briófitos' ou durante a fase inicial do seu desenvolvimento nos 'pteridófitos'. Esta função é desempenhada pelo endosperma (secundariamente pelo perisperma e pelos cotilédones) nas plantas com semente.

A origem e evolução do endosperma das plantas com semente e das angiospérmicas não está resolvida. A hipótese mais aceite propõe que o endosperma das primeiras sementes evoluiu a partir de um segundo gameta ♀ (além da oosfera), sendo a fecundação simples e o endosperma haploide. Recordar-se que as acrogimnospérmicas têm mais do que um arquegónio e do que uma oosfera. A fecundação da célula central por um segundo gameta, com a formação de um endosperma diploide, é uma enorme novidade evolutiva aportada pelas angiospérmicas. Alguns grupos de 'angiospérmicas basais' (e.g., Nymphaeaceae) retêm um endosperma diploide (Friedman & Ryderson, 2009). O endosperma triploide será uma elaboração evolutiva posterior. Esta sequência evolutiva enfrenta uma importante dificuldade: a mais basal de todas as angiospérmicas, a *Amborella trichopoda*, tem um endosperma triploide (Friedman & Ryderson, 2009).

Origem da flor: principais hipóteses

Nos últimos 125 anos, digladiaram-se dois modelos teóricos em torno da origem da flor. A **hipótese do euanto**, euantial ou, ainda, uniaxial, aceita que a flor evoluiu (é homóloga) a partir de um estróbilo simples e bissexual, com microsporófilos proximais e megasporófilos distais (Rudall & Bateman, 2011; Figura 100). Esta hipótese nasceu da comparação de flores atuais com as estruturas reprodutivas das Bennettitales. Além das Bennettitales, foram propostos outros putativos ancestrais no âmbito da teoria euantial que não cabe aqui explorar. Os proponentes desta hipótese viam as *Magnolia* e géneros afins como uma referência da flor primitiva.

A **hipótese do pseudanto** ou pseudantial propõe que as flores são uma inflorescência composta condensada, i. e., que as flores evoluíram de um sistema ramificado de caules que suportavam micro e megasporófilos. Originalmente, o modelo pseudantial apontava os gnetófitos, com os seus estróbilos compostos, como o elemento de conexão entre as 'gimnospermas' e as angiospermas (**hipótese do antófito**; *anthophyte hypothesis*). Sob este modelo, a génese da flor passou pela eliminação dos eixos secundários seguida da contração do eixo primário de um estróbilo composto (ramificado). A hipótese do pseudanto é inconsistente com os dados moleculares e tem o inconveniente de ser pouco parcimoniosa (envolver um número de etapas evolutivas até à flor superior ao da hipótese do euanto).

Outra questão igualmente relevante é saber se os órgãos e os processos característicos da flor evoluíram

lentamente ou se a sua agregação foi mais ou menos rápida, e por que ordem. De acordo com a **teoria da combinação-transição** (*transitional-combinational theory*; Stuessy, 2004), primeiro diferenciou-se o carpelo, depois a dupla fecundação e finalmente a flor. Estes três passos evolutivos fundamentais terão demorado mais de 100 milhões de anos. No âmbito desta teoria, as acrogimnospermas são consideradas um grupo evolutivamente independente das angiospermas e a origem destas últimas encontra-se nos fetos com semente (Stuessy, 2004).

AS PRIMEIRAS ANGIOSPERMAS

Ecologia e hábito

De acordo com a hipótese da **dark and disturbed ecology** (Feild et al., 2004), as primeiras angiospermas do Jurássico Superior-Cretácico Inferior eram de pequena estatura, tinham um ciclo de vida curto e estavam adaptadas a ambientes ciclicamente perturbados, abertos ou sob a sombra das árvores, em regiões tropicais ou subtropicais. Os ecossistemas terrestres eram então dominados por grandes árvores gimnospermas, com um sub-bosque rico em 'pteridófitos'. Os 'pteridófitos' ganhavam dominância nas orlas dos cursos de água, em ecossistemas semiterrestres e aquáticos. A perturbação, i. e., a destruição cíclica da biomassa aérea, tinha causas diversas, desde o fogo e os deslizamentos de terras, à herbivoria e ao pisoteio por dinossauros. A hipótese da **dark and disturbed ecology** explica a raridade dos fósseis de angiospermas anteriores ao Cretácico Superior. Por outro lado, o clima tropical prevalecente no Mesozoico é, genericamente, pouco propício à fossilização.

As primeiras angiospermas, além de lenhosas, exibiam um alongamento de tipo simpodial. O xilema era constituído por traqueídeos: os vasos evoluíram posteriormente. Muito cedo na sua história evolutiva adquiriram um hábito herbáceo, provavelmente em consequência da adaptação a ecossistemas semiterrestres ou aquáticos. Os nomófilos eram simples, inteiros, de nervação fechada, penínervos e alternos (Doyle, 2012). De facto, este tipo de nomófilo é o mais comum nos grupos mais antigos de plantas com flor ('angiospermas basais' e magnoliídeas).

A flor primitiva

Durante o século XX admitiu-se que a mais primitiva planta com flor atual se encontraria entre o então denominado «complexo magnolióide». De acordo com esta hipótese, a flor das magnólias (género *Magnolia*, Magnoliaceae) e de outras famílias afins era um modelo apropriado da flor ancestral das angiospermas (Figura 101). Dominavam na altura as ideias de dois grandes filogenistas, Arthur Cronquist e Armen Takhtajan, ambos



FIGURA 100
Origem da flor: hipótese do euanto. Gábulu teratogénico de *Cryptomeria japonica* (Cupressaceae, Cupressidae). O meristema que deu origem a esta estrutura reverteu a uma condição vegetativa depois de diferenciar as brácteas do estróbilo ♀; antes de se extinguir, diferenciou um grupo de estróbilos ♂; provavelmente, manteve-se funcional até que a morte programada das células do estróbilo ♀ maduro (gábulu) interrompesse as suas conexões vasculares com o ramo onde se insere. A partir do modelo retratado na imagem é fácil imaginar a evolução de um estróbilo bissexual a partir da contração de uma estrutura constituída por um estróbilo ♂ sucedido por um estróbilo ♀. A flor é uma elaboração evolutiva do estróbilo bissexual da gimnosperma ancestral de todas as angiospermas. [São Miguel, Açores; foto de Carlos Aguiar.]

influenciados pelo botânico americano C. Bessey (1845-1915). As primeiras flores, defendiam estes autores, eram grandes, com muitas peças inseridas em espiral num eixo alongado, com as peças do perianto semelhantes entre si (i. e., com tépalas), estames pouco diferenciados e carpelos livres. Esta hipótese pressupunha que as primeiras angiospérmicas seriam provavelmente árvores ou arbustos.

Vários estudos de filogenia, com dados moleculares e morfológicos, publicados a partir de 1993 puseram em causa um paradigma com mais de 100 anos (Chase et al., 1993). Entretanto, a discussão em torno da estrutura das primeiras flores ficou mais rica com a descoberta, entre outros fósseis, do *Archaeofructus* na China e de pequenos fósseis carbonizados cretácicos, com menos de 1 cm de diâmetro, provenientes de Portugal e da América do Norte. As ‘angiospérmicas basais’ (e.g., *Amborella* e nenúfares) e o registo fóssil, tratados com as ferramentas conceptuais e estatísticas apropriadas, indiciam que a flor primitiva, entre outros caracteres, possuía (Endress & Doyle, 2009; Doyle, 2012):

- Mais de dois verticilos de tépalas e de estames;
- Um número moderado de estames;
- Pólen monossulcado;
- Vários carpelos livres e fechados por secreções (sem um tecido a ligar as margens do carpelo);
- Um único primórdio seminal por carpelo, pendente, com dois tegumentos.

Não é claro se a flor era unissexual ou hermafrodita, se a filotaxia das peças florais era verticilada ou alterna em espiral ou, mesmo, se as tépalas eram diferenciadas em sépalas e pétalas. As flores dos grupos basais («mais primitivos»), ao que parece, resultam da simplificação de flores mais complexas, quando há pouco tempo se admitia serem primitivamente simples.

Como se referiu, a polinização por insetos acompanha desde início a evolução das angiospérmicas. Faegri & Vander Pijl (1979) postularam que as flores mais primitivas eram polinizadas por coleópteros enquanto atabalhoadamente percorriam a flor e consumiam pólen. De facto, os coleópteros ainda hoje são os principais polinizadores das magnoliídeas. Atualmente, os grupos primitivos de dípteros (moscas) são os mais sérios candidatos a polinizadores da flor primitiva (Thien et al., 2009). As sementes eram pequenas, provavelmente disseminadas com dormência morfológica (causada pela imaturidade dos embriões) (Friis et al., 2015).

Tendências evolutivas

As tendências evolutivas nas grandes linhagens atuais de angiospérmicas são muito díspares. Sem esgotar o tema, e a título indicativo, no Quadro 10 reuniram-se algumas tendências evolutivas partilhadas, de forma (evolutivamente) independente, por vários grupos de angiospérmicas atuais baseadas em Friis et al. (2011). Algumas das tendências enumeradas no Quadro 18 são discutidas noutros pontos deste texto. Por exemplo, o essencial sobre a entrada das angiospérmicas nos espaços não tropicais está relatado na secção sobre «Distribuição latitudinal da diversidade específica». Um pouco mais à frente, refere-se a evolução da flor cíclica com as pentapétalas e, depois, a simpetalia e a zigomorfia. Neste ponto, coligem-se apenas algumas notas sobre a evolução da sincarpia e do fruto para depois se abordar temas mais avançados.

O gineceu apocárpico abunda nos grupos mais antigos das plantas com flor, e.g., ‘angiospérmicas basais’ e magnoliídeas. Geralmente, também não possuem estiletos e estigmas bem diferenciados. A sincarpia é um dos aspetos mais estudados da evolução da morfologia da flor. A sincarpia, frente à apocarpia, aumenta a competição (e seleção) entre os grãos de pólen e permite que



FIGURA 101
A flor primitiva:
primeiras hipóteses.
A) *Magnolia*
x soulangiana
(Magnoliaceae).
B) *Tetracera masuiana*
(Winteraceae);
N.B., frutos múltiplos
(derivados de um
gineceu apocárpico)
coloridos e nervuras
foliares bem
marcadas, como
é característico
da família.
[A] foto de Carlos
Aguar; B) cortesia
de Sandra Mesquita.]

os tubos de pólen atravessam os carpelos e fecundem primórdios que de outra forma abortariam (volume I). Consequentemente, a sincarpia aumenta a quantidade e a qualidade da descendência (incrementa o *fitness*). As vantagens evolutivas da sincarpia explicam a sua emergência de forma independente em 17 linhagens de angiospérmicas (Armbruster et al., 2002) e que 83% das angiospérmicas sejam sincárpicas (Endress, 1982). A sincarpia facilitou *a posteriori* a evolução de múltiplos tipos de fruto e de sistemas de dispersão, porque abriu o caminho à evolução de frutos carnudos (a apocarpia com frutículos carnudos é rara) e de mecanismos de deiscência (Endress, 1982).

Foi sugerido que, numa fase inicial, os frutos carnudos foram uma defesa da semente contra organismos patogénicos e insetos herbívoros e só depois, secundariamente, coevoluíram com animais dispersores (Mack, 2000). Uma camada de compostos antifúngicos ou de mau sabor tem a vantagem de ser mais flexível do que tecidos lenhosos para acomodar o crescimento e mudanças na morfologia das sementes. A maturação das sementes coincide com a degradação das defesas químicas do fruto, que ficariam mais edíveis e, simultaneamente, propensos à libertação da semente. A queda do fruto poderia aumentar o teor em nutrientes do solo no microssítio onde se dá a regeneração por semente.

Um grupo de animais protodispersores adaptou-se a este novo alimento. Em resposta à pressão de seleção dos dispersores, as plantas incorporaram nos frutos recompensas (açúcares e lípidos), sinais de maturação (desenvolvimento de cores no fruto), posicionaram os frutos em posições de grande visibilidade na canópia

e desenvolveram mecanismos de proteção da semente contra a mastigação ou a digestão pelos dispersores (ex., endocarpo e tegumento duros). A polpa dos frutos carnudos mantém a tripla função de defender e de promover a dispersão da semente, e de melhorar o nicho de regeneração.

Assumir que a sincarpia evoluiu para facilitar a evolução de novos tipos de dispersão ou que os frutos carnudos nasceram para promover a dispersão da semente antes da existência de animais frugívoros são proposições teleológicas, inaceitáveis em biologia da evolução. Todas estas funções são posteriores à evolução do fruto carnudo.

CAUSAS PARA A DIVERSIDADE DAS ANGIOSPÉRMICAS

O carácter definidor das angiospérmicas – a flor – é uma adaptação à polinização entomófila. Neste ponto da argumentação, procuramos responder a uma importante questão: a interação entre as plantas com flor e os insetos explica a elevada diversidade específica destes dois grupos de seres terrestres?

Na década de 1960 foi sugerido que a coevolução entre angiospérmicas e insetos fitófagos e polinizadores estimula a especiação, sendo uma importante causa da sua diversificação. Vários estudos mostram que os grupos de plantas e de insetos que interagem entre si, através da fitofagia ou da polinização, são, frequentemente, mais ricos em espécies que os grupos irmãos em que estas interações não se verificam. Já Darwin havia especulado que as interações inseto-planta foram um importante catalisador da rápida diversificação das angiospérmicas e dos insetos (Suchan & Alvarez, 2015). As abelhas (superfamília Apoidea) são o principal grupo de animais polinizadores das angiospérmicas. A evolução do grupo coroa das abelhas e a sua diversificação são, respetivamente, coincidentes com a origem (ou a diversificação) e com a dominância ecológica das eudicotiledóneas: o grupo coroa das abelhas evoluiu entre o Hauteriviano e o Aptiano (113-132 M. a.), no Cretácico Inferior; a maioria das famílias surge no Cretácico Médio Superior (Cardinal & Danforth, 2013).

Nas plantas com flor, a riqueza em espécies (diversidade específica) está positivamente correlacionada com os seguintes caracteres (Rieseberg & Willis, 2007): i) presença de canais resinosos e de esporões; ii) polinização mediada por seres vivos (polinização biótica); iii) fisionomia herbácea; iv) flores zigomórficas; v) epifítia, e vi) poliploidia. Centremo-nos na codiversificação insetos plantas com flor. A coevolução planta-animal polinizador parece então ser uma das causas determinantes da elevada diversidade das angiospérmicas atuais, no mundo vivo com paralelo apenas na classe dos insetos. Um dos mecanismos capazes de explicar esta

QUADRO 10		
Tendências evolutivas entre as plantas com flor atuais		
(adaptado de Friis et al., 2011)		
CARACTERÍSTICAS PRIMITIVAS (PLESIOMÓRFICAS) MAIS FREQUENTES EM TAXA BASAIS ATUAIS	→	CARACTERÍSTICAS AVANÇADAS (APOMÓRFICAS) MAIS FREQUENTES EM TAXA DERIVADOS
Clima tropical	→	Temperado
Arbóreas	→	Trepadeiras ou herbáceas
Traqueídeos	→	Traqueídeos + vasos lenhosos
Perenes	→	Anuais ou bienais
Perenifolia	→	Caducifolia
Folhas simples	→	Folhas compostas
Flores grandes, solitárias, acíclicas ou hemicíclicas	→	Flores pequenas, organizadas em inflorescências e cíclicas
Perianto indiferenciado, de tépalas livres, actinomórfico	→	Perianto duplo (com cálice e corola), de corola simpétala, zigomórfico
Estames numerosos, livres	→	Poucos estames, concrescentes
Carpelos numerosos, livres	→	Poucos carpelos, unidos (sincarpia)
Primórdios seminais numerosos, com dois tegumentos	→	Poucos primórdios seminais, com um tegumento
Folículo	→	Cápsula, baga, drupa, etc.
Sementes grandes, embrião pequeno e endosperma abundante	→	Sementes pequenas, embrião mais desenvolvido e pouco endosperma
Números cromossómicos baixos	→	Elevado número de cromossomas

constatação seria o que se segue. Pequenas alterações no odor ou na cor da flor, de grande simplicidade genética e probabilidade de ocorrência, podem redundar na seleção de novos polinizadores, que por sua vez forçam o isolamento reprodutivo, um passo determinante na especiação («Especiação»). Vários estudos documentam as consequências das mudanças do odor e da cor nas comunidades de polinizadores (e.g., Sheehan et al., 2013). Os dados fósseis sustentam a hipótese da coevolução e a **codiversificação** (codiversification) de insetos e plantas com flor.

Muitos autores insistem, porém, na contingência da evidência empírica que suporta a hipótese de que a coevolução promove a especiação e, mais concretamente, de que a diversidade atual de insetos e de angiospérmicas é uma consequência da sua coevolução. Também não é claro que mecanismos evolutivos explicam a conexão causal entre coevolução e diversificação de insetos e plantas³⁹. O sucesso evolutivo e a enorme diversidade dos insetos e das plantas com flor são multidimensionais, não podem ser atribuídos a um único fator: a coevolução com os insetos é uma entre muitas outras causas (Suchan & Alvarez, 2015). É possível que a diversidade em espécies e a ubiquidade das interações planta-inseto sejam, primariamente, uma consequência direta da adaptabilidade (da versatilidade evolutiva) e da tendência para especiar intrínsecas das angiospérmicas e não o inverso (Crepet & Niklas, 2009). A discussão desta temática é encerrada um pouco mais à frente, no ponto «Simpetalia e diversificação das angiospérmicas».

EVOLUÇÃO DAS PLANTAS COM FLOR NO CRETÁCICO: A FLORA NEOFÍTICA

Clima

O Cretácico é um período da Terra Estufa com níveis de pCO₂ superiores aos de hoje (Figura 43). O clima tropical atingiu latitudes elevadas e os oceanos inundavam vastas áreas continentais. Mais calor e mais precipitação, agora mais bem distribuída do que no Triásico, porque a Pangeia estava fragmentada em múltiplas massas continentais. Condições de temperatura, humidade e pCO₂ favoráveis ao crescimento vegetal compeliram um incremento do pO₂ (Glasspool & Scott, 2010). A combinação de combustível (biomassa) e O₂ explica os fogos que devastaram ciclicamente a vegetação no Cretácico Superior (Brown et al., 2012). Simultaneamente, os surtos orogénicos em algumas regiões do globo (e.g., orogenia de Laramide, que deu origem às montanhas rochosas) aumentaram a instabilidade dos solos. Por conseguinte, o clima tropical húmido e a perturbação pelo fogo ou pelos deslizamentos de terra incrementaram o habitat potencial das angiospérmicas.

Contextualização evolutiva

Primeiras evidências fósseis de angiospérmicas.
Evolução do grupo coroa. Discordâncias entre as informações fóssil e molecular

A origem das angiospérmicas e a rapidez com que alcançam dominância ecológica à escala global após surgirem no registo fóssil são conhecidas, respetivamente, pelo primeiro e segundo abominável mistério de Darwin. A origem das angiospérmicas foi abordada no ponto anterior; em seguida, é ensaiada uma análise diacrónica, centrada no Cretácico, das primeiras etapas da ascensão das angiospérmicas à condição de produtores primários dominantes dos ecossistemas terrestres. No final do capítulo, é retomada a discussão em torno das causas do seu sucesso evolutivo.

As datas moleculares colocam a divergência entre o grupo tronco das angiospérmicas e das acrogimnosspérmicas no Carbonífero (Magallón et al., 2015; Morris et al., 2018). Pólenes monossulcados do Triásico Médio descobertos na Suíça, com 247,2-242,0 M. a., foram interpretados como pertencentes a ancestrais diretos das plantas com flor (Hochuli & Feist-Burkhardt, 2013), embora seja impossível concluir se as plantas que os produziram eram ainda 'gimnosspérmicas', ou se reuniam quesitos suficientes para serem identificadas com as angiospérmicas (Hochuli & Feist-Burkhardt, 2013). A verdade é que há um hiato de mais de c. 100 M. a. entre a divergência angiospérmicas-acrogimnosspérmicas determinada por via molecular e os primeiros fósseis inequívocos de angiospérmicas. Tanto a morfologia reprodutiva como a origem do grupo tronco das angiospérmicas são desconhecidas.

A divergência entre as datações moleculares e o registo fóssil é um dos aspetos mais críticos em torno da evolução das plantas com flor (v. Coiro et al., 2019). Os estudos moleculares radicam o **grupo coroa das angiospérmicas** antes do Cretácico: 246,6-195,4 M. a. (do Triásico Médio ao Jurássico Inferior) (Morris et al., 2018). É tentador associar a evolução das 'angiospérmicas basais' com a instabilidade da biota terrestre na transição Triásico-Jurássico. Uma origem em idades tardias do Jurássico – Titoniano (152-145 M. a.), Kimmeridgiano (157-152 M. a.) ou Oxfordiano (164-157 M. a.) – do grupo coroa das angiospérmicas seria congruente com a informação fóssil (Silvestro et al., 2015; Coiro et al., 2019). A escala de tempo em que se processa a evolução quer do grupo tronco quer das primeiras etapas do grupo coroa está longe de ser solucionada.

A sequenciação em 2013 do genoma da *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) (volume III), a mais basal de todas as angiospérmicas atuais, mostra que o genoma da 'gimnosspérmica' ancestral de todas as angiospérmicas sofreu uma duplicação há cerca de 214 M. a., no Triásico Superior (Idade Noriana) (*Amborella*



FIGURA 102

"As primeiras angiospérmicas". *Montsechia vidalii* (Zeiler) Teixeira, planta fóssil com c. de 130-125 M. a. (Barremiano), com afinidades morfoecológicas com as Ceratophyllaceae. Na reconstituição de Gomez et al. (2015), a *M. vidalii* tem flores nuas com dois carpelos maduros (frutículos) indeiscentes, geminados na extremidade de pequenos ramos laterais revestidos por pequenas folhas escamiformes. O grande geólogo/paleontólogo português Carlos Teixeira (1910-1982) é um dos autores do nome da *M. vidalii*. [Wikimedia Commons.]

Genome, 2013). O sucesso evolutivo deste evento de poliploidia poderá estar relacionado com a transição para climas mais húmidos depois de um longo período de estabilidade climática (v. Hochuli & Vigran, 2010). Os genes então duplicados puderam evoluir, desempenhar novas funções e codificar novas estruturas características das angiospérmicas (Amborella genome, 2013). Uma vez que a poliploidia não é imediatamente seguida de diversificação (Schrantz et al., 2012), muitos dos ancestrais mais antigos das angiospérmicas atuais (grupo tronco) eram por certo morfologicamente gimnospérmicas – e não foram ainda coletados ou não têm características que os permita isolar de um fundo de gimnospérmicas fósseis.

Quando evoluiu a primeira angiospérmica, no sentido de possuir os caracteres característicos do grupo, é um tema de aceso debate. Esta discussão tem duas frentes: i) que combinação de caracteres define uma angiospérmica; ii) a identificação de angiospérmicas fósseis de idade pré-cretácica. Wang et al. (2007) reconheceram na *Schmeissneria sinensis*, um fóssil do Jurássico Inferior de origem chinesa, dois critérios fundamentais

para distinguir positivamente uma angiospérmica: i) presença de sementes encerradas no interior de um fruto; ii) extremidade do ovário fechada ao exterior antes da polinização. De acordo com os mesmos autores, a *Schmeissneria* pertence a um grupo antigo e extinto de angiospérmicas (grupo tronco) anterior à divergência das angiospérmicas atuais (grupo coroa), provavelmente esporádico em comunidades vegetais dominadas por 'gimnospérmicas'. Os exemplares fósseis de *Nanjinganthus dendrostyla*, igualmente atribuídos ao Jurássico Inferior (170 M. a.), aparentemente revelam uma flor actinomórfica, com um perianto de peças livres diferenciadas em cálice e corola e um ovário fechado e ínfero (Fu et al., 2018). A colocação da *Schmeissneria*, e de vários outros macrofósseis jurássicos críticos (e.g. *Euanthus*, *Juraherba* e *Yuhania*), nas angiospérmicas não tem, por enquanto, o aval da comunidade paleobotânica (Herendeen et al., 2017; Coiro et al., 2019). Batman (2020) defende que, de acordo com a evidência atual, todos os supostos fósseis pré-cretácicos de angiospérmicas são interpretáveis com gimnospérmicas s. l. e que a informação molecular não deve condicionar as interpretações paleobotânicas.

Da análise da Figura 123 infere-se que as primeiras espécies enquadráveis no grupo coroa das angiospérmicas eram, certamente, 'angiospérmicas basais' e que a sua divergência é anterior às magnoliídeas, monocotiledóneas e eudicotiledóneas. As primeiras 'angiospérmicas basais' diversificaram-se lentamente, em áreas geograficamente restritas, até ao final do Jurássico, início do Cretácico, refugiadas em ambientes sombrios e frescos, no sub-bosque de florestas tropicais de gimnospérmicas, ou em ecossistemas aquáticos (v. Magallón & Sanderson, 2001; Feild et al., 2004). A evolução e diversificação das angiospérmicas acelera no Cretácico Inferior.

Os depósitos fossilíferos da Bacia Lusitânica, no Noroeste e Centro-Oeste de Portugal, são fulcrais para a compreensão da evolução da flora terrestre no Cretácico Inferior, em particular nas latitudes médias do hemisfério norte (Friis et al., 2011). À semelhança de outros afloramentos coetâneos europeus ocidentais, mesofósseis do Berriasiano (145,0--139,8 M. a.) – a idade que baliza a entrada do Cretácico (ver a escala de tempo geológico da Figura 57) – recolhidos no concelho de Porto de Mós evidenciam uma paisagem vegetal dominada por gimnospérmicas herdadas do Jurássico Superior, ainda sem plantas com flor (Mendes et al., 2011). Grãos dispersos de pólen do Valanginiano (139,8-132,9 M. a., Cretácico Inferior) são as evidências mais antigas de angiospérmicas em Portugal continental (Trincão, 1990, cit. Friis et al., 2010). Outros grãos de pólen monossulcados característicos de 'angiospérmicas basais', e com a mesma idade (~135 M. a.), foram detetados em Israel (Brenner & Bickoff, 1992). Os pólenes valanginianos são de difícil interpretação; os pólenes hauterivianos, um pouco mais recentes (132,9-129,4 M. a.), detetados na China, em

Israel e na Inglaterra, levantam menos dúvidas (Friis et al., 2011). Na Bacia Lusitânica, um hiato na informação fóssil separa o Valanginiano do final do Barremiano/ /transição Barremiano-Aptiano.

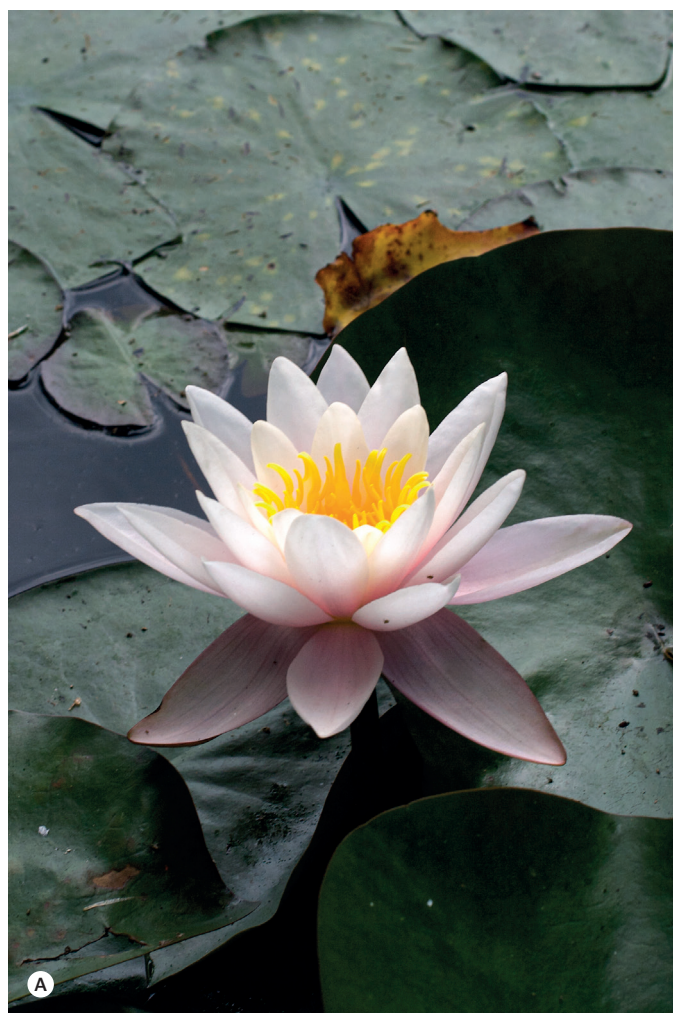
Os mais antigos meso e macrofósseis (com estruturas reprodutivas e vegetativas evidentes) inequívocos de angiospérmicas provêm de sedimentos do Cretácico Inferior, de idade barremiana ou da transição Barremiano-Aptiano. O Barremiano (129-125 M. a.) é um período geológico chave na evolução das angiospérmicas. Quatro conhecidos macrofósseis datam desta janela de tempo geológico: *Montsechia*, *Archaeofructus*, *Leefructus* e *Kajanthus*. A *Montsechia vidalii* (Figura 102) foi encontrada em vários afloramentos do Centro-Oeste e do Nordeste da Península Ibérica com ~130-125 M. a. (Gomez et al., 2015). Trata-se de uma planta aquática submersa ancorada na vasa, de flores nuas e unissexuais. Tem uma morfologia e ecologia próxima das *Ceratophyllaceae*, uma família cosmopolita de plantas aquáticas submersas. As *Ceratophyllaceae* são consideradas o grupo irmão das eudicotiledóneas, embora alguns autores reclamem o seu reposicionamento base da árvore das angiospérmicas, na proximidade da *Amborella* (Figura 103-B). Friis et al. (2003) reconheceram no *Archaeofructus liaoningensis* características próprias de *Nymphaeales*, um grupo de ‘angiospérmicas basais’. O *A. liaoningensis* foi encontrado na conhecida

formação de Yixian (noroeste da China) e datado com 128,7-124,3 M. a., do Barremiano até à transição entre o Barremiano e o Aptiano (Sun et al., 2011). Outro macrofóssil um pouco mais recente, proveniente da mesma formação geológica, o *Leefructus mirus* (125,8-122,6 M. a., Aptiano), já tem características de ranunculácea (Sun et al., 2011), uma família basal das eudicotiledóneas. O *Kajanthus lusitanicus*, proveniente de terrenos aptianos da Bacia Lusitânica, foi colocado nas *Lardizabalaceae*, outra família basal de eudicotiledóneas (Mendes et al., 2014). As angiospérmicas diversificam-se rapidamente a partir do momento em que surgem no registo fóssil. A revisão de Friis et al. (2010) revela uma flora diversa de ‘angiospérmicas basais’, *Chloranthales*, magnoliídeas e monocotiledóneas no final do Barremiano-início do Aptiano nos terrenos da Península Ibérica. Porém, os pólenes tricolpados característicos das eudicotiledóneas são ainda raros.

Radiação das mesangiospérmicas

A radiação das **mesangiospérmicas** (angiospérmicas posteriores ao grado das ‘angiospérmicas basais’) no Cretácico Inferior foi surpreendentemente rápida. Na história evolutiva das plantas, só tem paralelo na radiação das plantas vasculares no Devónico (Figura 59). O grupo coroa das magnoliídeas e as quatro ordens do grupo – Canellales, Piperales, Laurales e Magnoliales

FIGURA 103
‘Angiospérmicas basais’:
A) *Nymphaea alba* (Nymphaeaceae).
Ceratophyllales:
B) *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae).
[A] foto de Carlos Aguiar; B) cortesia de Ana Júlia Pereira]



– divergiram ainda no Jurássico Superior, ou, mais provavelmente, nas primeiras idades do Cretáceo Inferior (Massoni et al., 2015; Morris et al., 2018).

A detecção de pólen trissulcado – característico das eudicotiledóneas – antecipa a evolução das eudicotiledóneas para o final do Barremiano-início do Aptiano (~126 M. a.) nas paleolatitudes equatoriais (Doyle, 2012). Portanto, pouco mais de 10 M. a. medeiam as provas estratigráficas de pólen monossulcado e de pólen trissulcado de angiospérmicas. A partir dos trópicos, as eudicotiledóneas alastraram a latitudes superiores. No final do Barremiano-início do Aptiano, estavam diferenciados os três grandes clados das angiospérmicas: magnoliídeas, monocotiledóneas e eudicotiledóneas. No Albiano Inferior (~112 M. a.) – idade que sucede ao Aptiano e fecha o Cretáceo Inferior –, as magnoliídeas, monocotiledóneas e eudicotiledóneas estavam a diversificar-se aceleradamente, em habitats ainda dominados pelas gimnospérmicas. As eudicotiledóneas estavam por enquanto representadas por famílias basais (e.g., Ranunculales e Buxales) (Heimhofer et al., 2005). Supõe-se que na passagem do Cretáceo Inferior para o Cretáceo Superior a dominância ecológica das angiospérmicas se restringia largamente a ambientes fluviais ou ciclicamente perturbados.

As pentapétalas incluem cerca de 70% das angiospérmicas. Diferenciaram-se no final do Albiano (v. Doyle, 2012) e diversificam-se acentuadamente logo no início do Cretáceo Superior, no Cenomaniano (~110-90 M. a.). Nas linhagens basais de angiospérmicas, as peças florais eram indeterminadas (em número variável) e o perianto geralmente não diferenciado em sépalas e pétalas, de inserção cíclica e em espiral; nas pentapétalas, as peças da flor estão organizadas em verticilos de quatro ou cinco, com o perianto diferenciado em cálice e corola e as pétalas soldadas num tubo nos grupos mais avançados (sobretudo nas asterídeas). No âmbito das eudicotiledóneas pentapétalas, as flores actinomorfas com cálice e corola características do grande clado das rosídeas foram comuns no Cretáceo Superior.

A evolução das flores cíclicas ocorreu de forma independente em vários clados (volume III). Nas pentapétalas, mas também nas monocotiledóneas e em vários grupos de ‘dicotiledóneas basais’, de magnoliídeas e de Ranunculales (‘eudicotiledóneas basais’), por exemplo. As primeiras evidências fósseis datam do Barremiano-Aptiano (Crepet, 2008). A transição para uma organização cíclica da flor abriu o caminho a várias inovações, como a simpetalia e a zigomorfia. Corolas assimétricas fósseis precursoras das corolas zigomórficas com adaptações a polinizadores especializados surgem no Turoniano (94-90 M. a.) (Crepet, 2008), assim como os pólenes de asterídeas, um enorme clado de flores simpétalas (Martínez-Millán, 2010). O Turoniano é um tempo de intensa radiação das angiospérmicas (Crepet, 2008).

Dados fósseis mostram que a maioria das asterídeas cretácicas pertenciam a grupos basais (Cornales e Ericales) (Friis et al., 2011; Figura 104). Pólen de asterídeas, uma das famílias mais avançadas e diversas das asterídeas atuais, detetado em depósitos cretácicos (~76-66 M. a., Campaniano-Maastrichtiano) na Antártida (Barreda et al., 2015) prova que a diversificação de fenótipos, adaptações e clados (neste caso de famílias) são muito rápidos nas asterídeas. A rapidez e a intensidade da diversificação das asterídeas no Cretáceo mostram que a evolução da simpetalia e da zigomorfia acelerou as taxas de diversificação.

Simpetalia e diversificação das angiospérmicas

De que forma a simpetalia e a zigomorfia aceleraram a diversificação das angiospérmicas? A simpetalia é (quase) um pré-requisito para a evolução da zigomorfia (volume I). A corola bilateral restringe o movimento dos insetos polinizadores no interior da flor (Citerne et al., 2010). A aproximação unidirecional dos polinizadores permite que a planta coloque o pólen em locais concretos do corpo dos insetos, muitas vezes de difícil acesso durante os atos de limpeza (Koch et al., 2017). No volume I foi explicado por que razão muitos polinizadores exibem uma elevada **constância floral** (*floral constancy*), i. e., têm tendência a visitar flores da mesma espécie ao longo de uma jornada de colheita de néctar e pólen (Waser, 1986). A constância floral conjugada com a colocação em locais precisos do pólen aumenta a probabilidade de os grãos de pólen atingirem um estigma compatível. De acordo com Sargent (2004), este mecanismo é suficiente para gerar isolamento reprodutivo entre espécies, porque as mutações que causam mudanças na colocação do pólen no corpo dos insetos polinizadores podem reduzir o fluxo genético entre espécies incipientes. Este mecanismo, por sua vez, é potenciado por outro: a simpetalia e a zigomorfia incrementam a intensidade da polinização cruzada e a variação genética (Lloyd & Schoen, 1992).

Resumo da evolução cretácica das angiospérmicas

As angiospérmicas do grupo coroa evoluíram, provavelmente, em pequenas populações em habitats pouco propensos à fossilização no início do Jurássico. No início do Cretáceo, as angiospérmicas estavam representadas por grupos basais em ecossistemas com pequena expressão espacial (e.g., sistemas dulçaquícolas) ou subordinadas pelas gimnospérmicas (sub-bosque de formações florestais de gimnospérmicas).

