SISTEMÁTICA DAS PLANTAS VASCULARES

Carlos Aguiar

EDIÇÕES **LISBOA CAPITAL VERDE EUROPEIA 2020**
BOTÂNICA EM PORTUGUÊS 3

IMPRENSA NACIONAL

IMPRENSA NACIONAL

© DISTRIBUIÇÃO GRATUITA. NÃO É PERMITIDA COMERCIALIZAÇÃO

Imprensa Nacional
é a marca editorial da

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

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

© Câmara Municipal de Lisboa, 2021

Título
Sistemática das Plantas Vasculares

Autor
Carlos Aguiar, com a colaboração de Jorge Capelo

Impressão e acabamento
Gráfica Diário do Minho

Edição: Afonso Reis Cabral
Revisão: Carlos Jesus
Capa, conceção gráfica e paginação: Rui Henrique
© Fotografias: Fotografias do autor, exceto quando indicado

Capa: *Centaurium grandiflorum* subsp. *majus* (Gentianaceae).
Fotografia de Carlos Aguiar.
Badana: *Daphne gnidium* (Thymelaeaceae).
Fotografia de Carlos Aguiar.

1.ª edição: julho de 2021
ISBN: 978-972-272884-3
Depósito legal: 473042/20
Edição n.º: 1024329

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

LISBOA
CÂMARA MUNICIPAL

LISBOA
Vencedor 2020
CAPITAL VERDE
EUROPEIA
Uma iniciativa da Comissão Europeia

FSC
www.fsc.org
100%
Papel proveniente de florestas bem geridas
FSC® C159002

ÍNDICE

7 I. INTRODUÇÃO À SISTEMÁTICA

8 **Fundamentos de sistemática**
8 O porquê de classificar
8 Conceitos e objetivos da sistemática
10 Sistemas de classificação botânica
10 Sistemas artificiais
11 Sistemas naturais e sistemas fenéticos
12 Sistemas evolutivos
12 Características
14 Sistemas evolutivos mais relevantes
15 Sistemática filogenética (cladística)
15 O que é a sistemática filogenética?
15 Cladogramas
16 Métodos de sistemática filogenética
18 O uso de dados moleculares em sistemática filogenética
20 Sistemas de classificação filogenética de base molecular

21 **Fundamentos de nomenclatura**
21 Nomenclatura biológica clássica
25 Nomenclatura de plantas cultivadas
25 Nomenclatura filogenética

27 **Como identificar plantas**
27 Chaves dicotómicas
27 DNA *barcoding*

29 **Os grandes grupos de plantas vasculares**
29 Âmbito
29 Taxa supragenéricos
30 Plantas vasculares de esporulação livre
30 Licófitos
30 Monilófitos
31 Gimnospérmicas
32 Principais características e linhagens atuais de angiospérmicas
33 Grandes grupos de gimnospérmicas atuais
33 Cycadidae
33 Ginkgoidae
34 Cupressidae
35 Pinidae
35 Gnetidae
35 Angiospérmicas
35 Angiospérmicas atuais: principais características
36 Sistema APG IV
42 'Angiospérmicas basais' vs. mesangiospérmicas
43 Magnoliídeas
44 Monocotiledóneas
46 Eudicotiledóneas
46 'Eudicotiledóneas basais'
57 Gunnerales e eudicotiledóneas centrais
47 Pentapétalas
48 Rosídeas
50 Ordens basais de superasterídeas
51 Asterídeas
51 Descrição de famílias e ordens

55 II. FAMÍLIAS DE PLANTAS VASCULARES DE ESPORULAÇÃO LIVRE

56 **Licófitos**
56 Lycopodiales
56 Lycopodiaceae
56 Selaginellales
56 Selaginellaceae
57 Isoëtales
57 Isoëtaceae

58 **Monilófitos**
58 Equisetidae
58 Equisetales
58 Equisetaceae
58 Ophioglossidae
58 Psilotales
59 Psilotaceae
59 Ophioglossales
59 Ophioglossaceae
59 Polypodiidae
59 Osmundales
59 Osmundaceae
60 Hymenophyllales
60 Hymenophyllaceae
60 Salviniales
60 Marsileaceae
60 Salviniaceae
61 Cyatheales
61 Cyatheaceae
62 Polypodiales
62 Dennstaedtiaceae
62 Pteridaceae
63 Aspleniaceae
64 Cystopteridaceae
64 Thelypteridaceae
65 Athyriaceae
65 Blechnaceae
66 Polypodiaceae
67 Dryopteridaceae
67 Davalliaceae

69 III. FAMÍLIAS DE GIMNOSPÉRMICAS

70 **Clado das cicas e do ginkgo**
70 Cycadidae
70 Cycadales
70 Cycadaceae s.str.
71 Zamiaceae
71 Ginkgoidae
71 Ginkgoales
71 Ginkgoaceae

72 **Clado das 'coníferas' e das gnetidas**
73 Cupressidae
73 Araucariales
73 Araucariaceae
74 Cupressales
74 Cupressaceae
75 Taxaceae
76 Pinidae
76 Pinales
76 Pinaceae
77 Gnetidae
77 Ephedrales
77 Ephedraceae
78 Welwitschiales
78 Welwitschiaceae

79 IV. FAMÍLIAS DE ANGIOSPÉRMICAS

80 **«Angiospérmicas basais' e magnoliídeas**
80 'Angiospérmicas basais'
80 Amborellales
80 Austrobaileyales
80 Nymphaeales
80 Nymphaeaceae
81 Magnoliídeas
81 Piperales
81 Aristolochiaceae
81 Magnoliales
82 Magnoliaceae
82 Annonaceae
83 Laurales
83 Lauraceae

85 **Monocotiledóneas**
85 Alismatales
86 Araceae
86 Dioscoreales
87 Dioscoreaceae
87 Liliales
87 Liliaceae
88 Asparagales
89 Orchidaceae
70 Iridaceae
91 Asphodelaceae
92 Amaryllidaceae
93 Asparagaceae
95 Monocotiledóneas commelinídeas
95 Arecales
95 Arecaceae (= Palmae)
96 Commelinales
96 Poales
97 Bromeliaceae
97 Juncaceae
97 Cyperaceae
98 Poaceae (= Gramineae)
102 Zingiberales
103 Musaceae
103 Zingiberaceae

104 **Ordens basais de eudicotiledóneas e gunnerales**
104 Ranunculales
104 Papaveraceae
105 Ranunculaceae
106 Proteales
106 Platanaceae
106 Proteaceae
107 Buxales
107 Buxaceae
107 Gunnerales

108 **Ordens basais de super-rosídeas**
108 Saxifragales
109 Crassulaceae
109 Vitales
109 Vitaceae

110 **Rosídeas: fabídeas**
110 Zygophyllales
110 Fabales
110 Fabaceae
114 Rosales
114 Rosaceae
115 Rhamnaceae
116 Ulmaceae
117 Cannabaceae
117 Moraceae
118 Fagales
119 Fagaceae
120 Myricaceae
120 Juglandaceae
121 Casuarinaceae
121 Betulaceae
122 Cucurbitales
122 Cucurbitaceae
123 Celastrales
123 Celastraceae
123 Oxalidales
123 Oxalidaceae
124 Malpighiales
125 Hypericaceae
125 Violaceae
126 Passifloraceae
126 Salicaceae
127 Euphorbiaceae

129 **Rosídeas: malvídeas**
129 Geraniales
129 Geraniaceae
129 Myrtales
130 Lythraceae
131 Myrtaceae
132 Sapindales
132 Anacardiaceae
133 Sapindaceae
134 Rutaceae
135 Meliaceae
135 Malvales
136 Malvaceae
137 Cistaceae
139 Brassicales
139 Capparaceae
139 Brassicaceae

141 **Superasterídeas: ordens basais**
141 Santalales
141 Santalaceae
143 Caryophyllales
143 Tamaricaceae
144 Plumbaginaceae
144 Polygonaceae
145 Caryophyllaceae
146 Amaranthaceae
146 Aizoaceae
147 Cactaceae

148 **Asterídeas: ordens basais**
148 Cornales
148 Cornaceae
148 Ericales
150 Primulaceae
150 Theaceae
150 Ericaceae

152 **Asterídeas: lamiídeas**
152 Gentianales
152 Rubiaceae
153 Apocynaceae
154 Solanales
154 Convolvulaceae
155 Solanaceae
156 Boraginales
156 Boraginaceae
157 Lamiales
158 Oleaceae
159 Plantaginaceae
159 Scrophulariaceae
160 Acanthaceae
161 Verbenaceae
161 Lamiaceae
163 Orobanchaceae

164 **Asterídeas: campanulídeas**
164 Aquifoliales
164 Aquifoliaceae
164 Asterales
165 Campanulaceae
165 Asteraceae
167 Dipsacales
167 Adoxaceae
168 Caprifoliaceae
169 Apiales
169 Pittosporaceae
169 Araliaceae
171 Apiaceae

174 **Referências**
176 **Índice remissivo**

I.
INTRODUÇÃO À SISTEMÁTICA

FUNDAMENTOS DE SISTEMÁTICA[1]

O PORQUÊ DE CLASSIFICAR

A domesticação das plantas e a invenção da agricultura não têm mais de 12 500 anos (Brown *et al.*, 2009). O Homem foi caçador-recoletor em mais de 95% da sua história. Para sobreviver, os caçadores-recoletores ancestrais tinham de se lembrar dos tipos, formas, qualidades e comportamentos de milhares de espécies de animais, plantas e fungos. Pequenas diferenças no fenótipo separam cogumelos e plantas edíveis de espécies venenosas mortais. E os indivíduos da mesma espécie nunca são totalmente iguais: variam de forma com a idade, a genética ou a disponibilidade de recursos. Consequentemente, fruto da sua história evolutiva, todos os homens são botânicos, zoólogos ou geólogos em potência, e partilham uma extraordinária capacidade de discernir regularidades a partir de informação esparsa e carregada de ruído. Ernest Mayr, o autor do moderno conceito biológico de espécie (volume II), descobriu que numa dada região da Nova Guiné (Oceânia) os habitantes locais tinham nome para 136 das 137 espécies de aves reconhecidas pelos ornitólogos profissionais (Coyne, 2010). O autor só depois de explorar as matas da Guiné-Bissau na companhia de um curandeiro da etnia Fula se apercebeu da profundidade e da minúcia do conhecimento botânico tradicional.

Os caçadores-recoletores nunca tiveram de lidar com grandes quantidades de dados numéricos. Por isso, para nós mesmos, como descendentes deles, reconhecer e organizar plantas, animais e outros objetos complexos, como paisagens ou instrumentos de trabalho, em grupos homogéneos é-nos mais fácil do que solucionar equações matemáticas elementares (v. Harari, 2014). Pelo contrário, os programas informáticos de resolução de equações matemáticas complexas são substancialmente mais simples e eficientes do que os programas de reconhecimento visual de objetos. A classificação visual assistida por computador envolve algoritmos intrincados de inteligência artificial em que as máquinas aprendem pelo treino repetido com casos previamente classificados por humanos. Isto, em última análise, transfere de novo o ato de classificar para o significado que tem para os humanos.

Classificar objetos é uma prerrogativa humana baseada na capacidade da mente de conceptualizar e reconhecer a presença de propriedades similares em objetos individuais. A este procedimento chama-se aprendizagem por indução. Apesar de ser falível do ponto de vista epistemológico, é um processo universalmente usado para produzir modelos da realidade com carácter sintético, funcional e de referência. Propriedades e classes são abstrações relacionadas entre si: quando uma propriedade é atribuída a um objeto, então o objeto torna-se membro de uma classe particular definida por aquela propriedade (Quine, 1987). Por conseguinte, i) as classes de objetos – de plantas ou animais, por exemplo – caracterizam-se por um dado conjunto de propriedades, *i.e.*, cada classe tem a si associado um conceito formalizado pelas propriedades dos seus elementos; ii) a presença dessas propriedades agrega os objetos a classes. Portanto, atribuir um nome científico, de uma qualquer categoria (*e.g.*, espécie e família), a uma planta, *i.e.*, outorgar uma planta a uma dada classe – a um dado táxon –, envolve o reconhecimento da presença de um conjunto de propriedades. O mesmo acontece quando se aplicam nomes vulgares. Identificar uma planta com o nome *Prunus avium*, ou «cerejeira», pressupõe que se trata de uma árvore de tronco acinzentado, que se destaca por tiras horizontais, com folhas serradas, flores completas de pétalas brancas e estames indefinidos, polinizada por insetos, que produz frutos tipo drupa comestíveis, e por aí adiante. Uma planta cabe no conceito de *P. avium* – uma classe de organismos vegetais com a categoria de espécie – quando nela se reconhecem as propriedades de ser *Prunus avium*. Os nomes científicos ou vulgares são, então, uma expressão sintética de um conjunto de propriedades que se consubstancia num conceito; um nome por si só de pouco vale (Izco, 2004).

Em resumo, o *hardware* da mente humana foi «desenhado» pela evolução para desempenhar tarefas tão complexas como a identificação e a classificação de entidades biológicas de forma involuntária e sem esforço. Somos máquinas biológicas indutivas. Classificar é uma atividade indispensável para percecionar e agir sobre realidades complexas, como é a diversidade biológica. A diversidade de seres vivos que connosco compartem o planeta é incognoscível sem uma taxonomia. A componente inata do ato de identificar ou classificar plantas também explica a precocidade da taxonomia na história da biologia.

CONCEITOS E OBJETIVOS DA SISTEMÁTICA

Num sentido lato, a **taxonomia ou sistemática[2] biológica** é o ramo da biologia que se dedica ao estudo e à descrição da variação [*e.g.*, variação da forma] dos organismos; à investigação das causas e consequências dessa variação; e ao uso da informação obtida sobre a variação dos organismos no desenho de sistemas de classificação (Stace, 1991). Num sentido estrito, a sistemática envolve

a descoberta, a descrição, a designação e a classificação de táxones (v. definição mais adiante). A sistemática inclui três importantes atividades subsidiárias – a classificação, a atribuição de nomes (nomenclatura) e a identificação – definíveis do seguinte modo (Stace, 1991):

- **Classificação** – estruturação de sistemas lógicos de categorias (sistemas de classificação) que agrupem e categorizem, geralmente de forma hierárquica, os organismos («Evolução dos sistemas de classificação de plantas vasculares»);
- **Nomenclatura** – abrange o estudo dos sistemas e métodos de designação dos grupos de organismos e a construção, interpretação e aplicação dos regulamentos que governam estes sistemas («Nomenclatura»);
- **Identificação** (= **determinação**) – denominação de um organismo tendo como referência uma classificação já existente.