A primeira radiação das angiospérmicas testemunhada pelo registo fóssil decorre a meio do Cretáceo Inferior, no intervalo Hauteriviano-Aptiano (~130-100 M. a.), com particular incidência no Barremiano. Neste período de ~30 M. a. têm início profundas mudanças nas associações entre plantas, fungos, insetos e vertebrados e na estrutura dos ecossistemas terrestres, de tal modo que

no final do Cretácico sobravam poucos dos elementos florísticos presentes no início deste período. Nesta primeira fase da expansão global das angiospérmicas, destacam-se as ‘angiospérmicas basais’, magnoliídeas, monocotiledóneas e as ‘eudicotiledóneas basais’. No Cretácico Superior entram em cena as eudicotiledóneas pentapétalas (Friis et al., 2011). Neste período também se verifica uma substituição dos grupos mais antigos (e.g., magnoliídeas) por novas linhagens de eudicotiledóneas, preenchendo novos nichos ecológicos. As ordens de magnoliídeas perdem importância, mas, ainda assim, é no Cretácico Superior que diverge a maioria das famílias atuais (Massoni et al., 2015). A diversificação das angiospérmicas foi seguida de perto, com um atraso de ~10 M. a., por um aumento da sua abundância e dominância ecológica (Berendse & Scheffer, 2009). Praticamente todos os grupos elencados na Figura 123 coabitavam o planeta no final Cretácico, há 66 M. a. A dominância das angiospérmicas na paisagem vegetal a partir do Cenomaniano foi confirmada na Bacia Lusitânica (Friis et al., 2010). A intensa radiação das angiospérmicas sentida no Turoniano explica a sua dominância em algumas das floras fósseis do Cretácico Superior já estudadas (Crepet, 2008). Em algumas regiões de latitude intermédia, porém, a maioria da biomassa no final do Cretácico devia-se ainda a fetos

e a gimnospérmicas (Wing et al., 2012). Assim como as plantas vasculares ficaram retidas em ambientes húmidos até ao Carbonífero, as angiospérmicas radiaram no Cretácico mas só alcançaram uma dominância equivalente à atual no início do Eocénico (Friis et al., 2015). A dinâmica evolutiva da flora terrestre no Cretácico resultou em profundas modificações na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas terrestres.

O solo e as angiospérmicas

O coberto vegetal terrestre no final do Cretácico Inferior (Albiano) era genericamente dominado por florestas de ‘coníferas’. As angiospérmicas ocupavam, por enquanto, habitats florestais ou ribeirinhos ciclicamente perturbados, subordinadas à dominância das gimnospérmicas. 35 M. a. depois, na transição Cretácio-Paleogénico, vários grupos de gimnospérmicas estavam extintos (e.g., *Bennettitales*) e as angiospérmicas eram ecologicamente dominantes em grande parte dos ecossistemas terrestres. A história da ascensão das angiospérmicas tem uma característica peculiar: não está correlacionada com novas oportunidades evolutivas causadas por alterações súbitas do clima, atividades vulcânicas catastróficas ou com a colisão de um corpo celeste.

FIGURA 104
Asterídeas.
A) Cornales: *Cornus sanguinea* (Cornaceae).
B) Ericales: *Erica australis* (Ericaceae).
[Fotos: Carlos Aguiar.]



As gimnospermas atuais e fósseis habitam, e habitavam, solos pobres em nutrientes. Produzem uma matéria orgânica ácida (tipo *mor*) que se decompõe lentamente pela ação de fungos. A imobilização de nutrientes na biomassa vegetal e na matéria orgânica do solo mantém os solos colonizados por gimnospermas num status nutricional baixo. As angiospermas, com exceções, pelo contrário, exigem solos mais férteis e são mais produtivas do que as gimnospermas; a sua folhada decompõe-se rapidamente e dá origem a uma matéria orgânica do solo (tipo *mull*) com maior capacidade de troca catiónica, uma importante componente da fertilidade do solo (Quadro 6). Estudos com flora atual mostram que a meteorização das rochas é mais intensa em ecossistemas dominados por angiospermas (Moulton et al., 2000). Por outro lado, a fixação simbiótica de azoto nas angiospermas evoluiu por mais de uma vez em datas posteriores a 100 M. a., no Cretácico Superior (Werner et al., 2014). Portanto, as angiospermas do Cretácico Superior tinham a capacidade de incrementar o stock de nutrientes biodisponíveis no solo e de acelerar a sua ciclagem, em suma, de aumentar a fertilidade e o potencial produtivo do solo, construindo o seu próprio *habitat* (Berendse & Scheffer, 2009). Reunidas as condições adequadas, as angiospermas primitivas, à semelhança de outras plantas com flor atuais, eram engenheiros de ecossistemas.

À escala local, a expansão das angiospermas podia ter como ponto de partida a perturbação do solo e da biomassa aérea numa floresta de gimnospermas. O arejamento do solo provoca uma mineralização da matéria orgânica e uma súbita disponibilização de nutrientes. Na eventualidade de ser atingido um nível crítico de fertilidade do solo, a instalação de angiospermas pioneiras dava início a um processo autocatalítico ao nível do solo que facilitava a instalação e a persistência de novas plantas com flor (Berendse & Scheffer, 2009). A Terra Estufa Cretácica, a evolução das simbioses com bactérias fixadoras de azoto, a perturbação do solo nos grandes declives de zonas montanhosas e o fogo generalizaram à escala global condições favoráveis a uma paulatina substituição das gimnospermas pelas angiospermas.

Novas propriedades do solo e os rearranjos na estrutura e funcionamento dos ecossistemas geraram novos nichos ecológicos que foram preenchidos por novas espécies de angiospermas. Além de uma predisposição para se adaptarem a solos produtivos (identificável em muitos dos grupos derivados de angiospermas, e.g., asteráceas e acantáceas), as angiospermas faziam-no mais rapidamente do que as gimnospermas. A rapidez com que os novos nichos ecológicos foram preenchidos com angiospermas está relacionada com as suas características reprodutivas (Quadro 7) e com as interações que estabeleceram com animais durante a polinização e a dispersão da semente. Por exemplo, a acentuada diversificação e expansão das eudicotiledóneas

superiores (asterídeas) no Cenomaniano (~110-90 M. a.) foi relacionada com a produção de néctar, uma adaptação à polinização por insetos (Crepet, 2008). É também no Cenomaniano que as plantas com flor irradiam dos trópicos para latitudes mais elevadas de clima extra-tropical (Boyce & Lee, 2017).

As causas do sucesso (dominância ecológica) das angiospermas no Cretácico Superior estão razoavelmente compreendidas. A intensa diversificação ocorrida no Cretácico Inferior explicitada na Figura 58 é bem mais difícil de explicar.

AS PLANTAS COM FLOR NO CENOZOICO

Coautoria de J. Capelo & C. Aguiar

A extinção cretácico-paleogénica

A transição Cretácico-Paleogénico (66 M. a.) corresponde a uma das cinco grandes extinções de vida marinha, conhecida na literatura como extinção C-T (extinção cretácico-terciária; K-T) ou extinção C-Pg (extinção cretácico-paleogénica; K-Pg). Alvarez et al. (1980) detetaram grandes concentrações de irídio, um elemento raro nas rochas terrestres, em estratos datados da transição C-Pg. A acumulação de irídio foi relacionada com a deposição de poeiras de origem alóctone resultantes da colisão de um corpo celeste de grande dimensão. Na década de 1990, a extinção C-Pg foi associada com o impacto de um meteorito ao largo do Iucatão, no México: o evento de Chicxulub (Figura 105). Uma hipótese alternativa afirma que a extinção C-Pg se deveu primariamente a uma megaerupção basáltica identificável nos *trapps* do Decão, na Índia (Schoene et al., 2014), cujo efeito poderia ter sido amplificado pelo impacto de um asteroide. De facto, a LIP do Decão é suficientemente grande para ter condicionado a vida e alterado as propriedades da atmosfera.

A colisão da Terra com um asteroide com cerca de 10 km de diâmetro, acelerado pela gravidade terrestre, libertou uma quantidade imensa de energia. Numa fase inicial da catástrofe, geraram-se gigantescos tsunamis, chuvas de rocha incandescente, fogos florestais, tremores de terra, erupções vulcânicas massivas e uma atmosfera tóxica para os grandes animais. Após um brutal e repentino aquecimento da atmosfera, as cinzas projetadas na atmosfera velaram o Sol durante anos. Uma escuridão quase total suspendeu a atividade fotossintética e a temperatura do planeta à superfície colapsou. O subsequente aquecimento e humedecimento da atmosfera causou a destruição da camada de ozono (Bardeen et al., 2017). Os efeitos desta sequência de eventos propagaram-se em cascata nos ecossistemas, com extinções em massa. O evento de Chicxulub está na raiz da extinção dos dinossauros (exceto Aves) e das oportunidades evolutivas aproveitadas pelos mamíferos (Schulte et al., 2010).

Estudos quantitativos não demonstraram um incremento significativo das taxas de extinção das plantas vasculares na transição C-Pg (Silvestro et al., 2014): o impacto do evento Chicxulub foi substancialmente menor na flora vascular terrestre do que na biota animal. Os dados paleopalinológicos mostram um súbito e breve pico de abundância de 'briófitos' e de fetos, espécies adaptadas à sombra e capazes de regenerar vegetativamente, que ocupavam o sub-bosque das florestas mistas de gimnospermicas e angiospermicas do Cretáceo Superior (Sweet et al., 1999). Recuperada a crise climática, a **sucessão ecológica** retomou rapidamente o seu curso a partir das sementes e propágulos enterrados no solo (Quadro 11). Embora à escala global a extinção C-Pg genericamente tenha deixado, no imediato, um rasto ténue na flora terrestre (Silvestro et al., 2014), o seu efeito foi espacialmente irregular e variou entre grupos de plantas vasculares. Estudos realizados no Norte dos EUA mostram taxas regionais de extinção da flora terrestre da ordem dos 45% (Wilf & Johnson, 2004). As plantas com semente como grupo sobreviveram mais ou menos incólumes. Pelo contrário, os fetos com semente e vários grupos antigos de acrogimnospermicas (e.g., Bennettitales e Voltziales) extinguiram-se e os ginkgófitos perderam relevância ecológica (Cleal & Cascales-Miñana, 2014).

Paleocénico e Eocénico

Clima

Com uma interrupção no Jurássico e na transição Cretáceo-Paleogénico, os níveis de CO₂ atmosférico mantiveram-se elevados e o clima quente durante o Mesozoico e o Paleocénico. A causa repousa nos sucessivos eventos LIP relacionados com a fragmentação da Pangeia, particularmente ativos no Paleocénico e no Eocénico. O clima aqueceu acentuadamente entre o Paleocénico Superior (~58 M. a.) e o Eocénico Inferior (~50 M. a.), culminando num período particularmente quente designado por **Ótimo Climático Eocénico Inferior** (Early Eocene Climatic Optimum, EECO) de ~2 M. a. (~51-53 M. a.), sem paralelo em todo o Cenozoico (Zachos et al., 2008). A temperatura do globo foi cerca de 10 °C superior e a concentração de CO₂ pelo menos duas vezes superior (> 560 ppm) ao período pré-industrial (Anagnostou, 2016). As tendências climáticas de longo prazo são sempre pontuadas por oscilações de curto prazo particularmente evidentes, como se verá, no Plistocénico. Entre 57 M. a. e 50 M. a., no Eocénico Inferior, ocorreram períodos abruptos de calor com poucas dezenas de milhares de anos, os **eventos hipertérmicos paleogénicos inferiores** (early Palaeogene hyperthermal events), explicados por injeções massivas e súbitas de metano na atmosfera provenientes de depósitos marinhos de hidratos de metano (Gu et al., 2011) resultantes de intrusões vulcânicas associadas com a instalação da Província Ígnea (submarina) Norte-Atlântica (Figura 44). O pico de calor que marca

QUADRO 11 Sucessão ecológica e clímax

Entende-se por sucessão ecológica o processo de substituição de ecossistemas num espaço concreto, ao longo do tempo. À escala espacial a que se estudam os processos sucessionais, as fronteiras dos ecossistemas são geralmente reconhecidas pela sua componente vegetal, definindo-se, assim, estádios sucessionais a partir de comunidades vegetais concretas. Na ausência de perturbações, i.e. da destruição da parte aérea por exemplo pelo fogo, por tempestades ou pela herbivoria, a sucessão ecológica progride até ao estágio de maior complexidade estrutural – o clímax – cuja fisionomia em larga medida depende das condições macroclimáticas. Na Europa, exceptuando as montanhas mais altas, as áreas de clima polar ou mediterrânico xérico, e alguns habitats especiais (e.g. dunas secundárias e lagos), o clímax é de natureza florestal. As florestas são muito seletivas para a flora: eliminam as espécies heliófilas não epífitas. Em condições naturais, na ausência de perturbação cíclicas, sobretudo o pastoreio, o fogo e corte as formações herbáceas dominadas por gramíneas – as pastagens – são incompatíveis com a floresta. A adaptação a perturbações recorrentes pelo fogo e/ou herbivoria, e a uma invulgar eficiência como engenheiros de ecossistemas, explicam o êxito evolutivo das gramíneas no Neogénico.



FIGURA 105
Localização
aproximada
da carater
de Chicxulub.
[Baseado em Urrutia-
Fucugauchi et al.,
2011.]

a passagem do Paleocénico para o Eocénico (~55,6 M. a.) foi relacionado com o impacto de um corpo celeste (Schaller et al., 2016).

As plantas com flor trouxeram consigo duas «inovações evolutivas» que se supõe de grande impacto na história do clima terrestre: um sistema vascular eficiente e uma elevada densidade de nervuras. Estas características induziram um aumento das taxas de fixação de carbono e de transpiração por unidade de biomassa. As comunidades de angiospermicas acumulam rapidamente biomassa que transpira grandes quantidades de água. Estima-se que a transpiração aumentou cerca de quatro vezes com a evolução das angiospermicas. Cerca de dois terços da água transpirada pelas plantas é reciclada sob a forma de precipitação nos continentes, em detrimento do transporte para os oceanos. A reciclagem da água através do ciclo transpiração/precipitação desempenha um importante papel nas florestas tropicais atuais. Por isso, é provável que a extensão das florestas tropicais

tenha sido muito menor antes da evolução das angiospérmicas (Boyce et al., 2009). Este mecanismo de retroação positiva é sensível a partir do Paleocénico.

Paisagem vegetal

No Cretácico Superior, há, apesar de tudo, uma significativa diminuição, aparentemente incompreensível, da diversificação das plantas terrestres (Figura 58). Teoricamente, o isolamento espacial de populações conseguido pela fragmentação em blocos da Pangeia favorece a especiação! Por exemplo, a elevada diversidade biológica atual da bacia do Mediterrâneo está parcialmente relacionada com a especiação em ilhas à deriva no mar de Tétis (o paleo-oceano precursor do mar Mediterrâneo) que mais tarde foram «capturadas» pelos continentes europeu e africano (Blonder & Aronson, 1999). A explicação parece residir no facto de o Cretácico Superior ter aliado uma extraordinária diversidade de angiospérmicas herdada do Cretácico Inferior com estabilidade e homogeneidade climáticas. Portanto, as oportunidades para «revoluções» evolutivas eram escassas. Pela mesma ordem de razões, é impossível não relacionar a degradação do clima terrestre no Jurássico com a diversificação das angiospérmicas, mas as relações causais estão por explorar. A rotura do *statu quo* das interações das espécies nos ecossistemas com a extinção C-Pg voltou a promover a diversificação das angiospérmicas no Paleocénico (v. «Gradualismo filético vs. equilíbrio pontuado»).

Blonder et al. (2014) assinalam no pós-C-Pg uma expansão de angiospérmicas caducifólias de crescimento rápido em detrimento de espécies perenifólias de crescimento mais lento. Aparentemente, o clima frio e irregular pós-catástrofe, talvez potenciado pela descida da concentração do CO₂ atmosférico (Figura 43), favoreceu plantas adaptadas a explorar curtos períodos de tempo adequados ao crescimento vegetal com uma maquinaria fotossintética eficiente. Esta eficiência foi conseguida com folhas de elevadas taxas metabólicas e um baixo rácio massa/área, mas, em contrapartida, frágeis e de baixa durabilidade. As plantas de crescimento rápido investem pouco em substâncias de defesa contra a herbivoria, energeticamente caras. A extinção dos dinossauros herbívoros originou um relaxamento brusco da pressão de herbivoria sobre os produtores primários, cujo efeito se propagou em cascata nas cadeias tróficas, e que certamente alterou a favor das angiospérmicas o rácio competição gimnospérmicas/angiospérmicas nos ecossistemas terrestres. Estava aberto o caminho para uma intensa radiação das angiospérmicas no Paleocénico e para um progressivo declínio das plantas de esporulação livre e das gimnospérmicas.

No intervalo de tempo que decorre do Paleocénico ao Eocénico Inferior ocorreu uma dramática diversificação das plantas com flor (Figura 58). As árvores angiospérmicas aparecem no Cenomaniano (Cretácico Superior),

mas as florestas com grandes árvores emergentes angiospérmicas de arquitetura complexa são mais tardias, do Paleocénico (Crifó et al., 2014). Cerca de 25% das angiospérmicas atuais, ~100 000 espécies, são árvores (Oldfield, 1990), as restantes são herbáceas ou arbustivas. As florestas multiestratificadas de grandes árvores, muito ramificadas e com ramos entrelaçados, criaram novos *habitats* e novas oportunidades evolutivas para plantas e animais. Por exemplo, foi provado que, quanto mais altas as árvores, maior a diversidade da flora epífita (Flores-Palacios & García-Franco, 2006). Às florestas paleocénicas de árvores com flor se deve, também, um novo surto de diversificação dos fetos (Figura 58), em particular dos fetos epífitos, e a evolução dos primeiros primatas, ancestrais da espécie humana.

Com tanto calor e humidade (no Paleogénico), as florestas tropicais húmidas estenderam-se pelo menos até às margens da Antártida (as palmeiras expandiram-se a latitudes superiores aos círculos polares ártico e antártico), que desde o Jurássico Inferior se manteve numa posição geográfica similar à de hoje, no extremo sul do hemisfério austral (Francis et al., 2009). No Eocénico Inferior, as florestas tropicais húmidas revestiam ainda as atuais áreas desérticas ou com vegetação savanoide de África, península arábica e SO da Ásia. O Eocénico Superior foi o período geológico mais quente do Cenozoico.

Degradação climática eocénico-oligocénica

A colisão da placa tectónica Indiana com a placa Eurasiática na primeira fase do Eocénico (~50 M. a.) levantou os Himalaias, o maior maciço montanhoso atual do planeta. A meteorização química dos silicatos consome, como já foi referido, CO₂. A exposição dos vastos territórios soerguidos pela orogenia Himalaiana à ação dos agentes da meteorização provocou uma forte descida do teor de CO₂ na atmosfera terrestre na segunda metade do Eocénico-início do Oligocénico (Raymo & Ruddiman, 1992; Zhang et al., 2013). Por outro lado, a estabilização das massas continentais reduziu a frequência de eventos LIPE e a reposição da pCO₂ (Piombino, 2016). Outros mecanismos reforçaram a tendência de descida da temperatura a partir do Eocénico (Dupont-Nivet et al., 2007; Scher et al., 2015): i) a instalação da Antártida no Polo Sul (ocorrida a meio do Mesozoico); ii) a separação da Austrália e da Antártida criou uma corrente marinha em torno da Antártida que passou a impedir a mistura das águas frias antárticas com águas mais quentes a norte; iii) a ascensão dos Himalaias criou o atual sistema de monções no subcontinente indiano, e aridificou e arrefeceu as extensões continentais asiáticas mais a norte.

O Eocénico começou quente e acabou frio. O clima começou a arrefecer há ~50 M. a. (Ruddiman, 2010). A meio do Eocénico verifica-se um arrefecimento e uma heterogeneização progressiva do clima global,

e diferenciam-se pela primeira vez, desde o Pérmico, massas de gelo, por enquanto transientes, em ambos os polos: mais extensas no Antártico e parciais no Polo Norte (Tripaty & Darby, 2018). O arrefecimento do planeta culminou num período frio e seco na transição Eocénico--Oligocénico (c. 34 M. a.).

No início do Eocénico, as florestas tropicais cobriam praticamente todo o globo. O arrefecimento e a heterogeneidade climática implicaram uma progressiva contração da flora tropical em direção ao equador. As florestas tropicais antárticas foram substituídas por bosques de *Nothofagaceae*, a família de angiospérmicas que inclui as grandes árvores das atuais florestas da Patagónia e da Nova Zelândia (Figura 106). No Ártico ocorreu algo semelhante, a floresta perenifolia sensível à geada do início do Eocénico foi sendo substituída por uma floresta decídua onde evoluíram muitos dos grupos atuais da flora holártica.

A transição para o Oligocénico é marcada pela descida da temperatura do globo e pela glaciação definitiva (formação de uma calota) da Antártida (a partir de 33,6 M. a.; Zachos et al., 2008), alterações climáticas correlacionadas com a descida da concentração atmosférica de CO₂ (Pagani et al., 2011; Tripaty & Darby, 2018). A reconstrução paleoclimática mostra que, ainda assim, o Oligocénico foi mais húmido e quente do que o Holocénico (Pekar & Christie-Blick, 2008). Em boa parte da Eurásia predominou, com flutuações, um clima de tipo subtropical com invernos moderados, mais quente nos extremos do continente europeu e China

Oriental, similar ao que hoje prevalece no Sudeste da China e Sul do Japão (Li et al., 2018). A calota polar antártica retraiu-se e expandiu-se durante o Oligocénico e no Miocénico (sobretudo no Oligocénico) em períodos de aproximadamente 110 000 anos, forçados pelo ciclo de excentricidade da Terra (Liebrand et al., 2017; Quadro 14). Uma calota polar espessa e extensa só se desenvolve no hemisfério norte no final do Pliocénico (Bailey et al., 2013).

A maior parte das linhagens de angiospérmicas adaptadas a climas extratropicais evoluiu após o arrefecimento global na transição Eocénico-Oligocénico (Kerckhoff et al., 2014). No Oligocénico, as árvores decíduas de carácter temperado ou temperado/quente expandiram-se pelas latitudes mais elevadas, encimadas por tundra



FIGURA 106
Bioma floresta caducifolia temperada: florestas de *Nothofagus*.
A) *Nothofagus pumilio* (*Nothofagaceae*) «lenga».
B) Foto panorâmica de bosques de lenga (*N. pumilio*) na fronteira Chile-Argentina, obtida através de uma clareira com regeneração de árvores jovens. Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, Región de Los Lagos, Chile, 1370 m de altitude. [Cortesia de Javier Amigo.]

na proximidade dos polos. A descida das florestas tropicais para latitudes mais baixas teve um impacto dramático na fauna (Mongolian Remodelling; Sun et al., 2014).

Referimos que, além de determinar o arrefecimento e a heterogeneidade climática do globo, o levantamento dos Himalaias alterou profundamente o clima da Ásia Central, aumentando a heterogeneidade ao longo do Oligocénico (Dupont-Nivet et al., 2007). Ao bloquear as massas de ar húmido provenientes do oceano Índico, os Himalaias causaram um aumento da precipitação no território atual da Índia, Nepal e Butão e a aridez na Ásia Central. As cordilheiras de Tian Shan e de Altai, e outras cordilheiras relacionadas com o choque da placa Indiana com a Ásia, intensificaram dramaticamente a aridez da Ásia Central nos últimos 23 M. a., no final do Oligocénico, tornando-a numa das regiões mais secas do planeta (Caves et al., 2016).

Para a aridez da Ásia Central contribuiu também o isolamento e a contração do Paratétis, um grande oceano epicontinental que tem como remanescentes os atuais mares Negro, Cáspio e de Aral. O Paratétis isolou-se do mar Mediterrâneo na fronteira Eocénico--Oligocénico, um evento que alguns autores relacionam com a idade glacial que faz a transição do Eocénico com o Oligocénico. A desconexão com os oceanos Mediterrâneo e Índico diminuiu a massa de água, com reflexos negativos na continentalidade climática e na disponibilidade de vapor de água para a precipitação. Consequentemente, a partir do final do Miocénico e ao longo do Pliocénico, agravou-se a aridez e a continentalidade climática da Ásia Central, assim como a aridez da Anatólia, da península arábica e da África do Norte (Ramstein et al., 1997).

A precipitação média anual nos 1 295 000 km² do deserto do Gobi (noroeste da China e sul da Mongólia) é hoje em dia inferior a 200 mm. Nas regiões extrapolares,

a altura da vegetação está correlacionada com a disponibilidade de água. A vegetação pratense ganha expressão à medida que a precipitação desce. A aridificação da Ásia Central é uma das causas da expansão das pastagens de gramíneas C3 – bioma estepe – no Oligocénico-início do Miocénico (Figura 107). A evolução das pastagens de gramíneas C4 a meio do Miocénico tem outras causas (v.i.).

Foi nas estepes da Ásia Central que evoluíram no início do Oligocénico os bovídeos e os cervídeos, duas famílias de ruminantes que viriam a condicionar a evolução da flora e do coberto vegetal em África (v.i.), e em todo o Holártico (Prothero & Foss, 2007).

A ascensão das gramíneas

A família Poaceae ou Gramineae, dois nomes legais da mesma entidade taxonómica, compreende cerca de 11 000 espécies, desde plantas herbáceas a bambus com a altura de árvores (Quadro 12). Algumas gramíneas são esciófilas e colonizam os sub-bosques sombrios. Porém, a vegetação dominada por gramíneas é estritamente heliófila (própria de habitats expostos à luz solar) – estende-se pelas pastagens temperadas e savanas africanas e sul-americanas, aos semidesertos tropicais e temperados, aos topos das grandes montanhas e às zonas mais oceânicas da Antártida e da Gronelândia. Embora só 3% das plantas terrestres sejam gramíneas, os ecossistemas dominados por estas plantas (inc. agroecossistemas) cobrem 31 a 43% da superfície emersa do planeta (Gibson, 2009). A área de distribuição da vegetação dominada por gramíneas tem aumentado em consequência da desflorestação e de outras perturbações antrópicas. A vegetação pratense só é climática quando a precipitação é insuficiente (e.g., savanas e estepes climáticas) ou a temperatura demasiado baixa (e.g., pastagens climáticas de alta montanha) para manter um coberto arbóreo ou arbustivo contínuo. A produtividade primária dos ecossistemas dominados por gramíneas pode ultrapassar a das florestas, assim como o stock de carbono sequestrado nos seus solos (Ciais et al., 2010). As gramíneas são a principal fonte de energia nas dietas humana e dos herbívoros domésticos.

As Poaceae nasceram sob um clima tropical, no Cretácico Inferior. Foram identificadas epidermes fossilizadas com 105 M. a. (Wu et al., 2018) e fitólitos putativos de gramíneas em excrementos fossilizados (coprólitos) de dinossauros com 70-80 M.a. (Prasad et al., 2005). Durante milhões de anos, viveram na sombra das grandes árvores, nos bosques climáticos tropicais paleogénicos de angiospérmicas. O grupo mais arcaico, as Anomochlooideae, habita ainda hoje o sub-bosque de florestas tropicais nas Américas Central e do Sul (Stevens, 2001+; Figura 108).

A importância das gramíneas cresce de forma descontínua, por etapas, ao longo do Cenozoico, sobretudo

FIGURA 107
Bioma estepe no Sul da Sibéria (Altai Krai), dominado por gramíneas C3 do género *Stipa* (Poaceae, Pooideae). Foinas estepes da Ásia que evoluíram os bovídeos, um grupo de ruminantes que condicionou a história evolutiva das angiospérmicas a partir do Miocénico. [Wikimedia Commons.]



à custa das florestas. No final do Eocénico, as gramíneas atingem uma distribuição global e em África diferenciam-se os primeiros habitats abertos dominados por gramíneas C3 (Strömberg, 2011). Embora as mais antigas evidências fósseis datem do Cretácico, as poáceas só se tornam frequentes a partir do Miocénico (23-5,3 M. a.), um indício da expansão dos habitats abertos, livres da influência das árvores, colonizados por plantas pratenses heliófilas (Kellogg, 2015). As gramíneas, por enquanto tipo C3, expandiram-se pela Eurásia e pela América do Sul a meio do Miocénico – com sinais a partir do final do Oligocénico (Strömberg, 2011). A fome de carbono a partir do final do Eocénico teve um forte impacto na evolução das plantas vasculares. No que às gramíneas diz respeito, foi a causa do desenvolvimento do **metabolismo fotossintético tipo C₄** no Oligocénico (Osborne & Beerling, 2006; Quadro 13; Figura 109).

A expansão do metabolismo C₄ continuou na primeira metade do Miocénico em consequência do baixo nível do CO₂ atmosférico (Ehleringer & Cerling, 2002). A evolução das gramíneas C₄ está correlacionada com uma migração do sub-bosque para ambientes abertos, mais secos e ensolarados (Edwards & Smith, 2010). As gramíneas C3 tropicais atuais permanecem em grande medida associadas a regiões com precipitação superior a 1500 mm/ano, um valor mínimo de precipitação exigido pelas florestas tropicais de canóia fechada (Edwards & Smith, 2010).

Foi proposta a hipótese de que o fogo integrou um mecanismo de retroação positiva ligado ao aumento da sazonalidade climática no Miocénico Final. A produção de biomassa na estação húmida, seguida de um longo período seco, assistida por abundantes ignições naturais (relâmpagos), promoveu os fogos florestais. Estudos filogenéticos mostram que as plantas lenhosas de savana adaptadas a fogos frequentes aparecem no Miocénico Tardio, com um pico na taxas de emergência de novas espécies no final do Pliocénico Tardio, na América do Sul e em África. A flora pirofítica australiana e do reino Capense é mais antiga (c. 60 M. a.) (Bond, 2014). A expansão das espécies lenhosas pirofíticas foi feita à custa da retração das árvores. As gramíneas aproveitaram esta oportunidade evolutiva para manipularem a sucessão ecológica e construírem o seu nicho ecológico (Keeley & Rundel, 2005; Figura 111). As gramíneas ardem com facilidade, libertando grande quantidade de calor e agredindo pelo fogo os seus competidores mais diretos: as plantas lenhosas. Bond & Migdley (1995), num artigo com o sugestivo título «Kill thy neighbour» («Mata o teu vizinho»), mostraram que a inflamabilidade é vantajosa em ambientes propensos ao fogo se aumentar a mortalidade dos competidores vizinhos e aumentar o *fitness* dos seus portadores, por exemplo, criando lugares seguros (nichos de regeneração) para a germinação de sementes e propágulos. A imolação pelo fogo pode ser adaptativa, conforme o demonstram muitas espécies arbustivas mediterrânicas (e.g., *Erica* sp. pl., *Cistus* sp. pl.

QUADRO 12 Os grandes grupos de gramíneas

A grande maioria das gramíneas distribuem-se por dois clados – BOP e PACMAD – cuja divergência se desenha 50-60 M.a., no Eocénico ou no Paleocénico (Jones et al. 2014). O clado BOP agrupa três grupos de plantas C3: as subfamílias dos bambus (Bambusoideae), do arroz (Oryzoideae) e a subfamília Pooideae. As Pooideae englobam a maioria dos cereais, e as plantas das pastagens temperadas e das mais altas montanhas tropicais. O clado PACMAD contém todas as gramíneas de fisiologia C₄. A sua origem, e implicitamente da fotossíntese C₄ das gramíneas, é oligocénica (~32 M.a.). Poucas foram as linhagens de gramíneas que conseguiram adaptar-se a ambientes frios (e.g., subfam. Pooideae e Danthonioideae).



FIGURA 108
Gramíneas
basais. *Anomochloa marantoidea* (Poaceae, Anomochlooideae). [Cortesia de Reyjane Patrícia de Oliveira (Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, Brasil).]

ou numerosas Lamiaceae arbustivas). O altruísmo não é exclusivo dos animais.

Antes da evolução das gramíneas, a meio do Cretácico e, provavelmente, antes, ocorreram comunidades herbáceas funcionalmente similares às savanas, pastadas por dinossauros, dominadas por fetos herbáceos com uma proporção significativa de biomassa subterrânea (Skog & Dilcher cit. Boyce & Lee, 2017). As savanas – inc. bioma Cerrado, no Brasil – são pastagens tropicais dominadas por gramíneas C₄ com árvores e arbustos dispersos. Nos territórios de savana climática, não chove o suficiente para se diferenciar floresta – latitudinalmente, a savana climática está intercalada entre os biomas deserto e floresta tropical caducifólia de estação seca. Embora as savanas surjam no Oligocénico, a sua importância global só se expressa no final do Miocénico (c. 15 M. a. B.P.⁴⁰). As savanas climáticas ou as resultantes da perturbação antrópica ou pela herbivoria de grandes ruminantes cobrem atualmente cerca de 20% da superfície terrestre (Sankaran et al., 2005). A expansão das savanas foi relacionada com a fome de carbono, com a expansão das gramíneas C₄, com a prevalência da perturbação pelo fogo (v. mecanismo antes descrito) e com o aumento da aridez no Miocénico (Figuras 110 e 111). Sem excluir a causalidade destes fatores, Charles-Dominique et al. (2016) atribuíram o alargamento miocénico do bioma savana em África à chegada de uma nova vaga de ruminantes de origem asiática, concretamente dos bovídeos, família que inclui os atuais antílopes (Figura 110). A intensificação da perturbação da herbivoria de bovídeos explica igualmente a radiação das árvores e arbustos espinhosos (e.g., acácias

QUADRO 13
Fotossíntese C3 e C4

A RuBisCo (Ribulose Bifosfato Carboxilase) é a enzima responsável pela captura e conversão do CO₂ atmosférico em moléculas orgânicas, no processo da fotossíntese. A RuBisCo é a proteína mais comum no planeta – corresponde a ≈2% da MS das folhas das plantas lenhosas, ≈5% da MS das folhas das plantas herbáceas C3, e ≈1% da MS das herbáceas C4 (Bar-On & Milo 2019). Bowes et al. (1971) descobriram que a RuBisCo tem uma natureza dual, i.e., funciona como carboxilase – fixa CO₂ – ou como oxigenase – consome O₂ e degrada energia química produzida pela fotossíntese, integrada numa via metabólica designada por fotorrespiração, que tem como subproduto final CO₂. Em condições normais de luz e temperatura, na ausência de mecanismos de concentração do CO₂, a oxigenação da RuBisCo corresponde a 30% da sua atividade (Vats et al. 2011). A situação agrava-se em condições de elevada temperatura e radiação. Nas plantas ditas C3 o CO₂ flui por difusão até à vizinhança da RuBisCo incorporada na membrana dos cloroplastos. Através de mecanismos fisiológicos que não cabe aqui desenvolver, as plantas com fotossíntese em C4 conseguem concentrações de CO₂ 5-10 vezes mais elevadas na proximidade da RuBisCo. A saturação da RuBisCo com CO₂ diminui a sua afinidade para o O₂ e suprime a fotorrespiração. A complexa maquinaria bioquímica da fotossíntese C4 tem custos energéticos admite-se, por isso, que a sua evolução só foi vantajosa (e possível) sob uma atmosfera pobre em CO₂ (Ehleringer & Cerling 2002). A fotossíntese C4 é vantajosa sob duas condições ambientais: baixas concentrações de CO₂ e/ou elevadas temperaturas, sobretudo em condições de elevada radiação. Em contrapartida, as plantas C4 são mais sensíveis a temperaturas baixas do que as plantas C3. A fotossíntese C4 evoluiu de forma independente mais de sessenta vezes a partir de ancestrais C3 (Sage et al. 2012). As primeiras plantas C4 habitavam regiões de clima tropical e só depois colonizaram áreas mais frias. Existem cerca de 7.600 espécies com metabolismo C4, 0,5% das plantas com flor atuais. A fotossíntese C4 é particularmente frequente nas monocotiledóneas atuais, sobretudo nas Poaceae e nas Cyperaceae de pastagens e savanas tropicais. As gramíneas C3 são dominantes nas pastagens temperadas. As gramíneas C4 representam 50% de todas as espécies de gramíneas e são responsáveis por ≈25% da produção primária terrestre atual (Sage et al. 2012).

africanas dos géneros *Faidherbia*, *Vachellia* e *Senegalia*). Voltaremos a este tema em parágrafos próximos.

Neogénico

Miocénico e Pliocénico

O final do Oligocénico é caracterizado por temperaturas relativamente elevadas e por um volume de gelo reduzido na Antártida. A transição Oligocénico-Miocénico envolve uma pulsação fria, uma Terra Casa de Gelo (Zang et al., 2013).

O clima global manteve-se quente, com temperaturas superiores às atuais, durante todo o Miocénico (Pound et al., 2012). Embora a pCO₂ tenha diminuído acen-tuadamente (para menos de metade) entre o início do Oligocénico e o final do Miocénico, a dimensão dos gelos antárticos foi menor do que a atingida no Oligocénico, sobretudo a meio do Oligocénico (Liebrand et al., 2017). A contradição entre a variação da pCO₂ e a dinâmica dos gelos antárticos terá sido causada pela subsidência (afundamento tectónico) e/ou erosão das montanhas antárticas. Admite-se, entre outras hipóteses, que o relevo pouco movimentado

FIGURA 109
Gramíneas em C3 e C4
A) *Arundo donax* (Poaceae, Arundinoideae), uma gramínea em C3 frequente em toda a bacia mediterrânica.
B) *Anadelphia afzeliana* (Poaceae, Andropogoneae), uma espécie C4 frequente em formações herbáceas altas na Guiné-Bissau.
[Fotos: Carlos Aguiar.]



da Antártida no Miocénico dificultou a formação dos gelos e que este efeito se sobrepôs à redução do efeito de estufa atmosférico pela descida da pCO_2 , sem que, no entanto, o clima não deixasse de responder fortemente a variações da pCO_2 (Levi et al., 2016; Liebrand et al., 2017).

No Miocénico Médio, com um ótimo ~17-14 M. a. (Ótimo Climático Miocénico, *Miocene Climatic Optimum*), ocorre uma interrupção na tendência de arrefecimento do globo iniciada há 50 M. a. pela ação de um LIP no rio Colúmbia (EUA) (Holbourn et al., 2015). Neste curto período de pouco mais de 2 M. a., a temperatura do globo terá sido 3 a 4 °C superior à atual (You et al., 2009).

Na primeira metade do Miocénico, o planeta era ainda quente e densamente arborizado; os gelos perpétuos restringiam-se ao leste da Antártida (Williams et al., 2008). A geografia do globo era similar à atual, exceto que a América do Sul estava separada do bloco constituído pelas Américas Central e do Norte, e que o mar Mediterrâneo abria para leste, para o oceano Índico.

A partir da chamada «Transição Climática do Miocénico Médio» (~14 M. a.), o planeta retoma a tendência de arrefecimento, a calota polar antártica expande-se e estabiliza, e o clima degrada-se no interior dos continentes, com um aumento significativo da sazonalidade climática. A aridez apodera-se ou alarga-se na Ásia Central, no Norte de África e em vastas porções

da Austrália e da América do Sul (Potter & Szatmari, 2009). Como foi referido no ponto «Dinâmica do CO_2 atmosférico e clima», a formação de calotas polares potenciou o arrefecimento do clima porque o gelo sequestra grandes quantidades de carbono e reflete a luz solar para o exterior.

A floresta boreal – bioma taiga – dominada por espécies perenifólias (e.g., *Pinus*, *Abies* e *Picea*) ou decíduas (e.g., *Larix*) de *Pinaceae* surge no final do Miocénico (Figura 112). É pouco provável a presença deste tipo de vegetação durante a Terra Estufa que prevaleceu no final do Mesozoico e no Paleogénico. As pináceas da taiga atual têm origem nas florestas de ‘coníferas’ que cobriam no Eocénico as montanhas das cordilheiras da América do Norte (Taggart & Cross, 2009). Com o arrefecimento do globo a partir do Oligocénico, migraram para cotas mais baixas e eventualmente atingiram a Eurásia atravessando o estreito de Bering. Hoje em dia, a taiga tem uma distribuição circumpolar, cobrindo uma parte significativa das latitudes mais elevadas do hemisfério norte (e.g., Sibéria e Canadá). A presente extensão da taiga começa a estabilizar no Plistocénico (~2 M. a.) (Wolf cit. Willis & McElwain, 2013). A taiga é um importante *buffer* climático. A vegetação captura mais energia solar (tem menor albedo) do que o solo nu ou coberto de neve. Os modelos climáticos mostram que as florestas boreais aumentam a temperatura nas latitudes elevadas, um mecanismo provavelmente relevante na atenuação

FIGURA 110
Bioma savana:
perturbação
pela herbivoria
de ruminantes.
Impalas (*Aepyceros
melampus*) e inhacosos
ou pivas (*Kobus
ellipsiprymnus*), dois
bovídeos do Sul e do
Leste de África, na
savana da Gorongosa
durante a estação
das chuvas. [Cortesia
de Clive Dreyer e do
Parque Nacional
da Gorongosa,
Moçambique.]



da tendência de arrefecimento terrestre sensível a partir do Eocénico (v. Boyce & Lee, 2017).

Há 12 M. a., a temperatura do Este do Pacífico era ainda, pelo menos, 12 °C superior à de hoje e 5 °C superior à do início do Pliocénico (Zang et al., 2013). A tendência de longo prazo de descida da pCO_2 e de arrefecimento retomada após o Ótimo Climático Miocénico continua pela época Pliocénica (5,3-2,6 M. a.), aproximando-se, embora algo mais quente, das características que hoje prevalecem (Robinson et al., 2008). Ainda assim, há evidências dispersas de gelo, com uma extensão limitada, tanto no Ártico como na Antártida no Eocénico e Oligocénico (v. De Schepper et al., 2014). O clima arrefeceu mais intensamente na Antártida, como já foi referido, com o estabelecimento de um sistema de circulação marítima circumpolar. A vegetação vascular arbórea que ainda habitava a Antártida no Eocénico e no Oligocénico (embora já bastante empobrecida) deu lugar

a uma calota de gelo, bordejada por bolsas de tundra nas áreas mais favoráveis a meio do Miocénico (16-11,5 M. a.) (Anderson et al., 2010).

No Pliocénico, os gelos eram menos extensos no Ártico do que na Antártida e a linha de árvores era substancialmente mais alta do que na atualidade, embora os seus limites não sejam conhecidos. O arrefecimento global do clima no Pliocénico foi acompanhado por uma intensificação da sazonalidade climática. O clima mediterrânico que marca o Sul da Europa começa a desenhar-se no final do Miocénico, mas o seu estabelecimento data do final do Pliocénico, quando a moderna circulação geral da atmosfera fica em definitivo estabilizada (Suc, 1984). Este modelo de um mundo pliocénico globalmente bastante quente (exceto na Antártida) foi interrompido por pelo menos quatro glaciações episódicas de impacto global, com uma descida do nível do mar e a expansão das calotas polares árticas e antárticas: duas no Pliocénico Inferior (c. 4,9-4,8 M. a. e 4,0 M. a.), outra na transição do Pliocénico Inferior para o Superior (c. 3,6 M. a.) e outra c. 3,3 M. a. (De Schepper et al., 2014). No final do Pliocénico ocorre uma séria deterioração do clima global, forma-se uma calota polar permanente no Ártico e o planeta entra numa alternância de períodos glaciares e interglaciares, uma característica indelével do Quaternário (2,6 M. a.-presente).

O recuo das florestas tropicais e a formação de grandes áreas de florestas abertas (*woodlands*) e de savanas com gramíneas C4 no final do Miocénico início do Pliocénico, ~8-3 M. a. (Edwards et al., 2010), tiveram um grande impacto nas zoocenoses de grandes herbívoros. O Miocénico marca a evolução das grandes linhagens de mamíferos herbívoros que hoje povoam



FIGURA 111
Bioma savana:
perturbação pelo
fogo. Queimada na
savana da Gorongosa
durante a estação
seca. N.B., vegetação
dominada por
gramíneas C4
[Cortesia de Laura
Brown e do
Parque Nacional
da Gorongosa,
Moçambique.]

FIGURA 112
Bioma taiga.
[Wikimedia
Commons.]



o planeta e a emergência dos macacos antropóides. A expansão das gramíneas possibilitou a evolução de grandes mamíferos herbívoros; as gramíneas, por seu turno, responderam à ameaça acumulando silício nas folhas em corpos siliciosos (fitólitos). As adaptações forçam a evolução de contra-adaptações em grupos de seres vivos em competição. Instalada uma **corrida às armas evolutiva**, os mamíferos herbívoros desenvolveram novos tipos de dentição mais resistentes ao desgaste, de que são exemplo dentes com uma coroa espessa de esmalte nos mamíferos hipsodonte (e.g., vacas e cavalos) (Edwards et al., 2010).

A adaptação das gramíneas à herbivoria por ungulados envolveu outras características como o enterramento ou localização dos meristemas apicais à superfície do solo, a elevada palatibilidade das folhas, ou a floração e frutificação concentradas no tempo de modo a saciar herbívoros e granívoros (Owen & Wiegert, 1981; Pearse, Koenig, & Kelly, 2016). A elevada palatibilidade das folhas é uma evidência de que as gramíneas, assim como usaram o fogo, serviram-se da herbivoria para controlar potenciais competidores (os herbívoros ao ingerirem as gramíneas consomem espécies não adaptadas a este tipo de perturbação). As gramíneas primeiro "manipularam" o fogo (v.s.); em seguida foi a vez dos grandes mamíferos.

Os fitólitos produzidos pelas gramíneas C4 incrementaram o transporte de sílica amorfa pelos rios até ao mar. A disponibilidade de sílica estimulou a evolução e aumentou a importância das diatomáceas marítimas (Kidder & Gierlowski-Kordesch, 2005). A produtividade dos ecossistemas marinhos aumentou com a radiação deste importante grupo de microrganismos fototróficos. Uma vez mais, as plantas condicionaram a evolução dos animais e dos ecossistemas do planeta.

A evidência fóssil indicia que o arrefecimento global e o aumento da sazonalidade climática que caracteriza o Miocénico Superior coincide com uma intensa radiação das plantas com flor, e não apenas das gramíneas. Grande parte da paisagem vegetal e da diversidade específica das plantas terrestres que hoje conhecemos evoluiu neste período (Potter & Szatmari, 2009). Recordar-se, mais uma vez, que as alterações climáticas profundas têm um efeito dramático na biodiversidade (v. Ezard et al., 2011).

Pleistocénico e Holocénico

Embora o clima tenha começado a arrefecer há ~50 M. a., e com mais intensidade a partir da Transição Climática do Miocénico Médio, grandes glaciações em ritmo regular só começaram no hemisfério norte há ~2,6 M. a., no fecho do Pliocénico (Ruddiman, 2010).

QUADRO 14 Os ciclos de Milankovitch e o clima da Terra.

Os ciclos de Milankovitch são variações na geometria da na órbita da Terra com carácter regular e que determinam diferenças na quantidade de radiação solar recebida. São efeitos coletivos de várias componentes da órbita, com ciclos distintos ao longo de milhares de anos, cujo efeito combinado parece associar-se às grandes flutuações climáticas cíclicas do clima da Terra, nomeadamente aos ciclos glaciares. Estas variações orbitais resultam das interações gravitacionais entre os astros do sistema solar que influenciam a Terra. A descoberta destes ciclos e a hipótese de associação ao clima foi do astrónomo, matemático, geofísico e climatólogo sérvio Milutin Milanković (1879 - 1958; Figura 113-A), nos anos 20 do século XX. Existem evidências geológicas, paleontológicas e paleoecológicas de algum grau de correlação entre os ciclos de Milankovitch e as variações do clima da Terra.

As variações na quantidade de radiação solar dependem de dois fatores principais, que são a distância do Sol à Terra e a inclinação do eixo da Terra relativamente ao plano da órbita. O primeiro é resultado da quantidade de radiação atingindo a superfície (a insolação) ser inversamente proporcional ao quadrado da distância entre o Sol e Terra. O segundo, resulta das variações na inclinação do eixo, que determinam uma distribuição desigual da radiação recebida por cada hemisfério terrestre. Assim, quando mais inclinado o eixo da Terra, mais extremada é a diferença na quantidade de radiação dos polos para o equador e variação na duração relativa das estações do ano.

Os ciclos de variação da insolação na Terra resultam de variações da ordem dos milhares de anos nos vários parâmetros da órbita, mas os principais são três (Figura 113-B):

- i. A excentricidade da órbita. A órbita da Terra é uma elipse e o grau de afastamento de uma órbita circular para elítica é a sua excentricidade. A excentricidade da órbita é variável em função de vários ciclos, mas que combinados originam um ciclo composto com período de aproximadamente 100.000 anos. Ao longo de um ciclo, a órbita varia entre quase circular e moderadamente elítica. A variação de distância entre o afélio, no verão e periélio no inverno, determina alguma variação na duração intranual das estações e nos padrões de temperatura destas. No entanto, o efeito da excentricidade da órbita na variação sazonal do clima é menos importante se comparado com aqueles causados por variações na inclinação no eixo da Terra (v. ii e iii).
- ii. Obliquidade. É a inclinação do eixo da Terra relativamente ao plano da órbita e varia entre 22.1° e 24.5° num período de 41.000 anos. A maior inclinação implica maior contraste climático sazonal. O último mínimo de obliquidade deu-se no ano 8.700 a.C. e o próximo máximo ocorrerá em 11.800 d.C. Os momentos de menor inclinação orbital correspondem a menores valores da duração e insolação estival nas latitudes mais elevadas e como tal associam-se a períodos glaciares devido a menores degelos. Inversamente, os momentos de maior inclinação corresponderiam a períodos interglaciares.
- iii. Precessão dos equinócios. Existe uma variação cíclica da direção do eixo da Terra relativamente às estrelas fixas, que descreve uma superfície aproximadamente cónica num período de 25.700 anos. Este movimento significa que, eventualmente o eixo da Terra deixará de estar alinhado com a Estrela Polar. O efeito da precessão soma-se ao da obliquidade e determina variações sazonais na radiação mais extremadas quando a inclinação orbital é maior. A precessão combinada com os dois ciclos anteriores determina que as variações climáticas sazonais sejam maiores em cada um dos dois hemisférios alternadamente em semiciclos de 12.850 anos.

Existem mais duas componentes de variação orbital, que são a precessão apsidal e a inclinação orbital, que têm menores efeitos que as três anteriores. Inicialmente, Milankovitch previu que tendo a obliquidade o maior efeito, os ciclos glaciares se sucederiam em períodos de 41.000 anos, mas de facto ocorrem num período de 100.000 anos, coincidente com o ciclo da excentricidade. As hipóteses atuais evidenciam que os ciclos de Milankovitch interagem com mecanismos geoquímicos e atmosféricos da Terra, incluindo fenómenos de retroalimentação e desfasamento e que os primeiros determinam apenas uma parte da variação climática cíclica. Em períodos de menor preponderância das determinantes geoquímicas no clima, a correlação dos ciclos de Milankovitch com as flutuações climáticas parece ser mais evidente. Existem também ciclos de atividade solar de período longo que podem combinar-se, no balanço de radiação das diferentes regiões da Terra, aos ciclos de Milankovitch. A Figura 113-C ilustra a possível relação entre ciclos glaciares e os fatores em causa.

Entre os estudos que apresentam correlações entre os ciclos de Milankovitch e a temperatura, um dos mais conhecidos é o do *core* de gelo perfurado na estação antártica Vostok, correspondendo a um registo de 420.000 anos. A temperatura, inferida a partir dos teores de isótopos de oxigénio (rácio ¹⁸O/¹⁶O), os teores de CO₂ e metano e a insolação calculada pelo modelo de Milankovitch parecem, de facto, mostrar correlações elevadas nesta latitude (65°S) (Figura 113-D). Na medida em que os ciclos de Milankovitch são um dos mecanismos candidatos a explicar a variação climática, têm-se discutido, na comunidade científica, em que medida o seu contributo para as atuais alterações climáticas se pode comparar à influência humana por via da produção de gases de efeito de estufa.

O Quaternário tem início à cerca de 2,6 M. a. Caracteriza-se por alternância de períodos glaciares e interglaciares associados com a expansão e retrocesso da calota polar do hemisfério norte. O regresso dos gelos foi relacionado com a queda dos teores de CO₂ na atmosfera, a níveis suficientemente baixos para que os ciclos de Milankovitch (v.i.) passassem a determinar o clima (Willeit et al., 2015).

O clima do Plistocénico (2,6 M. a.-11 700 anos) caracteriza-se, então, por uma alternância de longos períodos frios e secos (períodos glaciares), de ~100 000 anos, com breves interrupções quentes e húmidas (interglaciares), conectados por transições bruscas. As florestas tropicais húmidas contraíram nos períodos frios. As latitudes elevadas foram ciclicamente cobertas pelos gelos, sendo recolonizadas a partir de refúgios glaciares nos interglaciares. As plantas e os animais passaram ciclos com avanços e recuos traduzidos em taxas acrescidas de extinção. Em cada interglaciar ocorreu uma espécie de *reset* na adaptação aos *habitats* libertados pelo recuo dos gelos. A natureza cíclica do clima plistocénico tem causas orbitais que foram originalmente descritas pelo grande cientista sérvio Milutin Milankovitch

(1879-1958) (Quadro 14; Figura 113; Liebrand et al., 2017; Lisiecki, 2010; Crampton et al., 2018).

A última glaciação, a glaciação Würm, teve um pico entre 26 500 e 19 000-20 000 cal. B.P. Sucedeu o máximo glacial um curto período quente, o Interstadial Tardiglacial. O transporte de calor dos trópicos para os polos pelas correntes oceânicas foi temporariamente interrompido ~12 900-11 700 cal. B.P., no chamado Dryas Recente. Neste curto intervalo de 1200 anos, as temperaturas desceram abruptamente no Atlântico Norte e subiram no hemisfério sul. A causa não está resolvida, estando em confronto duas hipóteses: a descarga súbita e massiva de água doce proveniente do degelo da calota polar do hemisfério norte, erupções vulcânicas ou o impacto de um corpo celeste (Carlson, 2010).

A glaciação Würm terminou então, há cerca de 10 000 anos (~11 700 cal. B.P.). Num curto espaço de tempo, o clima aqueceu e o coberto vegetal global alterou-se profundamente. O coberto vegetal e a sua dinâmica no Plistocénico e no Holocénico, na Península Ibérica e no continente africano, são os temas de fecho deste livro.

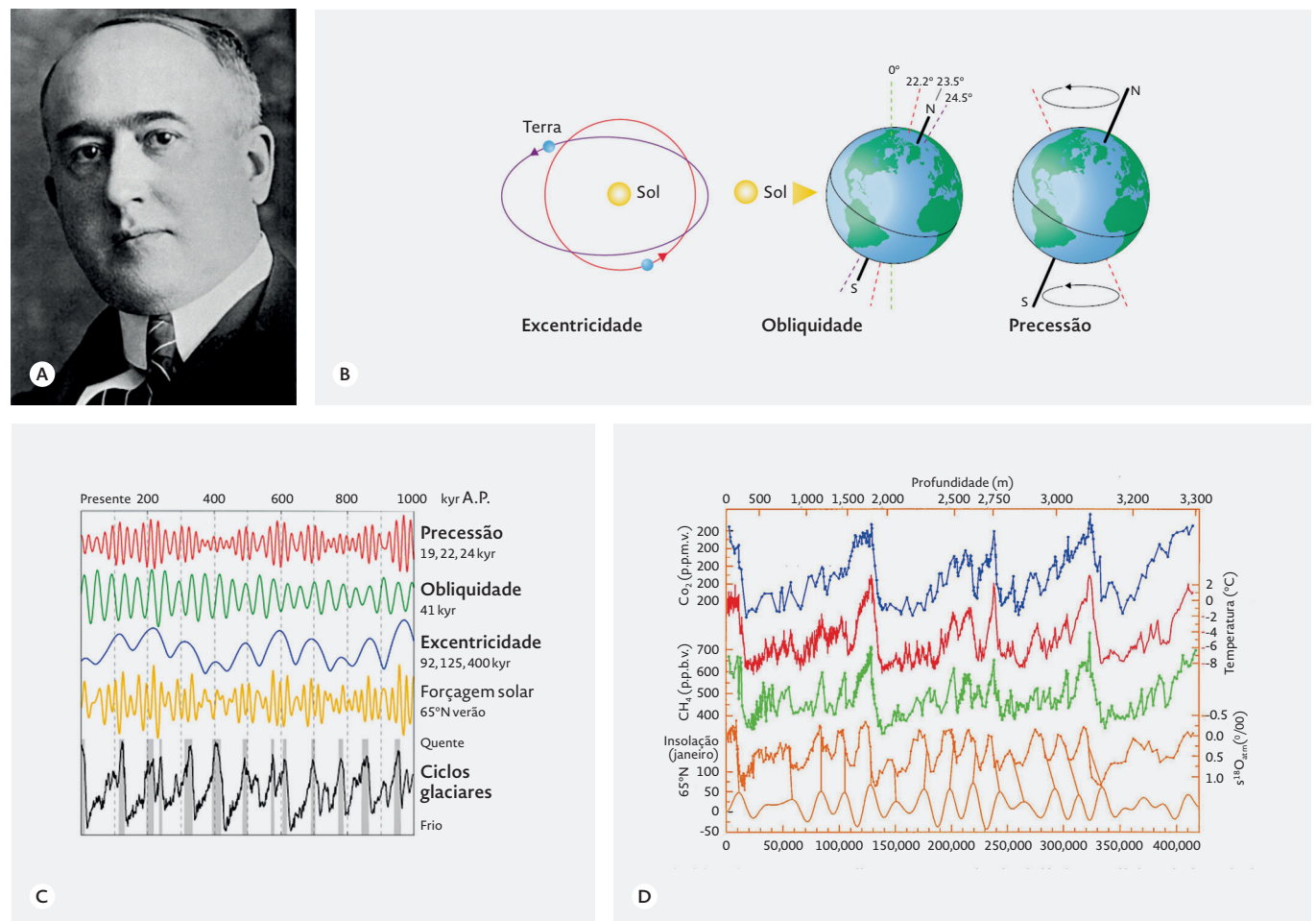


FIGURA 113

Os ciclos de Milankovitch e o clima da Terra. A) Milutin Milankovitch, o cientista que estudou a relação das variações orbitais da Terra e as grandes variações climáticas da Terra. B) As três componentes da variação orbital da Terra determinantes do clima. C) Relação sugerida entre os efeitos da variação orbital, a forçagem solar e os ciclos glaciares. D) Dados do core de gelo da estação antártica Vostok, representando 420 000 anos, apresentando a relação entre gases com efeito de estufa (metano e dióxido de carbono), a temperatura inferida a partir de isótopos de oxigénio e a insolação prevista pelo modelo de Milankovitch. [A], [C] Wikimedia Commons. B) Graham Hancock, <https://www.thegeographeronline.net.>]

PALEO-HISTÓRIA RECENTE DA FLORA E DA PAISAGEM VEGETAL DA ÁFRICA A SUL DO SARA

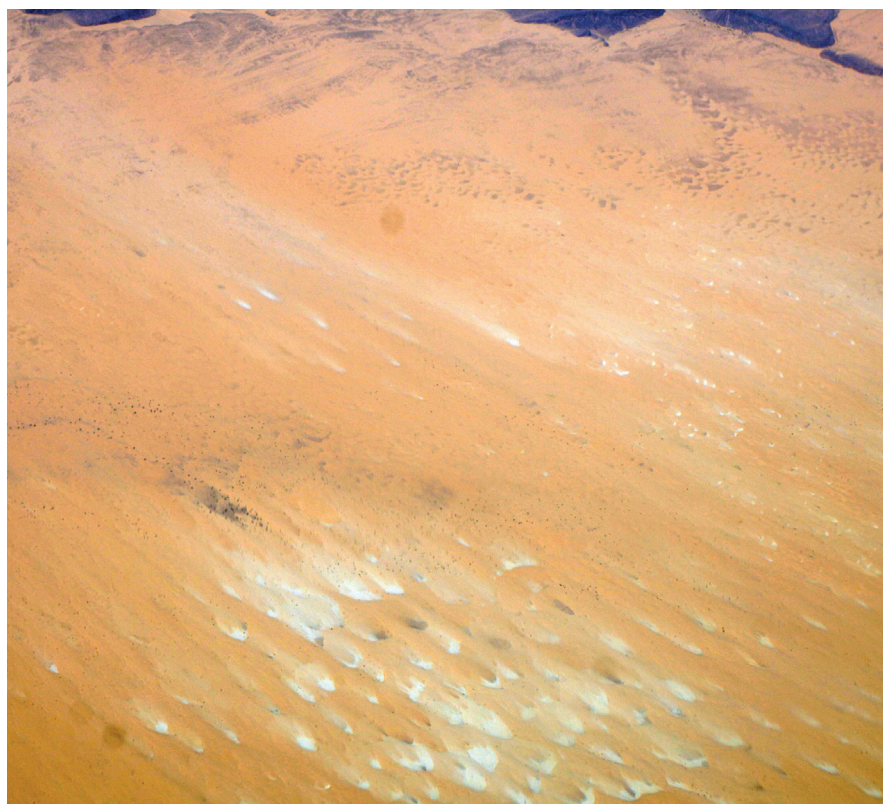
As modificações na paisagem vegetal de África, na sua composição e na área de distribuição foram, desde o Cretácico Médio, definidas pela tectónica, ou seja, pelas ligações terrestres, pelas modificações do clima e pelos ciclos orogénicos (Axelrod & Raven, 1978). Durante o final do Cretácico e princípios do Paleogénico, o continente africano separou-se do megacontinente austral, a Terra de Gondwana (o conjunto correspondente à África, Antártida, Índia, Madagáscar, América do Sul e Austrália), tendo-se movido cerca de 15° em direção ao equador. O relevo, então, era relativamente suave, com grandes extensões de planície, sem sistemas montanhosos relevantes. O clima era quente e chuvoso, caracterizado por grande uma estabilidade atmosférica, e como tal do clima zonal de cada uma das cinturadas latitudinais. A vegetação caracterizava-se, na maioria das áreas tropicais e subtropicais do hemisfério norte, incluindo todo o Sara, pela floresta tropical pluvial, que se estendida de costa a costa. Esta floresta de planície contava com a presença de famílias como as anonáceas, flacourteáceas, bombacáceas, crisobalanáceas, menispermáceas, ebenáceas, ainda hoje partilhadas com a América do Sul, e também com as dipterocarpaceas, com predominância atual no Sudeste da Ásia. Na zona periequatorial ocidental, assim como no Norte, nas margens do oceano Tétis, ocorriam largas áreas tropicais semiáridas com predominância de savana e floresta esclerofila. Por seu turno, na porção meridional do trópico, achava-se uma floresta subtropical, que na zona do Cabo transitava para floresta temperada com afinidades com a flora austral da Gondwana, contendo, por exemplo, *Nothofagus*, *Podocarpus*, *Araucaria*, lauráceas e cupressáceas (*Dacrydium*, *Libocedrus* e *Wridigtonia*).

No Oligocénico final e inícios do Miocénico, ocorre uma fase orogénica muito intensa, associada a um enérgico vulcanismo, e que também está na origem do geossinclinal do Rife a leste. Dá-se a formação de alguns sistemas montanhosos, assim como a consolidação de largas bacias hidrográficas por subducção. Estas áreas montanhosas contribuíram para a importância da chamada floresta afromontana. Posteriormente, no Miocénico Médio, a placa africana e a península arábica colidiram com a Ásia e com os territórios europeus, fechando o oceano Tétis, que conectava o Atlântico ao Índico, dando origem ao mar Mediterrâneo e à circulação de correntes marítimas fechadas nestes oceanos (Zhang et al., 2014).

Deu-se então uma quebra da estabilidade atmosférica anterior e uma alteração importante no clima, com aumento da aridez em todo o continente e para a qual contribuiu a formação de condições anticiclónicas. Estabeleceu-se uma marcada sazonalidade, com períodos chuvosos concentrados numa única estação,

no verão nos trópicos e no inverno nas áreas de maiores latitudes (o Mediterrâneo e o Cabo, respetivamente). No Sul, o congelamento permanente da Antártida veio estabelecer a corrente fria de Benguela, produzindo aridez estival crescente na costa SO que se juntou à aridificação do interior do continente. Estas novas condições levaram à expansão das savanas, formações herbáceas graminoides, matagais espinhosos, semidesertos e desertos, em desfavor de áreas antes ocupadas por floresta tropical pluvial e pluvial. Foi este o caso de toda a área do Sara até ao Corno de África e da zona subtropical a sul (Figura 114). Isto é, no Oligocénico e no Miocénico a floresta tropical pluvial veio, assim, a concentrar-se exclusivamente na zona tropical periequatorial. A vegetação afromontana ocupou os agora mais extensos sistemas montanhosos do geossinclinal norte-sul do Rife. Nos extremos subtropicais norte e sul, surgem as laurissilvas, florestas de folhas largas persistentes lauróides: a tetisiana e a capense (Axelrod & Raven, 1978). A laurissilva tetisiana está na origem da atual laurissilva canário-madeirense e açoriana. Esta mesma ocupava todo o Norte e noroeste e a segunda, a capense, todo o SE de África. Presume-se ainda a sobrevivência de uma estreita faixa capense na floresta temperada austral. É de notar também que algumas áreas conexas a estas periferias vegetacionais sub-húmidas apresentavam períodos de aridez estacional importante e, como tal, continham um outro tipo de floresta esclerofila, a durissilva. No Norte, estas últimas florestas corresponderão, no futuro, às florestas mediterrânicas, de chuvas inverniais. Assim, no Miocénico Superior e princípios do Pliocénico, a floresta esclerofila mediterrânica acabou por substituir a laurissilva na maioria da área, ficando a primeira relegada à península tingitana

FIGURA 114
Bioma deserto:
deserto do Sara, no
Norte do Senegal.
[Foto: Carlos Aguiar.]



e às ilhas atlânticas. A floresta esclerofila mediterrânica estendeu-se um pouco mais para sul, adentro do Sara, contactando com as «ilhas» montanhosas contendo flora tropical afromontana (montanhas de Air, Hogar e Tibesti). As relações florísticas entre as antigas florestas tetisianas xerofíticas e mesmo alguns elementos mais xerofíticos da floresta mediterrânica são evidenciadas por elementos partilhados como *Ilex*, *Rhamnus*, anacardiáceas, lauráceas, sapotáceas, celastráceas e oleáceas. Por seu turno, toda a área a norte, a sul e a leste da área equatorial de floresta tropical achava-se, à data, dominada por savanas e semidesertos.

Durante todos os ciclos de aridificação, uma flora distinta da africana continental e presente na periferia do continente vem diferenciar-se, seja nas laurissilvas, na floresta esclerofila ou na vegetação de arbustos suculentos. Algumas famílias como as campanuláceas ou euforbiáceas (sect. *Candelabra*) integram esta flora africana periferica, que foi designada por «Rand flora».

Os grandes rasgos da distribuição atual dos grandes tipos de vegetação de África (White, 1983) são consequência da continuada aridificação climática, que se faz sentir desde o final do Miocénico. Sobretudo os períodos frios e secos do Plio-Plistocénico (glaciares) deram origem a uma imensa área de deserto no Sara até ao Sudão e Namíbia. O Sara possui na sua periferia uma cintura

geográfica de vegetação arbustiva semiárida espinhosa e suculenta que se estende atualmente desde o Sahel até ao Leste de África (Corno de África). É de notar, por fim, a grande heterogeneidade ambiental atual no Sul de África, fruto das enormes oscilações climáticas na região, que deixaram áreas com todos os grandes tipos de vegetação africana, excetuando a equatorial.

PALEO-HISTÓRIA RECENTE DA FLORA E DA PAISAGEM VEGETAL IBÉRICA

Origem da vegetação mediterrânica

A vegetação mediterrânica é caracterizada por plantas capazes de resistirem a um período de aridez estival prolongado próprio do clima mediterrânico. As adaptações anatómicas, ecológicas e fisiológicas associadas a essa resistência são divisíveis em dois grandes tipos de síndromes de caracteres funcionais: i) a síndrome esclerofila, correspondendo a estruturas vegetativas, nomeadamente, as folhas rijas, espessas, espinhosas e coriáceas; crescimento lento; presença de xilopódios (ou toixas) subterrâneos com gomos de renovo que correspondem a uma estratégia de restabelecimento da dominância ecológica de tipo gradual, por oposição à ii) síndrome malacófila, isto é, plantas com folhas enroladas «em caracol» e produtoras de resinas

FIGURA 115
Dois géneros de árvores termófilas representadas na flora miocénica ibérica.

A) *Avicennia* (Acanthaceae).
B) *Bombax* (Bombacoideae, Malvaceae).
[Guiné-Bissau; fotos: Carlos Aguiar.]



protetoras, e que corresponde a plantas pioneiras, com reprodução preferencial por semente e de ocupação dos habitats e crescimento rápidos. As plantas esclerofilas, em termos de origem paleobiogeográfica, também se chamam paleomediterrânicas e as malacofilas, neomediterrânicas.

A origem da vegetação mediterrânica radica na substituição da antiga vegetação mesofítica laurifolia subtropical, isto é, de uma laurissilva pelos dois tipos de vegetação mediterrânica acima. Tal substituição quase completa ocorreu na área continental do Mediterrâneo em virtude de grandes convulsões ambientais, geológicas e climáticas ocorridas durante o Neogénico, em particular a partir do Miocénico Médio até ao Holocénico. Ao clima subtropical miocénico de temperatura relativamente estável, com precipitações bem distribuídas e de máximo estival, sucedeu, já no Pliocénico, o clima mediterrânico, de características irregulares e precipitações concentradas no inverno. Por via do efeito cumulativo de outros fenómenos ambientais disruptivos, as laurissilvas subtropicais ou temperado-quentes deram lugar a vegetação dominada pelos elementos sobreviventes dessa flora antiga (os paleomediterrânicos), que logram adaptar-se, e igualmente a flora exótica recém-chegada do Centro da Ásia (os neomediterrânicos) (Suc, 1984).

Que eventos desencadearam tal modificação global na flora?

A instabilidade climática, o progressivo arrefecimento, a continentalização do clima e a crescente sazonalidade da precipitação (i. e., mediterraneidade) e da temperatura iniciados no Miocénico Médio provocaram uma regressão da área de distribuição ou a extinção das espécies características dos bosques tropicais e subtropicais terciários. Como já referido, o surgimento do macrobioclima mediterrânico decorreu da modificação tectónica que levou ao desaparecimento do oceano Tétis, que estabelecia o contacto das massas de água do Atlântico e do Índico. Deste modo, surgiu uma circulação de correntes marítimas atlânticas em ciclo fechado, para a qual contribuiu ainda o fechamento do istmo do Panamá. A influência deste novo sistema de circulação na interface mar-atmosfera acarretou o início da oscilação latitudinal intra-anual do sistema duplo constituído pelas frentes atlânticas e anticiclone dos Açores e dando origem à sazonalidade da precipitação no Mediterrâneo. Durante o Miocénico Médio, no Messiniano, movimentos tectónicos determinaram o fechamento recorrente do estreito de Gibraltar, o que originou a alternância de predominância de água salgada e de condições dulçaquícolas no mar Mediterrâneo (crise messiniana) (Roveri et al., 2014). Também a intensa orogenia alpina acentuou os relevos do geossinclinal alpino. Estes três acontecimentos foram disruptivos para a flora subtropical e facilitadores da preponderância das floras paleo e neomediterrânicas, sendo que a primeira é resultado de radiação adaptativa

de elementos tropicais xéricos locais e a segunda chegou através da migração pelo geossinclinal alpino. A flora aquática e de estepes salobras ou salgadas neomediterrânica também foi facilitada durante os períodos de dessecação da bacia do Mediterrâneo durante o Messiniano (7,3-5,3 M. a.), migrando através de um conjunto de lagos doces, salobros e salgados conhecidos como complexo Lago Mare.

As espécies mais exigentes em temperatura elevada e água foram as primeiras a extinguirem-se, ainda no Miocénico Médio – e.g., *Avicennia* (Acanthaceae) e *Bombacoideae* (Malvaceae) (Figura 115). Seguiram-se, no Pliocénico ou na primeira metade do Plistocénico, muitas outras espécies de famílias tropicais (e.g., *Sapotaceae*) ou de famílias hoje refugiadas em áreas temperadas não europeias com invernos benignos (e.g., *Taxodiaceae*, *Nyssaceae* ou *Rhoipteleaceae*). A flora atual das ilhas macaronésias, em particular a da ilha da Madeira, é o repositório mais completo da flora tropical e subtropical europeia e norte-africana do Miocénico. Alguns dos géneros mais frequentes de árvores dos atuais bosques sempre-verdes (laurissilva) dos arquipélagos dos Açores e/ou da Madeira estavam certamente presentes nos bosques ibéricos do final do Terciário – e.g., os géneros de lauráceas (Figuras 116 e 117). Em geral, estariam ainda presentes plantas das famílias *Anacardiaceae*, *Icacinaceae*, *Menispermaceae*, *Apocynaceae*, *Burseraceae* e outros géneros, como *Cinnamomum*, *Diospyrus*, *Pandanus*, *Musa*, *Sterculia* e *Lagerstroemia*, atualmente ausentes das ilhas.

A generalização do regime climático mediterrânico no Pliocénico (~3,2 M. a.) espoletou a formação de um grande número de novas espécies de plantas (radiação adaptativa), muitas das quais adaptadas ao fogo, a partir de linhagens preexistentes. Portanto, é no final do Terciário que se diversificam os géneros tipicamente mediterrânicos (i. e., paleomediterrânicos) da flora atual da bacia mediterrânica, e.g., *Cistus*, «estevas»; *Olea*, «zambujeiros»; *Pistacia* e *Rhamnus* (Figura 118). É também neste período que se organizam, pela primeira vez, os tipos de comunidades vegetais mais importantes da vegetação mediterrânica florestal atual da Península Ibérica, de que são exemplos os bosques de folha persistente (perenifólios) de *Quercus*, os matos altos com espécies de folhas rijas, largas e lustrosas, os estevais e, possivelmente, as comunidades de plantas aromáticas de calcários; e.g., comunidades de *Thymus*, «tomilhos»; *Lavandula*, «rosmaninhos», e *Rosmarinus*, «alecrim» (neomediterrânicas) (Figura 119).

O arrefecimento do clima no Pliocénico, por seu turno, promoveu a imigração de plantas adaptadas a climas temperados (elementos arctoterciários caducifólios) de regiões circumpolares. Assim, o elemento méxico tropical estava definitivamente extinto no interior da Península Ibérica, sendo substituído pelo temperado. Nos bosques caducifólios temperados atuais, a maior

FIGURA 116

Bosque de laurissilva de *Ocotea foetens* (Lauraceae) na ilha da Madeira.

As florestas que cobriam a Eurásia no início do Miocénico eram estruturalmente semelhantes à laurissilva madeirense. Alguns elementos florísticos, a nível genérico, eram inclusivamente comuns. [Foto: Carlos Aguiar.]



FIGURA 117

Flora de laurissilva madeirense.

A) *Ocotea foetens* (Lauraceae).