Um **taxonomista** (o especialista em sistemática) classifica quando descreve uma espécie nova para a ciência. Nesse ato atribui um nome científico de acordo com as regras de nomenclatura em vigor. Um praticante de botânica ao reconhecer essa mesma espécie no campo ou em herbário, identifica.

Um ***taxon*** (táxon; no plural ***taxa*** ou táxones) ou **grupo taxonómico** é um grupo concreto – uma classe – de organismos ao qual é atribuído um nome, em botânica, de acordo com o *Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas* (*International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants*, ICN) («Nomenclatura»). O conceito de *taxon* refere-se a grupos de indivíduos, não devendo ser confundido com o conceito de categoria taxonómica. Os ***taxa* naturais ou monofiléticos** reúnem todos os indivíduos de uma espécie ancestral, atual ou extinta, mais os indivíduos de todas as espécies dela descendentes. A sua existência é independente dos sistemas de classificação criados pelo Homem: são entidades objetivas. Os *taxa* não monofiléticos dizem-se **artificiais**. Não sendo monofiléticos, os grupos taxonómicos podem ser (i) **parafiléticos**, quando excluem alguns descendentes de um ancestral comum, ou (ii) **polifiléticos**, se reúnem *taxa* de dois ou mais grupos monofiléticos sem uma ancestralidade comum (Figura 1). Por **ancestral comum** entende-se não um indivíduo mas uma população de indivíduos: recorda-se que a população é a «unidade de evolução» (volume II).

Os taxonomistas servem-se de características morfológicas, fisiológicas ou moleculares para classificar ou identificar *taxa*. Estas características são genericamente designadas por **caracteres taxonómicos** (*taxonomic character*). Um carácter pode ter vários estados. Por exemplo, o carácter «posição do ovário» tem três **estados de carácter** (*character state*): «ovário ínfero», «semi-ínfero» e «súpero». Atenção: frequentemente, o termo «carácter taxonómico» é utilizado com o significado de «estado de carácter».

Os **caracteres diagnóstico** são utilizados para distinguir os *taxa* de outros que se lhes assemelhem. Os caracteres diagnóstico determinam a circunscrição dos *taxa*, *i.e.*, quais os indivíduos que a eles podem ser atribuídos (Singh, 2010), e, implicitamente, objetivam o seu conceito.

A combinação de caracteres diagnóstico de um *taxon*, *i.e.*, o conceito ou circunscrição associado a um nome, pode, no entanto, variar de autor para autor. Por exemplo, o nome *Rosa canina* está indelevelmente ligado a um grupo concreto de organismos, porém variável consoante os autores. Num sentido estrito, as plantas de *R. canina* têm folhas glabras de recorte marginal simples, pedúnculos sem glândulas pediculadas; num sentido lato, o conceito é alargado a plantas com folhas com indumento, dentição dupla e pedúnculos glandulosos. Importa desde já reter que a instabilidade conceptual/de circunscrição dos *taxa*, tão frequente em taxonomia, não põe em causa a monossemia (v. adiante) característica dos nomes científicos.

Os termos «**primitivo**» e «**evoluído ou avançado**», embora de uso corrente, exprimem juízos de valor injustificáveis à luz da moderna interpretação dos processos evolutivos (volume II). Os caracteres ditos primitivos – *e.g.*, estames semelhantes às pétalas – não são, necessariamente, menos vantajosos para os seus portadores do que os caracteres evoluídos (= avançados) – *e.g.*, estames e pétalas bem distintos. Pela mesma razão, o mesmo se pode dizer de um *taxon* primitivo frente a um *taxon* evoluído. Por outro lado, um carácter considerado primitivo num determinado grupo pode ser evoluído num outro, porque, sendo as plantas evolutivamente flexíveis, as inversões de caracteres e os fenómenos de convergência evolutiva são recorrentes (v. «Sistemas evolutivos»). Como se referiu no volume I, muitas das Theaceae atuais têm flores acíclicas, um estado de carácter associado a plantas primitivas. Hoje

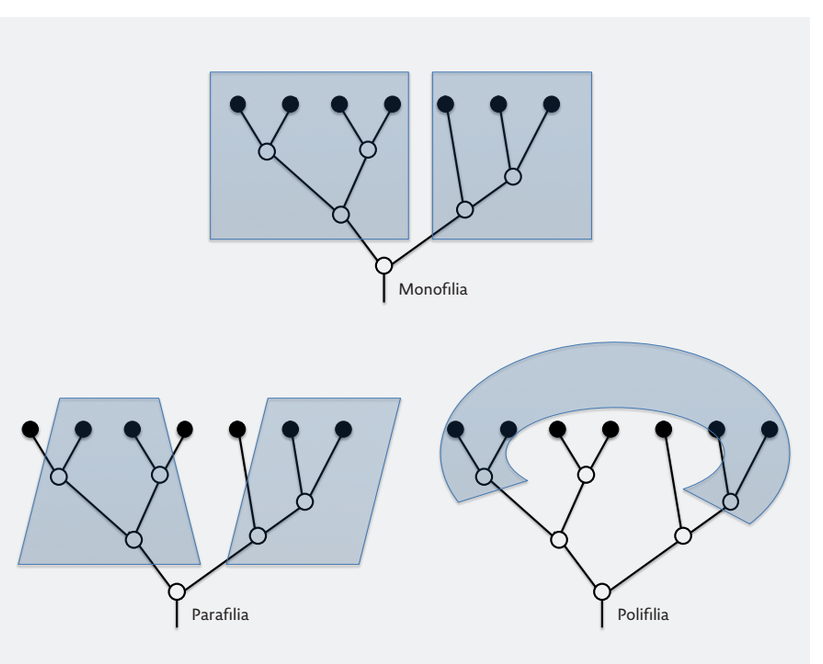
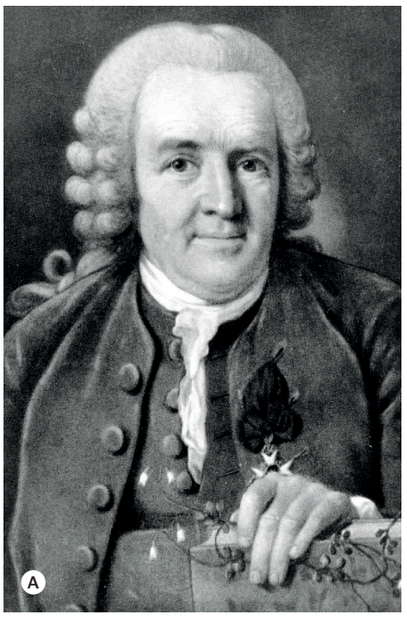
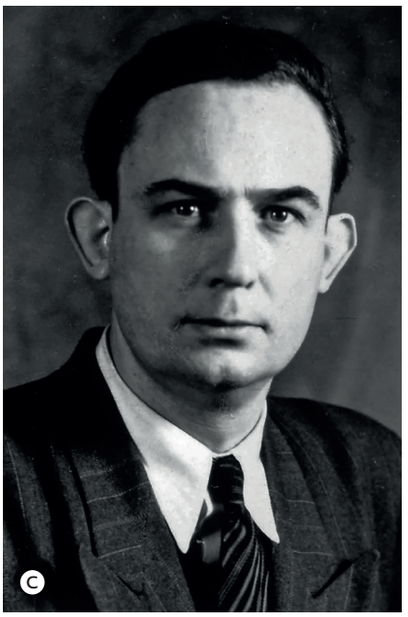
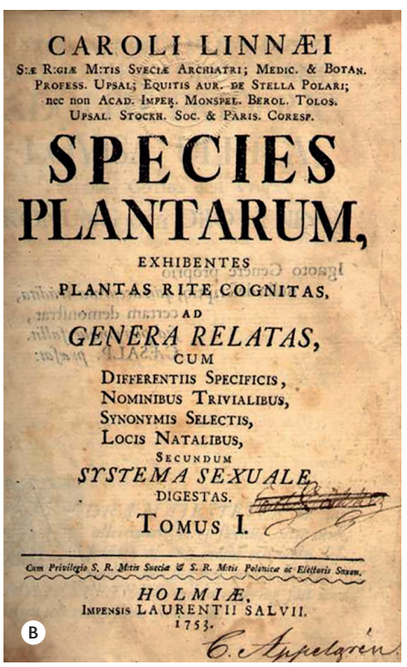


FIGURA 1
Representação diagramática dos conceitos de *taxa* monofilético, parafilético e polifilético. As bolas negras representam espécies atuais e os círculos espécies ancestrais comuns. Os *taxa* estão conectados por superfícies cinzentas. [Original.]







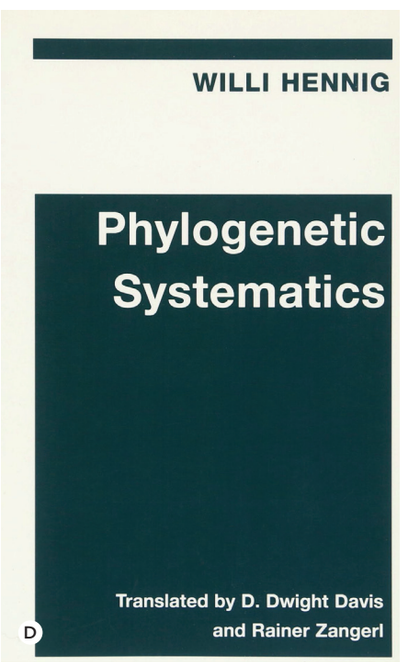


FIGURA 2
Duas personagens e dois livros-chave da história da sistemática:
A) Carl Linné (1707-1778).
B) Primeira edição do *Species Plantarum* (1753), de Carl Linnaeus.
C) Willi Hennig (1913-1976).
D) Capa da primeira edição da tradução inglesa do *Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*, publicado em 1950 por W. Hennig. [Figuras de proveniências diversas.]

é claro que num antepassado das Theaceae de perianto verticilado terá ocorrido uma inversão do carácter filotaxia da flor: as Theaceae são secundariamente acíclicas (Ronse De Craene, 2010). Para evitar equívocos, pode-se substituir o adjetivo «primitivo» por «**arcaico**» ou «**basal**». «**Derivado**» é uma alternativa a «evoluído» ou «avançado».

Um dado **estado de carácter** diz-se **primitivo**, **arcaico** ou **basal** quando corresponde à condição original do carácter, *i.e.*, ao estado de carácter presente nas formas ancestrais de um determinado grupo. Os caracteres (mais corretamente, os estados de carácter) ancestrais são mais antigos e os **caracteres derivados** de génese mais recente. Geralmente, mas nem sempre, os ***taxa* basais** distinguem-se dos *taxa* derivados por reterem um maior número de caracteres basais e, em consequência disso mesmo, serem mais semelhantes aos *taxa* ancestrais a partir dos quais evoluíram. A retenção de caracteres basais aproxima os organismos, e os seus grupos, da base das árvores filogenéticas. Aos ***taxa* derivados** (= evoluídos), *i.e.*, com abundantes caracteres derivados, correspondem ramificações chegadas à extremidade das árvores filogenéticas (v. «Sistemas cladísticos»).

A botânica sistemática, ou taxonomia botânica, é uma ciência antiga. O seu desenvolvimento precedeu a genética, a fisiologia ou a ecologia vegetal. Nos seus primórdios, os objetivos da botânica sistemática acabavam no reconhecimento de *taxa* e na sua designação. Na sequência da definição de taxonomia biológica anteriormente formulada, os objetivos da botânica sistemática são hoje francamente mais vastos (Jones Jr. & Luchsinger, 1987): i) inventariar a flora mundial; ii) produzir métodos de identificação das plantas; iii) facilitar a comunicação nos domínios do conhecimento relacionados com as plantas; iv) produzir um sistema coerente e universal de classificação; v) explorar as implicações evolutivas da diversidade vegetal; vi) explorar e estabelecer as relações filogenéticas entre *taxa*; vii) fornecer um único nome latino para cada *taxon* de plantas atual ou extinto.

SISTEMAS DE CLASSIFICAÇÃO BOTÂNICA

Os sistemas de classificação biológica são sistemas hierárquicos de categorias, geralmente construídos de modo a permitirem uma fácil referenciação dos seus membros. Dizem-se **hierárquicos** porque os indivíduos de qualquer categoria são organizados em grupos cada vez mais inclusivos, até restar apenas um. Reconhecem-se cinco grandes tipos de sistemas de classificação biológica: artificiais, naturais, fenéticos, evolutivos e cladísticos. As ideias dominantes (= paradigmas) na biologia condicionaram a natureza e o sucesso dos sistemas de classificação biológica. Os sistemas de classificação artificiais (*e.g.*, sistema sexual de Carl Linnaeus) e naturais (*e.g.*, sistema de De Candolle) são essencialistas, porque pressupõem um mundo biológico constituído por espécies imutáveis. Os sistemas fenéticos são uma versão tecnicamente refinada dos sistemas naturais. Os sistemas de classificação evolutivos e cladísticos integram a ideia de evolução.

Sistemas artificiais

Carl Linné[3] foi um médico, botânico, zoólogo e mineralogista sueco do século XVIII (Figura 2-A). É considerado uma das personagens mais determinantes da história da biologia pelos historiadores de ciência (Mayr, 1986). Provavelmente é até o cientista mais influente de sempre; ainda hoje nenhum o ultrapassou no número de citações bibliográficas. A sistemática botânica e zoológica moderna nasceu em duas das suas publicações. A primeira edição de *Species Plantarum*, de 1753 (Figura 2-B), e a décima edição de *Systema Naturae*, uma obra em dois volumes publicada entre 1758 e 1759, são consideradas, respetivamente, o ponto de partida da nomenclatura sistemática botânica (v. «Nomenclatura biológica clássica») e zoológica.