B) *Clethra arborea* (Clethraceae).

C) *Pericallis aurita* (Asteraceae).

D) *Geranium maderensis* (Geraniaceae).

[Fotos: Carlos Aguiar.]



parte das espécies arbóreas descendem dos elementos arctoterciários, como é o caso das fagáceas de folha larga e caduca dos géneros *Quercus*, «carvalhos»; *Fagus*, «faias», e *Castanea*, «castanheiros»; também dos géneros arbóreos *Acer*, «bordos»; *Alnus*, «amieiros»; *Betula*, «bidoeiros»; *Populus*, «choupos»; *Salix*, «salgueiros»; *Corylus*, «aveleiras»; *Fraxinus*, «freixos», e *Ulmus*, «ulmeiros» (Sitte et al., 2003) (Figura 120). A flora arctoterciária, tanto do hemisfério norte como do hemisfério sul, tem uma origem eurasiática. Este grupo de plantas migrou posteriormente para a região Neoártica (territórios de macroclima temperado e mediterrânico da América do Norte) e daí para as regiões não tropicais do hemisfério sul (e.g., Andes, Sul da Argentina e do Chile e Nova Zelândia) (Takhtajan, 1986).

Além da vegetação lenhosa de cariz mediterrânico ou temperado, comunidades de plantas dominadas

por gramíneas estavam a expandir-se e a apoderar-se dos espaços primitivamente habitados pelos bosques tropicais e subtropicais. Admite-se que ocupavam trechos significativos da Península Ibérica, savanas ou mosaicos de pastagem e floresta, extensivamente pastados por grandes herbívoros. As plantas das pastagens atuais descendem diretamente das espécies de plantas que especiam sob a pressão de pastoreio dos grandes herbívoros terciários e plistocénicos, todos eles já extintos. A flora e a vegetação dos arquipélagos dos Açores e da Madeira evoluíram livres da pressão e seleção liderada pela herbivoria. Este facto explica a sensibilidade da flora autóctone insular à herbivoria e o poder invasivo da flora pratense sob o efeito da pastoreio. De facto, em grande parte da área de ocupação atual de pastagens nos arquipélagos dos Açores e da Madeira não existe uma única espécie indígena.



FIGURA 118
Flora mediterrânica.
A) *Cistus laurifolius*
(Cistaceae)
«esteva-de-folhas-de-loureiro».
B) *Rhamnus alaternus*
(Rhamnaceae)
«aderno».
C) *Lavandula stoechas*
(Lamiaceae)
«rosmarinho».
D) *Rubia peregrina*
(Rubiaceae).
[Fotos: Carlos Aguiar.]

FIGURA 119
Matagal e bosque mediterrânico.
A) Matagal de *Quercus coccifera* (Fagaceae) e *Juniperus turbinata* (Cupressaceae) no Sudoeste do Alentejo (Odeceixe, Portugal).
B) Sobreiral-zimbral transmontano (Portugal).
[Fotos: Carlos Aguiar.]

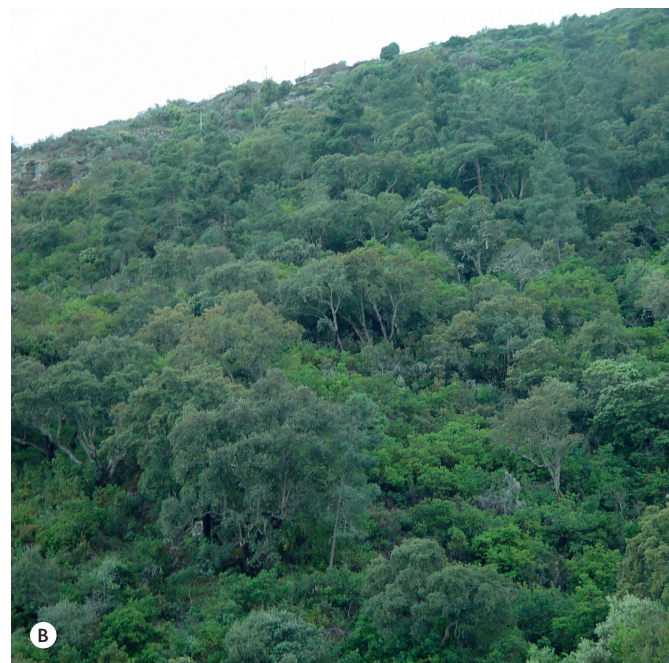


FIGURA 120
Flora temperada.
A) *Quercus robur* (Fagaceae) «carvalho-alvarinho».
B) *Taxus baccata* (Taxaceae) «teixo».
C) *Rosa canina* (Rosaceae) «rosa-canina».
D) *Daboecia cantabrica* (Ericaceae).
[Fotos: Carlos Aguiar.]



Dinâmica quaternária da paisagem vegetal ibérica

O período Quaternário foi determinante para a conformação da paisagem vegetal em todo o reino Holártico, em geral, e na Península Ibérica, em particular. O período Quaternário está convencionalmente dividido em duas épocas, o Plistocénico (de 2,58 M. a. até 11 700 cal. B.P.) e o Holocénico, que é o intervalo climaticamente ameno, desde aproximadamente 11 700 cal. B.P. até à atualidade. Este período caracteriza-se por fortes oscilações climáticas, nomeadamente pela existência de fases alternadas de baixas temperaturas e áridas, com fases termicamente amenas e chuvosas. As fases frias, designadas glaciares, estão intercaladas por fases interglaciares menos frias, num ciclo com um período de aproximadamente 100 000 anos. Aos ciclos glaciares-interglaciares, sobrepõem-se flutuações de menor amplitude e regularidade designadas por estadiais (ou estádios) e interestadiais quando correspondem, respetivamente, a episódios mais frios ou mais quentes que a média do semiciclo de 50 000 anos (glaciar ou interglaciar). Aos estadiais de ocorrência repentina e intensa, correspondendo a máximos de frio e secura durante uma fase glacial, aplica-se a designação de eventos de Heinrich. O último estadal plistocénico, conhecido como último máximo glaciar, incluiu dois eventos de Heinrich (de 23 000-21 000 B.P. a 17 000-14 500 B.P.). Estes eventos são particularmente críticos e associados a momentos de extinção importantes.

Em Portugal, os fenómenos glaciares parecem ter estado circunscritos às montanhas mais altas (serra da Estrela e provavelmente Gerês). No entanto, os fenómenos periglaciares resultantes do efeito do clima de tipo tundra, mas sem formação de glaciares, estão, por seu turno, suficientemente demonstrados nas montanhas do Norte nos relevos do Maciço Calcário Estremenho.

No Sul de Portugal, a importância das glaciações plistocénicas reveste-se antes de aspetos relacionados com as alterações do nível do mar. Assim, a atual conformação geomorfológica e os padrões vegetacionais das bacias do Sado, do Tejo e parte da costa sul do Algarve devem-se aos fenómenos associados à regressão würmiana da costa atlântica. Durante o Würm, as bacias do Tejo e do Sado tinham sido escavadas em substratos predominantemente miocénicos e pliocénicos. Estes antigos depósitos paleo lacustres, marinhos e fluviais constituíam uma peneplanície arenítica e conglomerática interrompida pelos relevos alpinos e por alguns de natureza eruptiva. Com a regressão würmiana da costa, uma área de fundo marinho com várias dezenas de quilómetros de extensão encontrou-se emersa. Sob a ação dos ventos dominantes de oeste (SO e NO), dá-se um importante transporte eólico de areias deste fundo marinho exposto, que se vão acumular na zona litoral e subltoral. Importantes sistemas dunares com esta origem vão constituir depósitos de areias sobre a peneplanície

arenítica miocénica e albergar ecossistemas dunares e associados às areias.

Como já foi referido, a degradação climática plistocénica teve como consequência principal a eliminação quase completa dos remanescentes pliocénicos da vegetação subtropical e arctoterciária. Nas latitudes médias da Europa, admite-se mesmo a eliminação da totalidade do coberto vegetal por ação direta de glaciares. No entanto, no Mediterrâneo, o carácter menos drástico das glaciações concorreu para a persistência de relíquias paleo e neomediterrânicas e de vegetação boreal e temperada caducifólia chegar às baixas latitudes ainda durante o final do Terciário. Os diagramas polínicos exemplificativos das oscilações climáticas plistocénicas sugerem a persistência de relíquias de caducifólias temperadas nas regiões mais abrigadas e de clima mais oceânico que se encontravam junto à costa. Estes refúgios agiram como núcleos de expansão ulterior da vegetação temperada nos períodos interglaciares.

Em termos gerais, a sucessão temporal dos ecossistemas zonais durante as oscilações climáticas plistocénicas segue um modelo genérico que é conhecido em pormenor durante o tardiglaciar, ou seja, durante a última mudança de condições glaciares para as interglaciares atuais. Trata-se de uma sequência paleoestratigráfica, estabelecida no princípio do século XX por Alex Blytt e Rutger Sernader para turfeiras da Dinamarca e posteriormente sujeita a reinterpretações sucessivas até à atualidade (Quadro 15). Na Península Ibérica, as condições pleniglaciares de maior frio e secura corresponderam a um domínio de formações de tipo tundra ártica ou boreal. Nas cotas mais baixas, em áreas mais continentalizadas e secas, admite-se o predomínio de formações estépicas, com predomínio de poáceas, asteráceas e quenopodiáceas. Nas áreas frias e secas, mas sem défice estival de água, surgiam estepes temperadas, com arvoredado disperso. As árvores dominantes terão sido sobretudo *Pinus* e *Juniperus*. Com a passagem para condições boreais, esta vegetação arbórea terá tido uma expansão mais generalizada, atingindo no Holocénico a zona circunscrita apenas às montanhas mais altas. Com o aquecimento gradual e a instalação do clima temperado nos pleni-interglaciares e com precipitações mais elevadas, os bosques de coníferas tendiam a enriquecer-se em *Corylus* sp. e *Betula* sp. Nas fases de ótimo climático, i. e., de maiores precipitações, os bosques temperados de *Quercus* caducifólios (subgénero *Quercus*: *Quercus robur*, *Q. pyrenaica*, *Q. petraea*, etc.), *Ulmus*, *Tilia*, *Carpinus* e *Alnus* predominavam nos territórios da Península. A mais tardia das espécies arbóreas caducifólias temperadas terá sido a *Fagus sylvatica*, que vê o seu estabelecimento definitivo a partir dos refúgios apenas durante o Holocénico. No final do Plistocénico e principalmente no Holocénico, as flutuações dos andares de vegetação vão ser o resultado da gradual melhoria climática, mas com a presença de períodos estadiais curtos (períodos de Dryas, no último ciclo glacial), com

retrocesso às condições boreais. A vegetação perenifolia esclerofila mediterrânica, com origem direta na floresta pliocénica, terá persistido em refúgios termófilos junto à costa, tendo alguma expansão em períodos interglaciares de clima mediterrânico. Outro fator que desde o último ciclo glacial passa a ter importância na conformação do coberto vegetal é a atividade humana de desflorestação e pastoreio que se faz sentir com maior intensidade a partir do período Atlântico, com a cultura neolítica (início no território continental português em c. 7500 cal. B.P.).

Na fase final do último ciclo glacial – Würm –, designado tardiglacial weichseliano, verifica-se um aquecimento do clima e aumento gradual das precipitações. Nesta fase, dá-se o deslocamento para maiores latitudes e altitudes de todos os andares de vegetação boreal e temperada estépica, com expansão da vegetação temperada caducifolia e também a recuperação da vegetação mediterrânica. Na Europa Ocidental, o retrocesso dos biomas frios e o aumento da pluviosidade estão associados à subida em latitude da frente polar atlântica e, consequentemente, a uma maior exposição da Europa Ocidental à faixa de deslocamento O-E das depressões e frentes atlânticas. A faixa estacionária de ventos alísios de NE, responsável pela seca e continentalidade do clima, vê-se deslocada para maiores latitudes, deixando de afetar a Península Ibérica.

Ao analisarmos mais detalhadamente os períodos climáticos tardiglaciares e holocénicos, começamos no período Ártico ou de Dryas, mais antigo. Este correspondente ao pleniglacial weichseliano final (pleniwürm final, de algures entre 18 500-17 000 B.P.; Quadro 15), predomina uma tundra de clima frio e seco de carácter continental com características de arrelvado estépico, pontuado por espécies lenhosas como a *Betula nana* e *Betula pendula*. Elementos característicos da flora de tundra, como sejam *Artemisia*, *Thalictrum*, *Helianthemum*, *Fumana*, *Globularia*, *Draba*, *Antennaria*, *Potentilla*, *Saxifraga*, estão presentes neste período. Esta vegetação mantém-se em mosaico com as coníferas (*Juniperus* spp. e *Pinus* spp.). Durante o Dryas antigo, antes da instalação definitiva dos pinhais, a vegetação dominante era ainda constituída por gramíneas e ciperáceas e tapetes de arbustos, como *Salix repens*, *S. herbacea* ou *Rhododendron*, *Hippophae* e *Ephedra*. Nesta fase, dá-se também um aumento de elementos estepários xerotérmicos continentais, como *Stipa* spp. e *Festuca* spp., nas zonas sul e sudeste da Europa, como ocorre ainda atualmente nos mosaicos florestais de climas pânticos e panónicos. É no interestadial de Alleröd que surgem os primeiros vestígios significativos de *Pinus* spp. e *Betula* c.f. *pendula*. Durante o interestadial de Alleröd dá-se uma expansão dos bosques boreais de coníferas e dos bosques de *Betula* spp., mas ainda com características do mosaico de estepe arborizada. (Apenas mais tarde,

QUADRO 15

Resumo simplificado da evolução da vegetação na fase final do Plistocénico (Weichlesiano) e Holocénico na Europa ocidental.

Adaptado segundo o modelo bioestratigráfico de Blytt-Sernander (com datação ¹⁴C calibrada para o norte da Europa central: Litt et al. (2001) e Roberts, 2014). B.P.- antes do presente. As datas incertas de início de um período estão indicadas num intervalo entre parênteses.

ÉPOCA	ANOS X 103 (B.P.)	PERÍODOS CLIMÁTICOS (C.F. BLYTT-SERNANDER)	COMPOSIÇÃO DA VEGETAÇÃO	PRINCIPAIS CARACTERÍSTICAS ESTRATIGRÁFICAS
Holocénico	1.2 - Presente	Sub-Atlântico recente	Floresta temperada atlântica. Florestas antropizadas: <i>Fagus</i> , <i>Quercus</i> (sub-gen. <i>Quercus</i>), <i>Carpinus</i> ,	Aumento de indicadores de povoamento humano e de pólen não procedente de árvores (matos e culturas agrícolas). diminuição de <i>Alnus</i> . Aumento secundário de <i>Pinus</i> .
	2.5 - 1.2	Sub-Atlântico inferior	Floresta temperada atlântica. Domínio de <i>Fagus</i> , substituição de florestas de <i>Quercus</i> por <i>Fagus</i> ; bosques mistos de <i>Fagus</i> e <i>Quercus</i> ; bosques ripícolas de <i>Alnus</i> .	Aumento de <i>Fagus</i> .
	5.0 - 2.5	Sub-Boreal	Floresta temperada atlântica. Bosques de <i>Quercus robur</i> , <i>Ulmus</i> , <i>Tilia</i> ; <i>Alnus</i> ripícola.	Retrocesso de <i>Ulmus</i> . Primeiros indícios de agricultura (neolítico). Início da expansão de <i>Fagus</i> e <i>Carpinus</i> . Diminuição de <i>Corylus</i> . Redução das zonas de refúgio de <i>Pinus sylvestris</i> e <i>P. nigra</i> .
	7.5 - 5.0	Atlântico	Floresta temperada atlântica. Domínio de <i>Quercus robur</i> , <i>Ulmus</i> e <i>Tilia</i> . <i>Alnus</i> ripícola. Restrição forte da área de <i>Pinus</i> e formação de turfeiras altas.	Forte diminuição de <i>Pinus</i> e aumento da floresta temperada atlântica (<i>Quercus robur</i>).
	9.0 - 7.5	Boreal	Floresta boreal. Bosques de <i>Corylus</i> e de <i>Betula</i> . Enriquecimento dos pinhais com <i>Corylus</i> .	Aumento de <i>Corylus</i> .
	(11.7 a 10.3) - 9.0	Pré-Boreal	Floresta boreal. Re-aparição dos bosques de <i>Betula</i> e <i>Pinus sylvestris</i> .	Aumento de <i>Pinus sylvestris</i> e <i>Betula</i> .
	12.9 - 11.7	Sub-Ártico - Estadial do Dryas Recente.	Fase recente de tundras com árvores esparsas.	Retrocesso de <i>Pinus</i> e <i>Betula</i> .
Plistocénico (Weichlesiano) (Tardi-Glacial)	13.9 - 12.9	Sub-Ártico - Interestadial de Alleröd	Surgimento dos bosques de <i>Betula</i> e de <i>Pinus sylvestris</i> .	Aumento de <i>Pinus</i> e <i>Betula</i> .
	14.1 - 13.9	Sub-Ártico - Estadial do Dryas Antigo.	Fase inferior de tundras com vestígios de árvores.	Vestígios de <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Juniperus</i> e <i>Betula</i> .
	14.7 - 14.1	Sub-Ártico - Interestadial de Bölling	Tundras com coberto esparso de <i>Juniperus</i> , <i>Salix repens</i> , <i>Hippophae</i> .	Primeiras aparições de <i>Juniperus</i> .
	(17 a 18.5) - 14.7	Ártico - Pleniglacial weichseliano final	Tundra / Gelo.	Vegetação tundra.

já durante o Pré-Boreal Final, se dá a instalação definitiva dos bosques de coníferas em extensões consideráveis.) Com o cerramento dos pinhais e zimbrais boreais, a vegetação estépica diminui consideravelmente, devido ao seu carácter heliófilo. Do mesmo modo, os arbustos heliófilos que precedem cronologicamente a floresta boreal tendem a escassear e a ocupar biótopos edafoxerófilos ou acima da linha das árvores em montanhas (e.g., *Juniperus communis* e *Salix repens*). O stadial do Dryas recente corresponde a um arrefecimento pontual com retrocesso da floresta boreal a condições tundrais e estepárias com características de mosaico. No período Pré-Boreal, a floresta de coníferas (*Pinus sylvestris*, *P. uncinata*) retoma a sua extensão do Alleröd, ocorrendo as primeiras aparições de folhosas caducifólias, de onde se destacam *Corylus* e *Betula*. Sobre tudo durante o Boreal, é provável que os pinhais tivessem um carácter misto com *Corylus* e *Betula*. A partir deste período, as condições climáticas melhoram de forma monótona, sem a ocorrência de estadiais nítidos, dando início ao Holocénico (Pós-Glacial, c. 11 700 cal. B.P.). A partir deste período, dá-se uma diminuição constante do pólen de herbáceas e aumento permanente dos pólenes de árvores. Durante o período Atlântico, com o início da transgressão flandriana do nível do mar, atenua-se fortemente o carácter continental da parte ocidental da Europa e inicia-se o ótimo climático holocénico, i. e., o período durante o qual se verificaram as maiores precipitações.

Durante o período Atlântico, verifica-se uma enorme regressão da área de *Pinus* spp. (*P. sylvestris*) e o estabelecimento, a partir dos refúgios costeiros, da vegetação caducifólia temperada: *Quercus* (subgénero *Quercus*; e.g., *Q. robur*), *Tilia*, *Fraxinus*, *Acer*, *Alnus* e *Ulmus*. É contemporânea do período Atlântico a grande formação de turfeiras e urzais atlânticos (classe *Calluno-Ulicetea*), que, sob as grandes precipitações, vêm substituir os pinhais nos biótopos de solos mais pobres e oligotróficos.

Este período caracteriza-se pela expansão, a partir dos refúgios tardiglaciares, das árvores plano-caducifólias numa ordem gradual e determinada (v. Quadro 15). O caso mais paradigmático é o da faia (*Fagus sylvatica*), que a partir dos refúgios no Adriático, Pirenéus e Cevenas, e provavelmente nos Cárpatos, iniciou a sua expansão no período Atlântico, atingindo aproximadamente a área atual apenas no Subatlântico recente (1200 B.P. até à atualidade). A formação de bosques mistos de faia e carvalhos caducifólios é um fenómeno recente, resultado da imigração da faia para o seio das massas florestais de carvalhos.

No que concerne à floresta perenifólia mediterrânica, existem evidências paleoecológicas que permitem esboçar a história da sua expansão pós-glacial. A expansão quaternária do sobreiro dá-se sobretudo durante o mesmo período Atlântico (7500 B.P.). Desde o início do Holocénico (Pré-Boreal) que se regista a convivência de *Quercus rotundifolia* e *Q. faginea* com pinheiros,

Juniperus e *Pistacia*. A paisagem de azinhais abertos com escasso sub-bosque em mosaico com a vegetação do tardiglacial de *Juniperus* (*J. oxycedrus*, *J. thurifera* e *J. communis*) ainda é atualmente dominante nas áreas mais continentais da Península Ibérica. A passagem de habitats xéricos a pluviestacionais com precipitação suficiente para albergar séries florestais de angiospérmicas terá contado normalmente com a passagem por fases de *Pinus* e *Juniperus* (e.g., do Dryas ao Pré-Boreal) como fenómeno generalizado. Por exemplo, nos habitats edafoxerófilos dos calcários do Sistema Central ibérico, na depressão do Ebro, serra Nevada e Arco Cantábrico (Leão), ainda se encontram relíquias estabilizadas presumivelmente remontando a estas fases de transição.

A história do coberto vegetal a partir do período Atlântico (7500 B.P.) em diante depende não apenas de fatores naturais, mas também da ação humana. Sobre tudo na bacia do Mediterrâneo, a estratégia das populações humanas desde o Neolítico baseou-se no arroteamento de áreas florestais.

As primeiras sociedades agrárias que surgem no Mediterrâneo Oriental, no dealbar do Holocénico, iniciam uma extensa atividade pastoril e de cultivo de cereais, assim como uma expansão urbana importante. Na Península Ibérica, existem evidências do efeito direto das populações humanas na paisagem vegetal desde o Neolítico Médio (5400 a 5000 B.P.) e sobretudo no Neolítico Tardio. Durante a Idade do Bronze e Império Romano (Holocénico Recente Médio), existe evidência de uma marcada ação antropogénica na paisagem vegetal portuguesa. Nas baixas, assiste-se a uma redução drástica da área florestal, com um aumento correlativo dos urzais, tojais e matos de cistáceas, correspondendo à extensão das etapas de substituição dos ecossistemas florestais. Simultaneamente, assiste-se a uma eutrofização por expansão das pastagens baixas, dos pântanos litorais, resultantes da terrestrialização dos estuários durante a transgressão flandriana do nível do mar. A grande expansão da área de culturas arvenses, com a introdução de espécies como a oliveira cultivada, parece ter ocorrido c. 3000 B.P. neste território. A intervenção seletiva, possivelmente através do fogo, nas áreas de azinhal e sobreiral terá dado início à antropização das áreas florestais. As áreas destes ecossistemas exploradas em regime de montado, i. e., floresta aberta remanescente do bosque esclerófilo cerrado em mosaico com pastagens naturais, parece terem aumentado substancialmente na Baixa Idade Média, havendo, no entanto, evidência de que as maiores desflorestações com fins agrícolas e pastoris terão sido praticamente contemporâneas, com início no século XIX.

7. DIVERSIDADE DA FLORA TERRESTRE ATUAL

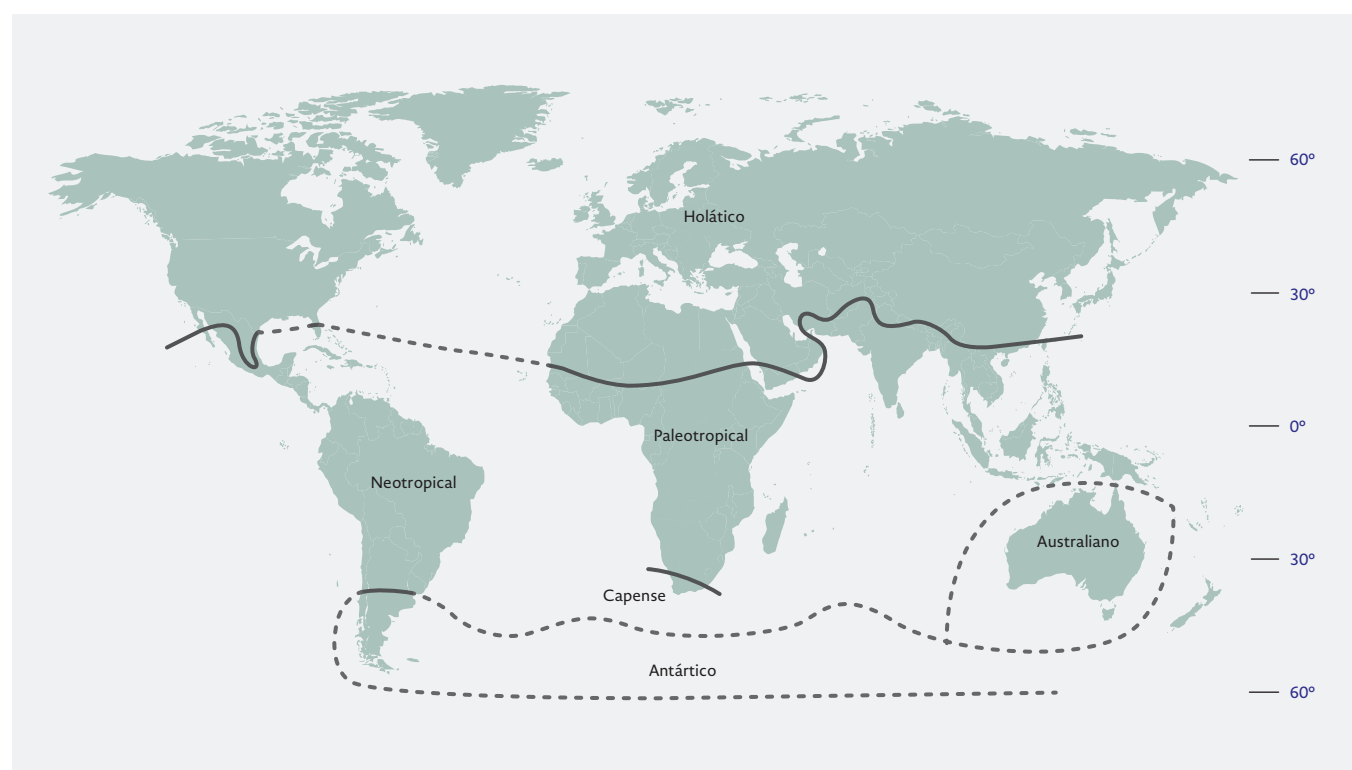
Coautoria de J. Capelo & C. Aguiar

Designa-se por Fitogeografia a ciência que tem por objeto o estudo da distribuição espacial das plantas e também dos ecossistemas e biomas em que as plantas têm dominância ecológica. Na medida em que a maioria dos ecossistemas é largamente dominado pela biomassa das plantas, existe uma quase coincidência entre a Biogeografia, que se ocupa de todos os seres vivos, e a Fitogeografia. A fitogeografia procura sistematizar a superfície terrestre emersa numa hierarquia de territórios homogêneos do ponto de vista florístico. Os primeiros sistemas de regionalização da Terra em grandes unidades biogeográficas, que traduzem assim a coerência e originalidade biológica de grandes regiões, têm origem em naturalistas como Alexander von Humboldt ou Arthur Wallace. No respeitante às plantas, as primeiras regionalizações biogeográficas em «reinos florais» têm origem em botânicos do século XIX como Adolf Engler, Augustin de Candolle, Schow, Alphonse P. de Candolle, Drude e Diels. Em 1947, o botânico estado-unidense Ronald Good propôs o sistema de reinos, que passou a ser quase universalmente adotado: Holártico, Paleotropical, Neotropical, Capense, Australiano e Antártico. Posteriormente, Armen Takhtajan, em 1978, e sobretudo na sua obra de 1986 *Floristic Regions of the World* e baseando-se em

Good, estabeleceu o sistema fitogeográfico, de base estritamente florística, de referência mundial. O reino é categoria suprema da Biogeografia. Cada reino divide-se em regiões e estas em categorias inferiores (províncias, setores, distritos). (Figura 121; Takhtajan, 1986). Caracterizam os reinos em famílias, subfamílias e tribos endêmicas, e um elevado grau de endemismo ao nível de género e espécie.

A diferenciação da Terra em reinos florísticos, ou fitogeográficos, distintos radica na sua história geológica. A separação dos continentes que compunham o supercontinente da Pangeia teve início no Jurássico Médio Superior. A rutura da Pangeia acelerou-se no Cretácico com a separação de África da América do Sul e a migração para norte da Laurásia (*grosso modo*, o conjunto que dará origem à Ásia, Europa e América do Norte). A diferenciação das grandes massas continentais atuais coincidiu com a emergência do grupo coroa das angiospérmicas (Jurássico Superior). Concomitantemente, o progressivo isolamento geográfico, coagido por oceanos, desertos e montanhas, conduziu à diferenciação de grandes territórios floristicamente homogêneos: os reinos fitogeográficos.

FIGURA 121
Reinos florísticos
de Armen Takhtajan.
[Takhtajan, 1986.]



Há uma correspondência entre os reinos florísticos e os grandes domínios bioclimáticos do planeta. O macroclima (ou macrobioclima) é correntemente usado como ponto de partida da divisão da geobiosfera (a parte emersa da biosfera) em territórios ecologicamente homogêneos. O clima, além de determinar a distribuição das plantas, tem a vantagem de ser mensurável e relativamente fácil de modelar.

Os biomas são mosaicos de ecossistemas de elevada complexidade, que ocupam áreas territoriais de grande dimensão e que estão, por seu turno, correlacionados com limites bioclimáticos concretos. Os biomas são a categoria hierárquica superior em que se organizam as biotas terrestres. Uma das classificações das grandes unidades ecológico-climáticas é a dos zonobiomas de E. Walter, que é também uma das classificações disponíveis do macrobioclima terrestre mais conhecidas (Figura 122). Deste modo, cada zonobioma é um conjunto de um ou diversos biomas zonais, i. e., que são dominantes nessa área e cuja existência é sobretudo regulada pelo clima. Assim, os biomas são definidos em função do macroclima, da composição florística, da fisionomia do coberto vegetal e das espécies dominantes.

São exemplo de tipos de biomas mais conhecidos a floresta tropical pluvial, a floresta tropical pluvial estacional caducifólia, a savana climática, a floresta esclerófila mediterrânica, a floresta caducifólia temperada,

a taiga, a tundra e os desertos, e ainda alguns deles com variantes de montanha (v. Breckle, 2002).

Relativamente à fisionomia das plantas dominantes nos biomas, a ideia-chave é a de que condições ambientais similares forçaram a evolução de tipos de vegetação fisionomicamente similares. Este fenómeno decorre da convergência, ou filtragem evolutiva, de espécies com caracteres adaptativos análogos (e.g., a catinga no Brasil e os matagais xerófilos do SW de África). Mas, uma vez que cada reino tem um fundo (*pool*) florístico próprio, o mesmo tipo de fisionomia dominante num bioma pode resultar de flora taxonomicamente muito diversa. O exemplo clássico é o da vegetação de euforbiáceas africanas e a de cactáceas americanas, em que ambas conformam semidesertos de suculentas. Tal equivalência pode considerar-se um fenómeno de vicariância de escala continental.

A relação das unidades ecológicas (biomas) e fitogeográficas é unívoca e coincidente, sendo então que as fronteiras entre os biomas são também fronteiras entre unidades fitogeográficas de categoria superior, concretamente o reino ou a região. Na medida em que o clima foi uma condicionante essencial da história evolutiva das plantas, continua ainda a ser da organização atual dos reinos florísticos e das subcategorias fitogeográficas. Apesar dos parâmetros climáticos (e.g., precipitação, temperatura) e perturbações (e.g., herbivoria e ignições

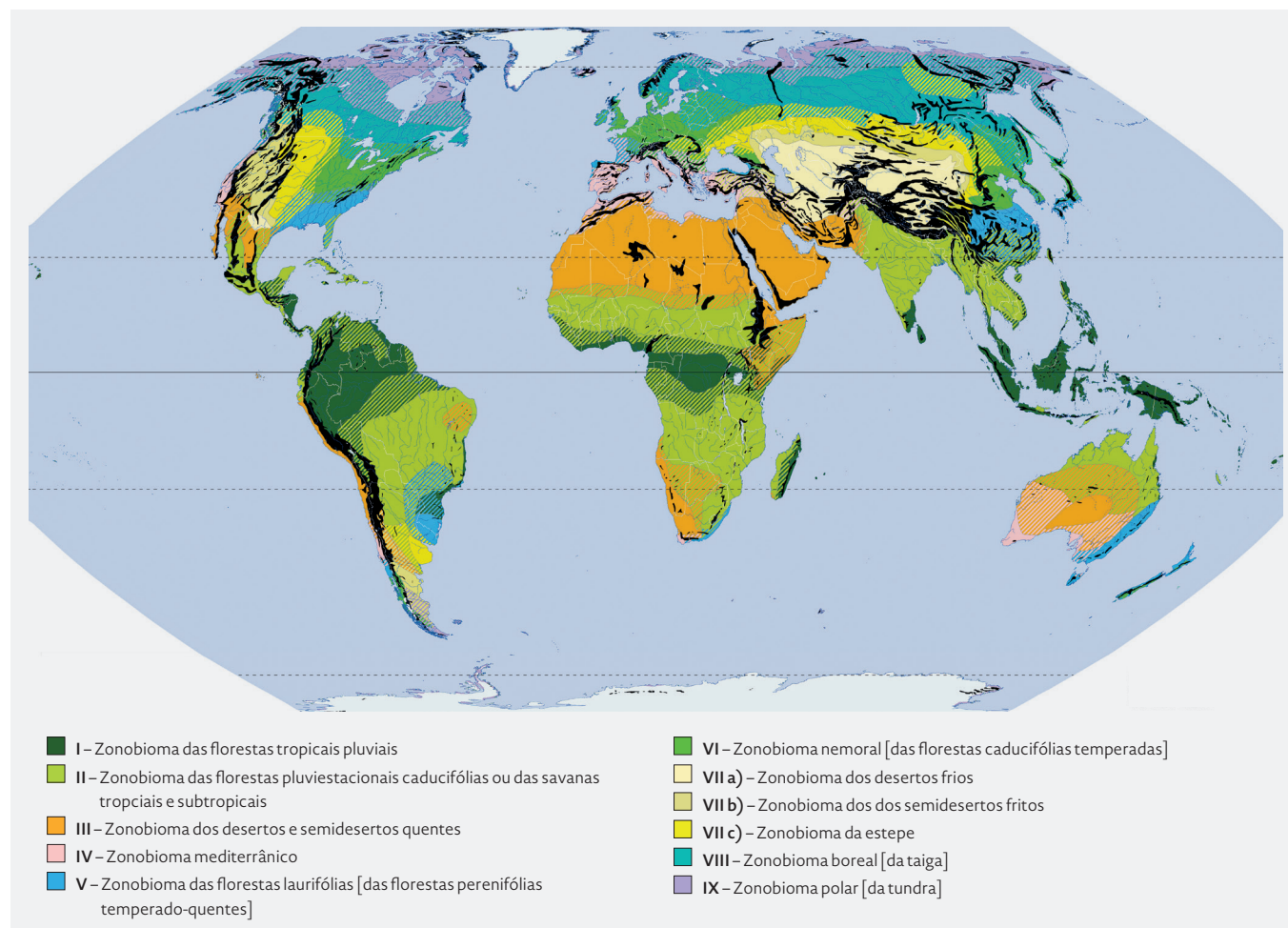


FIGURA 122
Zonobiomas da Terra. Walter & Breckle (2002) reconhecem nove grandes zonas climáticas que designaram por zonobiomas (legendas traduzidas diretamente do original em alemão). Os zonobiomas são caracterizados por um ou mais grandes tipos de vegetação zonal categorizados por muitos autores como biomas. [Wikimedia Commons, extraído de Walter & Breckle (2002).]

causadas por relâmpagos) que controlam a distribuição autoecológica das plantas variarem de forma contínua, os limites de tolerância, em condições de competição, são abruptos e conexos entre largos conjuntos de espécies. Por isso, nas fronteiras entre biomas, assim como nas fronteiras entre regiões florísticas, verifica-se um intenso *turnover* de espécies, de fisionomias, de ecossistemas e de solos. Estas fronteiras refletem as dificuldades enfrentadas (a infrequência) pelas linhagens de plantas vasculares para adquirirem características adaptativas e transitarem entre biomas e entre macroclimas. Por outras palavras, a canalização evolutiva que condicionou o seu destino ecológico e biogeográfico. As fronteiras são, assim, tanto mais nítidas, quanto maiores as dificuldades da transição de linhagens entre biomas.

Uma súpula das características dos seis reinos pode ser a seguinte:

O reino Holártico corresponde às partes extratropicais do hemisfério norte, i. e., do Norte de África, Ásia, Europa e América do Norte. Tem os biomas correspondentes aos macroclimas ártico, boreal, temperado e mediterrânico. Algumas das famílias que têm a maior representação neste reino foram herdadas do antigo megacontinente Laurásia, como as Magnoliaceae, Lauraceae, Ranunculaceae, Berberidaceae, Hamamelidaceae, Fagaceae, Betulaceae, Juglandaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae, Plumbaginaceae, Theaceae, Salicaceae, Brassicaceae, Ericaceae, Primulaceae, Malvaceae, Euphorbiaceae, Thymelaeaceae, Rosaceae, Fabaceae, Cornaceae, Araliaceae, Apiaceae, Rhamnaceae, Gentianaceae, Boraginaceae, Scrophulariaceae, Lamiaceae, Campanulaceae, Asteraceae, Liliaceae, Iridaceae, Orchidaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae, Pinaceae, Cupressaceae, Aspleniaceae e Polypodiaceae.

O reino Paleotropical compreende as partes de macroclima tropical da África, Ásia e Oceânia (exceto Austrália

e Nova Zelândia) e a sua flora foi herdada da do megacontinente de Gondwana e é, em parte, partilhada com a do reino Neotropical (América do Sul) ao nível de família. Este reino tem 40 famílias endémicas, sendo as mais conhecidas as Nepenthaceae, Musaceae, Pandanaceae e Flagellariaceae.

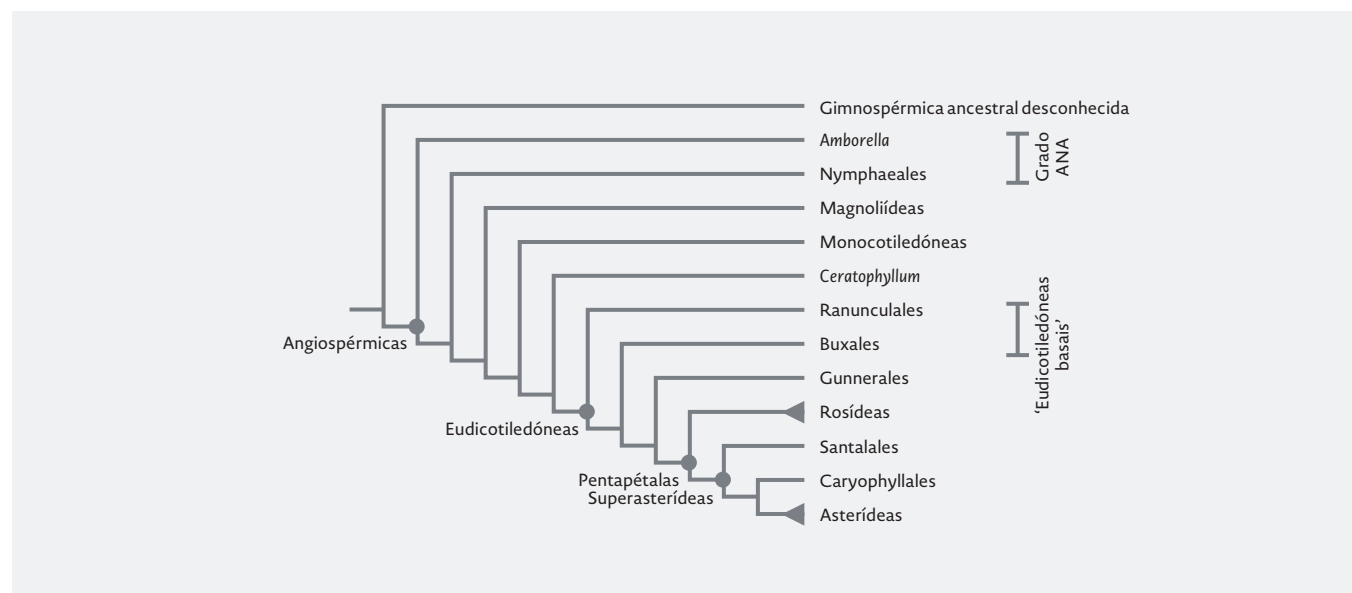
O reino Neotropical corresponde às partes tropicais e temperadas das Américas do Norte, Central e, com a maior extensão, do Sul. Algumas das famílias de plantas endémicas mais conhecidas são as Marcgraviaceae, Caryocaraceae, Tetrameristaceae, Toviaceae, Brunelliaceae, Phyllonomaceae, Columelliaceae, Goupiaceae, Plocospermataceae, Calyceraceae, Cannaceae, Thurniaceae e Cyclanthaceae.

O reino Capense corresponde a uma pequena porção do extremo sul de África com clima mediterrânico e que é um *hotspot* de biodiversidade de famílias como as Ericaceae, Proteaceae, Restionaceae e Droseraceae, e pelo enorme grau de endemismo que apresenta. O bioma dominante é matagal arbustivo xeromórfico e designa-se localmente por *fynbos*. Algumas famílias endémicas são as Grubbiaceae, Roridulaceae, Bruniaceae e Geissolomataceae.

O reino Australiano apresenta a maioria dos macroclimas da Terra, exceto o ártico, e compreende flora herdada da Terra de Gondwana. Algumas famílias mais representativas nos biomas australianos são as mirtáceas (*Eucalyptus* e *Corymbia*), proteáceas (*Banksia*), asfodeláceas (*Xanthorrea*) e fabáceas (e.g., *Acacia*).

O reino Antártico inclui as áreas terrestres a mais de 40° de latitude Sul, da América do Sul (Patagónia), Nova Zelândia e Antártida. As famílias endémicas são Gomortegaceae, Halophytaceae, Aextoxicaceae e Misodendraceae.

FIGURA 123
Relações
filogenéticas entre
os grupos mais
importantes de
angiospérmicas.
Os triângulos
assinalam os clados
mais diversos.
[Adaptado de Cole
et al. (2019).]



EPÍLOGO

Quantas espécies de plantas vasculares habitam o planeta Terra? Como se classificam?

Estão descritas ~391 000 espécies de plantas vasculares, das quais ~369 000 são plantas com flor (RBG Kew, 2016). Roskov et al. (2019) admitem ca. 246 000 espécies de plantas com flor num total de ~1,3 milhões de espécies de organismos.

Todos os anos são descritas mais de 2000 espécies novas para a Ciência, a maioria provenientes da Austrália, Brasil e China. Os nomes específicos publicados e assinalados pelo IPNI – International Plant Names Index (v.i.) ultrapassam os 1 065 000. Isto quer dizer que cada espécie de plantas tem, em média, dois sinónimos. Correntemente, coexistem três grandes bases de dados internacionais de taxonomia de plantas vasculares, cuja consulta se recomenda vivamente:

- The International Plant Names Index (IPNI, <http://www.ipni.org>);
- World Checklist of Selected Plant families (WCSP, <http://apps.kew.org/wcsp/>);
- The Plant List (TPL, <http://www.theplantlist.org/>).

Mais informação sobre estas bases de dados pode ser encontrada em RBG Kew (2016).

A Figura 123 faz o ponto da situação das relações filogenéticas entre os principais grupos atuais de plantas com flor, com base em estudos de filogenia molecular (genes cloroplásticos). A estrutura desta árvore difere assinalavelmente das relações filogenéticas estabelecidas por botânicos evolucionistas clássicos, como G. L. Stebbins, A. Takhtajan ou A. Cronquist. A novidade mais surpreendente é a pulverização das dicotiledóneas s. l. em vários clados ou ramos evolutivos, com a colocação de um significativo número de táxones na base da árvore, entre os quais se destacam pela diversidade em espécies as magnoliídeas ou ‘angiospérmicas basais’.

A acumulação de estudos de filogenética molecular culminou numa revolução da taxonomia das plantas com flor, instituída pelo Angiosperm Phylogeny Group (APG), um sistema de classificação de base molecular, atualmente já na sua quarta versão (APG 2016). Os grandes grupos de angiospérmicas definidos pelo APG IV são o objeto do volume V desta coleção.

NOTAS

- 1 Adotamos a definição clássica de vida de Joyce (1994), seguida pela NASA: «Sistema químico autossustentável capaz de evolução darwiniana.» («Life is a self-sustained chemical system capable of undergoing Darwinian evolution.»).
- 2 Mais concretamente com a olivina, um dos minerais mais abundantes no universo. A hidratação da olivina é designada por serpentinização.
- 3 Os organismos heterotróficos constroem a sua biomassa a partir de moléculas carbonadas orgânicas. Os organismos ditos autotróficos usam o CO₂ como fonte de carbono. A energia consumida nos processos anabólicos provém da oxidação de compostos inorgânicos reduzidos [e.g., hidrogénio molecular, enxofre elementar, ião ferroso (Fe²⁺) ou ião amónio (NH₄⁺); quimioautotrofia] ou da luz (fotoautotrofia). A quimioautotrofia é evolutivamente anterior à fotoautotrofia. As bactérias metanotróficas (que consomem metano) são difíceis de acomodar na dicotomia heterotrofia vs. autotrofia, porque o metano pode ter uma origem abiogénica (proveniente do magma) ou biogénica (resultante de processos de respiração anaeróbica em que o CO₂ atua como recetor final da cadeia respiratória).
- 4 As correlações entre estes eventos não estão fechadas.
- 5 A clorofila oxidada é um oxidante ainda mais poderoso que o oxigénio, o suficiente para capturar eletrões a partir da água no fotossistema II. Vale a pena referir que o complexo de oxidação da água, conhecido pela sigla WOC (*water-oxidizing complex*), integrado no fotossistema II, é o único catalisador da oxidação da água conhecido no mundo biológico (Fischer et al., 2016). A aquisição evolutiva do WOC pelas cianobactérias é um dos feitos evolutivos mais extraordinários da vida.
- 6 Respiração anaeróbica – tipo de respiração celular em que o aceitador final nas cadeias de transporte de eletrões não é o oxigénio. As alternativas mais conhecidas – com o CO₂ ou os iões ferro férrico (Fe³⁺), sulfato (SO₄²⁻) e nitrato (NO₃⁻) como aceitadores de eletrões – têm um poder oxidante inferior ao oxigénio molecular e, consequentemente, rendimentos energéticos inferiores à respiração aeróbica (mas superiores à fermentação). A evolução da respiração anaeróbica foi um passo prévio e determinante no desenvolvimento da respiração oxigénica. A evolução da respiração anaeróbica pode recuar a 3,5 M. a. (Canfield et al., 2000).
- 7 Entende-se por pressão parcial a contribuição de um dado gás para a pressão total de um sistema de gases, por exemplo da atmosfera. A concentração mede a quantidade de uma substância num determinado volume, medida, por exemplo, em moles por litro ou em ppm (=mg/litro). A pressão parcial e a concentração são proporcionais e mutuamente convertíveis, conhecendo-se a pressão e a temperatura do sistema. Para efeitos da argumentação utilizada no texto, é indiferente usar-se uma ou outra.
- 8 A teoria endossimbiótica foi originalmente formulada pelo botânico russo K. Mereschkovsky (1855–1921), a partir de uma analogia com a simbiose líquénica entre fungos e algas.
- 9 Está descrito apenas mais um evento de endossimbiose primária de uma bactéria fotossintética, a retenção de uma cianobactéria nos eucariotas amebóides do género *Paulinella* (Rhizaria, Parfrey et al., 2006).
- 10 Síntese de ATP (molécula rica em energia fundamental no metabolismo celular) por intermédio do movimento de protões (H⁺) através de uma membrana semipermeável, com intervenção da enzima ATP sintase. Nos eucariotas, a síntese quimiosmótica de ATP ocorre nas membranas da mitocôndria (respiração celular) e dos cloroplastos (fotossíntese); nos procariotas, estes processos têm origem na própria membrana celular.
- 11 Certamente mais do que cinco, porque as afinidades filogenéticas de muitos eucariotas unicelulares marinhos não estão esclarecidas.

NOTAS

- 12 Acrônimo de Stramenopiles, Alveolata e Rhizaria.
- 13 Uma corrida às armas evolutiva (*evolutionary arms race*) é um confronto evolutivo entre genes, caracteres ou espécies antagônicos, que num *feedback* positivo desenvolvem adaptações e contra-adaptações, como numa corrida às armas (um conceito de relações internacionais) (R. Dawkins cit. Wikipédia, 2015).
- 14 Entende-se por grupo coroa (*crown group*) o conjunto das espécies atuais mais as suas ascendentes até ao ancestral comum mais recente (inclusive). O grupo tronco (*stem group*) de um dado táxon (supraespecífico), por exemplo de uma ordem ou de uma família, inclui todas as espécies desde a emergência do grupo até ao ancestral comum das espécies atuais, exclusive. O grupo coroa é monofilético; o grupo tronco, parafilético. Estes conceitos são aprofundados no volume III.
- 15 O termo alga é, genericamente, aplicado a todos os eucariotas com capacidade fotossintética, com exceção das plantas terrestres (Embryopsida). É conveniente evitar designar as cianobactérias por algas azul-esverdeadas.
- 16 Pode-se especular que, se a simbiose tivesse ocorrido com uma cianobactéria mais avançada, os seres fotossintéticos descendentes seriam, ao contrário das Archaeplastida, autossuficientes em azoto reduzido.
- 17 Glaucófitos + algas vermelhas + 'algas verdes'.
- 18 Entende-se por talo o corpo vegetativo das plantas que não diferenciam um eixo polarizado, com caule, folhas (megafilos) e raízes. Os talos podem ser filamentosos ou laminares e possuem áreas especializadas na produção de células sexuais. As plantas com talo dizem-se talófitos; opõem aos cormófitos (v.i.).
- 19 Alguns autores adotam um conceito estrito de Streptophyta, excluindo as plantas terrestres.
- 20 Razão pela qual as plantas terrestres são também designadas por embriófitos.
- 21 O que é e como medir a complexidade dos ecossistemas é uma pergunta de investigação fundamental da ecologia. Há vários tipos de complexidade medidos de diferentes formas, e.g., complexidade estrutural (e.g., número de estratos numa floresta), complexidade composicional (e.g., número de espécies), complexidade funcional (e.g., número de tipos funcionais), complexidade espacial e temporal (quantificada em GIS), etc. A complexidade dos ecossistemas é, assim, uma consequência da interação de indivíduos de diferentes espécies no âmbito de um ecossistema.
- 22 Edwards et al. (2014) colocam os embriófitos basais, incluindo, provavelmente, ancestrais briófitos, num grupo mal caracterizado que designam por «criptófitos» (*cryptophytes*).
- 23 São também poiquilo-hídricos as bactérias, os fungos, as algas e os líquenes.
- 24 As gimnospérmicas, num sentido lato, incluem os grupos fósseis, são parafiléticas e devem ser escritas entre aspas simples (plicas). Num sentido estrito, de acrogimnospérmicas (grupos atuais de gimnospérmicas), são monofiléticas e não levam plicas.
- 25 Os especialistas tendem a usar com este sentido lato o nome riniofitóides (*rhyniophytoids*) e restringir o conceito de riniófito.
- 26 Designação usada por Taylor et al. (2009) para diferenciar dos traqueídeos as primeiras células de transporte de fluído xilémico.
- 27 Com a forma de talo.
- 28 Licopodiófito é preferível a licófito (*lycophyte* em inglês). Manteve-se em toda a coleção a designação licófito porque é mais usado na bibliografia internacional do que licopodiófito.
- 29 Um princípio utilizado nos sistemas de agricultura de zonas secas (*dry-farming*).
- 30 Supõe-se que os microfilos dos equisetófitos atuais sejam secundários, porque alguns equisetófitos fósseis têm megafilos (e.g., *Annularia* e *Sphenophyllum*) (Figura 70).
- 31 Com o mesmo significado, em inglês utiliza-se também a expressão «*ferns and fern-allies*». É frequente excluir do conceito de feto os equisetófitos.
- 32 Samambaias em Angola e no Brasil.
- 33 Um pântano é uma formação arbórea de solos permanentemente, ou quase, saturados de água; a presença de água livre não é obrigatória. Genericamente, usa-se o termo turfa para qualquer acumulação de matéria orgânica em ambientes saturados de água.
- 34 O hiato entre o nucelo e o saco embrionário chama-se câmara arquegonial. Praticamente extinguiu-se nos grupos atuais de espermatófitos (Rothwell et al., 2009). Num sentido estrito, a câmara polínica (câmara micropilar; *pollen chamber*) corresponde ao hiato entre os tegumentos e o nucelo + saco embrionário. A distinção entre estes conceitos não é clara na bibliografia. Por isso não se fará qualquer distinção entre eles.
- 35 Muitos autores advogam um conceito lato de pinófito coincidente com o de conífera. Os pinófitos e os cupressófitos são designados na literatura filogenética, respetivamente, por clado das coníferas I e clado das coníferas II.
- 36 Ausente nos grupos mais arcaicos de angiospérmicas. Alguns fetos e os gnetófitos têm vasos lenhosos. Diferenças anatómicas sugerem que a sua origem seja independente dos vasos lenhosos das angiospérmicas.
- 37 Parte alongada da armadura bucal de certos insetos com a função de chupar ou picar.
- 38 Insetos com etapas imaturas muito distintas dos indivíduos adultos, e.g., moscas (Diptera), borboletas (*Lepidoptera*) e abelhas (*Hymenoptera*).
- 39 Um tema de elevada complexidade e, por isso, omitido neste texto.
- 40 Antes do presente (*before present*), bem como «cal. B.P.», anos calibrados (cal.)

REFERÊNCIAS

ÍNDICE REMISSIVO

REFERÊNCIAS

- Abbott, R.; Albach, D.; Ansell, S.; Arntzen, J. W.; Baird, S. J. E., et al., 2013, «Hybridization and speciation», *J. Evol. Biol.*, 26:229-46.
- Academy of Achievement, 2009, Stephen Jay Gould Interview. <https://achievement.org/achiever/stephen-jay-gould/>
- Adl, S.; Simpson, A.; Farmer, M.; Andersen, R.; Anderson, O., et al., 2005, «The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists», *J. Eukaryot. Microbiol.*, 52(5):399-451.
- Adl, S.; Simpson, A.; Lane, C.; Lukes, J.; Bass, D., et al., 2012, «The revised classification of eukaryotes», *J. Eukaryot. Microbiol.*, 59(5):429-93.
- Algeo, T.; Berner, R.; Maynard, J.; Scheckler, S., 1995, «Late Devonian Oceanic Anoxic Events and Biotic Crises: “Rooted” in the Evolution of Vascular Land Plants?», *GSA Today*, 5:64-66.
- Algeo, T.; Marenco, P.; Saltzman, M., 2016, «Co-evolution of oceans, climate, and the biosphere during the “Ordovician Revolution”: A review», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 458:1-11.
- Allègre, C., 1999, *L'écume de la Terre*, Paris: Fayard.
- Allen, G. E., 2014, «The History of Evolutionary Thought», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. J. Losos, pp. 10-27, Princeton: Princeton University Press.
- Allen, J. F.; Thake, B.; Martin, W. F., 2019, «Nitrogenase Inhibition Limited Oxygenation of Earth’s Proterozoic Atmosphere», *Trends Plant Sci.*, 11:1022-31.
- Allen, J. R. M.; Huntley, B.; Watts, W. A., 1996, «The vegetation and climate of northwest Iberia over the last 14000 yr.», *J. Quat. Sci.*, 11:125-47.
- Alvarez, L.; Alvarez, W.; Asaro, F.; Michel, H., 1980, «Extraterrestrial cause for the Cretaceous-tertiary extinction», *Science* (80-), 208(4448):1095-1108.
- Amborella Genome P. 2013, «The Amborella genome and the evolution of flowering plants», *Science*, 342(6165):1241089.
- Amenábar, C.; Di Pasquo, M.; Carrizo, H.; Azcuy, C., 2007, Palynology of the Chigua (Devonian) and Malimán (Carboniferous) formations in the Volcán Range, San Juan Province, Argentina. Part II. Cavate, pseudosaccate and cingulizone spores. *Ameghiniana*. 44:547-64
- Anagnostou, E.; John, E. H.; Edgar, K. M.; Foster, G. L.; Ridgwell, A., et al., 2016, «Changing atmospheric CO² concentration was the primary driver of early Cenozoic climate», *Nature*, 533:380-384.
- Anderson, J. T.; Nuttle, T.; Saldana Rojas, J. S.; Pendergast, T. H.; Flecker, A. S., 2011, «Extremely long distance seed dispersal by an overfished Amazonian frugivore», *Proc Biol Sci.*, 278(1723):3329-35.
- Anderson, J.; Anderson, H.; Cleal, C., 2007, «Brief history of the gymnosperms», *Strelitzia*, 20.
- Anderson, J.; Warny, S.; Askin, R.; Wellner, J.; Bohaty, S., et al., 2011, «Progressive Cenozoic cooling and the demise of Antarctica’s last refugium», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 108(28):11356-60.
- Antonovics, J.; Bradshaw, A., 1970, «Evolution in closely adjacent plant populations VIII. Clinal patterns at a mine boundary», *Heredity (Edinb.)*, 25:349-362.
- Arendt, J.; Reznick, D., 2008, «Convergence and parallelism reconsidered: what have we learned about the genetics of adaptation?» *Trends Ecol. Evol.*, 23:26-32.
- Armbruster, W.; Debevec, E.; Wilson, M., 2002, «Evolution of syncarpy in angiosperms: Theoretical and phylogenetic analyses of the effects of carpel fusion on offspring quantity and quality», *J. Evol. Biol.*, 15:657-72.
- Armstrong, H.; Brasier, M., 2005, *Microfossils*, Malden, Mass.: Blackwell Pub. 2nd ed.
- Armstrong, J., 2014, *How the Earth Turned Green. A Brief 3.8-Billion-Year History of Plants*, Chicago: The University of Chicago Press.
- Arrhenius, S., 1896, «On the Influence of carbonic acid in the air upon the temperature of the ground», *Philos. Mag.*, 41:237-76.
- Arvidson, R.; Mackenzie, F.; Berner, R., 2014, «The sensitivity of the Phanerozoic inorganic carbon system to the onset of pelagic sedimentation», *Aquat. Geochemistry*, 20:343-62.
- Axelrod, D. I.; Raven, P. H., 1978, «Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa», in *Biogeography and Ecology of Southern Africa*, pp. 73-130, Dordrecht: Springer.
- Baack, E.; Melo, M. C.; Rieseberg, L. H.; Ortiz-Barrientos, D., 2015, «The origins of reproductive isolation in plants», *New Phytol.*, 207:968-984.
- Bada, J., 2013, «New insights into prebiotic chemistry from Stanley Miller’s spark discharge experiments», *Chem. Soc. Rev.*, 42:2186-96.
- Baer, C., 2014, «Mutation», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. L. J., pp. 315-20, Princeton: Princeton University Press.
- Bailey, I.; Hole, G. M.; Foster, G. L.; Wilson, P. A.; Storey, C. D., et al., 2013, «An alternative suggestion for the Pliocene onset of major northern hemisphere glaciation based on the geochemical provenance of North Atlantic Ocean ice-rafted debris», *Quat. Sci. Rev.*, (75):181-94.
- Bar-On, Y. M.; Milo, R., 2019, «The global mass and average rate of rubisco», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 116:4738-43.
- Bar-Yosef, O., 1998, «The Natufian culture in the levant, threshold to the origins of agriculture», *Evol. Anthropol.*, 6:159-77.
- Bardeen, C.; Garcia, R.; Toon, O.; Conley, A., 2017, «On transient climate change at the Cretaceous–Paleogene boundary due to atmospheric soot injections», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Barker, M.; Arrigo, N.; Baniaga, A.; Li, Z.; Levin, D., 2015, «On the relative abundance of autopolyploids and allopolyploids», *New Phytol.* n/a-n/a.
- Barraclough, T., 2014, «Speciation patterns», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. L. J., pp. 496-503, Princeton: Princeton University Press.
- Barreda, V.; Palazzesi, L.; Tellería, M.; Olivero, E.; Raine, J.; Forest, F., 2015, «Early evolution of the angiosperm clade Asteraceae in the Cretaceous of Antarctica», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Barrett, S., 2013, «The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible?» *Proc. R. Soc. B-Biological Sci.*, 280:1-9.
- Baskin, C.; Baskin, J., 2014, *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*, San Diego: Academic Press.
- Baskin, J.; Baskin, C.; Xiaojie, L., 2000, «Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds», *Plant Species Biol.*, 15:139-52.
- Bateman, R.; DiMichele, W., 1994, «Heterospory: The most iterative key innovation in the evolutionary history of the plant kingdom» *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 69:345-417.
- Bateman, R. M., 2020, «Hunting the Snark: The flawed search for mythical Jurassic angiosperms» *J. Exp. Bot.*, 71:22-35.
- Bateman, R. M.; Hilton, J.; Rudall, P. J., 2011, «Spatial separation and developmental divergence of male and female reproductive units in gymnosperms, and their relevance to the origin of the angiosperm flower», in *Flowers on the Tree of Life*, eds. L. Wanntorp, L. P. R. de Craene, pp. 8-48, Cambridge: Cambridge University Press.
- Becker, B., 2013, «Snowball earth and the split of Streptophyta and Chlorophyta», *Trends Plant Sci.*, 18:180-83.
- Beerling, D., 2005, «Leaf evolution: gases, genes and geochemistry», *Ann. Bot.*, 96(3):345-52.
- Beerling, D., 2007, *The Emerald Planet: How Plants Changed Earth’s History*, New York: Oxford University Press.
- Beerling, D.; Fleming, A., 2007, «Zimmermann’s telome theory of megaphyll leaf evolution: a molecular and cellular critique», *Curr. Opin. Plant Biol.*, 10(1):4-12.
- Bell, C.; Soltis, D.; Soltis, P., 2010, «The age and diversification of the angiosperms re-revisited», *Am. J. Bot.*, 97(8):1296-1303.
- Bell, T.; Darwin, C.; Owen, R.; Waterhouse, G.; Gould, J., et al., 1839, *The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the Command of Captain Fitzroy, R.N., during the Years 1832 to 1836*, Published with the Approval of the Lords Commissioners of Her Majesty’s Treasury. London: Published by Smith, Elder and Co.
- Bennici, A., 2008, «Origin and early evolution of land plants: Problems and considerations» *Commun Integr Biol.*, 1(2):212-18.
- Berendse, F.; Scheffer, M., 2009, «The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin’s “abominable mystery”», *Ecol. Lett.*, 12(9): 865-72.
- Berner, R., 1999, «A new look at the long-term carbon cycle», *GSA Today*, 9:1-6.
- Berry, C.; Fauron-Demaret, M., 2001, «The Middle Devonian flora revisited», in *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Perspectives*, eds. P. Gensel and D. Edwards, pp. 120-39, New York: Columbia University Press.

- Blamey, N.; Brand, U.; Parnell, J.; Spear, N.; Lécuyer, C., et al., 2016, «Paradigm shift in determining Neoproterozoic atmospheric oxygen», *Geology*, 44:651-654.
- Blondel, J.; Aronson, J., 1999, *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*, Oxford: Oxford University Press.
- Blonder, B.; Royer, D. L.; Johnson, K. R.; Miller, I.; Enquist, B. J., 2014, «Plant Ecological Strategies Shift Across the Cretaceous-Paleogene Boundary», *PLoS Biol.*, 12(9):e1001949
- Bonacorsi, N. K.; Gensel, P. G.; Hueber, F. M.; Wellman, C. H.; Leslie, A. B., 2020, «A novel reproductive strategy in an Early Devonian plant.» *Curr Biol.*, 30(9):R388-R389.
- Bond, W. J.; Midgley, J. J., 1995, «Kill Thy Neighbor –an Individualistic Argument for the Evolution of Flammability», *Oikos*, 73(1):79-85.
- Bond, W. J., 2015, «Fires in the Cenozoic: A late flowering of flammable ecosystems», *Front. Plant Sci.*, 5:749
- Borges, L.; Bruneau, A.; Cardoso, D.; Crisp, M.; Delgado-Salinas, A., et al., 2013, «Towards a new classification system for legumes: Progress report from the 6th International Legume Conference», *South African J. Bot.*, 89:3-9.
- Bowe, L. M.; Coat, G.; DePamphilis, C. W., 2000, «Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and Gnetales' closest relatives are conifers», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 97:4092-97.
- Bower, F., 1908, *The Origin of a Land Flora: A Theory Based on the Facts of Alternation*, London: Macmillan.
- Bowes, G.; Ogren, W.; Hageman, R., 1971, «Phosphoglycolate production catalyzed by ribulose diphosphate carboxylase», *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 45:716-22.
- Bowler, P. J., 1996, *Charles Darwin: The Man and His Influence*, Cambridge, England; New York, USA: Cambridge University Press.
- Boyce, C., 2008, «How green was Cooksonia? The importance of size in understanding the early evolution of physiology in the vascular plant lineage», *Paleobiology*, 34:179-94.
- Boyce, C. K.; Brodribb, T. J.; Feild, T. S.; Zwieniecki, M. A., 2009, «Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative», *Proc Biol Sci.*, 276(1663):1771-76.
- Boyce, C.; Cody, G.; Fogel, M.; Hazen, R.; Alexander, C.; Knoll, A., 2003, «Chemical evidence for cell wall lignification and the evolution of tracheids in early Devonian plants», *Int. J. Plant Sci.*, 164:691-702.
- Boyce, C.; DiMichele, W., 2016, «Arborescent lycopsid productivity and lifespan: Constraining the possibilities», *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 227:97-110.
- Boyce, C.; Lee, J.-E., 2017, «Plant evolution and climate over geological timescales», *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 45:61-87.
- Brauchler, C.; Meimberg, H.; Heubl, G., 2004, «Molecular phylogeny of the genera *Digitalis* L. and *Isoplexis* (Lindley) Loudon (Veronicaceae) based on ITS- and trnL-F sequences», *Plant Syst. Evol.*, 248(1-4):111-28.
- Breckle, S., 2002, *Walter's Vegetation of the Earth: The Ecological Systems of the Geo-Biosphere*, Berlin; New York: Springer, 4th, compl. ed.
- Brenner, G. J.; Bickoff, I. S., 1992, «Palynology and the age of the Lower Cretaceous basal Kurnub Group from the coastal plain to the northern Negev of Israel», *Palynology*, 16:137-85.
- Brocks, J. J.; Jarrett, A. J. M.; Sirantoine, E.; Hallmann, C.; Hoshino, Y.; Liyanage, T., 2017, «The rise of algae in Cryogenian oceans and the emergence of animals», *Nature*, 548:578-581.
- Brown, A. H., 2010, «Variation under domestication in plants: 1859 and today», *Philos. Trans. R. Soc. L. B Biol. Sci.*, 365(1552):2523-30.
- Brown, C.; Burslem, D.; Illian, J.; Bao, L.; Brockelman, W., et al., 2013, «Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity», *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.*, 280(1764): 20130502
- Brown, J., 2014, «Why are there so many species in the tropics?», *J. Biogeogr.*, 41:8-22.
- Brown, S.; Scott, A.; Glasspool, I.; Collinson, M., 2012, «Cretaceous wildfires and their impact on the Earth system», *Cretac. Res.*, 36:162-90.
- Bryan, S.; Ernst, R.; Ernest, R., 2008, «Revised definition of Large Igneous Provinces (LIPs)», *Earth-Science Rev.*, 86:175-202.
- Bryant, J.; Hughes, S., 2011, «Vicia», in *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*, ed. C. Kole, pp. 273-89, Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Buchmann, S., 1983, «Buzz pollination in angiosperms», in *Handbook of Experimental Pollination Biology*, eds. C. E. Jones and R. J. Little, pp. 73-113, New York: Scientific and Academic Editions.
- Burgess, S.; Bowring, S., 2015, «High-precision geochronology confirms voluminous magmatism before, during, and after Earth's most severe extinction», *Sci. Adv.*, 1:1-14.
- Burgess, S.; Bowring, S.; Shen, S., 2014, «High-precision timeline for Earth's most severe extinction», *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 111: 3316-3321.
- 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.
- Canfield, D. E., 2000, «The Archean Sulfur Cycle and the Early History of Atmospheric Oxygen», *Science* (80-.), 288(5466):658-61.
- Cantino, P.; Doyle, J.; Graham, S.; Judd, W.; Olmstead, R., et al., 2007, «Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta», *Taxon*, 56(3):822-46.
- Cardinal, S.; Danforth, B., 2013, «Bees diversified in the age of eudicots», *Proc. Biol. Sci.*, 280(1755):20122686.
- Cardona-Correa, C.; Piotrowski, M.; Knack, J.; Kodner, R.; Geary, D.; Graham, L., 2016, «Peat Moss-Like Vegetative Remains from Ordovician Carbonates», *Int. J. Plant Sci.*, 177(6):523-38.
- Cardona, T., 2016, «Origin of Bacteriochlorophyll and the Early Diversification of Photosynthesis», *PLoS One*, 11: e0151250.
- Carlson, A., 2010, «What Caused the Younger Dryas Cold Event?», *Geology*, 38(4):383-84.
- Carmichael, J. S.; Friedman, W. E., 1995, «Double Fertilization in Gnetum gnemon: The Relationship between the Cell Cycle and Sexual Reproduction», *Plant Cell*, 7(12):1975-88.
- Carter, Jr., C. W.; Wolfenden, R., 2015, «tRNA acceptor stem and anticodon bases form independent codes related to protein folding», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 112(24):7489-94.
- Caruso, J. A.; Tomescu, A. M. F., 2012, «Microconchid encrusters colonizing land plants: the earliest North American record from the Early Devonian of Wyoming, USA», *Lethaia*, 45(4):490-94.
- Cascales-Miñana, B., 2016, «Apparent changes in the Ordovician–Mississippian plant diversity», *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 227:19-27.
- Caves, J.; Moragne, D.; Ibarra, D.; Bayashashov, B.; Gao, Y., et al., 2016, «The Neogene de-greening of Central Asia», *Geology*, 44(11) 887–890.
- Chakraborty, R.; Kimmel, M., 2001, «Bottleneck Effect», in *Encyclopedia of Genetics*, pp. 233-35.
- Charles-Dominique, T.; Davies, T. J.; Hempson, G. P.; Bezeng, B. S.; Daru, B. H., et al., 2016, «Spiny plants, mammal browsers, and the origin of African savannas», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 113:E5572-79.
- Chase, Mark W., Douglas E. Soltis, Richard G. Olmstead, David Morgan, Donald H. Les, Brent D. Mishler, Melvin R. Duvall, et al. 1993. "Phylogenetics of Seed Plants: An Analysis of Nucleotide Sequences from the Plastid Gene RbcL." *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528–80.
- Chase, M. W.; Reveal, J. L., 2009, «A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III», *Bot. J. Linn. Soc.*, 161(2):122-27.
- Chase, M. W., M. J. M. Christenhusz, M. F. Fay, J. W. Byng, W. S. Judd, D. E. Soltis, D. J. Mabberley, 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: 1–20.
- Chater, C. C. C.; Caine, R. S.; Fleming, A. J.; Gray, J. E., 2017, «Origins and Evolution of Stomatal Development», *Plant Physiol.*, 174:624-38.
- Chen, S. C.; Cannon, C. H.; Kua, C. S.; Liu, J. J.; Galbraith, D. W., 2014, «Genome size variation in the Fagaceae and its implications for trees», *Tree Genet. Genomes*, 10(4):977-88.
- Cheng, S.; Xian, W.; Fu, Y.; Marin, B.; Keller, J., et al., 2019, «Genomes of Subaerial Zygnematophyceae Provide Insights into Land Plant Evolution», *Cell*, 179(5): 1057-1067.e14.
- Christenhusz, M. J. M.; Reveal, J. L.; Farjon, A.; Gardner, M. F.; Mill, R. R.; Chase, M. W., 2011, «A new classification and linear sequence of extant gymnosperms», *Phytotaxa*, 19:55-70.
- Christenhusz, M. J. M.; Zhang, X. C.; Schneider, H., 2011, «A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns», *Phytotaxa*, 19:7-54.
- Christenhusz, M, M Fay, and M W Chase. 2018. *Plants of the World: An Illustrated Encyclopedia of Vascular Plant Families*. Chicago: Richmond & Chicago University Press.
- Chumakov, N., 2002, «One-way and quasi-periodic climate changes: Geologic evidence», *Russ. J. Earth Sci.*, 4:277-99.
- Ciais, P.; Soussana, J. F.; Vuichard, N.; Luyssaert, S.; Don, A., et al., 2010, «The greenhouse gas balance of European grasslands», *Biogeosciences Discuss.*, 7:5997-6050.
- Citerne, H.; Jabbour, F.; Nadot, S.; Damerval, C., 2010, «The evolution of floral symmetry», in *Advances in Botanical Research*, vol. 54, eds. K. Jean-Claude and D. Michel, pp. 85-137, Academic Press.
- Clark, G., 2007, *A Farewell to Alms: A Brief Economic History of the World*, Princeton: Princeton University Press.
- Clarke, J. T.; Warnock, R. C.; Donoghue, P. C., 2011, «Establishing a time-scale for plant evolution», *New Phytol.*, 192(1):266-301.
- Cleal, C.; Thomas, B., 2005, «Palaeozoic tropical rainforests and their effect on global climates: is the past the key to the present?», *Geobiology*, 3(1):13-31.
- Cleal, C.; Thomas, B., 2009, *An Introduction to Plant Fossils*, Cambridge, UK; New York: Cambridge University Press.