O uso da **nomenclatura binomial** na taxonomia biológica generalizou-se após a publicação da primeira edição de *Species Plantarum*, embora Lineu, numa fase inicial do seu trabalho científico, não a tenha valorizado e aplicado de forma sistemática (Blunt, 2001). A invenção da nomenclatura binomial é anterior a Lineu, deve-se a Gaspard Bauhin (1560-1624), um médico e botânico suíço de origem francesa (Mayr, 1986). Os **binomes específicos** (aplicados à categoria de espécie) substituíram a **nomenclatura polinomial,** que se caracterizava pelo uso de um nome genérico, sucedido por um número variável de palavras a descrever a morfologia, a corologia e/ou a autoria da descrição original. A nomenclatura binomial tem a vantagem de ser mais fácil de memorizar, de acelerar as trocas de informação e de ser mais estável e menos sujeita a erros do que a nomenclatura polinomial. Através do nome genérico expressa e resume relações evolutivas e de similaridade morfológica de enorme utilidade prática. Lineu estabeleceu cinco **categorias taxonómicas** fundamentais que permanecem em uso na nomenclatura biológica moderna: o reino, a classe, a ordem, a família e o género. E defendeu que a categoria taxonómica fundamental dos sistemas de classificação é a espécie e, muito antes da emergência da moderna biologia da evolução, que a coesão morfológica dos indivíduos coespecíficos se devia ao sexo (Blunt, 2001).

O sistema de classificação sexual lineano está descrito logo na primeira edição de *Species Plantarum* (Figura 2-B). Lineu reconheceu 24 classes no reino das plantas com base na presença, ou ausência, número, comprimento e concrescência dos estames, e ainda na sua adnação ao pistilo (Figura 3). Embora tenha uma inegável utilidade prática, produz grupos de plantas dissimilares de baixo valor extrapolativo: a partir das características de um elemento do grupo, não é possível, *a priori*, antever as características mais marcantes na forma de cada um dos restantes elementos que o compõem. Diz-se que é um **sistema de classificação artificial** porque se baseia num número reduzido e arbitrário de características de fácil observação (Quadro 1).

QUADRO 1
Comparação entre os sistemas de classificação artificiais e naturais

SISTEMAS DE CLASSIFICAÇÃO ARTIFICIAIS	SISTEMAS DE CLASSIFICAÇÃO NATURAL (INC. SISTEMAS FENÉTICOS)
Reduzido número de caracteres de fácil observação.	Elevado número de caracteres, consequentemente exigem grandes quantidades de informação, morosa de obter.
Geralmente agrupam plantas morfologicamente dissemelhantes.	Organização das plantas em grupos morfologicamente consistentes.
Geralmente agrupam plantas filogeneticamente não relacionadas.	Pelo facto de valorizarem de igual modo homologias e analogias, podem produzir grupos artificiais (de *taxa* não aparentados). Ainda assim, agrupam com frequência plantas filogeneticamente próximas.
Baixo valor extrapolativo.	Elevado valor extrapolativo.
Grande estabilidade.	O aumento do conhecimento botânico repercute-se na organização dos grupos: maior instabilidade.
Fácil identificação dos grupos.	A identificação dos grupos pode ser difícil na prática taxonómica.

A importância de Lineu na história da biologia deve-se quer às suas contribuições científicas quer à doutrinação de um núcleo coeso de discípulos que disseminaram as suas ideias, métodos e publicações. Não deixa de ser significativo que o *Systema Naturae* esteja exposto, em relevo, numa das estantes da Down House, a casa que Charles Darwin habitou durante grande parte da sua vida.

Sistemas naturais e sistemas fenéticos

Os **sistemas naturais de classificação** foram uma reação à incapacidade de o sistema sexual lineano revelar a *scala naturae* aristotélica (v. volume II). Fundam-se no princípio, confirmado, de que a utilização de um grande número de caracteres origina classificações mais intuitivas, e de maior valor extrapolativo, do que os sistemas artificiais (v. justificação em «Sistemas evolutivos»). Muitos dos defensores destes sistemas consideravam ainda que os caracteres taxonómicos não devem ser pesados (a todos deve ser dada a mesma importância) e que as plantas devem ser

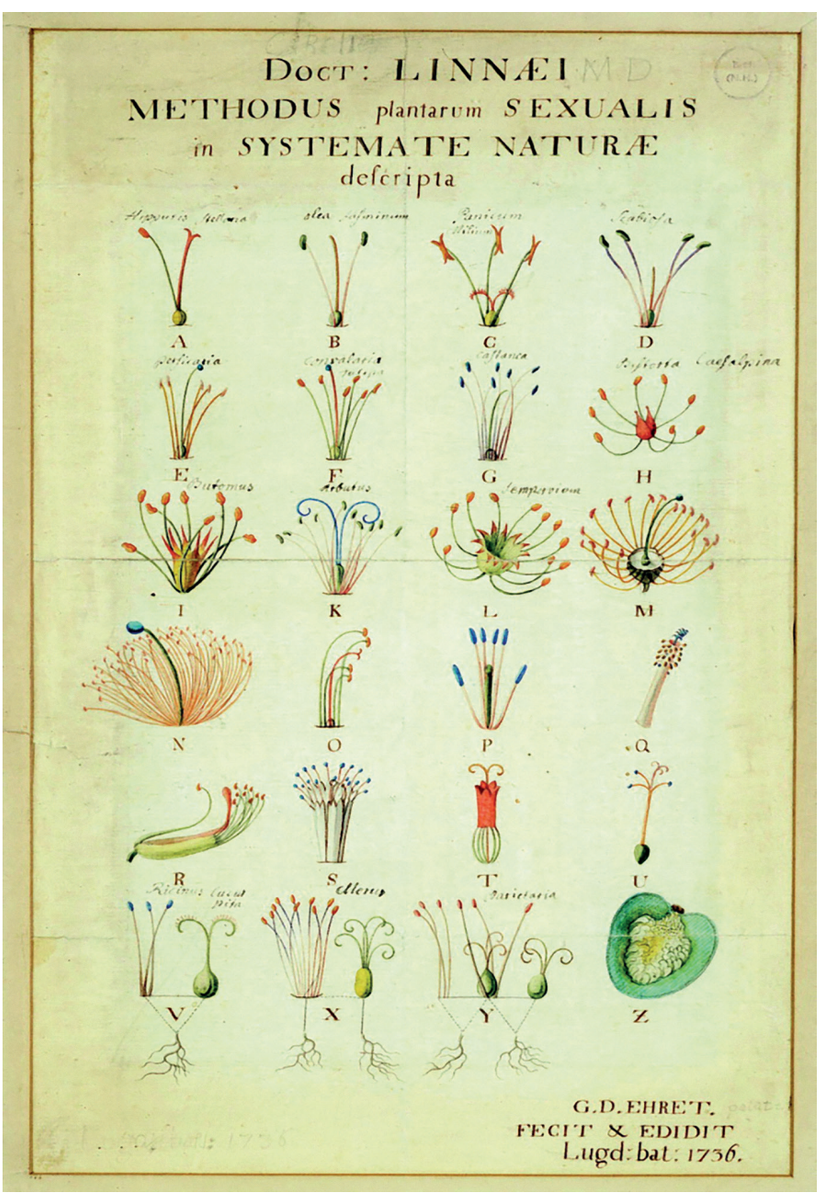


FIGURA 3
As 24 classes do sistema artificial de Lineu. [Ilustração de Georg Dionysius Ehret (1708-1770).]

organizadas nas Floras de forma natural, conceito que na altura expressava a sua semelhança.

Os fundamentos teóricos dos sistemas naturais de classificação foram originalmente estabelecidos pelo botânico francês Michel Adanson (1727-1806). No *Genera Plantarum*, A.-L. de Jussieu (1748-1836) fez uma síntese das ideias de Adanson com o sistema de nomenclatura binomial lineano. Os sistemas naturais de Augustin de Candolle (1778-1841), e de George Bentham (1800-1884) e Joseph Dalton Hooker (1817-1911) são os mais relevantes para a história da botânica. As principais características dos sistemas artificiais e naturais estão explicitados no Quadro 1.

Os **sistemas de classificação fenéticos** são um refinamento matemático dos sistemas de classificação naturais. Estiveram muito em voga nos anos 60 e 70 do século xx (v. Sokal & Sneath, 1963). A construção de matrizes de caracteres constitui o primeiro passo dos métodos de classificação fenética. Nestas matrizes, para cada indivíduo, grupo de indivíduos, ou eventualmente *taxa*, qualificam-se os estádios de carácter de um número, idealmente elevado, de caracteres morfológicos, anatómicos, bioquímicos ou genéticos (Figura 4). Cada indivíduo é designado, na terminologia da classificação fenética, uma unidade taxonómica operacional (OTU). Isto é, trata-se de uma unidade de amostra acerca da qual o julgamento taxonómico é suspenso, pois é precisamente a sua posição na classificação resultante que está a ser testada. Geralmente, é atribuído o mesmo peso a todos os caracteres medidos nas OTU. As matrizes são então corridas em programas informáticos – programas de taxonomia numérica – com algoritmos de classificação (*cluster analysis*). Além da informação numérica, o *output* inclui um dendrograma[4] – o **fenograma** –, com grupos aninhados noutros cada vez mais inclusivos (Figura 5). Pretende-se obter grupos cujos elementos são mais semelhantes entre si do que com os elementos de outros grupos. Quanto mais inclusivos os grupos, mais dissimilares os seus elementos. A similaridade e a dissimilaridade estão correlacionadas com a partilha de estádios de carácter. Por fim, os grupos obtidos, designados por **unidades taxonómicas abstratas**, são convertidos numa classificação, formal ou não.

FIGURA 4
Exemplo de uma matriz de caracteres [Original.]

	Carácter 1	Carácter 2	Carácter 3	…	Carácter n
OTU 1	1	0	1	…	1
OTU 2	0	0	1	…	1
OTU 3	1	0	1	…	0
OTU 4	1	1	0	…	0
…	…	…	…	…	…
OTU n	1	0	1	…	0

Os programas de taxonomia numérica geram classificações hierárquicas de elevado valor extrapolativo. Embora não tenham por objetivo estabelecer relações de parentesco, os fenogramas assemelham-se, muitas vezes, aos cladogramas obtidos a partir da mesma informação-base (v. «Sistemas cladísticos»), porque a similaridade fenotípica reflete, geralmente, proximidade evolutiva. A principal crítica aos sistemas de classificação fenética é a ausência de ponderação dos caracteres, que acabam por resultar em padrões distorcidos de similaridade entre as OTU. Os métodos fenéticos fazem *tabula rasa* de toda a atividade de avaliação do significado diferencial dos caracteres, em termos funcionais e evolutivos face a outros mais neutros, realizada por gerações de taxonomistas «clássicos» e fundamentada depois pelos evolucionistas.

Por outro lado, a escolha dos algoritmos de classificação e medidas de similaridade entre OTU determina os resultados das classificações fenéticas. A conversão dos dendrogramas numa classificação também é subjetiva (Figura 5). Por conseguinte, os sistemas fenéticos não envolvem ganhos significativos de objetividade frente aos sistemas naturais e evolutivos, excetuada a sua reprodutibilidade. Por outro lado, correm o risco de produzir classificações artificiais, agregando indivíduos ou grupos semelhantes por convergência evolutiva. Os métodos automáticos de classificação fenética continuam em uso nos trabalhos de taxonomia à escala da espécie ou de categorias infraespecíficas, a partir de matrizes de dados morfológicos e/ /ou moleculares. A classificação fenética de grupos de categoria superior caiu em desuso em botânica.

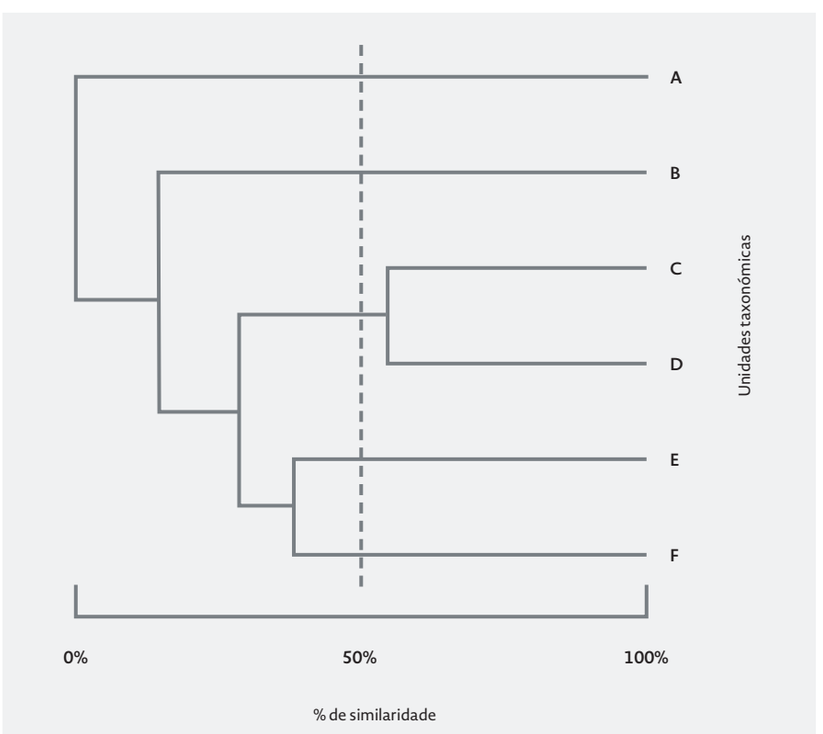


FIGURA 5
Exemplo de um fenograma. A classificação obtida depende, entre outros fatores, do nível de similaridade a que se faz o corte do fenograma (comparar unidades taxonómicas obtidas com os níveis de dissimilaridade de 50% e 100%). [Original.]

Sistemas evolutivos

Características

A incorporação da teoria darwiniana da evolução alterou radicalmente o propósito dos sistemas de classificação.