- Cleal, C. J.; Cascales-Miñana, B., 2014, «Composition and dynamics of the great Phanerozoic evolutionary floras», *Lethaia*, 47:469-84.
- Cohen, K. M.; Finney, S. C.; Gibbard, P. L.; Fan, J.-X., 2013, «The ICS International chronostratigraphic Chart», *Episodes*, 3:199-204.
- Coiro, M.; Doyle, J. A.; Hilton, J., 2019, «How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms?», *New Phytol.*, 223:83-99.
- Cole, T. C. H.; Hilger, H. H.; Stevens, P., 2019, «Angiosperm phylogeny poster (APP) – Flowering plant systematics, 2019», *PeerJ Prepr.*, 2320v6.
- Conte, G. L.; Arnegard, M. E.; Peichel, C. L.; Schluter, D., 2012, «The probability of genetic parallelism and convergence in natural populations», *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 279:5039-47.
- Conway, S., 2013, «Beyond pine cones: an introduction to gymnosperms», *Arnoldia*, 70:2-14.
- Cope, T.; Gray, A.; Ashton, P.; Tebbs, M., 2009, *Grasses of the British Isles (BSBI Handbooks)*, London: Botanical Society of the British Isles.
- Cornwell, W.; Cornelissen, J.; Amatangelo, K.; Dorrepaal, E.; Eviner, V., et al., 2008, «Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide», *Ecol. Lett.*, 11(10):1065-71.
- Cortona, A. D.; Jackson, C. J.; Bucchini, F.; Van Bel, M.; D'hondt, S., et al., 2020, «Neoproterozoic origin and multiple transitions to macroscopic growth in green seaweeds», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 117:2551-59.
- Costa, J., 2013, «Hamiltonian inclusive fitness: a fitter fitness concept», *Biol. Lett.*, 9(6):20130335.
- Costa, J. T., 2009, «The Darwinian Revelation: Tracing the Origin and Evolution of an Idea», *Bioscience*, 59:886-94.
- Courtillot, V.; Jaupart, C.; Manighetti, I.; Tapponnier, P.; Besse, J., 1999, «On causal links between flood basalts and continental breakup», *Earth Planet. Sci. Lett.*, 166(3-4):177-95.
- Coyne, J., 2010, *Why Evolution Is True*, Oxford; New York: Oxford University Press.
- Crampton, J. S.; Meyers, S. R.; Cooper, R. A.; Sadler, P. M.; Foote, M.; Harte, D., 2018, «Pacing of paleozoic macroevolutionary rates by milankovitch grand cycles», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 115:5686-91.
- Crandall-Stotler, B.; Bartholomew-Began, S., 2007, «Morphology of mosses (Phylum Bryophyta)», in *Flora of North America North of Mexico*, vol. 27, pp. 3-13, New York & Oxford: Flora of North America Editorial Committee.
- Crane, P., 1985, «Phylogenetic analysis of seed plants and the origin of angiosperms», *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72:716-93.
- Crepet, W., 1984, «Advanced (constant) insect pollination mechanisms: pattern of evolution and implications vis-à-vis angiosperm diversity», *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 71:607-30.
- Crepet, W., 2008, «The Fossil Record of Angiosperms: Requiem or Renaissance?», *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 95(1):3-33.
- Crepet, W.; Niklas, K., 2009, «Darwin's second "abominable mystery": Why are there so many angiosperm species?», *Am. J. Bot.*, 96(1):366-81.
- Crepet, W.; Stevenson, D., 2010, «The bennettitales (cycadeoidales): A preliminary perspective on this arguably enigmatic group», in *Plants in Mesozoic Time: Morphological Innovations, Phylogeny, Ecosystems*, ed. C. Gee, pp. 215-44, Bloomington: Indiana University Press.
- Crepet, W. L.; Friis, E. M., 1987, «The evolution of insect pollination in angiosperms», in *The Origins of Angiosperms and Their Biological Consequences*, eds. E. M. Friis, G. W. Chaloner and P. R. Crane, pp. 181-201, Cambridge: Cambridge University Press.
- Crifo, C.; Currano, E. D.; Baresch, A.; Jaramillo, C., 2014, «Variations in angiosperm leaf vein density have implications for interpreting life form in the fossil record», *Geology*.
- Crisci, J., 1982, «Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription?», *J. Theor. Biol.*, 97:35-41.
- Crisp, M.; Arroyo, M.; Cook, L.; Gandolfo, M.; Jordan, G., et al., 2009, «Phylogenetic biome conservatism on a global scale», *Nature*, 458(7239):754-56.
- Culotta, E., 2009, «Origins. On the origin of religion», *Science*, 326(5954):784-87.
- Dagan, T.; Roettger, M.; Stucken, K.; Landan, G.; Koch, R., et al., 2013, «Genomes of Stigonematalean Cyanobacteria (subsection V) and the evolution of oxygenic photosynthesis from prokaryotes to plastids», *Genome Biol. Evol.*, 5:31-44.
- Dąmbska, I., 1964, *Charophyta – Ramienice*, vol. 13, Warszawa: Polska Akademia Nauk, Instytut Botaniki.
- Dantas, M.; Da Silva, M., 2013, «O gênero Senna Mill. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cassieae) no Parque Estadual da Serra Dourada, GO, Brasil», *Hoehnea*, 40:99-113.
- Darwin, C., 1859, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, London: J. Murray.
- Darwin, C., 1868, *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, London: John Murray.
- Davies, M.; Snaydon, R., 1976, «Rapid population differentiation in a mosaic environment III. Measures of selection pressures», *Heredity (Edinb.)*, 36:59-66.
- Dawkins, R., 1986, *The Blind Watchmaker*, New York: W. W. Norton & Company.
- Dawkins, R., 2009, *The Greatest Show on Earth: The Evidence for Evolution*, New York: Free Press.
- Dayrat, B., 2005, «Towards integrative taxonomy», *Biol. J. Linn. Soc.*, 85(3):407-15.
- De Queiroz, K., 2005, «Ernst Mayr and the modern concept of species», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 102(suppl 1):6600-6607.
- De Queiroz, K., 2007, «Species concepts and species delimitation», *Syst. Biol.*, 56(6):879-86.
- De Schepper, S.; Gibbard, P.; Salzmänn, U.; Ehlers, J., 2014, «A global synthesis of the marine and terrestrial evidence for glaciation during the Pliocene Epoch», *Earth-Science Rev.*, 135:83-102.
- De Sousa, F.; Foster, P. G.; Donoghue, P. C. J.; Schneider, H.; Cox, C. J., 2019, «Nuclear protein phylogenies support the monophyly of the three bryophyte groups (Bryophyta Schimp.)», *New Phytol.*, 222:565-75.
- De Vleeschouwer, D.; Da Silva, A. C.; Sinnesael, M.; Chen, D.; Day, J. E., et al., 2017, «Timing and pacing of the Late Devonian mass extinction event regulated by eccentricity and obliquity», *Nat. Commun.*, 8:2268.
- De Vos, J.; Joppa, L. N.; Gittleman, J. L.; Stephens, P. R.; Pimm, S. L., 2014, «Estimating the Normal Background Rate of Species Extinction», *Conserv. Biol.*, 29:452-462.
- Debortoli, N.; Li, X.; Eyres, I.; Fontaneto, D.; Hespeels, B., et al., 2016, «Genetic exchange among bdelloid rotifers is more likely due to horizontal gene transfer than to meiotic sex», *Curr. Biol.*, 26(6):723-32.
- Deconto, R., 2009, «Plate tectonics and climate change», in *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*, ed. V. Gornitz, pp. 1-15, Netherlands: Springer.
- Delph. L.; Havens, K., 1998, «Pollen competition in flowering plants», in *Sperm Competition and Sexual Selection*, eds. T. R. Birkhead and A. P. Møller, pp. 150-73, London: Academic Press.
- Denison, R., 2012, *Darwinian Agriculture: How Understanding Evolution Can Improve Agriculture*, Princeton, N. J.: Princeton University Press.
- Dias, R.; Ribeiro, A., 2013., «O Varisco do Sector Norte de Portugal», in *Geologia de Portugal*, vol. 1, eds. R. Dias, A. Araújo, P. Terrinha, J. Kullberg, Lisboa: Escolar Editora.
- Dias, R., 2019, *Da Dinâmica Global aos Processos Geológicos*, Estremoz: Centro Ciência Viva de Estremoz.
- Díaz González, T.; Fernández-Carvajal, Álvarez M.; Fernández Prieto, J., 2004, *Curso de Botánica*, Gijón: Ediciones Treaa-Ciencia.
- Donoghue, M., 2005, «Key innovations, convergence, and success: macroevolutionary lessons from plant phylogeny», *Paleobiology*, 31:77-93.
- Donoghue, P.; Antcliffe, J., 2010, «Early life: Origins of multicellularity», *Nature*, 466(7302):41-42.
- Doyle, J., 2013, «Phylogenetic Analyses and Morphological Innovations in Land Plants», in *The Evolution of Plant Form*, eds. B. Ambrose and M. Purugganan, pp. 1-50, Chichester: John Wiley & Sons, Ltd.
- Doyle, J. A., 2017, «Phylogenetic Analyses and Morphological Innovations in Land Plants», *Annu. Plant Rev., online*, 45:1-50.
- Dressler, R., 2005, «How many orchid species?», *Selbyana*, 26:155-58.
- Duckett, J. G.; Ligrone, R.; Renzaglia, K. S.; Pressel, S., 2014, «Pegged and smooth rhizoids in complex thalloid liverworts (Marchantiopsida): Structure, function and evolution», *Bot. J. Linn. Soc.*, 174:68-92.
- Dupont-Nivet, G.; Krijgsman, W.; Langereis, C. G.; Abels, H. A.; Dai, S.; Fang, X., 2007, «Tibetan plateau aridification linked to global cooling at the Eocene-Oligocene transition», *Nature*, 445:635-638.
- Edwards, D., 2000, «The role of Mid-Palaeozoic mesofossils in the detection of early bryophytes», *Philos. Trans. R. Soc. L. B Biol. Sci.*, 355(1398):733-55.
- Edwards, D.; Davies, K. L.; Axe, L., 1992, «A Vascular Conducting Strand in the Early Land Plant Cooksonia», *Nature*, 357(6380):683-85.
- Edwards, D.; Kenrick, P., 2015. «The early evolution of land plants, from fossils to genomics: a commentary on Lang (1937) "On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales"», *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 370(1666):
- Edwards, D.; Morris, J. L.; Richardson, J. B.; Kenrick, P., 2014, «Cryptospores and cryptophytes reveal hidden diversity in early land floras», *New Phytol.*, 202(1):50-78.
- Edwards, D.; Cherns, L.; Raven, J. A., 2015, «Could land-based early photosynthesizing ecosystems have bioengineered the planet in mid-Palaeozoic times?», *Palaeontology*, 58(5):803-37.
- Edwards, E.; Osborne, C.; Stromberg, C.; Smith, S.; Bond, W., et al., 2010, «The origins of C4 grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science», *Science*, 328(5978):587-91.
- Edwards, E.; Smith, S., 2010, «Phylogenetic analyses reveal the shady history of C-4 grasses», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 107(6):2532-37.
- Ehleringer, J.; Cerling, T., 2002, «C3 and C4 photosynthesis», in *Encyclopedia of Global Environmental Change*, vol. 2, ed. R. E. Munn, pp. 186-90, Chichester; New York: Wiley.

- El Albani, A.; Bengtson, S.; Canfield, D. E.; Riboulleau, A.; Rollion Bard, C., et al., 2014, «The 2.1 ga old francevillian biota: biogenicity, taphonomy and biodiversity», *PLoS One*, 9(6):e99438.
- Elbert, W.; Weber, B.; Burrows, S.; Steinkamp, J.; Budel, B., et al., 2012, «Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen», *Nat. Geosci.*, 5(7):459-62.
- Eme, L.; Sharpe, S. C.; Brown, M. W.; Roger, A. J., 2014, «On the Age of Eukaryotes: Evaluating Evidence from Fossils and Molecular Clocks», *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.*, 6:a016139.
- Endler J.A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press.
- Endress, P. K.; Doyle, J. A., 2009, «Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations», *Am. J. Bot.*, 96(1):22-66.
- Endress, P. K., 2011, «Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms», *Am. J. Bot.*, 98(3):370-96.
- Endress, P. K., 1982, «Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms», *Taxon*, 31:48-52.
- Engler, A., 1911, «Das Pflanzenreich», *Regni Vegetabilis Conspectus*, vol. 101, Leipzig: W. Engelmann.
- Eriksson, O.; Friis, E. M.; Pedersen, K. R.; Crane, P. R., 2000, «Seed Size and Dispersal Systems of Early Cretaceous Angiosperms from Famalicão, Portugal», *Int. J. Plant Sci.*, 161(2):319-29.
- Erwin, D., 2008, «Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity», *Trends Ecol. Evol.*, 23:304-10.
- Estep, M. C.; McKain, M. R.; Diaz, D. V.; Zhong, J. S.; Hodge, J. G., et al., 2014, «Allopolyploidy, diversification, and the Miocene grassland expansion», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 111(42):15149-54.
- Evans, K.; Warren, P.; Gaston, K., 2005, «Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms», *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 80:1-25.
- Ezard, T.; Aze, T.; Pearson, P.; Purvis, A., 2011, «Interplay Between Changing Climate and Species' Ecology Drives Macroevolutionary Dynamics», *Science*, 332(6027):349-51.
- Faegri, K.; Van der Pijl, L., 1979, *The Principles of Pollination Ecology*, Oxford; New York: Pergamon Press. 3.ª edição revista.
- Fahn, A., 1988, «Secretory tissues in vascular plants», *New Phytol.*, 108:229-57.
- Fairbanks, D. J.; Abbott, S., 2016, «Darwin's influence on Mendel: Evidence from a new translation of Mendel's paper», *Genetics*, 204:401-5.
- Falcon-Lang, H.; Lucas, S.; Kerp, H.; Krainer, K.; Montañez, I., et al., 2015, «Early Permian (Asselian) vegetation from a seasonally dry coast in western equatorial Pangea: Paleocology and evolutionary significance», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 433:158-73.
- Falcon-Lang, H.; Mages, V.; Collinson, M., 2016, «The oldest Pinus and its preservation by fire», *Geology*, 44:303–306.
- Faria, R.; Navarro, A., 2010, «Chromosomal speciation revisited: Rearranging theory with pieces of evidence», *Trends Ecol. Evol.*, 25:660-69.
- Feild, T.; Arens, N.; Doyle, J.; Dawson, T.; Donoghue, M., 2004, «Dark and disturbed: a new image of early angiosperm ecology», *Paleobiology*, 30(1):82-107.
- Feild, T.; Brodribb, T.; Iglesias, A.; Chatelet, D.; Baresch, A., et al., 2011, «Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 108(20):8363-66.
- Field, K.; Pressel, S.; Duckett, J.; Rimington, W.; Bidartondo, M., 2015, «Symbiotic options for the conquest of land», *Trends Ecol. Evol.*, 30: 477-486.
- Field, K. J.; Duckett, J. G.; Cameron, D. D.; Pressel, S., 2015, «Stomatal density and aperture in non-vascular land plants are non-responsive to above-ambient atmospheric CO₂ concentrations», *Ann. Bot.*, 115:915-22.
- Finch-Savage, W.; Leubner-Metzger, G., 2006, «Seed dormancy and the control of germination», *New Phytol.*, 171(3):501-23.
- Finet, C.; Timme, R.; Delwiche, C.; Marletaz, F., 2012, «Erratum: Multigene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants», *Curr. Biol.*, 22(15):1456-57.
- Finnegan, S.; Bergmann, K.; Eiler, J. M.; Jones, D. S.; Fike, D. A., et al., 2011, «The magnitude and duration of Late Ordovician–Early Silurian glaciation», *Science*, 331(6019):903-6.
- Fischer, W.; Hemp, J.; Johnson, J., 2016, «Evolution of Oxygenic Photosynthesis», *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 44:647-83.
- Fitzpatrick, J., 2010, «Subspecies are for convenience», *Ornithol. Monogr.*, 67:54-61.
- Fleming, J., 1998, *Historical Perspectives on Climate Change*, New York: Oxford University Press.
- Flores-Palacios, A.; García-Franco, J. G., 2006, «The relationship between tree size and epiphyte species richness: Testing four different hypotheses», *J. Biogeogr.*, 33:323-30.
- Florin, R., 1951, «Evolution in cordaites and conifers», *Acta Horti Bergiani*, 15:285-388.
- Floudas, D.; Binder, M.; Riley, R.; Barry, K.; Blanchette, R., et al., 2012, «The Paleozoic Origin of Enzymatic Lignin Decomposition Reconstructed from 31 Fungal Genomes», *Science*, 336(6089):1715-19.
- Francis, J.; Marensi, S.; Levy, R.; Hambrey, M.; Thorn, V., et al., 2009, «From Greenhouse to Icehouse—the Eocene/Oligocene in Antarctica», in *Antarctic Climate Evolution*, vol. 8, eds. F. Florindo, M. Siebert, pp. 309-68, Amsterdam: Elsevier Science.
- French, K.; Hallmann, C.; Hope, J.; Schoon, P.; Zumberge, J., et al., 2015, «Reappraisal of hydrocarbon biomarkers in Archean rocks», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 112(19):5915-20.
- Friedman, W.; Ryerson, K., 2009, «Reconstructing the ancestral female gametophyte of angiosperms: Insights from Amborella and other ancient lineages of flowering plants», *Am. J. Bot.*, 96(1):129-43.
- Friis, E.; Crane, P.; Pedersen, K., 2011, *Early Flowers and Angiosperm Evolution*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Friis, E.; Crane, P.; Pedersen, K.; Bengtson, S.; Donoghue, P., et al., 2007, «Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales», *Nature*, 450(7169):549-52.
- Friis, E.; Crane, P.; Pedersen, K.; Stampanoni, M.; Marone, F., 2015, «Exceptional preservation of tiny embryos documents seed dormancy in early angiosperms», *Nature*, 528(7583):551-54.
- Friis, E.; Doyle, J.; Endress, P.; Leng, Q., 2003, «Archaeofructus - angiosperm precursor or specialized early angiosperm?», *Trends Plant Sci.*, 8(8):369-73.
- Friis, E.; Pedersen, K.; Crane, P., 2010, «Cretaceous diversification of angiosperms in the western part of the Iberian Peninsula», *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 162:341-61.
- Friis, E.; Pedersen, K.; Crane, P., 2006, «Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 232(2-4):251-93.
- Fu, Q.; Bienvenido Diez, J.; Pole, M.; García Ávila, M.; Liu, Z.-J., et al., 2018, «An unexpected noncarpellate epigynous flower from the Jurassic of China», *Elife*, 7:e38827.
- Furukawa, Y.; Chikaraishi, Y.; Ohkouchi, N.; Ogawa, N. O.; Glavin, D. P., et al., 2019, «Extraterrestrial ribose and other sugars in primitive meteorites», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Futuyma, D., 2005, *Evolution*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Futuyma, D. J., 2015, «Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution?», in *Macroevolution. Interdisciplinary Evolution Research*, eds. E. E. Serreli and N. Gontier, vol. 2, pp. 28-85, Cham: Springer.
- Galtier, J.; Meyer-Berthaud, B., 2006, «The diversification of early arborescent seed ferns», *J. Torrey Bot. Soc.*, 133:7-19.
- Garnett, S.; Christidis, L., 2017, «Taxonomy anarchy hampers conservation», *Nature*, 546(7656):25-27.
- Gaudioso-Pedraza, R.; Benítez-Alfonso, Y., 2014, «A phylogenetic approach to study the origin and evolution of plasmodesmata-localized glycosyl hydrolases family 17», *Front. Plant Sci.*, 5:212.
- Gayon, J., 1996, «The individuality of the species: A Darwinian theory? - From Buffon to Ghiselin, and back to Darwin», *Biol. Philos.*, 11:215-44.
- Geeta, R.; Davalos, L.; Levy, A.; Bohs, L.; Lavin, M., et al., 2012. «Keeping it simple: flowering plants tend to retain, and revert to, simple leaves», *New Phytol.*, 193(2):481-93.
- Geib, S.; Filley, T.; Hatcher, P.; Hoover, K.; Carlson, J., et al., 2008, «Lignin degradation in wood-feeding insects», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 105(35):12932-37.
- Gensel, P.; Koty, M.; Basinger, J., 2001, «Morphology of above - and below - ground structures in early devonian (Pragian–Emsian) plants», in *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Perspectives*, eds. P. Gensel and D. Edwards, pp. 83-102, New York: Columbia University Press.
- Gentry, A.; Dodson, C., 1987, «Contribution to nontrees to species richness of a tropical rain forests», *Biotropica*, 19:149-56.
- Geritz, S. A. H.; Kisdi, É.; Meszéna, G.; Metz, J. A. J., 1998, «Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree», *Evol. Ecol.*, 12:35-57.
- Gerrienne, P.; Dilcher, D. L.; Bergamaschi, S.; Milagres, I.; Pereira, E.; Rodrigues, M. A. C., 2006, «An exceptional specimen of the early land plant Cooksonia paranensis, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes», *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 142(3-4): 123-30.
- Gerrienne, P.; Gensel, P. G.; Strullu-Derrien, C.; Lardeux, H.; Steemans, P.; Prestianni, C., 2011, «A simple type of wood in two Early Devonian plants», *Science*, 333(6044):837.
- Gerrienne, P.; Gonce, P., 2011, «Early evolution of life cycles in embryophytes: a focus on the fossil evidence of gametophyte/esporephyte size and morphological complexity», *J. Systematics Evol.*, 49:1-16.
- Gerrienne, P.; Meyer-Berthaud, B.; Fairon-Demaret, M.; Streel, M.; Steemans, P., 2004, «Runcaria, a middle devonian seed plant precursor», *Science*, 306(5697):856-58.
- Gibling, M.; Davies, N., 2012, «Paleozoic landscapes shaped by plant evolution», *Nat. Geosci.*, 5:99-105.
- Gibson, D., 2009, *Grasses and Grassland Ecology*, New York: Oxford Univ. Press.

- Gibson, T. M.; Shih, P. M.; Cumming, V. M.; Fischer, W. W.; Crockford, P. W., et al., 2017, «Precise age of *Bangiomorpha pubescens* dates the origin of eukaryotic photosynthesis», *Geology*.
- Giesen, P.; Berry, C., 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», *Int. J. Plant Sci.*, 174:665-86.
- Glansdorff, N.; Xu, Y.; Labedan, B., 2008, «The Last Universal Common Ancestor: emergence, constitution and genetic legacy of an elusive forerunner», *Biol. Direct*, 3:29.
- Glasspol, I.; Hilton, J.; Collinson, M.; Shi-Jun, W., 2004, «Defining the gigantopterid concept: a reinvestigation of *Gigantopteris* (*Megalopteris*) *nicotianaefolia* Schenck and its taxonomic implications», *Palaeontology*, 47:1339-61.
- Glasspool, I. J.; Edwards, D.; Axe, L., 2004, «Charcoal in the Silurian as evidence for the earliest wildfire», *Geology*, 32:381-83.
- Glasspool, I. J.; Scott, A. C., 2010, «Phanerozoic concentrations of atmospheric oxygen reconstructed from sedimentary charcoal», *Nat. Geosci.*, 3:627-30.
- Goffinet, B.; Buck, W., 2004, «Systematics of Bryophyta (mosses): from molecules to a revised classification», in *Molecular Systematics of Bryophytes*, eds. B. Goffinet, V. C. Hollowell and R. E. Magill, pp. 205-239, Saint Louis, Mo.: Missouri Botanical Garden Press.
- Goldblatt, C.; Lenton, T. M.; Watson, A. J., 2006, «Bistability of atmospheric oxygen and the Great Oxidation», *Nature*, 443:683-686.
- Gomez, B.; Daviero-Gomez, V.; Coiffard, C.; Martín-Closas, C.; Dilcher, D., 2015, «Montsecchia, an ancient aquatic angiosperm», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Gough, D., 1981, «Solar interior structure and luminosity variations», *Sol. Phys.*, 74(1):21-34.
- Gould, S. J., 2002, *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge: Harvard University Press.
- Gould, S. J.; Eldredge, N., 1977, «Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered», *Paleobiology*, 3:115-51.
- Gould, S. J.; Vrba, E. S., 1982, «Exaptation - a missing term in the science of form», *Paleobiology*, 8(1):4-15.
- Gould, S. J.; Eldredge, N., 1993, «Punctuated equilibrium comes of age», *Nature*, 366:223-27.
- Govaerts, R., 2001, «How many species of seed plants are there?», *Taxon*, 50(4):1085-90.
- Grafen A. 2004. Bill Hamilton. *Biogr. Mem. F. R. Soc. Lond.* 50:109-32
- Graham, L.; Arancibia-Avila, P.; Taylor, W.; Strother, P.; Cook, M., 2012, «Aeroterrestrial Coleochaete (Streptophyta, Coleochaetales) models early plant adaptation to land», *Am. J. Bot.*, 99(1):130-44.
- Graham, L.; Cook, M.; Busse, J., 2000, «The origin of plants: Body plan changes contributing to a major evolutionary radiation», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 97(9): 4535-40.
- Grauvogel-Stamm, L.; Ash, S. R., 2005, «Recovery of the Triassic land flora from the end-Permian life crisis», *Comptes Rendus Palevol*, 4(6-7):593-608.
- Greber, N.; Dauphas, N.; Bekker, A.; Ptáček, M.; Bindeman, I.; Hofmann, A., 2017, «Titanium isotopic evidence for felsic crust and plate tectonics 3.5 billion years ago», *Science*, 357(6357):1271-74.
- Groff, P. A.; Kaplan, D. R., 1988, «The relation of root systems to shoot systems in vascular plants», *Bot. Rev.*, 54:387-422.
- Gu, G.; Dickens, G.; Bhatnagar, G.; Colwell, F.; Hirasaki, G.; Chapman, W., 2011, «Abundant Early Palaeogene marine gas hydrates despite warm deep-ocean temperatures», *Nat. Geosci.*, 4(12):848-51.
- Guiry, M., 2012, «How Many Species of Algae Are There?», *J. Phycol.*, 48(5):1057-63.
- Guo, C.-Q.; Edwards, D.; Wu, P.-C.; Duckett, J.; Hueber, F.; Li, C.-S., 2012, «*RiccardiOTHALLUS devonicus* gen. et sp. nov., the earliest simple thalloid liverwort from the Lower Devonian of Yunnan, China», *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 176-177:35-40.
- Gutiérrez-Alonso, G.; Fernández-Suárez, J.; Weil, A.; Murphy, B.; Nance, R., et al., 2008, «Self-subduction of the Pangean global plate», *Nat. Geosci.*, 1:549-53.
- Haberl, H.; Erb, K.-H.; Krausmann, F.; Gaube, V.; Bondeau, A., et al., 2007, «Quantifying and mapping the global human appropriation of net primary production in Earth's terrestrial ecosystem», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104:12942-47.
- Haig, D., 2008, «Homologous versus antithetic alternation of generations and the origin of sporophytes», *Bot. Rev.*, 74(3):395-418.
- Haig, D.; Westoby, M., 1988, «A model for the origin of heterospory», *J. Theor. Biol.*, 134:257-72.
- Han, T.; Runnegar, B., 1992, «Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old neogae iron-formation, Michigan», *Science*, 257(5067):232-35.
- Hanschen, E.; Marriage, T.; Ferris, P.; Hamaji, T.; Toyoda, A., et al., 2016, «The *Gonium pectorale* genome demonstrates co-option of cell cycle regulation during the evolution of multicellularity», *Nat. Commun.*, 7:11370.
- Harari, Y., 2017, *Homo Deus. A Brief History of Tomorrow*, London: Vintage.
- Harholt, J.; Moestrup, Ø.; Ulvskov, P., 2016, «Why Plants Were Terrestrial from the Beginning», *Trends Plant Sci.*, 21(2):96-101.
- Harlan, J. R., 1995, *The Living Fields: Our Agricultural Heritage*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Harper, D., 2010, «The Ordovician brachiopod radiation: roles of alpha, beta, and gamma diversity», in *The Ordovician Earth System: Geological Society of America Special Paper*, eds. S. Finney and W. Berry, vol. 466, pp. 69-83.
- Harris, T., 1944, «A revision of *Williamsoniella*», *Philos. Trans. R. Soc. L. B Biol. Sci.*, 231:313-28.
- Harrison, C., 2017, «Development and genetics in the evolution of land plant body plans», *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 372(1713):
- Harrison, R., 2014, «Species and speciation», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. J. Losos, pp. 389-495, Princeton: Princeton University Press.
- Hartmann, R.; Oesterheld, D., 1977, «Bacteriorhodopsin-mediated photophosphorylation in *Halobacterium halobium*», *Eur. J. Biochem.*, 77(2):325-35.
- Hebert, P.; Ratnasingham, S.; DeWaard, J., 2003, «Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species», *Proc Biol Sci.*, 270 Suppl:S96-9.
- Heimhofer, U.; Hochuli, P. A.; Burla, S.; Dinis, J. M. L.; Weissert, H., 2005, «Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change», *Geology*, 33(2):141-44.
- Hennig, W., 1966, *Phylogenetic Systematics*, Urbana: University of Illinois Press.
- Herendeen, P. S.; Friis, E. M.; Pedersen, K. R.; Crane, P. R., 2017, «Palaeobotanical redux: Revisiting the age of the angiosperms», *Nat. Plants*, 3:17015.
- Herold, N.; Seton, M.; Müller, R. D.; You, Y.; Huber, M., 2008, «Middle Miocene tectonic boundary conditions for use in climate models», *Geochemistry, Geophys. Geosystems*, 9:10.
- Herrera, F.; Shi, G.; Ichinnorov, N.; Takahashi, M.; Bugdaeva, E., et al., 2017, «The presumed ginkgophyte *Umaltolepis* has seed-bearing structures resembling those of Peltaspermales and Umkomasiales», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Herschy, B.; Whicher, A.; Camprubi, E.; Watson, C.; Dartnell, L., et al., 2014, «An Origin-of-Life Reactor to Simulate Alkaline Hydrothermal Vents», *J. Mol. Evol.*, 79:213-227.
- Hill, J.; Hill, R., 2001, «Why are tropical rain forests so species rich? Classifying, reviewing and evaluating theories», *Prog. Phys. Geogr.*, 25:326-54.
- Hirano, T.; Tanidokoro, K.; Shimizu, Y.; Kawarabayasi, Y.; Ohshima, T., et al., 2016, «Moss Chloroplasts are Surrounded by a Peptidoglycan Wall Containing D-Amino Acids», *Plant Cell*, 28:1521-1532.
- Hochuli, P. A.; Feist-Burkhardt, S., 2013, «Angiosperm-like pollen and Afropollis from the middle triassic (Anisian) of the Germanic basin (Northern Switzerland)», *Frontiers in Plant Science*, 4:344.
- Hochuli, P.; Vigran, J., 2010, «Climate variations in the Boreal Triassic — Inferred from palynological records from the Barents Sea», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 290(1-4):20-42.
- Hoffman, P., 2013, «The Great Oxidation and a Siderian snowball Earth: MIF-S based correlation of Paleoproterozoic glacial epochs», *Chem. Geol.*, 362: 143-56.
- Hoffman, P. F.; Abbot, D. S.; Ashkenazy, Y.; Benn, D. I.; Brocks, J. J., et al., 2017, «Snowball Earth climate dynamics and Cryogenian geology-geobiology», *Sci. Adv.*, 3:e1600983.
- Holbourn, A.; Kuhnt, W.; Kochhann, K. G. D.; Andersen, N.; Sebastian Meier, K. J., 2015, «Global perturbation of the carbon cycle at the onset of the Miocene Climatic Optimum», *Geology*, 43(2):123-26.
- Hollingsworth, P.; Forrest, L.; Spouge, J.; Hajibabaei, M.; Ratnasingham, S.; vanderBank, M.; Chase, M., et al., 2011, «Refining the DNA barcode for land plants», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 108(49):19451-52.
- Holsinger, K., 2014, «Theory of selection in populations», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. J. Losos, pp. 206-14, Princeton: Princeton University Press.
- Hood, G.; Forbes, A.; Powell, T.; Egan, S.; Hamerlinck, G., et al., 2015, «Sequential divergence and the multiplicative origin of community diversity», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Hori, K.; Maruyama, F.; Fujisawa, T.; Togashi, T.; Yamamoto, N., et al., 2014, «*Klebsormidium flaccidum* genome reveals primary factors for plant terrestrial adaptation», *Nat. Commun.*, 5:3978.
- Horjales, M.; Laso, G.; Redondo, N., 2008, «*Dactylis glomerata* L. (Poaceae) en la Península Ibérica», *Nov. Acta Científica Compostel.*, 17:65-85.
- Horst, N.; Reski, R., 2016, «Altyernation of generations - unravelling the underlying molecular mechanism of a 165-year-old botanical observation», *Plant Biol.*, 18: 549-51.
- Howard, D.; Preszler, R.; Williams, J.; Fenchel, S.; Boecklen, W., 1997, «How discrete are oak species? Insights from a hybrid zone between *Quercus grisea* and *Quercus gambelii*», *Evolution* (N. Y.), 51(3):747-55.
- Hsiao, A.; McIntyre, G.; Hanes, J., 1983, «Seed Dormancy in *Avena fatua*. I. Induction of Germination by Mechanical Injury», *Bot. Gaz.*, 144:217-22.