Os autores dos sistemas naturais procuravam obter grupos morfologicamente consistentes; nos **sistemas de classificação evolutivos** passou a ser prioritário que os *taxa* refletissem relações de parentesco (= relações filogenéticas), *i.e.*, proximidade evolutiva.

O fenótipo dos indivíduos é um resíduo histórico de um processo evolutivo. Os *taxa* (*e.g.*, espécies e géneros) evolutivamente próximos, *i.e.*, de divergência recente, têm tendência a partilhar mais caracteres, e a serem mais semelhantes entre si, do que os *taxa* pouco aparentados. «*On my theory, the unity of type is explained by unity of descent*», escreveu Darwin em A *Origem das Espécies* (Darwin, 1859). A similaridade morfológica reflete ainda, geralmente, proximidade genética. Os exemplos de correlação positiva da similaridade morfológica com o parentesco e a proximidade genética abundam na natureza, porque a forma tem uma elevada **inércia evolutiva** (*evolutionary inertia*): as mudanças morfológicas radicais, ocorridas em espaços de tempo muito curtos, são, por regra, negativamente selecionadas. Não surpreende, por isso, que as classificações evolutivas, sobretudo a nível familiar ou infrafamiliar, não difiram radicalmente das classificações naturais. Pela mesma razão, convém desde já referir que os taxonomistas naturais do século XIX, secundados pelos taxonomistas evolucionários do século XX, sem ou com conhecimentos elementares de embriologia, de fitoquímica e de taxonomia molecular, foram capazes de antecipar uma parte muito significativa dos *taxa* propostos pela sistemática botânica cladística do final do século XX, início do século XXI. Como se referiu anteriormente, com Darwin, o conceito de grupo natural sofre uma profunda mudança, acabando por ser sinonimizado com grupo monofilético pelos cladistas.

Para que os sistemas de classificação evolutivos e cladísticos (*v.i.*) resumam, de forma fidedigna, relações de parentesco entre *taxa*, é necessário usar caracteres submetidos a um estrito controlo genético e avaliar corretamente a sua polaridade. Ao invés dos sistemas naturais, nestes sistemas de classificação a importância dos caracteres taxonómicos é diferenciada: valorizam-se os caracteres que, *a priori*, se supõe veicularem informação útil para estabelecer relações de parentesco. A estimativa da **polaridade dos caracteres**, um termo introduzido pela cladística moderna, consiste na discriminação dos estados de carácter ancestrais dos estados de carácter derivados. Esta etapa é essencial para identificar eventuais inversões de caracteres (retornos a estados de carácter ancestrais) e fenómenos de convergência evolutiva, tão frequentes nas plantas terrestres. Neste processo, ganhou uma particular importância a investigação do registo fóssil e o estudo morfológico comparado das plantas atuais, sobretudo nas regiões de clima tropical, onde, corretamente, se supunha estar refugiada uma parte significativa das plantas atuais mais antigas.

Os sistemas de classificação evolutivos baseiam-se em caracteres morfológicos, anatómicos e químicos sopesados e polarizados de forma intuitiva, trabalhados sem suporte estatístico. Os caracteres moleculares não eram conhecidos ou foram desvalorizados: os sistemas evolutivos são, portanto, sistemas de classificação pré-ADN. Como mais adiante se refere, a informação molecular transporta, em si, imensa informação essencial para estabelecer relações de parentesco, complementar da informação morfológica. Consequentemente, a distinção entre similaridades morfológicas devidas à partilha de ancestrais comuns (**homologias**) ou à convergência evolutiva (**analogias**) nem sempre foi resolvida de forma adequada. Sendo a convergência evolutiva recorrente nas plantas terrestres, os sistemas evolutivos não evitaram a definição de um significativo número de *taxa* artificiais. Embora rejeitem os grupos polifiléticos, nos sistemas de classificação evolutivos a monofilia não é obrigatória, sendo tolerados grupos parafiléticos (Cronquist, 1988). Esta é a diferença fundamental que separa os sistemas evolutivos dos sistemas cladísticos de classificação.

Os botânicos, desde Jussieu até à emergência dos sistemas cladísticos, no final do século XX, foram incapazes de alcançar uma classificação natural nas categorias suprafamiliares. As categorias superiores então propostas não eram homogéneas do ponto de vista morfológico e/o envolviam hipóteses especulativas. Por exemplo, no sistema de Adolf Engler (1844-1930) e de Karl Prantl (1849-1893), o mais completo e influente dos primeiros sistemas de classificação evolutiva das plantas, foi assumido, no âmbito das dicotiledóneas (classe Dicotyledoneae), que as plantas de flores apétalas eram as mais antigas e que os grupos de plantas de corola livre (dialipétalas) eram anteriores aos de pétalas concrescentes. Esta interpretação das tendências evolutivas do perianto foi formalizada ao nível da subclasse e da ordem. Como a evolução do perianto está permeada de inversões de caracteres e de convergências evolutivas, muitos dos *taxa* suprafamiliares reconhecidos por Engler & Prantl eram artificiais. Como veio a verificar-se a partir da década de 1990, a morfologia externa é insuficiente para resolver a filogenia das plantas terrestres e a similaridade morfológica falha clamorosamente este objetivo a níveis suprafamiliares («Sistema APG IV»).

Os sistemas naturais e evolutivos são herdeiros diretos de uma tradição botânica europeia, por razões geográficas de início pouco consolidada nos territórios tropicais de maior **diversidade taxonómica**[5]. Enquanto a flora holártica foi segmentada num elevado número de géneros e famílias, a flora tropical foi tratada de uma forma francamente mais conservadora por estes sistemas de classificação. O grande número de géneros descritos, e ainda aceites, nas Apiaceae está relacionado com a sua elevada diversidade no hemisfério norte. Por outro lado, muitas das famílias morfologicamente bem caracterizadas e fáceis de reconhecer nos territórios holárticos, admitidas pelos sistemas naturais e evolutivos, entravam em conflito nos espaços tropicais. Assim aconteceu, por exemplo, com os conceitos tradicionais de Verbenaceae

e de Lamiaceae ou de Apiaceae e de Araliaceae. Estas insuficiências só foram resolvidas com a cladística molecular.

Sistemas evolutivos mais relevantes

Os sistemas evolutivos continuam a ser usados quando se pretende expor relações filogenéticas, organizar e expressar a diversidade biológica de uma forma estável, fácil de memorizar. Recorde-se que a consistência morfológica dos grupos propostos pelos sistemas evolutivos é, geralmente, elevada. Muitas das Floras manuseadas pelos botânicos e floristas da atualidade arranjam as espécies de acordo com algum dos seguintes sistemas de classificação evolutivos: diferentes versões do sistema de Engler & Prantl, *e.g.*, *Flora Europaea* (Tutin, 1964-1980) e *Nova Flora de Portugal* (Franco, 1971-1984; Franco & Rocha Afonso, 1994-2003); sistema de G. L. Stebbins, *e.g.*, *Flora Iberica* (Castroviejo, 1986+); ou o sistema de Cronquist, *e.g.*, *Flora of North America* (Flora of North America Editorial Committee, 1993+). A opção pelos sistemas evolutivos dependeu sempre mais do reconhecimento científico dos seus autores, *i.e.*, de um argumento de autoridade, do que de razões objetivas.

O sistema proposto pelo botânico norte-americano Arthur Cronquist foi, talvez, o mais influente sistema de classificação evolutivo das plantas com flor na segunda metade do século xx (Figura 6). O não menos conhecido sistema de Armen Takhtajan, um botânico soviético/arménio, é muito próximo do sistema de Cronquist (Figura 6). Cronquist dividiu as plantas com flor – Divisão Magnoliophyta – em duas classes: Magnoliopsida (dicotiledóneas) e Liliopsida (monocotiledóneas). As Magnoliopsida foram repartidas por seis subclasses e as Liliopsida por cinco (Quadro 2).

Cronquist (1988), seguindo uma tradição com mais de 200 anos, reuniu numa subclasse autónoma – subclasse Hamamelididae – as plantas anemogâmicas, apétalas ou de perianto reduzido, geralmente com amentilhos de flores unissexuais, perfazendo um total de 23 famílias; *e.g.*, Platanaceae, Hamamelidaceae, Fagaceae, Casuarinaceae, Ulmaceae e Urticaceae, entre outras. A subclasse Hamamelididae é uma das maiores debilidades do sistema de Cronquist. Para a polinização pelo vento ser eficiente, os grãos de pólen têm que flutuar no ar, e o movimento dos estigmas e dos filetes de ar em torno do gineceu deve facilitar a captura do pólen. Por exemplo, estorvam este modo de polinização a produção de folhas antes da polinização, a rigidez dos pedicelos das flores ou dos pedúnculos das inflorescências, e um perianto que se sobreponha aos estigmas. O cardápio de soluções adaptativas à anemofilia é escasso, consequentemente, a convergência evolutiva dos caracteres das inflorescências e flores polinizadas pelo vento são muito frequentes. De facto, as técnicas moleculares demonstraram que as Hamamelididae *sensu* Cronquist são um grupo artificial polifilético. Por exemplo, as Platanaceae são 'eudicotiledóneas basais' e as Hamamelidaceae estão relacionadas com as Saxifragaceae (ordem dos Saxifragales). Ainda assim, a maior parte das famílias Hamamelididae têm uma ancestralidade comum, e são hoje parte dos Fagales (fabídeas); *e.g.*, Fagaceae, Betulaceae, Myricaceae, Casuarinaceae e Juglandaceae. Os estudos de filogenia molecular demonstraram que dois terços das ordens e um terço das famílias definidas por A. Cronquist não são monofiléticas (Stevens, 2001+).

FIGURA 6
Personagens-chave da taxonomia e da filogenia de plantas com flor na segunda metade do século xx. Armen Takhtajan (1910-2009) (à esquerda) e Arthur Cronquist (1919-1992) (à direita). [Fotografia extraída do panegírico escrito em memória de A. Cronquist por A. Takhtajan (1996).]

QUADRO 2
Resumo das características das subclasses do sistema de Cronquist (Cronquist, 1981)

SUBCLASSE	CARACTERÍSTICAS	N.º DE FAM. E ESPÉCIES
Dicotiledóneas (Magnoliopsida)		
Magnoliidae	Plantas arcaicas; flores frequentemente acíclicas ou hemicíclicas.	39; > 12 000
Hamameliidae	Plantas arcaicas; flores muito reduzidas, geralmente de polinização anemófila.	25; > 3400
Caryophyllidae	Herbáceas com betalaínas (classe de pigmentos vermelhos ou amarelos derivados do indol); placentação central livre ou tipos derivados.	14; > 11 000
Dilleniidae	Alguma simpetalia; apocarpia rara; placentação normalmente parietal.	77; > 25 000
Rosidae	Folhas frequentemente compostas com estípulas; polipetalia frequente; estames numerosos.	117; > 60 000
Asteridae	Geralmente simpétalas, com estames em número igual ou inferior ao número de lóbulos da corola.	49; > 60 000
Monocotiledóneas (Liliopsida)		
Alismatidae	Plantas herbáceas aquáticas; gineceu apocárpico.	16; > 500
Arecidae	Inflorescências frequentemente do tipo espadice e envolvidas por uma espata; flores geralmente pequenas.	5; > 5600
Commelinidae	Flores geralmente sem néctar; flores pequenas; famílias basais heteroclamídeas e trímeras, as mais evoluídas, de flores nuas e adaptadas à polinização anemófila.	16; > 16 200
Zingiberidae	Flores geralmente com néctar e polinizadas por insetos ou outros animais; flores por regra epigínicas e heteroclamídeas.	9; > 3800
Liliidae	Flores geralmente com néctar, vistosas e polinizadas por insetos ou outros animais; flores por regra monoclamídeas.	19; > 25 000

Sistemática filogenética (cladística)

O que é a sistemática filogenética?

A **cladística**[6] ou **sistemática filogenética** (*cladistics*, *phylogenetic systematics*) foi originalmente proposta pelo entomologista alemão Willi Hennig, em 1950 (conceitos fundamentais no Quadro 3; Figura 2-C, D). A cladística é uma aproximação à sistemática que procura recuperar as relações de parentesco entre *taxa* e desenvolver sistemas de classificação consistentes com estas relações (Wiley & Lieberman, 2011). A cladística é também um **método de inferência filogenética**, porque gera hipóteses testáveis sobre as relações de parentesco entre organismos ou grupos de organismos.

Além dos aspetos metodológicos adiante aprofundados, os sistemas cladísticos distinguem-se pelo chamado **princípio da monofilia** (*principle of monophyly*). De acordo com este princípio, os grupos de organismos têm de reunir todos, e apenas, os descendentes de um organismo ancestral comum. Embora os grupos polifiléticos sejam rejeitados pelos sistemas de classificação cladísticos, os grupos parafiléticos são temporariamente tolerados enquanto as relações de parentesco não são totalmente esclarecidas. Em cladística, os **grupos monofiléticos** são designados por **clados** (*clade* = **linhagem**) e os parafiléticos por **grados** (*grade*). Como adiante se refere, os clados podem ter, ou não, uma categorização formal (*e.g.*, ordem, família e espécie), *i.e.*, serem convertidos em *taxa*. Os grados geralmente escrevem-se entre com aspas simples; *e.g.*, 'angiospérmicas basais'.

Cladogramas

A especiação e a diferenciação de linhagens são subprodutos inevitáveis e frequentes da evolução (Levin, 1993). O ancestral de todos os seres vivos, o LUCA (*Last Universal Common Ancestor*, o primeiro ancestral comum universal, fragmentou-se em espécies descendentes e estas em muitas mais, num processo imparável que perdura até ao presente. Todos os grandes grupos tiveram como ponto de partida um evento de isolamento reprodutivo, *i.e.*, de especiação: certas linhagens descendentes do LUCA mantiveram-se unicelulares e simples, outras complexificaram-se e deram origem às plantas ou foram os ancestrais dos animais. Darwin foi um dos primeiros biólogos a usar árvores genealógicas a representar relações de parentesco entre seres vivos (volume II). O LUCA localiza-se na base do tronco da grande árvore genealógica da vida; as primeiras ramificações representam os seus descendentes mais diretos, todos eles já extintos; e de nó em nó (pontos onde ocorrem ramificações), de ramificação em ramificação, atingem-se os delgados raminhos do ano, alcandorados na camada mais exterior da copa, a representar grupos (*e.g.*, espécies, géneros ou famílias) atuais. Em cladística, as representações esquemáticas, sob a forma de árvore, de hipóteses em torno das relações de parentesco de um dado conjunto de organismos, ou de grupos de organismos, designam-se por **cladogramas** (Quadro 3). A Figura 19 é deles bom exemplo. Geralmente, os termos cladograma, **árvore filogenética** (*phylogenetic tree*) ou **árvore evolutiva** (*evolutionary tree*) são usados como sinónimos. Alguns autores consideram o cladograma uma representação de uma hipótese e a árvore filogenética um resumo de uma história evolutiva real. Assim, nos cladogramas o comprimento dos ramos não transporta informação, enquanto nas árvores filogenéticas o comprimento representa, geralmente, divergência de caracteres (dissimilaridade) ou tempo. Os cladogramas são mais simples do que as árvores filogenéticas.

QUADRO 3
Glossário de termos de sistemática filogenética

CONCEITO	DESCRIÇÃO
Apomorfia (*apomorphy*)	Carácter ou estado de carácter derivado, *i.e.*, uma inovação numa linhagem evolutiva; *e.g.*, a dupla fecundação é uma apomorfia das angiospérmicas.
Autapomorfia (*autapomorphy*)	Apomorfia exclusiva de um grupo de organismos; as autopomorfias são essenciais para identificar taxa porém, e ao contrário das sinapomorfias, inúteis para estabelecer relações de parentesco com outros grupos.
Clado (*clade*)	Grupo monofilético de organismos: inclui o ancestral comum e todos (e apenas) os seus descendentes.
Grupo irmão (*sister group*)	Grupo evolutivamente mais próximo num cladograma.
Homoplasia (*homolasy*)	Carácter ou estado de carácter partilhado por um ou mais *taxa* por paralelismo ou convergência evolutiva (v. vol. II).
Plesiomorfia (*plesiomorphy*)	Carácter ou estado de carácter ancestral (primitivo); *e.g.*, a semente é uma autapomorfia nos espermatófitos mas uma plesiomorfia ao nível das angiospérmicas; a flor é uma autapomorfia das angiospérmicas e uma plesiomorfia nas asteráceas.
Polaridade	Refere-se ao sentido (direção) das mudanças evolucionárias de uma estrutura ou de um carácter.
Simplesiomorfia (*symplesiomorphy*)	Plesiomorfia partilhada por mais de um grupo de organismos; *e.g.*, autonomia do gametófito de 'briófitos' e 'pteridófitos'.
Sinapomorfia (*synapomorphy*)	Apomorfia partilhada por dois ou mais grupos que indica uma ascendência comum e, por isso, instrumental para o identificação de relações de parentesco. Em cladística, sinapomorfia é um sinónimo de homologia.
Cladograma (*cladogram*)	Representação diagramática das relações evolutivas (= filogenéticas) de um dado conjunto de organismos ou de grupos de organismos obtida com base na partilha de apomorfias.
Espécie ancestral	Espécie que deu origem a pelo menos uma **espécie filha** (ing., *daughter species*).
Grado (*grade*)	Grupo parafilético.

Nos cladogramas cada ramo apenas se pode cindir noutros dois (**ramificação dicotómica**). Os nós e os "ramos-filho" representam, respetivamente, eventos de divergência evolutiva e grupos monofiléticos de organismos. Subjacente a cada nó está, necessariamente, um evento de especiação. Um cladograma pode ser cortado em qualquer ponto, o ramo sobrante – o **clado** – inclui todos os descendentes de um ancestral comum. Dois clados situados lado a lado num cladograma dizem-se irmãos (**grupos irmãos**; *sister groups*). Vejamos dois exemplos a partir da Figura 19. A *Amborella trichopoda* é o grupo irmão de todas as angiospérmicas atuais. Uma mesma população ancestral especiou e deu origem à espécie ancestral de todas as Ceratophyllaceae e à espécie ancestral de todas as eudicotiledóneas atuais; por conseguinte, as Ceratophyllaceae são irmãs de todas as eudicotiledóneas atuais (e vice-versa). Neste ponto reside uma outra diferença entre os sistemas cladísticos e os sistemas evolutivos de classificação: para os cladistas, os grupos irmãos têm

que ter a mesma categoria taxonómica, qualquer que seja o número de espécies e a diversidade morfológica que caracteriza cada um deles (Cronquist, 1988).

O registo fóssil revela, muitas vezes, caracteres e combinações de caracteres invulgares ou desconhecidas nos seres vivos atuais. O *Archaeopteryx*, um dinossauro com penas adaptadas ao voo, é o exemplo mais famoso (volume II). Para acomodar estes fósseis, os paleontologistas introduziram dois conceitos fundamentais, fixados na década de 1970: grupo tronco e grupo coroa (Figura 7). Um **grupo coroa** (*crown group*) é um grupo monofilético (clado) que contém pelo menos duas espécies atuais, o seu ancestral comum mais próximo, mais todos os descendentes extintos deste ancestral. O grupo coroa é delimitado pelos descendentes vivos de um ancestral comum. O ancestral comum da *Amborella trichopoda*, e de todas as outras angiospérmicas atuais, define o grande grupo coroa das angiospérmicas (v. Figura 19). O **grupo tronco** (*stem group*) inclui todos os grupos fósseis evolutivamente mais próximos do grupo coroa em causa do que de qualquer outro. Os elementos do grupo tronco de uma dada linhagem atual são mais antigos do que o ancestral comum do grupo coroa, e podem não partilhar algumas das novas características adquiridas exclusivamente por essa linhagem (características ditas apomórficas). Parte-se do pressuposto de que os caracteres que definem o grupo coroa foram adquiridos durante períodos alargados de tempo. Esta é uma das razões por que é tão difícil a interpretação filogenética de alguns fósseis.

As características que definem um grupo coroa foram geralmente adquiridas de forma incremental em períodos alargados de tempo pelos elementos do grupo tronco. Por outro lado, os membros do grupo tronco poderiam possuir características ancestrais (plesiomorfias) ou derivadas (apomorfias) que não foram retidas no grupo coroa. Consequentemente, os elementos do grupo tronco podem ser francamente distintos do grupo coroa. Embora os grupos coroa e tronco sejam uma necessidade lógica em biologia evolutiva, a aplicação prática destes conceitos é um severo desafio para os paleontologistas, porque as suas características nem sempre podem ser aferidas a partir dos seres vivos atuais. Assim, por exemplo, os 'riniófitos', estudados no volume II, são um grupo tronco dos traqueófitos: para além dos eixos caulinares, pouco sobra da sua estrutura nas plantas vasculares atuais.

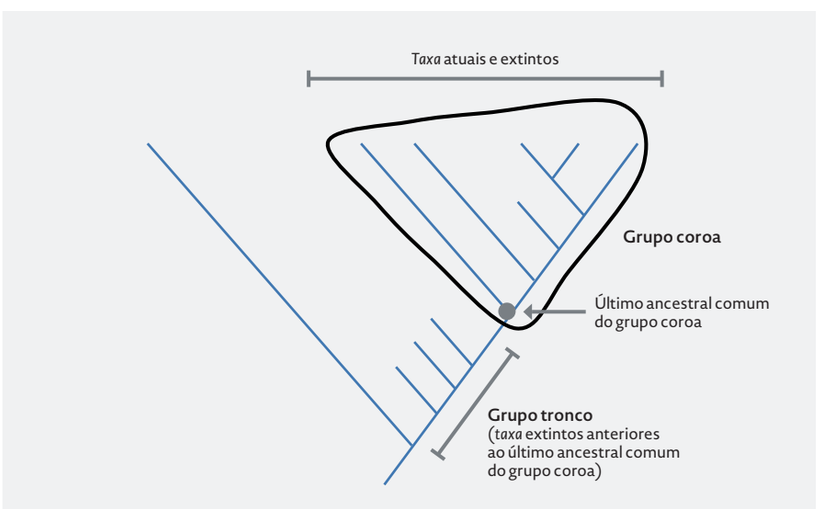


FIGURA 7
Grupo coroa e grupo tronco. Exemplificação de conceitos num cladograma. [Original.]

Métodos de sistemática filogenética

À semelhança da fenética, a sistemática filogenética serve-se de programas computacionais e de matrizes de caracteres morfológicos, anatómicos (*e.g.*, presença ou ausência de vasos xilémicos), fisiológicos (*e.g.*, fotossíntese C4), citogenéticos (*e.g.*, inversões cromossómicas) e/o moleculares (*e.g.*, presença de um determinado gene, região ou rearranjo genético). Admite-se que os algoritmos cladísticos modelam mais corretamente a forma como a evolução realmente funciona do que os programas de taxonomia numérica da fenética. Os cladogramas são obtidos a partir da distribuição de sinapomorfias (Quadro 3). Os caracteres ancestrais (**plesiomorfias**) partilhados por vários clados (**simplesiomorfias**) são descartados porque não contêm informação útil para estabelecer relações de parentesco do clado em estudo com outros: o seu uso poderia dar origem a grupos parafiléticos ou polifiléticos. Por exemplo, a presença de gametófitos livres é uma plesiomorfia própria dos 'pteridófitos' e 'briófitos'; um grupo definido pela partilha deste carácter, irmão das plantas com semente, seria parafilético. A determinação dos estados de carácter ancestrais (plesiomorfias) e derivados (apomorfias) envolve, frequentemente, decisões subjetivas sobre a **polaridade dos caracteres**. Os cladistas servem-se de técnicas, cujo estudo pormenorizado excede os objetivos deste livro, que tornam esta etapa mais objetiva. Neste propósito, é determinante a escolha de um grupo evolutivamente próximo (**grupo externo**; *outgrup*) do grupo em estudo. Por exemplo, no estudo da filogenia das gramíneas, o Grass Phylogeny Working Goup (2001) usou como *outgroups* espécies de Joinvilleaceae e de outras famílias de ótimo tropical evolutivamente próximas das Poaceae. A adição de informação fóssil às matrizes de dados morfológicos de *taxa* atuais melhora a polarização dos caracteres e permite obter cladogramas alternativos mais robustos que descrevem melhor a história evolutiva no espaço e no tempo dos caracteres e dos grupos taxonómicos em estudo. A informação obtida de fósseis mal preservados pode ser contraproducente.

Como se referiu anteriormente, os cladogramas são o produto final de uma análise cladística. Quanto maior o número de caracteres e de estados de carácter envolvidos numa análise, maior o número de soluções possíveis, *i.e.*, de árvores. Depois, diferentes algoritmos produzem diferentes resultados, o mesmo acontecendo quando se eliminam ou adicionam caracteres na matriz original. Determinar qual o melhor cladograma, *i.e.*, qual o cladograma que melhor retrata a história evolutiva de um dado grupo de plantas, é uma questão-chave em cladística.

Dois princípios são usados para a resolver: o princípio da congruência e o princípio da parcimónia. O **princípio da congruência** baseia-se numa ideia simples: se o mesmo resultado – o mesmo cladograma – é obtido com dois ou mais conjuntos de caracteres, então, a probabilidade de a filogenia obtida ser verdadeira cresce. O cladograma que minimiza o número de transições entre estados de carácter (e implicitamente de reversões de caracteres) é o mais parcimonioso. O **princípio da parcimónia** é crítico, porque, sendo um princípio filosófico (epistemológico) produzido pela mente humana, nada obriga que seja seguido nos processos evolucionários. Por outras palavras, a natureza não é necessariamente parcimoniosa, embora tendencialmente o seja (v. Crisci, 1982).

Os princípios da congruência e da parcimónia conjugam-se na chamada reamostragem por *bootstrap* (ou em métodos similares, *e.g.*, *jackknife*). Este processo inicia-se com a construção de **pseudorreplicações** (cladogramas parciais) a partir de uma amostra (parcial) aleatória de caracteres da matriz original de caracteres (mantendo a dimensão da matriz original). Em cada pseudorreplicação é selecionado o cladograma mais parcimonioso. Depois de repetir o processo um determinado número de vezes (*e.g.*, mil repetições), o resultado é sumarizado num **cladograma de consenso** (ou árvore de consenso), sendo possível aferir a incerteza associada a cada clado. Uma percentagem de *bootstrap* de 95% significa que o clado em causa surgiu em 95 de 100 pseudorreplicações (Kitching *et al.*, 1998). As homologias e, implicitamente, as analogias são retificadas *a posteriori* pela análise da partilha de caracteres ao longo do «melhor» cladograma. Atualmente, na reconstrução de filogenias, para além dos métodos de parcimónia, usam-se outros métodos de construção de árvores, como sejam os de máxima verosimilhança (*maximum likelihood*) e os métodos bayesianos, cuja discussão não cabe num texto de carácter introdutório.

Os dados moleculares entraram em força na cladística na década de 1990. Embora a sua importância seja inquestionável, a morfologia externa, sobretudo ao nível da flor, permanece essencial, talvez ainda mais importante do que no passado, no esclarecimento das afinidades evolutivas das plantas (Ronse De Craene, 2010). Por três razões. A escassez de caracteres morfológicos e a abundância de convergências evolutivas que os caracterizam são mais do que compensadas pela informação filogenética útil que transportam. Ao contrário do que ocorre com muitos caracteres moleculares, os caracteres morfológicos são funcionalmente relevantes, tendo, por essa razão, sido moldados pela seleção natural. Como se referiu no volume II, a seleção foi, e é, um mecanismo determinante da evolução. Por fim, a informação morfológica é muito útil na seleção das melhores árvores quando as análises filogenéticas produzem resultados conflituosos, uma tendência crescente com a incorporação de um número cada vez maior de genes na construção de árvores filogenéticas (árvores multigene) (Stuessy & Funk, 2014). A conjunção da informação molecular com a informação morfológica no estabelecimento de filogenias choca, porém, com a falta de uma terminologia estandardizada de uso comum, de um método comum estandardizado de descrição morfológica e de um conjunto de princípios a aplicar na delimitação de caracteres morfológicos (Voght *et al.*, 2010).