- Hubbell, S., 2001, *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton: Princeton University Press.
- Hull, P. M., 2017, «Emergence of modern marine ecosystems», *Curr. Biol.*, 27:R466-69.
- Hunt, G., 2010, «Evolution in fossil lineages: Paleontology and the Origin of Species», *Am. Nat.*, 176:61-76.
- International Commission on Stratigraphy, 2013, Tabela Cronoestratigráfica Internacional.
- Jacob, P., 1977, «Evolution and tinkering», *Science*, 196:1161-66.
- Johri, B., 1992, «Haustorial role of pollen tubes», *Ann. Bot.*, 70:471-75.
- Jones, S.; Burke, S.; Duvall, M., 2014, «Phylogenomics, molecular evolution, and estimated ages of lineages from the deep phylogeny of Poaceae», *Plant Syst. Evol.*, 300:1421-36.
- Jones, V. A.; Dolan, L., 2012, «The evolution of root hairs and rhizoids», *Ann. Bot.*, 110(2):205-12.
- Joyce, G. F., 1994, «Origins of Life: the central concepts», in *Origins of Life: The Central Concepts*, eds. D. W. Deamer and G. R. Fleischaker, Boston: Jones & Bartlett.
- Kaiho, K., Aftabuzzaman, M.; Jones, D. S.; Tian, L., 2020, «Pulsed volcanic combustion events coincident with the end-Permian terrestrial disturbance and the following global crisis», *Geology*, 20.
- Keeler, K., 1998, «Population biology of intraspecific polyploidy in grasses», in *Population Biology of Grasses*, ed. G. Cheplick, pp. 183-206, New York: Cambridge University Press.
- Keeley, J., 2012, «Ecology and evolution of pine life histories», *Ann. For. Sci.*, 69(4):445-53.
- Keeley, J.; Rundel, P., 2005, «Fire and the Miocene expansion of C-4 grasslands», *Ecol. Lett.*, 8(7):683-90.
- Keeling, P. J., 2010, «The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids», *Philos. Trans. R. Soc. L. B Biol. Sci.*, 365(1541):729-48.
- Kelber, K.-P., 2009, «Lebensbilder der Unterkeuperzeit im Spiegel der paläontologischen Forschung», *Veröffentlichungen Naturhist. Museum Schleusingen*, 24:41-66.
- Kellogg, E., 2015, «Poaceae», in *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 13, ed. K. Kubitzki, Cham: Springer International Publishing.
- Kenrick, P.; Davis, P., 2004, *Fossil Plants*, Washington D.C.: Smithsonian Books, em parceria com o Museu de História Natural, Londres.
- Kenrick, P.; Strullu-Derrien, C., 2014, «The origin and early evolution of roots», *Plant Physiol.*, 166(2):570-80.
- Kerkhoff, A.; Moriarty, P.; Weiser, M., 2014, «The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 111(22):8125-30.
- Kessler, D.; Kallenbach, M.; Diezel, C.; Rothe, E.; Murdock, M.; Baldwin, I., 2015, «How scent and nectar influence floral antagonists and mutualists», *Elife*, 4:e07641.
- Kidd, D.; Gierlowski-Kordesch, E., 2005, «Impact of grassland radiation on the nonmarine silica cycle and Miocene diatomite», *Palaios*, 20(2):198-206.
- Kingsolver, J.; Pfennig, D., 2014, «Responses to selection: natural populations», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. J. Losos, pp. 238-46, Princeton: Princeton University Press.
- Knoll, A., 2015, «Paleobiological perspectives on early microbial evolution», *Cold Spring Harb Perspect Biol.*, 7(7):a018093
- Koch, L.; Lunau, K.; Wester, P., 2017, «To be on the safe site – Ungroomed spots on the bee's body and their importance for pollination», *PLoS One*, 12:e0182522.
- Kohn, D.; Murrell, G.; Parker, J.; Whitehorn, M., 2005, «What Henslow taught Darwin», *Nature*, 436(7051):643-45.
- Kondrashov, A. S., 1993, «Classification of Hypotheses on the Advantage of Amphimixis», *J. Hered.*, 84(5):372-87.
- Kopp, R.; Kirschvink, J.; Hilburn, I.; Nash, C., 2005, «The Paleoproterozoic snowball Earth: a climate disaster triggered by the evolution of oxygenic photosynthesis», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 102(32):11131-36.
- Körner, C.; Spehn, E., 2002, *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*, Parthenon Publishing.
- Korte, C.; Hesselbo, S. P.; Ullmann, C. V.; Dietl, G.; Ruhl, M., et al., 2015, «Jurassic climate mode governed by ocean gateway», *Nat. Commun.*, 6:10015.
- Kraft, P.; Kvaček, Z., 2017, «Where the lycophytes come from? – A piece of the story from the Silurian of peri-Gondwana», *Gondwana Res.*, 45:180-90.
- Krause, A. J.; Mills, B. J. W.; Zhang, S.; Planavsky, N. J.; Lenton, T. M.; Poulton, S. W., 2018, «Stepwise oxygenation of the Paleozoic atmosphere», *Nat. Commun.*, 9:4081.
- Krause, W., 1997, «Charales (Charophyceae)», in *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, vol. 18, eds. H. Ettl, G. Gärtner, H. Heynig, D. Mollenhauer, pp. 1-202, Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Kremer, C. T.; Klausmeier, C. A., 2017, «Species packing in eco-evolutionary models of seasonally fluctuating environments», *Ecol. Lett.*, 20:1158-68.
- Kruckeberg, A. R., 1986, «An Essay: The Stimulus of Unusual Geologies for Plant Speciation», *Syst. Bot.*, 11:455-63.
- Kump, L.; Arthur, M.; Patzkowsky, M.; Gibbs, M.; Pinkus, D.; Sheehan, P., 1999, «A weathering hypothesis for glaciation at high atmospheric pCO₂ during the Late Ordovician», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 152:173-87.
- Kutschera, U.; Niklas, K., 2004, «The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis», *Naturwissenschaften*, 91(6):255-76.
- Labandeira, C., 2007, «The origin of herbivory on land: Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods», *Insect Sci.*, 14(4):259-75.
- Labandeira, C., 2010, «Pollination of Mid Mesozoic Seed Plants», *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 97:469-513.
- Labandeira, C., 1998, «How old is the flower and the fly?», *Science*, 280(5360):57-59.
- Lança, A., 2014, «O sincomás (Pachyrhizus erosus): uma interessante raiz comestível de Timor-Leste», *blogue Timor Agrícola*. <http://timor-agricola.blogspot.com>.
- Lane, N., 2015, *The Vital Question: Why Is Life the Way It Is?*, London: Profile Books.
- Large, R.; Halpin, J.; Lounejeva, E.; Danyushevsky, L.; Maslennikov, V., et al., 2015, «Cycles of nutrient trace elements in the Phanerozoic ocean», *Gondwana Res.*, 28(4):1282-93.
- Laubichler, M. D.; Rheinberger, H.-J., 2006, «August Weismann and Theoretical Biology», *Biol. Theory*, 1(2):195-98.
- Lawton, J. H.; Heads, P. A., 1984, «Bracken, Ants and Extrafloral Nectaries. I. the Components of the System», *J. Anim. Ecol.*, 53:995-1014.
- Leliaert, F.; Smith, D.; Moreau, H.; Herron, M.; Verbruggen, H., et al., 2012, «Phylogeny and molecular evolution of the green algae», *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.*, 31:1-46.
- Lenton, T.; Boyle, R.; Poulton, S.; Shields-Zhou, G.; Butterfield, N., 2014, «Co-evolution of eukaryotes and ocean oxygenation in the Neoproterozoic era», *Nat. Geosci.*, 7:257-65.
- Lenton, T.; Crouch, M.; Johnson, M.; Pires, N.; Dolan, L., 2012, «First plants cooled the Ordovician», *Nat. Geosci.*, 5(2):86-89.
- Lenton, T.; Dahl, T.; Daines, S.; Mills, B.; Ozaki, K., et al., 2016, «Earliest land plants created modern levels of atmospheric oxygen», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 113(35):9704-9.
- Levin, D., 1993, «Local Speciation in Plants – the Rule Not the Exception», *Syst. Bot.*, 18(2):197-208.
- Levin, D., 2000, *The Origin, Expansion, and Demise of Plant Species*, New York: Oxford University Press.
- Levin, D., 1971, «The Origin of Reproductive Isolating Mechanisms in Flowering Plants», *Taxon*, 20:91-113.
- Levy, R.; Harwood, D. M.; Florindo, F.; Sangiorgi, F.; Tripathi, R., et al., 2016, «Antarctic ice sheet sensitivity to atmospheric CO₂ variations in the early to mid-Miocene», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 113:3453-58.
- Lewis, L. A., 2017, «Hold the salt: Freshwater origin of primary plastids», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 12:9759-60.
- Li, S.; Xing, Y.; Valdes, P. J.; Huang, Y.; Su, T., et al., 2018, «Oligocene climate signals and forcings in Eurasia revealed by plant macrofossil and modelling results», *Gondwana Res.*, 61:115-27.
- Li, Z.-X.; Evans, D.; Halverson, G., 2013, «Neoproterozoic glaciations in a revised global palaeogeography from the breakup of Rodinia to the assembly of Gondwanaland», *Sediment. Geol.*, 294:219-32.
- Libertín, M.; Kvaček, J.; Bek, J.; Žárský, V.; Štorch, P., 2018, «Sporophytes of polysporangiate land plants from the early Silurian period may have been photosynthetically autonomous», *Nat. Plants*, 4(5):269-71.
- Liebrand, D.; De Bakker, A. T. M.; Beddow, H. M.; Wilson, P. A.; Bohaty, S. M., et al., 2017, «Evolution of the early Antarctic ice ages», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 114:3867-3872.
- Ligrone, R.; Duckett, J. G.; Renzaglia, K. S., 2012, «Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective», *Ann. Bot.*, 109:851-71.
- Limpens, J.; Berendse, F.; Blodau, C.; Canadell, J. G.; Freeman, C., et al., 2008, «Peatlands and the carbon cycle: from local processes to global implications – a synthesis», *Biogeosciences*, 5(5):1475-91.
- Linkies, A.; Graeber, K.; Knight, C.; Leubner-Metzger, G., 2010, «The evolution of seeds», *New Phytol.*, 186(4):817-31.
- Lisiecki, L. E., 2010, «Links between eccentricity forcing and the 100,000-year glacial cycle», *Nat. Geosci.*, 3:349-52.
- Liu, Y.; Cox, C.; Wang, W.; Goffinet, B., 2014, «Mitochondrial phylogenomics of early land plants: mitigating the effects of saturation, compositional heterogeneity, and codon-usage bias», *Syst. Biol.*, 63:678-862.
- Lloyd, D.; Shoen, D., 1992, «Self- and cross-fertilization in plants. I. Functional dimensions», *Int. J. Plant Sci.*, 153:358-69.
- Lobova, T.; Mori, S., 2005, «Checklist of Species Dispersed by Bats in Central French Guiana. http://www.nybg.org/botany/tlobova/mori/batsplants/batdispersal/batdispersal_frameset.htm.

- Looy, C.; Brugman, W.; Dilcher, D.; Visscher, H., 1999, «The delayed resurgence of equatorial forests after the Permian-Triassic ecologic crisis», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 96:13857-62.
- Lord, E., 2000, «Adhesion and cell movement during pollination: Cherchez la femme», *Trends Plant Sci.*, 5:368-73.
- Lorts, C.; Briggeman, T.; Sang, T., 2008, «Evolution of fruit types and seed dispersal: a phylogenetic and ecological snapshot», *J. Systematics Evol.*, 46:396-404.
- Lowe, J. J.; Walker, M. J., 2014, *Reconstructing Quaternary Environments*, London: Routledge.
- Lowry, D.; Hopkins, R., 2014, «Speciation and natural selection», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. J. Losos, pp. 512-19, Princeton: Princeton University Press.
- Lucas, William J.; Jung Youn Lee, 2004, «Plasmodesmata as a Supracellular Control Network in Plants», *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 5: 712–26.
- Lunau, K., 2002, «The evolution of flowering plants, flower visitors and interactions between them – a look at flower biology with G. von Wahlenstern», *Bonn. Zool. Monogr.*, 50:109-36.
- Lyons, T.; Reinhard, C.; Planavsky, N., 2014, «The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere», *Nature*, 506(7488):307-15.
- Mack, A., 2000, «Did fleshy fruit pulp evolve as a defence against seed loss rather than as a dispersal mechanism?», *J. Biosci.*, 25:93-97.
- Magallón, S.; Gómez-Acevedo, S.; Sánchez-Reyes, L.; Hernández-Hernández, T., 2015, «A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity», *New Phytol.*, 207(2):437-53.
- Magallón, S.; Hilu, K.; Quandt, D., 2013, «Land plant evolutionary timeline: gene effects are secondary to fossil constraints in relaxed clock estimation of age and substitution rates», *Am. J. Bot.*, 100(3):556-73.
- Magallon, S.; Sanderson, M. J., 2001, «Absolute diversification rates in angiosperm clades», *Evolution (N. Y.)*, 55(9):1762-80.
- Magill, R., 2010, «Moss diversity: New look at old numbers», *Phytotaxa*, 9:167-74.
- Mallet J. 2008. Hybridization, ecological races and the nature of species: Empirical evidence for the ease of speciation. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 363:2971–86
- Mallet, J., 2010, «Why was Darwin's view of species rejected by twentieth century biologists?», *Biol. Philos.*, 10:497-527.
- Martin, W.; Sousa, F.; Lane, N., 2014, «Evolution Energy at Life's Origin», *Science*, 344(6188):1092-93.
- Martínez-Millán, M., 2010, «Fossil record and age of the Asteridae», *Bot. Rev.*, 76:83-135.
- Massoni, J.; Couvreur, T.; Sauquet, H., 2015, «Five major shifts of diversification through the long evolutionary history of Magnoliidae (angiosperms)», *BMC Evol. Biol.*, 15:49.
- Mathews, S., 2009, «Phylogenetic Relationships among Seed Plants: Persistent Questions and the Limits of Molecular Data», *Am. J. Bot.*, 96(1):228-36.
- Mathews, S.; Kramer, E. M., 2012, «The evolution of reproductive structures in seed plants: a re-examination based on insights from developmental genetics», *New Phytol.*, 194(4):910-23.
- Matsunaga, K.; Tomescu, A., 2016, «Root evolution at the base of the lycophyte clade: insights from an Early Devonian lycophyte», *Ann. Bot.*, 117:585-98.
- Mayr, E., 1982, *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*, Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.
- McAdam, S.; Brodribb, T., 2013, «Ancestral stomatal control results in a canalization of fern and lycophyte adaptation to drought», *New Phytol.*, 198:429-41.
- McElwain, J. C.; Beerling, D. J.; Woodward, F. I., 1999, «Fossil plants and global warming at the Triassic-Jurassic boundary», *Science*, 285:386-1390.
- McGee, M.; Borstein, S.; Neches, R.; Buescher, H.; Seehausen, O.; Wainwright, P., 2015, «A pharyngeal jaw evolutionary innovation facilitated extinction in Lake Victoria cichlids», *Science*, 350:1077-79.
- Mendes, M.; Dinis, J.; Pais, J.; Friis, E. M., 2014, «Vegetational composition of the Early Cretaceous Chicalhão flora (Lusitanian Basin, western Portugal) based on palynological and mesofossil assemblages», *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 200:65-81.
- Mendes, M.; Dinis, J.; Pais, J.; Friis, E. M., 2011, «Early cretaceous flora from Vale Painho (Lusitanian basin, western Portugal): An integrated palynological and mesofossil study», *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 166:152-62.
- Mendes, M.; Grimm, G.; Pais, J.; Friis, E. M., 2014, «Fossil Kajanthus lusitanicus gen. et sp. nov. from Portugal: floral evidence for Early Cretaceous Lardizabalaceae (Ranunculales, basal eudicot)», *Grana*, 4:283-301.
- Merced, A., 2015, «Novel insights on the structure and composition of pseudostomata of Sphagnum», *Am. J. Bot.*, 102:1-7.
- Mikkelsen, M.; Harholt, J.; Ulvskov, P.; Johansen, I.; Fangel, J., et al., 2014, «Evidence for land plant cell wall biosynthetic mechanisms in charophyte green algae», *Ann. Bot.*, 114(6):1217-36.
- Mills, B.; Watson, A.; Goldblatt, C.; Boyle, R.; Lenton, T., 2011, «Timing of Neoproterozoic glaciations linked to transport-limited global weathering», *Nat. Geosci.*, 4:861-64.
- Mills, B. J. W.; Krause, A. J.; Scotese, C. R.; Hill, D. J.; Shields, G. A.; Lenton, T. M., 2019, «Modelling the long-term carbon cycle, atmospheric CO₂, and Earth surface temperature from late Neoproterozoic to present day», *Gondwana Res.*, 67:172-86.
- Misof, B.; Liu, S.; Meusemann, K.; Peters, R. S.; Donath, A., et al., 2014, «Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution», *Science*, 346(6210):763-67.
- Mojzsis, S. J.; Harrison, T. M.; Pidgeon, R. T., 2001, «Oxygen-isotope evidence from ancient zircons for liquid water at the Earth's surface 4,300 Myr ago», *Nature*, 409:178-81.
- Montañez, I.; Poulsen, C., 2013, «The Late Paleozoic Ice Age: an evolving paradigm», *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 41:629-56.
- Montañez, I.; Tabor, N.; Niemeier, D.; DiMichele, W.; Frank, T., et al., 2007, «CO₂ — forcing climate and vegetation instability during the late Paleozoic deglaciation», *Science*, 315:87-91.
- Moore, K. R.; Magnabosco, C.; Momper, L.; Gold, D. A.; Bosak, T.; Fournier, G. P., 2019, «An Expanded Ribosomal Phylogeny of Cyanobacteria Supports a Deep Placement of Plastids», *Front. Microbiol.*, 10:1612.
- Morris, J. L.; Puttick, M. N.; Clark, J. W.; Edwards, D.; Kenrick, P., et al., 2018, «The timescale of early land plant evolution», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 115:E2274-83.
- Morton, O., 2008, *Eating the Sun: How Plants Power the Planet*, New York, NY: HarperCollins.
- Moulton, K. L.; West, A. J.; Berner, R. A., 2000, «Solute flux and mineral mass balance approaches to the quantification of plant effects on silicate weathering», *Am. J. Sci.*, 300(7):539-70.
- Mukherjee, I.; Large, R.; Corkrey, R.; Danyushevsky, L., 2018, «The Boring Billion, a slingshot for Complex Life on Earth», *Sci. Rep.*, 8:1-7.
- Mulcahy, D. L., 1979, «The rise of the angiosperms: A genecological factor», *Science*, 206(4414):20-23.
- Mulcahy, D. L.; Mulcahy, G. B., 1987, «The effects of pollen competition», *Am. Sci.*, 75:44-50.
- Mutke, J.; Barthlott, W., 2005, «Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales», *Biol. Skr.*, 55:521-31.
- Nagalingum, N.; Marshall, C.; Quental, T.; Rai, H.; Little, D.; Mathews, S., 2011, «Recent synchronous radiation of a living fossil», *Science*, 334:796-99.
- Nauheimer, L.; Metzler, D.; Renner, S. S., 2012, «Global history of the ancient monocot family Araceae inferred with models accounting for past continental positions and previous ranges based on fossils», *New Phytol.*, 195(4):938-50.
- Nelsen, M.; DiMichele, W.; Peters, S.; Boyce, C., 2016, «Delayed fungal evolution did not cause the Paleozoic peak in coal production», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Nicholls, E.; Hempel de Ibarra, N., 2014, «Bees associate colour cues with differences in pollen rewards», *J. Exp. Biol.*
- Nicolson, T., 1967, «Vesicular-arbuscular mycorrhiza – a universal plant symbiosis», *Sci. Prog.*, 55:561-81.
- Niklas, K., 1997, *The Evolutionary Biology of Plants*, Chicago: University of Chicago Press.
- Niklas, K., 2016, *Plant Evolution: An Introduction to the History of Life*, Chicago, London: University of Chicago Press.
- Niklas, K.; Kutschera, U., 2010, «The evolution of the land plant life cycle», *New Phytol.*, 185(1):27-41.
- Niklas, K.; Newman, S., 2013, «The origins of multicellular organisms», *Evol. Dev.*, 15(1):41-52.
- Niklas, K.; Tiffney, B.; Knoll, A., 1983, «Patterns in Vascular Land Plant Diversification», *Nature*, 303(5918):614-16.
- Niklas, K. J., 2004, «Computer models of early land plant evolution», *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 32:47-66.
- Niklas, K. J., 2006, «The role of phyllotactic pattern as a “developmental constraint” on the interception of light by leaf surfaces», *Evolution (N. Y.)*, 42:1-16.
- Nosil, P.; Harmon, L. J.; Seehausen, O., 2009, «Ecological explanations for (incomplete) speciation», *Trends Ecol. Evol.*, 24(3):145-56.
- Nowak, H.; Schneebeil-Hermann, E.; Kustatscher, E., 2019, «No mass extinction for land plants at the Permian-Triassic transition», *Nat. Commun.*, 10:384.
- Nutman, A.; Bennett, V.; Friend, C.; Van Kranendonk, M.; Chivas, A., 2016, «Rapid emergence of life shown by discovery of 3,700-million-year-old microbial structures», *Nature*.
- Ødegaard, F., 2000, «How many species of arthropods? Erwin's estimate revised», *Biol. J. Linn. Soc.*, 71:583-97.
- Olson, J. M., 2006, «Photosynthesis in the Archean Era», *Photosynth. Res.*, 88(2):109-17.
- Ontl, T.; Schulte, L., 2012, «Soil carbon storage», *Nat. Educ. Knowl.*, 3:35.
- Orr, H., 2009, «Fitness and its role in evolutionary genetics», *Nat. Rev. Genet.*, 10(8):531-39.
- Osborne, B.; Bergman, B., 2009, «Why does Gunnera do it and other angiosperms don't? An evolutionary perspective on the Gunnera – Nostoc symbiosis», in *Prokaryotic Symbionts in Plants*, ed. K. Pawlowski, pp. 207-24, Dordrecht, New York: Springer.
- Osborne, C. P.; Beerling, D. J., 2006, «Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C-4 plants», *Philos. Trans. R. Soc. B Biological Sci.*, 361(1465):173-94.

- Ostevik, L.; Moyers, B.; Owens, G.; Rieseberg, L., 2012, «Parallel Ecological Speciation in Plants?», *Int. J. Ecol.*, 1-17.
- Otto, S.; Gerstein, A., 2008, «The evolution of haploidy and diploidy», *Curr. Biol.*, 18(24):1121-24.
- Owen, Denis F., and Richard G. Wiegert. 1981. "Mutualism between Grasses and Grazers: An Evolutionary Hypothesis." *Oikos* 36: 376–78.
- Pagani, M.; Huber, M.; Liu, Z. H.; Bohaty, S. M.; Henderiks, J., et al., 2011, «The Role of Carbon Dioxide During the Onset of Antarctic Glaciation», *Science*, 334(6060):1261-64.
- Pagani, M.; LaRiviere, J.; Ravelo, A., 2010, «High Earth-system climate sensitivity determined from Pliocene carbon dioxide concentrations», *Nat. Geosci.*, 3:27-30.
- Pais, J.; Rocha, R., 2010, *Quadro de Divisões Estratigráficas*, Lisboa: Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade Nova de Lisboa.
- Pällike, H.; Norris, R. D.; Herrle, J. O.; Wilson, P. A.; Coxall, H. K., et al., 2006, «The heartbeat of the Oligocene climate system», *Science*, 314:1894-98.
- Parfrey, L. W.; Barbero, E.; Lasser, E.; Dunthorn, M.; Bhattacharya, D., et al., 2006, «Evaluating support for the current classification of eukaryotic diversity», *PLoS Genet.*, 2(12):2062-73.
- Parfrey, L.; Lahr, D.; Knoll, A.; Katz, L., 2011, «Estimating the timing of early eukaryotic diversification with multigene molecular clocks», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 108(33):13624-29.
- Pearse, Ian S., Walter D. Koenig, and Dave Kelly. 2016. "Mechanisms of Mast Seeding: Resources, Weather, Cues, and Selection." *New Phytologist* 212: 546–62.
- Pekar, S. F.; Christie-Blick, N., 2008, «Resolving apparent conflicts between oceanographic and Antarctic climate records and evidence for a decrease in pCO₂ during the Oligocene through early Miocene (34-16 Ma)», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 260: 41-49.
- Pellmyr, O., 2003, «Yuccas, Yucca moths, and coevolution», *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 90:35-55.
- Peñalver, E.; Labandeira, C. C.; Barrón, E.; Delclòs, X.; Nel, P., et al., 2012, «Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 109:8623-28.
- Perez-Jones, A.; Park, K. W.; Polge, N.; Colquhoun, J.; Mallory-Smith, C. A., 2007, «Investigating the mechanisms of glyphosate resistance in *Lolium multiflorum*», *Planta*, 226(2):395-404.
- Petersen, K. B.; Burd, M., 2017, «Why did heterospory evolve?», *Biol. Rev.*, 92:1739-54.
- Petit, R. J.; Hampe, A., 2006, «Some Evolutionary Consequences of Being a Tree», *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37:187-214.
- Peyser, C.; Poulsen, C., 2008, «Controls on Permo-Carboniferous precipitation over tropical Pangea: a GCM sensitivity study», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 268:181-92.
- Phillimore, A., 2014, «Geography, range evolution, and speciation», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. J. Losos, 504-11, Princeton: Princeton University Press.
- Phillips, T.; DiMichele, W., 1992, «Comparative ecology and life-history biology of arborescent lycopids in Late Carboniferous swamps of Euramerica», *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 79:560-88.
- Phipps, C.; Taylor, T.; Taylor, E.; Cúneo, R.; Boucher, L.; Yao, X., 1998, «*Osmunda* (Osmundaceae) from the Triassic of Antarctica: an example of evolutionary stasis», *Am. J. Bot.*, 85(6):888.
- Pigliucci, M., 2003, «Species as family resemblance concepts: The (dis-)solution of the species problem?», *Bioessays*, 25:596-602.
- Pigliucci, M., 2007, «Do we need an extended evolutionary synthesis?», *Evolution (N. Y.)*, 61(12): 2743-49.
- Pigot, A.; Tobias, J.; Jetz, W., 2016, «Energetic Constraints on Species Coexistence in Birds», *PLoS Biol.*, 14(3):e1002407.
- Piombino, A., 2016, «The heavy links between geological events and vascular plants evolution: a brief outline», *Int. J. Evol. Biol.*, 2016:1-9.
- Pirani, J.; Prado, J., 2012, «Embryopsida, a new name for the class of land plants», *Taxon*, 61:1096-98.
- Poças, E.; Pereira, D.; Pais, J., 2003, «Análise Palinológica Preliminar da Formação de Vale Álvaro (Bragança, NE Portugal)», *Ciências da Terra*, n.º esp., V:A130-33.
- Ponce-Toledo, R. I.; Deschamps, P.; López-García, P.; Zivanovic, Y.; Benzerara, K.; Moreira, D., 2017, «An Early-Branching Freshwater Cyanobacterium at the Origin of Plastids», *Curr. Biol.*, 27:p386-391.
- Popper, K. R., 1959, *The Logic of Scientific Discovery*, New York: Basic Books.
- Pott, R., 1996, «Plant communities as subject of research of phytosociology in Germany», in *Advances in Phytosociology*, pp. 115-24, Bilbao: Euskal Herriko Unibertsitatea.
- Poulton, S. W.; Fralick, P. W.; Canfield, D. E., 2004, «The transition to a sulphidic ocean ~1.84 billion years ago», *Nature*, 431:173-77.
- Pound, M. J.; Haywood, A. M.; Salzmann, U.; Riding, J. B., 2012, «Global vegetation dynamics and latitudinal temperature gradients during the Mid to Late Miocene (15.97-5.33Ma)», *Earth-Science Rev.*, 112:1-22.
- PPG I, 2016, «A community-derived classification for extant lycophytes and ferns», *Journal of Systematics and Evolution*, 54:563–603.
- Prasad, V.; Strömberg, C. A. E.; Alimohammadian, H.; Sahni, A., 2005, «Paleontology: Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers», *Science*, 310:1177-80.
- Presstianni, C.; Gerrienne, P., 2010, «Early seed plant radiation: an ecological hypothesis», *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 339:71-80.
- Price, G.; Twitchett, R.; Wheeley, J.; Buono, G., 2013, «Isotopic evidence for long term warmth in the Mesozoic», *Sci Rep.*, 3:1438.
- Prothero, D. R.; Foss, S. E., 2007, «Summary», in *The Evolution of Artiodactyls*, pp. 303-16, Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Pryer, K. M.; Smith, A. R.; Skog, J. E., 1995, «Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and rbcL sequences», *Am. Fern J.*, 85(4): 205-82.
- Qiu, Y.; Taylor, A.; McManus, H., 2012, «Evolution of the life cycle in land plants», *J. Syst. Evol.*, 50:171-194.
- Qiu, Y.-L.; Li, L.; Wang, B.; Chen, Z.; Knoop, V., et al., 2006, «The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 103(42):15511-16.
- R. B. G. Kew, 2016, *The State of the World's Plants Report – 2016*, Kew: Royal Botanic Gardens.
- Radulovici, A.; Archambault, P.; Dufresne, F., 2010, «DNA Barcodes for Marine Biodiversity: Moving Fast Forward?», *Diversity*, 2:450-72.
- Ramstein, G.; Fluteau, F.; Besse, J.; Joussaume, S., 1997, «Effect of orogeny, plate motion and land-sea distribution on Eurasian climate change over the past 30 million years», *Nature*, 386:788-795.
- Rasmussen, B.; Bekker, A.; Fletcher, I., 2013, «Correlation of Paleoproterozoic glaciations based on U–Pb zircon ages for tuff beds in the Transvaal and Huronian Supergroups», *Earth Planet. Sci. Lett.*, 382: 173-80.
- Raup, D.; Sepkoski, J., 1982, «Mass Extinctions in the Marine Fossil Record», *Science*, 215(4539):1501-3.
- Raymo, M.; Ruddiman, W., 1992, «Tectonic forcing of late Cenozoic climate», *Nature*, 359:117-22.
- Redecker, D.; Kodner, R.; Graham, L., 2000, «Glomalean fungi from the Ordovician», *Science*, 289:1920-21.
- Rees, P. M., 2002, «Land-plant diversity and the end-Permian mass extinction», *Geology*, 30(9):827-30.
- Refulio-Rodriguez, N.; Olmstead, R., 2014, «Phylogeny of Lamiidae», *Am. J. Bot.*, 101(2):287-99.
- Remy, W.; Taylor, T. N.; Hass, H.; Kerp, H., 1994, «4-hundred-million-year-old vesicular-arbuscular mycorrhizae», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 91(25): 11841-43.
- Renzaglia, K.; Crandall-Stotler, B.; Pressel, S.; Duckett, J.; Schuette, S.; Strother, P., 2015, «Permanent spore dyads are not “a thing of the past”: on their occurrence in the liverwort *Haplomitrium* (Haplomitriopsida)», *Bot. J. Linn. Soc.*, 1-12.
- Retallack, G., 2015, «Late Ordovician Glaciation Initiated by Early Land Plant Evolution and Punctuated by Greenhouse Mass Extinctions», *J. Geol.*, 123:509-38.
- Ricci, J.; Quidelleur, X.; Pavlov, V.; Orlov, S.; Shatsillo, A.; Courtillot, V., 2013, «New ⁴⁰Ar/³⁹Ar and K–Ar ages of the Viluy traps (Eastern Siberia): Further evidence for a relationship with the Frasnian–Famennian mass extinction», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 386:531-40.
- Rice, W.; Hostert, E., 1993, «Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years», *Evolution (N. Y.)*, 47:1637-53.
- Richards, R., 2012, «Darwin's principles of divergence and natural selection: Why Fodor was almost right», *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.*, 43:256-68.
- Ridgwell, A.; Zeebe, R., 2005, «The role of the global carbonate cycle in the regulation and evolution of the Earth system», *Earth Planet. Sci. Lett.*, 234(3):299-315.
- Riding, R., 1999, «The term stromatolite: towards an essential definition», *Lethaia*, 32(4):321-30.
- Rieseberg, L. H.; Willis, J. H., 2007, «Plant speciation», *Science*, 317(5840):910-14.
- Rieseberg, L. H.; Wood, T. E.; Baack, E. J., 2006, «The nature of plant species», *Nature*, 440(7083):524-27.
- Rivero, L.; Scholl, R.; Holomuzki, N.; Crist, D.; Grotewold, E.; Brkljacic, J., 2014, «Handling Arabidopsis plants: growth, preservation of seeds, transformation, and genetic crosses», *Methods Mol. Biol.*, 1062:3-25.
- Robinson, M.; Dowsett, H.; Chandler, M., 2008, «Pliocene role in assessing future climate impacts», *Eos (Washington, DC)*, 89:501-2.
- Rohde, K., 1992, «Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause», *Oikos*, 65:514-527.
- Roscher, M.; Schneider, J., 2006, «Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context», *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* 265(1):95-136.
- Rosenzweig, M., 1995, *Species Diversity in Space and Time*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Roskov, Y.; Ower, G.; Orrell, T.; Nicolson, D.; Bailly, N., et al., 2019, *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist*, www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands.

- Rothfels, C.; Li, F.-W.; Sigel, E.; Huiet, L.; Larsson, A., et al., 2015, «The evolutionary history of ferns inferred from 25 low-copy nuclear genes», *Am. J. Bot.*, 102:1089-1107.
- Rothwell, G. W.; Nixon, K. C., 2006, «How does the inclusion of fossil data change our conclusions about the phylogenetic history of euphyllophytes?», *Int. J. Plant Sci.*, 167(3):737-49.
- Rothwell, G.; Crepet, W.; Stockey, R., 2009, «Is the Anthophyte Hypothesis Alive and Well? New Evidence from the Reproductive Structures of Bennettitales», *Am. J. Bot.*, 96(1):296-322.
- Rothwell, G.; Mapes, G.; Stockey, R.; Hilton, J., 2012, «The seed cone *Eathiestrobos* gen. nov.: Fossil evidence for a Jurassic origin of Pinaceae», *Am. J. Bot.*, 99:708-20.
- Rothwell, G.; Wyatt, S.; Tomescu, A., 2014, «Plant evolution at the interface of paleontology and developmental biology: An organism-centered paradigm», *Am. J. Bot.*, 101(6):899-913.
- Royer, D., 2006, «CO₂-forced climate thresholds during the Phanerozoic», *Geochim. Cosmochim. Acta*, 70:56655675.
- Royer, D. L.; Donnadieu, Y.; Park, J.; Kowalczyk, J.; Godderis, Y., 2014, «Error Analysis of CO₂ and O₂ Estimates from the Long-Term Geochemical Model Geocarbsulf», *Am. J. Sci.*, 314(9):1259-83.
- Royer, D.; Berner, R.; Montanez, I.; Tabor, N.; Beerling, D., 2004, «CO₂ as the primary driver of Phanerozoic climate», *GSA Today*, 14:4-10.
- Rubinstein, C. V.; Gerrienne, P.; De la Puente, G. S.; Astini, R. A.; Steemans, P., 2010, «Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana)», *New Phytol.*, 188(2):365-69.
- Rudall, P.; Bateman, R., 2011, «Defining the limits of flowers: the challenge of distinguishing between the evolutionary products of simple versus compound strobili», *Philos. Trans. R. Soc. L. B Biol. Sci.*, 365:397-409.
- Ruddiman, W. F., 2010, «Climate. A paleoclimatic enigma?», *Science*, 328(5980):838-39.
- Ruhfel, B.; Gitzendanner, M.; Soltis, P.; Soltis, D.; Burleigh, J., 2014, «From algae to angiosperms—inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes», *BMC Evol. Biol.*, 14(1):23.
- Rundle, H.; Nosil, P., 2005, «Ecological speciation», *Ecol. Lett.*, 8(8):336-52.
- Ruthenberg, H., 1980, *Farming Systems in the Tropics*, Oxford, New York: Clarendon Press; Oxford University Press, 3.^a ed.
- Roveri M.; Flecker, R.; Krijgsman, W.; Lofi, J.; Lugli, S., et al., 2014, «The Messinian Salinity Crisis: Past and future of a great challenge for marine sciences», *Mar. Geol.* 352:25–58.
- Saal, A. E.; Hauri, E. H.; Van Orman, J. A.; Rutherford, M. J., 2013, «Hydrogen Isotopes in Lunar Volcanic Glasses and Melt Inclusions Reveal a Carbonaceous Chondrite Heritage», *Science*, 340(6138):1317-20.
- Sack, L.; Holbrook, N., 2006, «Leaf hydraulics», *Annu. Rev. Plant Biol.*, 57:361-81.
- Sage, R.; Sage, T.; Kocacinar, F., 2012, «Photorespiration and the Evolution of C-4 Photosynthesis», *Annu. Rev. Plant Biol.*, 63:19-47.
- Salamon, M. A.; Gerrienne, P.; Steemans, P.; Gorzelak, P.; Filipiak, P., et al., 2018, «Putative Late Ordovician land plants», *New Phytol.*, 218:1305-9.
- Sankaran, M.; Hanan, N. P.; Scholes, R. J.; Ratnam, J.; Augustine, D. J., et al., 2005, «Determinants of woody cover in African savannas», *Nature*, 438:846-49.
- Santillán Zerón, M., 2009, «De Darwin y Mendel a la biología de sistemas», *Miscelánea Matemática*, 49:15-32.
- Santos, B., 2010, *Um Discurso sobre as Ciências*, Porto: Edições Afrontamento, 16.^a ed.
- Sargent, R. D., 2004, «Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms», *Proc. R. Soc. London, Ser. B Biol. Sci.*, 271(1539):603 LP–608.
- Schaller, M.; Fung, M.; Wright, J.; Katz, M.; Kent, D., 2016, «Impact ejecta at the Paleocene-Eocene boundary», *Science*, 354(6309):225-29.
- Scher, H. D.; Whittaker, J. M.; Williams, S. E.; Latimer, J. C.; Kordesch, W. E. C.; Delaney, M. L., 2015, «Onset of Antarctic Circumpolar Current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies», *Nature*, 523:580-583.
- Schluter, D., 2009, «Evidence for ecological speciation and its alternative», *Science*, 323(5915):737-41.
- Schluter, D., 2014, «Speciation and macroevolution», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. J. Losos, pp. 483-87, Princeton: Princeton University Press.
- Schmid-Siegert, E.; Sarkar, N.; Iseli, C.; Calderon, S.; Gouhier-Darimont, C., et al., 2017, «Low number of fixed somatic mutations in a long-lived oak tree», *Nat. Plants*, 3(12):926-29.
- Schoene, B.; Samperton, K. M.; Eddy, M. P.; Keller, G.; Adatte, T., et al., 2014, «U-Pb geochronology of the Deccan Traps and relation to the end-Cretaceous mass extinction», *Science*, 347:182-184.
- Schonenberger, J.; Anderberg, A. A.; Sytsma, K. J., 2005, «Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the Ericales», *Int. J. Plant Sci.*, 166(2):265-88.
- Schopf, J.; Kitajima, K.; Spicuzza, M.; Kudryavtsev, A.; Valley, J., 2017, «SIMS analyses of the oldest known assemblage of microfossils document their taxon-correlated carbon isotope compositions», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Schopf, J.; Kudryavtsev, A.; Walter, M.; Van Kranendonk, M.; Williford, K., et al., 2015, «Sulfur-cycling fossil bacteria from the 1.8-Ga Duck Creek Formation provide promising evidence of evolution's null hypothesis», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*
- Schulte, P.; Alegret, L.; Arenillas, I.; Arz, J. A.; Barton, P. J., et al., 2010, «The Chicxulub Asteroid Impact and Mass Extinction at the Cretaceous-Paleogene Boundary», *Science*, 327(5970):1214-18.
- Sequeira, M.; Espírito-Santo, D.; Aguiar, C.; Capelo, J.; Honrado, J., 2011, *Checklist da Flora de Portugal (Continental, Açores e Madeira)*, Alfa-Associação Lusitana de Fitossociologia. ALFA-Associação Lusitana de Fitossociologia, Lisboa.
- Servidio, M. R.; Hermisson, J.; Van Doorn, G. S., 2013, «Hybridization may rarely promote speciation», *J. Evol. Biol.*, 26:282-85.
- Shah, P.; McCandlish, D. M.; Plotkin, J. B., 2015, «Contingency and entrenchment in protein evolution under purifying selection», *Proc. Natl. Acad. Sci.*
- Sheehan, H.; Hermann, K.; Kuhlmeier, C., 2013, «Color and scent: How single genes influence pollinator attraction», *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 77:117-33.
- Shi, G.; Waterhouse, J., 2010, «Late Palaeozoic global changes affecting high-latitude environments and biotas: an introduction», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 298:1-16.
- Silvestro, D.; Cascales-Miñana, B.; Bacon, C. D.; Antonelli, A., 2015, «Revisiting the origin and diversification of vascular plants through a comprehensive Bayesian analysis of the fossil record», *New Phytol.*, 207(2):425-36.
- Simpson, M., 2019, *Plant Systematics*, Burlington, MA: Academic Press, 3.^a
- Sites, J.; Marshall, J., 2003, «Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology», *Trends Ecol. Evol.*, 18(9):462-70.
- Sitte, P.; Weiller, E.; Bresinsky, A.; Kadereit, J.; Kadereit, C., 2003, *Strasburger: Tratado de Botánica*, Barcelona: Ed. Omega.
- Sleep, N.; Bird, D.; Pope, E., 2011, «Serpentine and the dawn of life», *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.*, 366(1580):2857-69.
- Smil, V., 2001, *Enriching the Earth: Fritz Haber, Carl Bosch, and the Transformation of World Food Production*, Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Smith, M., 2016, «Cord-forming Palaeozoic fungi in terrestrial assemblages», *Bot. J. Linn. Soc. n/a-n/a*.
- Sneed, M., 1983, «Hyphaene petersiana amongst animals in the Heartland of Africa», *Principes*, 27:141-51.
- Sobolev, S.; Sobolev, A.; Kuzmin, D.; Krivolutsкая, N.; Petrulin, A., et al., 2011, «Linking mantle plumes, large igneous provinces and environmental catastrophes», *Nature*, 477:312-16.
- Soltis, D.; Smith, S.; Cellinese, N.; Wurdack, K.; Tank, D., et al., 2011, «Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa», *Am. J. Bot.*, 98(4):704-30.
- Sperry, J., 2003, «Evolution of water transport and xylem structure», *Int. J. Plant Sci.*, 164(3):S115-27.
- Spichiger, R.-E.; Savolainen, V.; Figeat, M.; Jeanmonod, D., 2009, *Botanique Systématique des Plantes à Fleurs. Une Approche Phylogénétique Nouvelle Des Angiospermes Des Région Tempérées et Tropicales*, Lausanne: Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, 3.^a ed.
- Spooner, D.; Hetterscheid, W.; Van den Berg, R.; Brandenburg, W., 2002, «Plant nomenclature and taxonomy. An horticultural and agronomic perspective», *Hortic. Rev. (Am. Soc. Hortic. Sci.)*, 28:1-60.
- Spooner, D. M., 2009, «DNA barcoding will frequently fail in complicated groups: An example in wild potatoes», *Am. J. Bot.*, 96(6):1177-89.
- Stace, C., 1991, *Plant Taxonomy and Biosystematics*, Cambridge: Cambridge University Press, 2^a ed.
- Stanley, S., 2016, «Estimates of the magnitudes of major marine mass extinctions in earth history», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 113: E6325-E6334.
- Starr, T.; Picton, L.; Thornton, J., 2017, «Alternative evolutionary histories in the sequence space of an ancient protein», *Nature*, 549: 409-413.
- Stearns, S., 2014, «Natural selection, adaptation, and fitness: overview», in *The Princeton Guide to Evolution*, ed. J. Losos, pp. 193-99, Princeton: Princeton University Press.
- Stebbins, G., 1970, «Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollination mechanisms», *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 1:307-26.
- Stebbins, G., 1993, «Concepts of species and genera», in *Flora of North America*, vol. 1, ed. OU Press., pp. 229-46, New York and Oxford: Flora of North America Editorial Committee.
- Stebbins, G.; Dremann, C., 1998, «Jepson Manual chromosome numbers may indicate new “cryptic” native grass species», *Grasslands*, 8:4-5.
- Stebbins, G. L., 1950, *Variation and Evolution in Plants*, New York: Columbia University Press.
- Steemans, P.; Herisse, A. L.; Melvin, J.; Miller, M. A.; Paris, F., et al., 2009, «Origin and radiation of the earliest vascular land plants», *Science*, 324(5925):353.
- Stein, W.; Berry, C.; Hernick, L.; Mannolini, F., 2012, «Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa», *Nature*, 483(7387):78-81.
- Stern, D., 2013, «The genetic causes of convergent evolution», *Nat. Rev. Genet.*, 14(11):751-64.