Os sistemas de classificação cladísticos apresentam três grandes vantagens frente aos sistemas de classificação evolutivos tradicionais:

- Robustez – à medida que as relações filogenéticas são clarificadas, a circunscrição e a nomenclatura dos *taxa* tendem a estabilizar;
- Reprodutibilidade – diferentes investigadores obtêm os mesmos resultados se utilizarem os mesmos dados iniciais e os mesmos algoritmos;
- Objetividade – envolvem menos assunções subjetivas.

Os sistemas cladísticos oferecem ainda hipóteses explícitas e testáveis, por exemplo, de relações evolutivas, biogeografia e ecologia. A escolha dos algoritmos tem menos impacte nos resultados finais em cladística do que nos sistemas fenéticos.

A cladística é o método *standard* de inferência filogenética em biologia evolutiva. A substituição dos sistemas de classificação evolutivos pelos sistemas de classificação que resultam destas análises é inevitável. A cladística está a solucionar um dos aspetos mais críticos dos sistemas evolutivos de classificação de angiospérmicas: a instabilidade da circunscrição dos grupos supragenéricos, que emergia da subjetividade com que era interpretada a natural instabilidade de caracteres nestes *taxa*. As classificações cladísticas têm, porém, uma enorme desvantagem prática. Ao produzirem a melhor estimativa das relações evolutivas, podem dar origem a grupos morfologicamente inconsistentes, pouco intuitivos, que dificultam a sua apreensão pelos não especialistas.

Para converter as relações de parentesco veiculadas pelas árvores filogenéticas, como a da Figura 8, numa estrutura taxonómica formal (com categorias taxonómicas), há que responder a duas perguntas fundamentais:

- Quais os clados merecedores de um nome de acordo com o ICN (*International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants*; Turland *et al.*, 2018)? Por outras palavras, que ramos da árvore a assumir como *taxa*?
- E a que categoria (*e.g.*, ordem, família ou género) devem ser atribuídos?

As classes dividem-se em ordens, as ordens em famílias, as famílias em géneros – na grande árvore filogenética das angiospérmicas, as espécies correspondem aos ramos mais finos, a única categoria taxonómica objetiva em taxonomia. Se um clado é tratado ao nível da subfamília ou família, por exemplo, é uma decisão subjetiva não falsificável (Barraclough & Humphreys, 2015). E recorde-se ainda que por mais de uma vez nesta coleção de

livros se defendeu que a nomenclatura botânica não pode acomodar todos os clados – nem todos os clados podem receber uma categoria formal. A categoria «família» é desde os alvores da nomenclatura botânica uma categoria-chave na aprendizagem da botânica sistemática. A circunscrição das famílias deve, portanto, ser realizada com particular cuidado.

A taxonomia e a nomenclatura têm objetivos práticos, uma função social que não deve ser descartada. Por conseguinte, os especialistas servem-se de um conjunto de regras de conveniência, tacitamente aceites, no sentido de obterem respostas de consenso às duas perguntas antes formuladas. Vejamos quatro destas regras (v. Backlund & Bremer, 1998; Vences *et al.*, 2013). i) Em primeiro lugar convém que o clado (ramo) esteja estatisticamente bem suportado de modo a evitar rearranjos taxonómicos e nomenclaturais posteriores: a taxonomia e a nomenclatura devem ser estáveis no tempo. ii) Os sistemas de classificação que sobrecarreguem muito a memória são mal aceites pelos utilizadores (a jusante) da taxonomia: para evitar a proliferação de nomes, os grupos demasiados pequenos devem, dentro do possível, ser agregados a outros. iii) A diagnosticabilidade morfológica é outro critério fundamental: os *taxa* formalmente reconhecidos devem ser fáceis de identificar através da sua morfologia. iv) Os grupos monofiléticos bem estabelecidos na literatura taxonómica tradicional devem ser preservados: a cladística não pode romper com o passado e desprezar o trabalho de gerações de sábios botânicos.

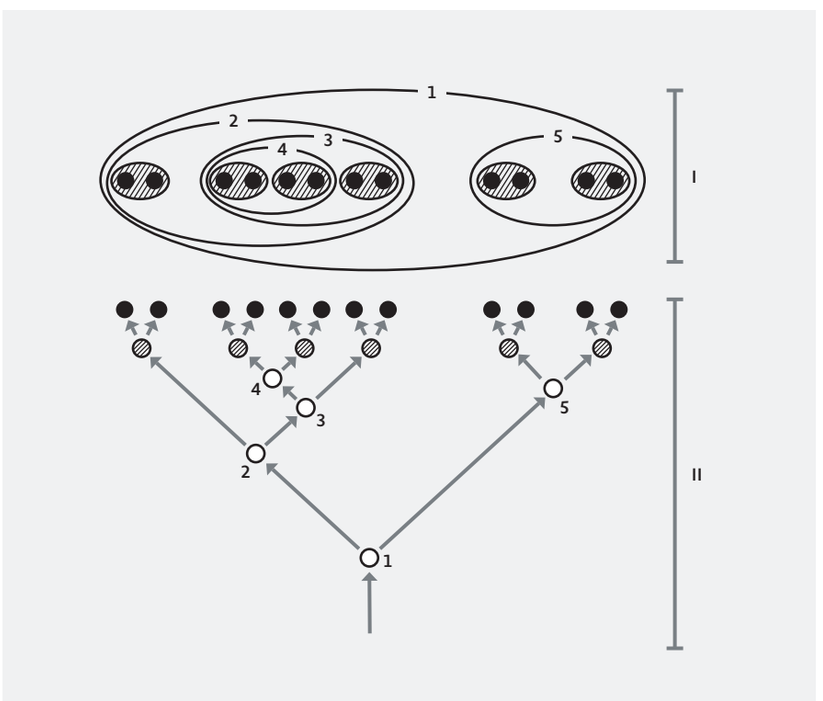


FIGURA 8
Conversão dos cladogramas numa classificação formal. I. No cladograma identificam-se cinco grupos monofiléticos que podem ser traduzidos, ou não, numa classificação hierárquica formal, por exemplo com a categoria de género. II. As bolas negras representam espécies atuais e os círculos vazios ou tracejados espécies ancestrais comuns. [Adaptado de Hennig, 1966.]

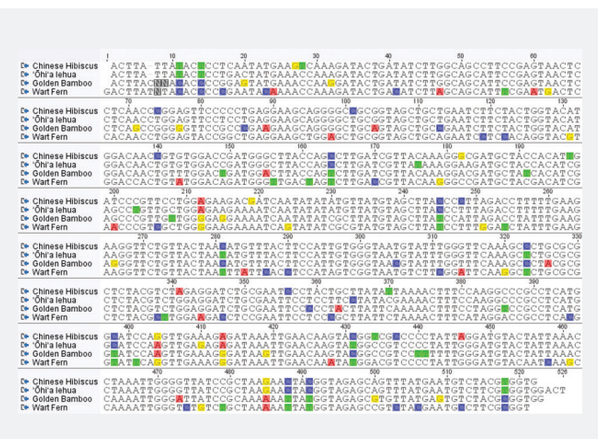


FIGURA 9
Alinhamento de sequências de ADN. Exemplo de um alinhamento de ADN cloroplástico de quatro espécies de plantas do arquipélago do Havai. [http://hawaiireedlab.com/wpress/?p=54.]

Na definição/circunscrição de *taxa*, sobretudo ao nível da família e do género, confrontam-se duas abordagens: os *splitters* e os *lumpers*. Os *splitters* preferem *taxa* mais pequenos (*e.g.*, géneros com menos espécies e famílias com menos géneros), no pressuposto de que os *taxa* assim obtidos têm mais autapomorfias, são morfologicamente mais homogéneos e mais fáceis de descrever e identificar. Os *lumpers*, pelo contrário, advogam o uso de *taxa* maiores (mais inclusivos), embora mais heterogéneos. Uma família com um conjunto alargado de características únicas que a diferencie das restantes (autapomorfias) é fácil de distinguir em condições de campo e de integrar em chaves dicotómicas. A pulverização (*splitting*) das plantas em muitas famílias incrementa a sua diagnosticabilidade; em contrapartida, um elevado número de nomes e combinações de caracteres dificulta a sua memorização. A cladística trouxe objetividade à taxonomia, porém a categorização dos *taxa* supraespecíficos continua a residir no costume ou em argumentos de autoridade. A tradição tem aqui, de facto, um grande peso. Por exemplo, enquanto o APG IV organiza as ca. 246 000 sp. de plantas com flor conhecidas (Roskov *et al.*, 2019) em 413 famílias, os ornitólogos reconhecem 200 famílias para 9000 espécies. O conceito de família não é igual para os botânicos e ornitólogos (Armstrong, 2014).

Nos artigos de botânica sistemática atuais, constata-se a tendência de manter as designações científicas até à ordem; as categorias superiores são largamente ignoradas, evitando-se formalidades nomenclaturais na designação dos clados mais inclusivos.

O uso de dados moleculares em sistemática filogenética

O uso de informação molecular no estudo das relações de parentesco (filogenias) e na classificação e identificação de plantas irrompeu na botânica na década de 1990. Em termos metodológicos e conceptuais, trata-se de uma extensão da cladística morfológica, com técnicas laboratoriais, algoritmos e estatísticas adaptados aos caracteres e dados moleculares. Não cabe neste texto uma descrição pormenorizada dos materiais e métodos da sistemática filogenética com dados moleculares, mas tão-somente uma breve referência aos seus princípios e à importância na botânica sistemática e evolutiva contemporâneas. Os interessados têm à sua disposição vários livros-texto internacionais sobre o tema.

Qualquer tipo de informação molecular, *i.e.*, qualquer **marcador genético**, pode ser usado em cladística; *e.g.*, ADN, ARN ou produtos diretos da informação genética (*e.g.*, sequências de aminoácidos em proteínas). A importância do ADN nuclear, mitocondrial ou cloroplástico é destacada pela bibliografia (Hollingsworth *et al.*, 2010). A escolha das sequências de ADN a comparar – *e.g.*, zonas não codificantes do ADN (*noncoding* DNA), parte de um gene, um gene, um conjunto de genes que codificam proteínas[7] ou mesmo de todo o genoma – é dos momentos mais críticos dos métodos de sistemática molecular. À semelhança da cladística baseada em informação morfológica, só devem ser comparadas características moleculares (*loci*) com uma ancestralidade comum (homólogas), *i.e.*, cujas similaridades não resultem de evolução convergente. Estão publicados métodos numéricos para fazer esta avaliação, no entanto, a maior parte dos estudos incide sobre sequências já conhecidas e bem sedimentadas na experiência. Os objetivos de investigação condicionam a seleção das sequências de ADN a estudar. Por exemplo, *loci* com uma longa história evolutiva, e que acumulam lentamente alterações (mutações) na sequência de nucleótidos, são usados para resolver relações filogenéticas entre *taxa* evolutivamente distantes. Ao nível da espécie, ou categorias subespecíficas, recorre-se a *loci* que evoluem rapidamente («DNA *barcoding*»).

A **extração** e a **sequenciação** do ADN, geralmente a partir das folhas de indivíduos, vivos ou armazenados em herbário, representativos dos *taxa* em estudo, é um trabalho minucioso e extenuante. Felizmente, o progresso tecnológico e a redução de custos nesta área são assombrosos. Obtidas as sequências de ADN, procede-se ao seu **alinhamento** (*sequence alignment*), manual ou com programas informáticos especializados: as cadeias de duas ou mais amostras são alinhadas lado a lado e contabilizadas as coincidências (e as discrepâncias) na sequência de nucleótidos (Figura 9). A **similaridade das sequências de nucleótidos** (*sequence similarity*) está correlacionada com proximidade evolutiva. É com base neste princípio que se inferem as relações evolutivas entre *taxa*, populações ou indivíduos e, eventualmente, se definem *taxa* supraespecíficos e se classificam espécies.

O estabelecimento de filogenias com base em informação molecular enferma dos mesmos constrangimentos da cladística morfológica, com algumas diferenças. A polarização dos caracteres é particularmente difícil com dados moleculares e, claro, condiciona a estrutura dos cladogramas. A sistemática molecular não é, salvo raras exceções (*e.g.*, fósseis de *Homo neanderthalensis*), aplicável ao registo fóssil, e os fósseis, como se sabe, são uma importante fonte de informação para construir as divergências filogenéticas mais antigas. A estas dificuldades soma-se, entre outras, a chamada **atração de ramos longos** (*long branch attraction*). A atração de ramos longos é um erro recorrente nas **filogenias profundas** (*deep phylogenies*) e, implicitamente, na sistemática de grandes grupos, baseadas quer em dados moleculares quer em informação morfológica. Este artefacto consiste na aproximação artificial de clados evolutivamente distanciados nas árvores filogenéticas. Resulta da convergência evolutiva – quanto mais longa a história de dois grupos, maior a probabilidade de convergência –, sendo agravado quando se trabalham clados com diferentes velocidades evolutivas, com um historial de grandes flutuações nas pressões de seleção, representados nas análises filogenéticas por um escasso número de *taxa* (Judd *et al.*, 2007; Ruhfel, 2014). A amostragem de *taxa* não pode, obviamente, ser significativamente melhorada nos grupos outrora diversos e hoje representados por um escasso número de espécies. Por esta razão, a posição filogenética dos antóceros é tão conflituosa. As **filogenias próximas** (*shallow phylogenies*), ao nível da espécie e do género, enfrentam outros constrangimentos que não são aqui abordados.

A filogenética molecular profunda das plantas e os modernos sistemas de classificação das plantas (*e.g.*, APG, *v.i.*) baseiam-se em sequências do genoma cloroplástico, herdado da cianobactéria ancestral. Os genes cloroplásticos têm várias vantagens: o ADN cloroplástico (cpDNA) é fácil de extrair e de usar e, ao contrário do que acontece com o ADN mitocondrial (mtDNA) e nuclear (nDNA), os seus genes estão ordenados numa estrutura densa e altamente conservada (o número e a ordem dos genes foram, com algumas exceções, mantidos) (Sato, 1999). As filogenias obtidas com sequências de cpDNA transformaram a sistemática de plantas mas enfermam de alguns inconvenientes. Por exemplo, a maioria das plantas lenhosas tem baixas taxas de evolução molecular, consequentemente, o polimorfismo genético de sequências (parciais) do cpDNA é insuficiente para desvendar relações de parentesco. Para obviar este e outras limitações, os estudos de filogenia começaram a incorporar genes mitocondriais e nucleares (*e.g.*, genes ribossomais, *i.e.*, genes nucleares, que codificam os rRNA) e/ou a totalidade o ADN cloroplástico e mitocondrial.

O desenvolvimento de novas técnicas moleculares (*e.g.*, RNA *sequencing*) e de bioestatística está a revolucionar a filogenética e a sistemática filogenética porque permitiu incorporar e tratar de forma barata e expedita quantidades massivas de informação genética proveniente de um outro compartimento celular, o núcleo (nDNA). As filogenias profundas mais modernas integram uma boa parte ou até mesmo todo o genoma nuclear – trabalha-se no domínio da chamada filogenómica (*phylogenomics*) (Young & Gillung, 2019). Entretanto, já se discute a possibilidade de sequenciar toda a diversidade eucariótica terrestre (Lewin *et al.*, 2018).

Os modelos filogenéticos (cladogramas) obtidos a partir de cpDNA e de nDNA são largamente congruentes ao longo de toda a grande árvore filogenética das plantas terrestres (Wickett *et al.*, 2014; Rothfels *et al.*, 2015). E ambos os métodos corroboram muitas vezes hipóteses já seculares produzidas por taxonomistas morfológicos. Porém, a filogenética molecular continua a enfrentar

dificuldades na resolução de alguns grupos (*e.g.*, grandes grupos de briófitos e ramos basais da árvore filogenética das angiospérmicas). Envolver cada vez mais informação genética pode não ser a solução para obter filogenias profundas mais robustas (Zhong *et al.*, 2015). E diferentes métodos numéricos geram, por vezes, diferentes tipologias de árvores. Na realidade, ninguém sabe ao certo até que ponto as filogenias moleculares profundas publicadas são verdadeiras, mas são, sem dúvida, as mais fiáveis de que dispomos. A discussão continua.

Neste ponto da argumentação, é importante perceber que os cladogramas são hipóteses sobre as relações de parentesco entre grupos de seres vivos mais bem informadas do que as hipóteses tradicionais baseadas na intuição.

A informação molecular é imprescindível em filogenia. Os modelos filogenéticos (cladogramas) são, por sua vez, eventualmente convertidos em *taxa*. Os princípios e as técnicas de cladística têm, assim, dois usos fundamentais: i) a reconstrução da história evolutiva de grupos de seres vivos e ii) a produção de uma taxonomia mais objetiva, baseada no princípio da monofilia. As metodologias de reconstrução de relações evolutivas não se ficam pela cladística baseada em matrizes de caracteres morfológicos e/ou moleculares de *taxa* atuais. Este tema é brevemente abordado no ponto «Como se reconstrói a evolução das plantas?», no volume II desta série.

Sistemas de classificação filogenética de base molecular

O sistema mais atual de classificação familiar e supra-familiar das angiospérmicas, o APG, já na sua quarta versão, tem uma base exclusivamente molecular (APG, 2016; Figura 10). Resulta da consensualização num único sistema de múltiplos trabalhos de filogenia molecular, realizados com marcadores diversos, entre os quais os genes *rbcL* e *matK*, referidos mais adiante no ponto «DNA *barcoding*». O APG modificou profundamente a taxonomia das plantas com flor (três das personagens mais relevantes desta revolução estão citadas na Figura 11). A universalização do APG IV é inevitável. Retomamos a discussão deste sistema mais adiante («Sistema APG IV»).

Ao nível das categorias taxonómicas infrafamilares, ocorre algo similar. A descrição de novos géneros é frequentemente acompanhada por estudos moleculares. A mesma prática está a propagar-se ao nível da espécie. Chase *et al.* (2015), referindo-se à família das orquídeas, defendem que a descrição de novos *taxa*, qualquer que seja a sua categoria, deve combinar estudos morfológicos e genéticos: para estes autores, os dias em que a intuição desempenhava um papel determinante na taxonomia estão a acabar.

The LINNEAN SOCIETY of London — BOTANICAL Journal of the Linnean Society

Botanical Journal of the Linnean Society, 2016, **181**, 1–20. With 1 figure

An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP[1]*

[1]*Recommended citation: APG IV (2016). This paper was compiled by James W. Byng, Mark W. Chase, Maarten J. M. Christenhusz, Michael F. Fay, Walter S. Judd, David J. Mabberley, Alexander N. Sennikov, Douglas E. Soltis, Pamela S. Soltis and Peter F. Stevens, who were equally responsible and listed here in alphabetical order only, with contributions from Barbara Briggs, Samuel Brockington, Alain Chautems, John C. Clark, John Conran, Elspeth Haston, Michael Möller, Michael Moore, Richard Olmstead, Mathieu Perret, Laurence Skog, James Smith, David Tank, Maria Vorontsova and Anton Weber.*
Addresses: M. W. Chase, M. J. M. Christenhusz, M. F. Fay, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey TW9 3DS, UK; J. W. Byng, M. J. M. Christenhusz, Plant Gateway, 5 Talbot Street, Hertford, Hertfordshire SG13 7BX, UK; J. W. Byng, School of Biological Sciences, University of Aberdeen, Aberdeen AB24 3UU, UK; M. W. Chase, University of Western Australia, 35 Stirling Highway, Crawley, Western Australia 6009, Australia; W. S. Judd, D. E. Soltis, Department of Biology, University of Florida, Gainesville, FL 32611-8525, USA; D. J. Mabberley, Wadham College, University of Oxford, UK; Universiteit Leiden and Naturalis Biodiversity Center, Leiden, the Netherlands; Macquarie University and National Herbarium of New South Wales, Sydney, Australia; A. N. Sennikov, Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History, PO Box 7, FI-00014, Helsinki, Finland and Komarov Botanical Institute, Prof. Popov 2, RU-197376, St. Petersburg, Russia; D. E. Soltis, P. S. Soltis, Florida Museum of Natural History, University of Florida, Gainesville, FL 32611-7800, USA; P. F. Stevens, Department of Biology, University of Missouri-St. Louis and Missouri Botanical Garden, PO Box 299, St. Louis, MO 63166-0299, USA.

Received 10 January 2016; revised 17 January 2016; accepted for publication 17 January 2016

FIGURA 10
APG IV. Cabeçalho do artigo original da quarta versão da classificação APG (APG IV, 2016).

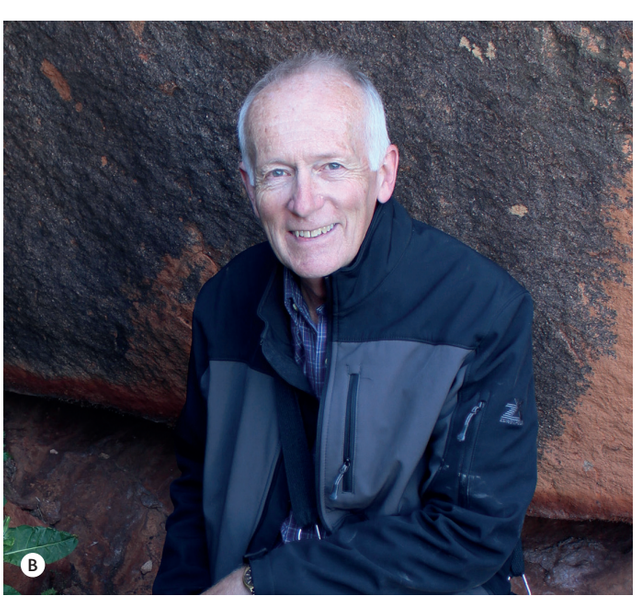


FIGURA 11
Três personagens-chave da moderna filogenia de plantas. Os norte-americanos **(A)** Pamela Soltis (1957-) e Douglas Soltis (1953-), e o britânico de origem norte-americana **(B)** Mark Chase (1951-).

FUNDAMENTOS DE NOMENCLATURA[8]

NOMES CIENTÍFICOS VS. NOMES VULGARES

O uso corrente de nomes vulgares levanta sérios problemas práticos: i) não há nomes vulgares, quer publicados quer na tradição oral, suficientes para designar todas as espécies; ii) os nomes vulgares têm, frequentemente, um uso regional muito restrito e mais de um significado (o mesmo nome é aplicado a mais de uma entidade taxonómica); iii) as diferentes formas (fisionomias) dos *taxa* de morfologia variável têm, por vezes, designações próprias; iv) os nomes vulgares não revelam eventuais relações taxonómicas.

A falta de nomes vulgares é manifesta na flora de Portugal, porque, ao contrário do que acontece, por exemplo, com as aves, não existe um documento de referência para os nomes vulgares das plantas, e nos meios técnicos e científicos nunca houve vontade de incrementar o uso dos nomes vulgares (ao contrário do que acontece no Brasil ou dos países de língua inglesa). A *Quercus rotundifolia* (Fagaceae) é um bom exemplo das dificuldades associadas ao uso de nomes vulgares: no Centro e Sul é conhecida por «azinheira»; em Trás-os-Montes, as formas adultas arbóreas de folhas inteiras são «sardões» e os indivíduos juvenis arbustivos com folhas espinhosas, «carrascos». Com frequência, as plantas adultas e juvenis de *Q. rotundifolia* são erradamente percecionadas como espécies distintas. No Sul, o nome «carrasco» é associado a uma outra espécie, a *Q. coccifera*.

Os nomes científicos apresentam então três vantagens significativas frente aos nomes vulgares: i) **universalidade** – os nomes científicos são universalmente aceites, porque, no caso das plantas, as regras definidas pelo *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants* (ICN) (Thurland *et al.*, 2018; Figura 12) são partilhadas pela comunidade científica botânica internacional; ii) **mononimia** – cada *taxon* tem apenas um nome científico correto em acordo com o ICN; iii) **monossemia** – procura-se que a cada nome científico corresponda um único *taxon*.

NOMENCLATURA BIOLÓGICA CLÁSSICA

A **nomenclatura biológica clássica** (= nomenclatura lineana ou nomenclatura formal) arruma, de forma hierárquica, os seres vivos em categorias formais designadas por **categorias taxonómicas**. O ICN reconhece sete categorias taxonómicas principais (a negrito no Quadro 4), com sufixos obrigatórios entre as categorias de subtribo e de ordem. A liberdade com que são denominadas as categorias supraordinais e é usado o sufixo *phyta* provém desta não obrigatoriedade.

QUADRO 4
Categorias taxonómicas reconhecidas pelo ICN

CATEGORIA	SUFIXO	APORTUGUESAMENTO DO SUFIXO LATINO	EXEMPLO
Reino			Plantae
Sub-reino	-bionta		Chlorobionta
Divisão (= *Phyllum*)	-phyta	-fitos	Streptophyta
Subdivisão	-phytina	-fitinas	
Classe	-opsida	-ópsidas	Embryopsida
Subclasse	-idae	-idas	Magnoliidae
Ordem	-ales	-ales	Rosales
Subordem	-ineae	-íneas	
Família	-aceae	-áceas	Rosaceae
Subfamília	-oideae	-óideas	Rosoideae
Tribo	-eae	-eas	Roseae
Subtribo	-inae	-inas	
Género			*Rosa*
Secção			*Caninae*
Série			
Espécie			*Rosa canina*

Os nomes específicos são constituídos pelo conjunto de duas palavras, isto é, um binome. A primeira, um substantivo ou um adjetivo substantivado (feito substantivo), corresponde ao **género**; a segunda, um adjetivo ou um substantivo declinado no genitivo, designa-se por **restritivo ou epíteto específico**. Os nomes genéricos e específicos (binomes) escrevem-se em itálico ou em negrito nas publicações impressas, sendo sublinhados em escrita cursiva. Os **nomes genéricos** principiam com uma letra maiúscula, podendo ser abreviados caso sejam citados mais de uma vez num mesmo texto; *e.g.*, «em Portugal ocorrem duas espécies indígenas de bordos, o *Acer monspessulanum* e o *A. pseudoplatanus*». Os géneros são masculinos, femininos ou neutros. A sua declinação no plural é a forma mais rigorosa de aludir a mais de uma espécie, mas é evitada na maioria das publicações por

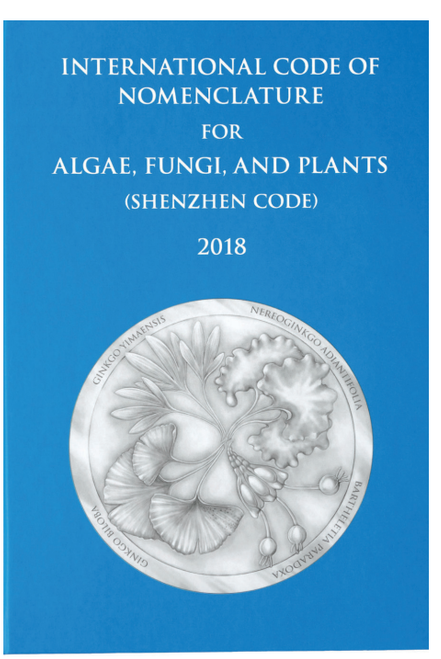


FIGURA 12
International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants. Capa da versão em vigor do ICN. [Turland *et al.*, 2018.]

excessivo zelo no uso da língua latina; *e.g.*, «uma *Festuca*, duas *Festuca*» (mais correto duas *Festucae*) ou «uma *Quercus*, as *Quercus*» (o plural de *Quercus*, um nome da quarta declinação, é também *Quercus*). Nas publicações eruditas existe a tendência de tratar os géneros de espécies arbóreas no feminino, mesmo que sejam nomes masculinos (os terminados em «us», como *Quercus*, por exemplo), porque assim acontecia no latim clássico; *e.g.*, uma *Acer* e uma *Quercus*. É essa a razão para usar-se *Quercus rotundifolia* e não '*Q. rotundifolius*', que resultaria da aplicação estrita da regra de concordância de género entre o substantivo e o adjetivo. Repare-se que esta regra se aplica apenas às árvores, presumivelmente conhecidas no Mundo antigo. As espécies descritas *a posteriori* podem não seguir esta regra, por exemplo, "*o Eucalyptus globulus*".