- Stevens, P., «Angiosperm Phylogeny Website», versão de 14 de julho 2017 [e atualizada desde então]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Stolper, D. A.; Keller, C. B., 2018, «A record of deep-ocean dissolved O₂ from the oxidation state of iron in submarine basalts», *Nature*, 553:323-27.
- Strömberg, C. A. E., 2011, «Evolution of Grasses and Grassland Ecosystems», *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 39:517-44.
- Stüeken, E.; Buick, R.; Guy, B.; Koehler, M., 2015, «Isotopic evidence for biological nitrogen fixation by molybdenum-nitrogenase from 3.2 Gyr», *Nature*, 520: 666-669.
- Stuessy, T., 2004, «A transitional-combinational theory for the origin of angiosperms», *Taxon*, 53(1):3-16.
- Suc, J., 1984, «Origin and Evolution of the Mediterranean Vegetation and Climate in Europe», *Nature*, 307(5950):429-32.
- Suchan, T.; Alvarez, N., 2015, «Fifty years after Ehrlich and Raven, is there support for plant–insect coevolution as a major driver of species diversification?», *Entomol. Exp. Appl.*, (157):98-112.
- Sues, H.; Reisz, R., 1998, «Origins and early evolution of herbivory in tetrapods», *Trends Ecol. Evol.*, 13(4):141-45.
- Sun, G.; Dilcher, D.; Wang, H.; Chen, Z., 2011, «A eudicot from the Early Cretaceous of China», *Nature*, 471(7340):625-28.
- Sun, Jimin, Xijun Ni, Shundong Bi, Wenyu Wu, Jie Ye, Jin Meng, and Brian F. Windley. 2014. "Synchronous Turnover of Flora, Fauna, and Climate at the Eocene-Oligocene Boundary in Asia." *Scientific Reports* 4: 7463.
- Sundaresan, V., 2005, «Control of seed size in plants», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 102(50):17887-88.
- Svensson, E. I., 2012, «Non-ecological speciation, niche conservatism and thermal adaptation: How are they connected?», *Org. Divers. Evol.*, 12:229-240.
- Sweet, A. R.; Braman, D. R.; Lerbekmo, J. F., 1999, «Sequential palynological changes across the composite Cretaceous-Tertiary (K-T) boundary claystone and contiguous strata, western Canada and Montana, USA», *Can. J. Earth Sci.*, 36(5):743-68.
- Taggart, R. E.; Cross, A. T., 2009, «Global greenhouse to icehouse and back again: The origin and future of the Boreal Forest biome», *Glob. Planet. Change*, 65(3):115-21.
- Takhtajan, A., 1986, *Floristic Regions of the World*, Berkeley: University of California Press.
- Takhtajan, A., 1996, «In memory of Arthur Cronquist (1919-1992)», *Brittonia*, 48:376-87.
- Tang, C.; Orme, C.; Bunnefeld, L.; Jones, F.; Powell, S., et al., 2016, «Global monocot diversification: geography explains variation in species richness better than environment or biology», *Bot. J. Linn. Soc.* n/a-n/a.
- Tang, Q.; Pang, K.; Yuan, X.; Xiao, S., 2020, «A one-billion-year-old multicellular chlorophyte», *Nat. Ecol. Evol.*, 4:543-49.
- Tashiro, T.; Ishida, A.; Hori, M.; Igisu, M.; Koike, M., et al., 2017, «Early trace of life from 3.95 Ga sedimentary rocks in Labrador, Canada», *Nature*, 549:516-518.
- Taylor, D.; Li, H.; Dahl, J.; Fago, F.; Zinniker, D.; Moldowan, J., 2006, «Biogeochemical evidence for the presence of the angiosperm molecular fossil oleanane in Paleozoic and Mesozoic non-angiospermous fossils», *Paleobiology*, 32(2):179-90.
- Taylor, L.; Leake, J.; Quirk, J.; Hardy, K.; Banwart, S.; Beerling, D., 2009, «Biological weathering and the long-term carbon cycle: integrating mycorrhizal evolution and function into the current paradigm», *Geobiology*, 7(2):171-91.
- Taylor, T.; Kerp, H.; Hass, H., 2005, «Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 102(16):5892-97.
- Taylor, T.; Taylor, E.; Krings, M., 2009, *Paleobotany. The Biology and Evolution of Fossil Plants*, Amsterdam: Academic Press.
- Teixeira, A.; Ricardo, C., 1993, *Fotossíntese*, Lisboa: Didáctica Editora, 2.^a ed.
- Theunissen, B., 2012, «Darwin and his pigeons. The analogy between artificial and natural selection revisited», *J. Hist. Biol.*, 45:179-212.
- Thien, L.; Azuma, H.; Kawano, S., 2000, «New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms», *Int. J. Plant Sci.*, 161(6):S225-35.
- Thien, L.; Bernhardt, P.; Devall, M.; Chen, Z.; Luo, Y., et al., 2009, «Pollination Biology of Basal Angiosperms (Anita Grade)», *Am. J. Bot.*, 96(1):166-82.
- Thomas, P., 2000, *Trees: Their Natural History*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Thomas, R.; Stanton, D.; Longendorfer, D.; Farr, M., 1978, «Physiological evaluation of the nutritional autonomy of a hornwort sporophyte», *Bot. Gaz.*, 139(3):306-11.
- Tomescu, A. M. F., 2009, «Megaphylls, microphylls and the evolution of leaf development», *Trends Plant Sci.*, 14(1):5-12.
- Tomescu, A.; Wyatt, S.; Hasebe, M.; Rothwell, G., 2014, «Early evolution of the vascular plant body plan – the missing mechanisms», *Curr. Opin. Plant Biol.*, 17:126-36.
- Tomlinson, P., 2012, «Rescuing Robert Brown – The Origins of Angio-Ovule in Seed Cones of Conifers», *Bot. Rev.*, 78:310-34.
- Tribsch, A. 2004. Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation. *J. Biogeogr.* 31:747–60.
- Tripathi, A.; Darby, D., 2018, «Evidence for ephemeral middle Eocene to early Oligocene Greenland glacial ice and pan-Arctic sea ice», *Nat. Commun.*, 9:1038.
- Troscianko, J.; Wilson-Aggarwal, J.; Stevens, M.; Spottiswoode, C., 2016, «Camouflage predicts survival in ground-nesting birds», *Sci Rep.*, 6:19966.
- Turner, S.; Rushmer, T.; Reagan, M.; Moyén, J. F., 2014, «Heading down early on? Start of subduction on Earth», *Geology*, 42(2):139-42.
- Urrutia-Fucugauchi, J.; Camargo-Zanoguera, A.; Pérez-Cruz, L.; Pérez-Cruz, G., 2011, «The Chicxulub multi-ring impact crater, Yucatan carbonate platform, Gulf of Mexico», *Geofis. Int.*, 50-51:99-127.
- Van de Peer, Y.; Mizrachi, E.; Marchal, K., 2017, «The evolutionary significance of polyploidy», *Nat. Rev. Genet.*, 18(7):411-24.
- Van Dijk, P., 2009, «Apomixis: Basics for non-botanists», in *Lost Sex: The Evolutionary Biology of Parthenogenesis*, eds. I. Isa, K. Martens and P. van Dijk, pp. 47-62, Dordrecht: Springer.
- Vasco, A.; Moran, R.; Ambrose, B., 2013, «The evolution, morphology, and development of fern leaves», *Front Plant Sci.*, 4:345.
- Vats, S.; Kumar, S.; Ahuja, P., 2011, «CO₂ sequestration in plants: lesson from divergent strategies», *Photosynthetica*, 49:481-96.
- Vermeij, G., 2005, «From phenomenology to first principles: towards a theory of diversity», *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 56:12-23.
- Villarreal, J.; Cargill, D.; Hagborg, A.; Soderstrom, L.; Renzaglia, K., 2010, «A synthesis of hornwort diversity: Patterns, causes and future work», *Phytotaxa*, 9:150-66.
- Visscher, P. M.; Goddard, M. E., 2019, «From R. A. Fisher's 1918 Paper to GWAS a century later», *Genetics.*, 211:1125-30.
- Vogt, L.; Bartolomeaus, T.; Giribet, G., 2010, «The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data», *Cladistics*, 26(3):301-25.
- Von Konrat, M.; Soderstrom, L.; Renner, M. A. M.; Hagborg, A.; Briscoe, L.; Engel, J. J., 2010, «Early Land Plants Today (ELPT): How many liverwort species are there?», *Phytotaxa*, 9:22-40.
- Vozzo, J. A., 2002, *Tropical Tree Seed Manual*, Washington, D. C.: U. S. Dept. of Agriculture, Forest Service.
- Wacey, D.; Kilburn, M. R.; Saunders, M.; Cliff, J.; Brasier, M. D., 2011, «Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia», *Nat. Geosci.*, 4(10):698-702.
- Wagner, G. P.; Altenberg, L., 1996, «Perspective: complex adaptations and the evolution of evolvability», *Evolution*, 50(3):967—976.
- Walker, T., 2012, *Plants: A Very Short Introduction*, Oxford; New York: Oxford University Press.
- Wallace, M. W.; Hood, A.; Shuster, A.; Greig, A.; Planavsky, N. J.; Reed, C. P., 2017, «Oxygenation history of the Neoproterozoic to early Phanerozoic and the rise of land plants», *Earth Planet. Sci. Lett.*, 466:12-19.
- Wang, S.; Li, L.; Li, H.; Sahu, S. K.; Wang, H., et al., 2020, «Genomes of early-diverging streptophyte algae shed light on plant terrestrialization», *Nat. Plants*, 6:95-106.
- Wang, X., 2010, «Suggested angiosperm ancestors», in *The Dawn Angiosperms*, vol. 121, pp. 5-16, Springer Berlin Heidelberg.
- Wang, X.; Duan, S.; Geng, B.; Cui, J.; Yang, Y., 2007, «Schmeissneria: a missing link to angiosperms?», *BMC Evol. Biol.*, 7:14.
- Wang, X. Q.; Ran, J. H., 2014, «Evolution and biogeography of gymnosperms», *Mol. Phylogenet. Evol.*, 75(1):24-40.
- Wang, Z. Q., 2004, «A new Permian gnetalean cone as fossil evidence for supporting current molecular phylogeny», *Ann. Bot.*, 94:281-88.
- Ward, L.; Kirschvink, J.; Fischer, W., 2016, «Timescales of Oxygenation Following the Evolution of Oxygenic Photosynthesis», *Orig. Life Evol. Biosph.*, 46:51-65.
- Waser, N., 1986, «Flower constancy: definition, cause and measurement», *Am. Nat.*, 127:593-603.
- Weir, J. T.; Schluter, D., 2007, «The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals», *Science*, 315(5818):1574-76.
- Wellman, C., 2014, «The nature and evolutionary relationships of the earliest land plants», *New Phytol.*, 202:1-3.
- Wellman, C.; Osterloff, P.; Mohiuddin, U., 2003, «Fragments of the earliest land plants», *Nature*, 425(6955):282-85.
- Wellman, C.; Strother, C., 2015, «The terrestrial biota prior to the origin of land plants (embryophytes): a review of the evidence», *Palaeontology*, 58(4):601-27.
- Weng, J.-K.; Chapple, C., 2010, «The origin and evolution of lignin biosynthesis», *New Phytol.*, 187(2):273-85.
- Werner, G. D.; Cornwell, W. K.; Sprent, J. I.; Kattge, J.; Kiers, E. T., 2014, «A single evolutionary innovation drives the deep evolution of symbiotic N₂-fixation in angiosperms», *Nat. Commun.*, 5:4087.
- Wheat, C.; Vogel, H.; Wittstock, U.; Braby, M.; Underwood, D.; Mitchell-Olds, T., 2007, «The genetic basis of a plant-insect coevolutionary key innovation», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104(51):20427-31.

- White, F., 1983, *The Vegetation of Africa*, Paris: UNESCO Press.
- Wu, Y.; You, H. L.; Li, X. Q., 2018, «Dinosaur-associated Poaceae epidermis and phytoliths from the Early Cretaceous of China», *Natl. Sci. Rev.*, 5:721–727.
- Wickett, N.; Mirarab, S.; Nguyen, N.; Warnow, T.; Carpenter, E., et al., 2014, «Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 111(45):E4859–68.
- Widmer, A.; Lexer, C.; Cozzolino, S., 2009, «Evolution of reproductive isolation in plants», *Heredity (Edinb.)*, 102(1):31–38.
- Wiens, J. J., 2004, «Speciation and ecology revisited: Phylogenetic niche conservatism and the origin of species», *Evolution (N. Y.)*, 58:193–97.
- Wikipédia, 2015, «Survival of the fittest», última modificação a 7 de julho de 2020, https://en.wikipedia.org/wiki/Survival_of_the_fittest.
- Wilf, P.; Johnson, K., 2004, «Land plant extinction at the end of the Cretaceous: a quantitative analysis of the North Dakota megafossil record», *Paleobiology*, 30(3):347–68.
- Wilkins, J., 2008, «Species concepts in modern literature: summary of 26 species concepts», *Reports NCSE*, 26(4).
- Willeit, M.; Ganopolski, A.; Calov, R.; Robinson, A.; Maslin, M., 2015, «The role of CO₂ decline for the onset of Northern Hemisphere glaciation», *Quat. Sci. Rev.*, 119:22–34.
- William Birky, C.; Barraclough, T. G., 2009, «Asexual speciation», in *Lost Sex: The Evolutionary Biology of Parthenogenesis*, eds. I. Schön, P. van Dijk, K. Martens, pp. 201–216, Dordrecht: Springer Netherlands.
- Williams, C. J.; Mendell, E. K.; Murphy, J.; Court, W. M.; Johnson, A. H.; Richter, S. L., 2008, «Paleo environmental reconstruction of a Middle Miocene forest from the western Canadian Arctic», *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 261(1–2):160–76.
- Williams, J.; Kendall, B.; Levine, J., 2016, «Rapid evolution accelerates plant population spread in fragmented experimental landscapes», *Science*, 353(6298):482–85.
- Williams, J. H., 2008, «Novelties of the flowering plant pollen tube underlie diversification of a key life history stage», *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 105:11259–11263.
- Williams, J. J.; Mills, B. J. W.; Lenton, T. M., 2019, «A tectonically driven Ediacaran oxygenation event», *Nat. Commun.*, 10:2690.
- Willis, K. J.; McElwain, J. C., 2013, *The Evolution of Plants*, New York: Oxford University Press.
- Wing, S.; Strömberg, C.; Hickey, L.; Tiver, F.; Willis, B., et al., 2012, «Floral and environmental gradients on a Late Cretaceous landscape», *Ecol. Monogr.*, 82(1):23–47.
- Winn, A., 1985, «Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats», *J. Ecol.*, 73:831–40.
- Wodniok, S.; Brinkmann, H.; Glockner, G.; Heidel, A. J.; Philippe, H., et al., 2011, «Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key?», *BMC Evol. Biol.*, 11:104.
- Wojciechowski, M., 2013, «Towards a new classification of Leguminosae: Naming clades using non-Linnaean phylogenetic nomenclature», *South African J. Bot.*, 89:85–93.
- Wood, D.; Besnard, G.; Beerling, D. J.; Osborne, C. P.; Christin, P.-A., 2020, «Phylogenomics indicates the “living fossil” *Isoetes* diversified in the Cenozoic», *PLoS One*, 15(6):e0227525.
- Wood, T. E.; Takebayashi, N.; Barker, M. S.; Mayrose, I.; Greenspoon, P. B.; Rieseberg, L. H., 2009, «The frequency of polyploid speciation in vascular plants», *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 106(33):13875–79.
- Wright, S. I.; Barrett, S. C. H., 2010, «The long-term benefits of self-rejection», *Science*, 330(6003):459–60.
- Wu, C.-S.; Chaw, S.-M.; Huang, Y.-Y., 2013, «Chloroplast Phylogenomics Indicates that *Ginkgo biloba* Is Sister to Cycads», *Genome Biol. Evol.*, 5(1):243–54.
- Wyatt, R.; Anderson, L., 1984, «Breeding systems in bryophytes», in *The Experimental Biology of Bryophytes*, eds. A. F. Dyer and J. G. Duckett, New York: Academic Press.
- Xiao, S.; Tang, Q., 2018, «After the boring billion and before the freezing millions: evolutionary patterns and innovations in the Tonian Period», *Emerg. Top. Life Sci.*, 2(2):161–71.
- Yoder, J.; Clancey, E.; Des Roches, S.; Eastman, J.; Gentry, L., et al., 2010, «Ecological opportunity and the origin of adaptive radiations», *J. Evol. Biol.*, 23(8):1581–96.
- You, Y.; Huber, M.; Müller, R. D.; Poulsen, J.; Ribbe, J., 2009, «Simulation of the middle miocene climate optimum», *Geophys. Res. Lett.*, 36:1–5.
- Yuan, X.; Chen, Z.; Xiao, S.; Zhou, C.; Hua, H., 2011, «An early Ediacaran assemblage of macroscopic and morphologically differentiated eukaryotes», *Nature*, 470(7334):390–93.
- Zachar, I.; Szathmáry, E., 2017, «Breath-giving cooperation: critical review of origin of mitochondria hypotheses», *Biol. Direct.*, 12:19.
- Zachos, J.; Dickens, G.; Zeebe, R., 2008, «An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics», *Nature*, 451(7176):279–83.
- Zahnle, K.; Schaefer, L.; Fegley, B., 2010, «Earth's earliest atmospheres», *Cold Spring Harb Perspect Biol.*, 2(10):a004895.
- Zahnle, K.; Arndt, N.; Cockell, C.; Halliday, A.; Nisbet, E., et al., 2007, «Emergence of a habitable planet», *Space Sci. Rev.*, 129:35–78.
- Zavada, M. S.; Taylor, T. N., 1986, «The Role of Self-Incompatibility and Sexual Selection in the Gymnosperm-Angiosperm Transition: A Hypothesis», *Am. Nat.*, 128(4):538–50.
- Zhang, L.; Zhao, L.; Chen, Z.; Algeo, T.; Li, Y.; Cao, L., 2015, «Amelioration of marine environments at the Smithian-Spathian boundary, Early Triassic», *Biogeosciences*, 12(5): 1597–1613.
- Zhang, X.; Wenzhe, L.; Wang, X., 2017, «How the oclules get enclosed in the magnoliaceous carpels», *PLoS One*, 12:e0174955.
- Zhang, Y. G.; Pagani, M.; Liu, Z.; Bohaty, S. M.; Deconto, R., 2013, «A 40-million-year history of atmospheric CO₂», *Philos. Trans. A Math, Phys, Eng. Sci.*, 371(2001):20130096.
- Zhang, Z.; Ramstein, G.; Schuster, M.; Li, C.; Contoux, C.; Yan, Q., 2014, «Aridification of the Sahara desert caused by Tethys Sea shrinkage during the Late Miocene», *Nature*, 513:401–404.
- Zhang, Y.; Xiao, G.; Wang, X.; Zhang, X.; Friml, J., 2019, «Evolution of fast root gravitropism in seed plants», *Nat. Commun.*, 10(1):3480.
- Zhiyan, Z.; Xiangwu, W., 2006, «The rise of ginkgoalean plants in the early Mesozoic: a data analysis», *Geol. J.*, 41(3–4):363–75.
- Zhong, B.; Sun, L.; Penny, D., 2015, «The origin of land plants: a phylogenomic perspective», *Evol. Bioinform. Online*, 11:137–41.
- Zhu, S.; Zhu, M.; Knoll, A.; Yin, Z.; Zhao, F., et al., 2016, «Decimetre-scale multicellular eukaryotes from the 1.56-billion-year-old Gaoyuzhuang Formation in North China», *Nat. Commun.*, 7:11500.
- Zi, J.; Fan, W.; Wang, Y.; Cawood, P.; Peng, T., et al., 2010, «U-Pb geochronology and geochemistry of the Dashibao Basalts in the Songpan-Ganzi Terrane, SW China, with implications for the age of Emeishan volcanism», *Am. J. Sci.*, 310(9):1054–80.
- Ziegler, A.; Eshel, G.; Rees, P.; Rothfus, T.; Rowley, D.; Sunderlin, D., 2003, «Tracing the tropics across land and sea: Permian to present», *Lethaia*, 36:227–254.
- Zimmermann, W., 1952, «Main results of “Telome theory”», *Paleobotanist*, 1:456–70.

ÍNDICE REMISSIVO

- A**
Acanthaceae 169
acasalamento preferencial 56
aclimatação 14, 21
adaptação 14, 17, 21
 coadaptação 20, 143
 pré-adaptação 56
Aglaophyton 101
albedo 69
alegoria da caverna 8
alelo 14
algas 76
 archaeplastidas 76
 azul-esverdeadas 75
 castanhas 77
 vermelhas 77
ambiente seletivo 21
Amborellaceae 151
anagénese 37
Angiosperm Phylogeny Group. *Ver sistema de classificação*
Annalepis 138
Anomochlooideae 160
Antóceros 88
apomorfia 19
Archaeofructus liaoningensis 153
Archaeopteris 130
Archaeopteryx 47
Archaeplastida 76
árvore filogenética. *Ver cladística; Ver também cladograma*
Asclepiadaceae. *Ver Apocynaceae*
- B**
Bacia Lusitânica 155
Bangiomorpha pubescens 74
Bennettitales 136, 141, 155
bioma 122
Bottlenecks populacionais 17, 43
Buddlejaceae. *Ver Scrophulariaceae*
- C**
Callitrichaceae. *Ver Plantaginaceae*
câmara arquegonial 180
câmara polínica 180
câmbio 115
 câmbio bifacial 114
 câmbio unifacial 114
capacidade de carga de espécies 50
capacidade de troca catiónica 107, 156
carácter 14, 22
 caracteres homoplásticos 19
 carácter qualitativo 14
 carácter quantitativo 14
 redução de caracteres 23
 reversão de caracteres 23
carpelo
 evolução do carpelo 142, 145
 pré-carpelo 146
 origem filospórica 146
catástrofes 49
cauloides 88
célula
 células condutoras 101
 divisão assimétrica 80
 membrana celular 61
célula-mãe dos esporos 85, 87
Ceratophyllaceae 153
Charophyceae 80
Chenopodiaceae. *Ver Amaranthaceae*
Chloranthaceae 108, 153
cianobactérias 65
cicadófitos 135
ciclo de vida haplodiplonte 83
ciclos de Wilson 61
Cistaceae 20
cladística 19, 94
cladograma 89
clado 22
cladogénese 37
cladoxilópsidos 119
clímax 157
coberturas criptogâmicas 92
comunidades evolutivamente estáveis 41, 46, 50
conceito de espécie. *Ver espécie*
condições ambientais 56
coníferas 132. *Ver pinófitos*
conjugação bacteriana 16
conservação do nicho ecológico 40
constância floral 154
convergência evolutiva. *Ver evolução convergente*
Cooksonia 103
Cordaitales 123, 132, 135
cormófitos 113
corrida às armas evolutiva 180
criacionismo 32
criptófitos 92
criptogamia 108
critério da refutabilidade 31
cromossomas homólogos 44
crossing-over 16
cruzamento preferencial 14, 42
custos de sexualidade 23
cutícula 89
- D**
deriva genética 14, 17
destruição criativa 56
diatomáceas 77
diversidade
 diversidade específica 52
 diversidade taxonómica 50
 gradiente latitudinal da diversidade específica 52
dormência morfológica 149
- E**
ecofeno 22, 37
ecossistema
 agroecossistemas 24
 engenheiro de ecossistema 57
 engenheiros de ecossistemas 109, 156
ecótipo 37
 diferenciação ecotípica 42
efeito fundador 17, 43
Elkinsia polymorpha 130
embrião 83
Empetraceae. *Ver Ericaceae*
enações 113
endomegasporia 128
endoprotalia 126
endosperma 141
enxame de híbridos 14, 34, 45
Eocénico
 Ótimo Climático Eocénico Inferior 157
epíftia 140
epigenética 22
Ericaceae 23, 155, 172, 178
especiação 14, 37, 43
 especiação alopátrica 41
 especiação ecológica 14, 43, 50
 especiação parapatrica 42
 especiação por poliploidia 44
 especiação simpátrica 42
 áreas de simpatria 34
 modo de especiação 41
 reforço da especiação 45
 taxa de especiação 56, 97
espécie 14
 circunscrição da espécie 35
 complexos de espécies 37
 conceito biológico de espécie 33
 conceito evolucionário de espécie 35
 conceito morfológico de espécie 35
 espécie biológica 35, 36
 espécies-irmãs 36
 morfoespécie 35
esporângio
 cápsula 88
 seda 88
esporo
 oósporo 81
esporófito
 amplificação do esporófito 84
esporopolenina 82
esporos 83
 criptósporos 87
 eixo esporangial 88
 endomegasporia 128
 esporos triletes 99
 heterosporia 126
 homosporia 127
esporulação livre 124
essencialismo 8
estomatófitos 91
estróbilo 110, 136
 estróbilo composto 136
 estróbilo simples 136
estromatólitos 63

eucariotas
 evolução dos eucariotas 74
eufilófitos 111,113
eutraqueófitos 101
Evento de Oxidação Neoproterozoica 68
eventos hipertérmicos paleogénicos 157
eventos hipertérmicos paleogénicos inferiores 157
evolução 11,14
 beco sem saída evolutivo 23,29,45
 coevolução 21
 constrangimentos evolutivos 28
 corrida às armas evolutiva 75,165
 estase evolutiva 41,46,48
 evolução como processo individualístico 18
 evolução convergente 14,19
 evolução divergente 39
 evolução paralela 14,19,39
 evolução por adaptação 23
 evolutionary lag hypothesis 122
 gradualismo evolutivo 46
 imprevisibilidade e irrepitibilidade da evolução 30
 macroevolução 19
 mecanismos de mudança evolutiva 17,19
 microevolução 19
 necessidade evolutiva 27
 sequência evolutiva 27,32,128
 sucesso evolutivo 19
 taxa de mudança evolutiva 46
 unidade de evolução 18
exaptação 29,130
explosão câmbria 78
explosão devónica 78
extinções
 extinção ordovícico-silúrica 92
 extinções em massa 49
 taxa de extinção 48,97
 teoria das cinco grandes extinções 49

F

Fator ambiental 22
FECA (*first eukaryote common ancestor*) 73
fenótipo 14
fetos 116
 fetos leptosporangiaados 116
fetos com semente. Ver pteridospérmicas
filídios 88
fitness 14,19
 trade-off de *fitness* 26
fixismo 32
flora eofítica 95
flora mesofítica 95
flora neofítica 95
flora paleofítica 95
flora reofítica 95
florestas de carvão 120
floresta tropical húmida 53
forma 37
fóssil
 fóssil de transição 47
 fóssil vivo 46,118
 macrofóssil 94
 mesofóssil 94
 microfóssil 94
fotorrespiração 162
fotossíntese
 evolução 64

G

gene
 fluxo génico 16
gene 14,15
Genótipo 14
geobiosfera. Ver terra emersa
Gigantopteridales 132
gimnospérmicas
 acrogimnospérmicas 134
gimnospérmicas atuais. Ver acrogimnospérmicas
gineceu apocárpico 145
ginkgófitos 135
glaciações
 glaciação bola de neve 66
 glaciação de Gaskiers 68,77
 glaciação Würm 51,166
 glaciação Hirnantiana 92
 glaciação Marinoana 68
 glaciação Sturtiana 68,77
 glaciações huronianas 66
glaucófitos 77
gnetófitos 135
gradualismo filético. Ver teorias da evolução
Grande Oxidação 65
Grandes Províncias Ígneas 71
grupo coroa 74,96,111,119
 grupo coroa das angiospérmicas 151
grupo monofilético. Ver clado
grupo tronco 180

H

habitat 57
hepáticas 88
 hepáticas folhosas 88
 hepáticas talosas 88
heritabilidade 14,35
híbridos
 desvantagem dos híbridos 45
 enxames híbridos 35
 inviabilidade dos híbridos 35
 zonas de híbridos 45
hidrofitia 140
hidroides 88
hipótese científica 31
hipótese da área geográfica 52
hipótese da *dark and disturbed ecology* 148
hipótese da eucariofagia 75
hipótese da poupança de nutrientes 84
hipótese das espécies-energia 52,55,57
hipótese das gnepinae 138
hipótese das gnetífer 138
hipótese da taxa de diversificação 54
hipótese da vantagem imediata 24
hipótese da variação e seleção 23
hipótese de conservação tropical 54
hipótese do antófito 137
hipótese do crescimento apical 100
hipótese do pseudanto 148
Holocénico 173
Homeo-hidria 98,103
hydrogen hypothesis 73

I

Idade do Gelo Paleozoica Superior 121
incompatibilidade gamética 45
indúcio 116
introgressão 14,34

isolamento reprodutivo
 isolamento espacial 45
 isolamento floral 45
 isolamento pós-zigótico 45
 isolamento pré-zigótico 45
 isolamento temporal 45

L

lei do mínimo 70
lenhina 101
lenhófitos 114
Lepidodendrales 125
Lepidodendron 111
leptoides 89
licopodiófitos 109
líquenes 77
locus 15
LUCA – *last universal common ancestor* 63,74
Lycopodiidae 109
Lyginopteridales 132,138

M

Magnoliaceae 149
mamíferos hipsodontes 165
mecanismo 13
mecanismos de isolamento reprodutivo 45
Medullosales 132
megaextinções 49
megafilo 111
megagametófito 127
megasporângio 127
meiose 23,44,85
meristemas
 meristema basal 88
mesangiospérmicas 153
micorrizas 91
microfilo 112
microgametófito 129
micrópilo 131
migração 16
mitocôndria 73
monilófitos. Ver fetos
monomegasporia 128
Montsechia vidalii 153
multicelularidade
 evolução da multicelularidade 75
musgos
 musgos acrocárpicos 88
musgos
 musgos pleurocárpicos 88
mutação 14,15
Myoporaceae. Ver Scrophulariaceae

N

naturalismo filosófico 32
nectarivoria 144
neolamarckismo 12
nervuras
 densidade de nervuras 141
nicho ecológico 25,56
 construção de nicho 57
 nicho ecológico vago 50
 nicho fundamental 57
 nicho realizado 57
nitrogenase 64
Nothofagaceae 159

O
oportunidade ecológica 50
Ordovícico
 Revolução Planctónica Ordovícica 93
órgão de suporte 136
Origem da vida 61
 fontes hidrotermais alcalinas e a origem da vida 62
 panspermia 62
 sopa primordial 61
orogenias
 orogenia de Laramide 151
 orogenia Himalaiana 158

P
palinofagia 144
palinomorfos 85
Pangeia, supercontinente da 61
Pantalássico 134
Parafilia. *Ver* cladística
paralelismo. *Ver* Evolução paralela
paratraqueófitos 101, 102
pCO₂ 69
pentapétalas 154
pinófitos 95, 108, 134-8, 143
placas tectónicas 60
placenta 80
plantas de esporulação livre 129-130
plantas vasculares de esporulação livre 95
plasticidade fenotípica 21, 140
Plistocénico 168
plesiomorfia 19
Pleuromeia 138
Poiquilo-hidria 90
poliembrioenia 127
Polifilia. *Ver* Cladística
polinização
 autopolinização 45
Poliploidia 44
 alopoliploidia 44
 autopoliploidia 44
 séries poliploides 44
polisporangiófitos 99
pool genética 33
população 14
pré-óvulos 129
pressão parcial 179
princípio da monofilia. *Ver* cladística
processo 56
produtividade primária 53
protonema 88
protraqueófitos 101, 103
Psilotidae 116
pteridófitos 115
pteridospérmicas 131
 Pteridospermatophyta 131

R
radiação adaptativa 44, 50
raiz
 evolução da raiz 106
 sistema radicular tipo *Stigmara* 107
ramificação
 ramificação pseudomonopodial 103
ramo fértil 136
recombinação 14, 16
recurso 56
relógios moleculares 94
restrições filogenéticas 28
retenção dos megásporos 127

Rhodophyta 76
Rhynia 102
riniofitoides 180
riqueza em espécies 150
rizoides 88
Rodínia, supercontinente 61
RuBisCo 162
Runcaria heinzelinii 47, 130

S
savanas 161
Schmeissneria sinensis 152
segregação independente dos cromossomas 15
selecção
 modos de selecção natural 39
 selecção artificial 14, 24
 selecção convergente 39
 selecção de estabilização 17, 39, 50
 selecção de grupo 18
 selecção direcional 39
 selecção disruptiva 39
 selecção divergente 39
 selecção ecológica 40
 selecção massal 37
 selecção natural 14, 15, 16
 unidade de selecção 18
 vantagem seletiva 21, 27, 129
sexualidade
 evolução da sexualidade 74
sifonogamia 130
sistemas de classificação 179
 sistemas cladísticos. *Ver* cladística
soros 116
Spirogyra 81
subducção 71
subespécie 37
sucessão ecológica 157
 estádios sucessionais 157
sucesso reprodutivo 19

T
taiga 140
talo 77
taxa de diversificação 50, 52, 97
taxa de especiação 48
Taxon (também no plural, *taxa*) 12, 30, 33, 35, 43, 50, 142
taxonomia
 taxonomista 35
 taxonomista botânico clássico 35
tectónica de placas 60, 72
teloma 112
telomas 111
teoria antitética 83
teoria científica 31
teoria da combinação-transição 148
teoria lamarckiana da evolução 12
teorias científicas 56
Teorias da evolução
 Gradualismo filético 46
 neodarwinismo 13
 Síntese evolucionária estendida 15
 teoria da evolução por selecção natural 11
 teoria do equilíbrio pontuado 46
 teoria lamarckiana da evolução
 Lei da herança dos caracteres adquiridos 12
 Lei do uso e do desuso 12
 Teoria sintética da evolução 13
Teoria telomática 112

Terra Bola de Neve 66
 Terra Bola de Neve Neoproterozoica 66, 77
Terra Casa de Gelo 66, 121
Terra Casa de Gelo Quaternária 121
terra emersa 91
Terra Estufa 66, 121
terrestrialização 82
Transição Climática do Miocénico Médio 163
trilobites 93
tundra 140
turfa 180

U
uniformitarismo 9

V
vacúolo 76
variabilidade genética 56
variação biológica 12, 15
variação genética 15
variáveis ambientais 56
 variáveis ambientais abióticas 56
 variáveis ambientais bióticas 56
variedade 37
vida 61
Viridiplantae 77

W
Williamsoniella 142
Winteraceae 149

X
xeromorfia 140

Z
zigoto
 retenção do zigoto 83
zonação latitudinal da vegetação 122, 139
zonas anóxicas (*dead zones*) 71
zosterofilófitos 103
Zygnematophyceae 81