As categorias subespecíficas mais utilizadas na bibliografia são a subespécie, a variedade e a forma. A cada subespécie corresponde um trinome composto pelo restritivo da subespécie ligado ao binome da espécie pela partícula «subsp.»; *e.g.*, *Ilex perado* subsp. *azorica*. As variedades podem ser trinomes ou tetranomes, consoante sejam aplicadas a espécies ou a subespécies. Os nomes genéricos, específicos e subespecíficos não se aportuguesam.

Todas as categorias superiores à espécie são designadas por uma única palavra: um adjetivo substantivado no plural. O aportuguesamento destes termos faz-se, necessariamente, no plural; *e.g.*, Embryopsida, embriópsidas, ou Asteraceae, asteráceas. Os nomes científicos familiares constroem-se a partir de um nome genérico, substituindo a declinação original pela terminação *-aceae*. O ICN autoriza o uso de nomes tradicionais familiares em oito famílias de plantas com flor, a saber: Compositae (ou Asteraceae), Cruciferae (ou Brassicaceae), Gramineae (ou Poaceae), Guttiferae (ou Clusiaceae ou Hypericaceae, na circunscrição clássica da família), Labiatae (ou Lamiaceae), Leguminosae (ou Fabaceae), Palmae (ou Arecaceae) e Umbelliferae (ou Apiaceae). Estes *taxa* têm, portanto, nomenclatura dupla ou tripla. O nome Leguminosae refere-se, obrigatoriamente, a um conceito alargado de Fabaceae, que inclui as subfamílias Caesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae. Entretanto, as Guttiferae s.l. foram repartidas por três famílias pelo APG IV: Hypericaceae, Calophyllaceae e Clusiaceae, esta última retendo o outro nome legal, Guttiferae («Sistema APG IV»).

Os híbridos entre *taxa* – os ***nototaxa*** – podem ser designados fazendo uma referência expressa aos seus progenitores. Em alternativa, o ICN permite a atribuição de nomes aos híbridos. Os híbridos pertencentes ao mesmo género levam a partícula «×» entre o nome genérico e o restritivo específico; *e.g.*, o híbrido de *Quercus robur* × *Q. pyrenaica* também é conhecido por *Q.* × *henriquesii*. Nos híbridos intergenéricos, a partícula «×» precede um nome genérico composto. Por exemplo, o × *Cupressocyparis leylandii* é um híbrido, muito cultivado para fazer sebes densas e impenetráveis, de *Cupressus macrocarpa* e *Chamaecyparis nootkatensis*; alguns autores reintegram o *C. nootkatensis* no género *Cupressus*, passando o seu famoso híbrido a ser apelidado de *Cupressus* × *leylandii*. Geralmente, só se aplicam nomes de híbridos *nototaxa* da geração F1 (1.ª geração híbrida) e muito raramente se usa nomenclatura explícita para híbridos triplos ou quádruplos das gerações F2 ou subsequentes. Alguns híbridos podem ser posteriormente avaliados como correspondendo a populações estabilizadas com âmbito biogeográfico bem definido e, assim, considerados **hibridespécies** e o «×» no seu epíteto pode ser suprimido; *e.g.*, *Quercus marianica*, antes designado *Q.* × *marianica*, representando um dos híbridos entre *Q. faginea* e *Q. canariensis*.

A construção dos nomes científicos e a seleção do nome científico correto obedecem a um conjunto de princípios, recomendações e regras explicitadas no ICN. Os princípios de nomenclatura governam as regras inscritas nos artigos do ICN (Quadro 5). Os nomes que não cumprem as regras são rejeitados; as recomendações não têm este carácter vinculativo. Exploremos com mais detalhe os princípios expostos no Quadro 5 e algumas das regras que deles emergem. Antes de avançar é importante ter presente os conceitos organizados no Quadro 6.

QUADRO 5
Princípios de nomenclatura inscritos no ICN (Turland *et al.*, 2018)

PRINCÍPIO	DESCRIÇÃO
Princípio I	Cada código de nomenclatura é independente.
Princípio II	A aplicação dos códigos faz-se a partir de tipos nomenclaturais.
Princípio III	A nomenclatura de um grupo taxonómico baseia-se na prioridade da publicação.
Princípio IV	Cada grupo taxonómico só tem um nome correto: o mais antigo, de acordo com as regras do código.
Princípio V	O latim é a língua da nomenclatura biológica: os nomes científicos são considerados latinos.
Princípio VI	As regras de nomenclatura são retroativas.

Os códigos de nomenclatura zoológica (*International Code of Zoological Nomenclature*, ICZN), de bactérias (*Bacteriological Code*, BC), de vírus (*International Code of Virus Classification and Nomenclature*, ICVCN) e botânica (ICN) são independentes (Princípio I; Quadro 5). Duas plantas não podem ter o mesmo binome (**monossemia dos nomes científicos**). Uma planta e um animal, pelo contrário, podem partilhar o mesmo nome. O nome *Prunella* designa um género de pequenas aves insectívoras, com duas espécies em Portugal continental, e um género de lamiáceas frequente em prados e taludes terrosos. O nome *Pieris* refere-se ao género da conhecida borboleta-da-couve (*Pieris brassicae*) ou a um grupo de arbustos da família das ericáceas de grande interesse ornamental.

O conceito associado a um determinado *taxon*, *e.g.*, o conceito da espécie *Quercus robur* ou da família Plantaginaceae, embora possa variar de autor para autor, está sempre ancorado num tipo nomenclatural (Princípio II; Quadro 5). A existência de um tipo nomenclatural é fundamental para que o uso de determinado nome científico seja estável; os tipos são o garante e o testemunho material dos nomes científicos e da sua aplicação. Alguma

da instabilidade nomenclatural decorre da não existência ou incerteza nos tipos.

O **tipo nomenclatural** de uma espécie, e das categorias infraespecíficas, é um exemplar de herbário – uma planta seca, geralmente colada numa prancha de cartolina – ou um ícone (desenho). Um tipo uma vez definido não pode ser rejeitado, exceto em caso da sua perda ou destruição. Por exemplo, a maioria dos tipos nomenclaturais das espécies e subespécies descritas pelo Prof. João do Amaral Franco estão depositados no herbário do Instituto Superior de Agronomia, de acrónimo LISI. Para o caso das espécies e categorias subespecíficas, o tipo nomenclatural é indissociável do **basiónimo** (nome original), cujo epíteto é transportado e declinado quando uma espécie ou *taxon* subespecífico muda de posição, ou categoria, ou ambas. Por exemplo, se uma espécie mudar de género ou uma subespécie transitar para outra espécie, trata-se de uma **combinação nova**: ocorre uma mudança de posição (**transferência horizontal**). Se uma variedade for promovida a subespécie ou espécie, ou uma subespécie a espécie, e vice-versa, estamos perante um **estatuto novo**: ocorre uma **transferência horizontal**. Ambas as operações podem suceder em simultâneo.

O tipo de um género é uma espécie e o tipo de uma família um género. Só se definem tipos nomenclaturais até à categoria de família. Sempre que ocorrem alterações nomenclaturais, os nomes perseguem os tipos nomenclaturais. No caso de uma espécie ser dividida em duas distintas, a que retém o nome original é a que corresponde ao tipo. À outra nova espécie, procurar-se-á um nome eventualmente já atribuído ou cria-se um novo. Outro exemplo, a aceitação da pulverização das Fabaceae s.l. em três famílias – Caesalpiniaceae, Mimosaceae e Fabaceae s.str. – implica que o nome Fabaceae s.str. seja guardado para o grupo de plantas que contenha o género *Faba*, o tipo nomenclatural das Fabaceae s.l.; a divisão das Fabaceae em três famílias implica a definição de dois novos tipos nomenclaturais.

A tipificação é o ato de designar um tipo, que pode ser simultâneo à descrição do *taxon* ou ser feito posteriormente. Deste modo, existem várias categorias de tipos, dos quais citaremos apenas os mais relevantes. Se o autor de um nome cita no protólogo, isto é, na publicação que descreve um *taxon* como novo para a ciência, um exemplar tipo, então este designa-se **holótipo**. A prática de escolher um tipo não era forçosa nos séculos XVIII e XIX, por isso, por vezes, é preciso escolher um tipo adequado ao nome para evitar a aplicação descontrolada de nomes. Se o material original do autor, ou seja, aqueles exemplares em que se baseou para descrever o *taxon* (espécie), ainda existir, deve escolher-se daí um deles como tipo. Este tipo designa-se **lectótipo** (tipo «colhido»). Os exemplares que são admitidos como conspecíficos (muitas vezes colhidos da mesma população) do holótipo designam-se genericamente **isotipos**. Se se tratar de duplicados de um lectótipo, designam-se **isolectótipo**. O restante material original do autor que corresponde ao *taxon* é o **síntipo**. Caso o tipo se tenha perdido ou sido destruído, poderá haver lugar à designação de um **neótipo**. Um caso particular de escolha de um neótipo pode ser a ambiguidade do exemplar até aí usado como tipo: serem duas plantas misturadas na mesma folha e tomadas antes como uma só, um enxerto ou monstruosidade. Repare-se que a tipificação e, em particular, a **lectotipificação** são operações de suma importância na estabilização dos nomes das plantas. Qualquer nome, mesmo que seja um sinónimo, deve ser tipificado para que seja claro a que conceito taxonómico corresponde. Existem nomes de uso corrente que só foram lectotipificados séculos depois, como sejam vários nomes de Lineu, ou do nome *Quercus rotundifolia*, cujo tipo só foi escolhido em 2019.

QUADRO 6
Conceitos fundamentais de nomenclatura

CONCEITO	DESCRIÇÃO
Basiónimo	Nome original de um táxon; *e.g.*, *Cistus guttatus* é o basiónimo de *Tuberaria guttata*, uma planta anual comum em clareiras de matos da família Cistaceae.
Diagnose	Descrição da forma como um dado táxon se distingue dos demais. A diagnose expressa a opinião do autor do táxon.
Homónimo	Nome de um dado táxon que se pronuncia da mesma maneira que outro táxon da mesma categoria baseado num tipo diferente (com um conceito distinto).
Nome correto	Nome de um táxon de uma dada categoria taxonómica que se sobrepõe a qualquer outro por cumprir as regras definidas pelo ICN.
Nototaxa	Táxon de origem híbrida.
Protólogo	Conjunto de elementos expostos na publicação original de um nome de um táxon; estes elementos podem, por exemplo, incluir ícones (imagens), diagnose, localidade onde foi colhido (= indicação locotípica ou *locus classicus*) e distribuição. O protólogo do *Cistus guttatus* está publicado na página 526 da primeira edição do *Species Plantarum*, de Lineu (1753).
Tautónimo	Nomes específicos com nome genérico e restritivo específico iguais ou muito similares. Os tautónimos são ilegítimos.
Tipo nomenclatural	Objetos, exemplares de herbário ou ícones, aos quais o nome de um táxon está permanentemente ligado. Os tipos servem de referência ao conceito de um táxon.

A **prioridade da publicação** é essencial para estabilizar os nomes científicos (Princípio III). O nome científico correto para um táxone é sempre o mais antigo que cumpre as regras impostas pelo código (Princípio IV). Ainda assim, conforme se refere mais adiante, o código prevê mecanismos (*nomina conservanda et rejicienda*) para que nomes de uso generalizado que não obedeçam ao Princípio III possam ser mantidos. Este princípio não se aplica acima da categoria da família. Apesar da literatura botânica anterior à publicação do sistema de classificação sexual e binomial de Lineu ser muito abundante, a data a partir da qual se consideram os nomes científicos de plantas para efeitos do Código é a da publicação da primeira edição de *Species Plantarum* («Espécies das Plantas») de Carl Linnaeus em 1753. Nesta obra, Lineu utiliza pela primeira vez o sistema binomial, mas fazendo-lhe corresponder, como sinónimos, os polinómios correntes na literatura botânica até à data. Não se pense que Lineu fez *tabula rasa* da literatura botânica anterior, pelo contrário, fez-lhe justiça e tornou-a mais manejável e sistemática.

QUADRO 7
Conceitos fundamentais que condicionam a aplicação do ICN aos nomes de categoria igual ou inferior à família (Turland *et al.*, 2017)

CONCEITOS	ARTIGOS DO ICN	DESCRIÇÃO
Publicação efetiva	29-31	Pressupostos mais relevantes para a publicação efetiva: distribuição por meios apropriados de documentação impressa; as publicações em PDF por via eletrónica são autorizadas desde 1/1/2012; um grupo de regras mais tolerantes regula a publicação efetiva anterior a 1/1/1953, que autoriza, por exemplo, documentos autógrafos (escritos à mão).
Nome válido (e inválido)	32-45	Pressupostos mais relevantes para a validez de um nome: nome publicado em datas posteriores à 1.ª ed. do *Species Plantarum*; nome acompanhado de uma descrição apropriada, não provisória, do táxon em latim (desde 1/1/1935) ou em inglês (desde 1/1/2012); definição de um tipo nomenclatural (desde 1/5/1958); desde 1/1/2007, o tipo nomenclatural tem, obrigatoriamente, de ser um exemplar de herbário referenciado sem equívocos; o nome genérico e o restritivo específico distintos (se iguais, diz-se que ocorre um tautónimo, Quadro 6).
Nome legítimo (e ilegítimo)	52 e 53	Condições para a ilegitimidade de um nome: nome proposto em substituição de um nome correto anterior (nome supérfluo); nome já anteriormente publicado para designar um táxon distinto (homónimo posterior); recombinação nomenclatural sem uma referência ao basiónimo (Quadro 6); tautónimos (Quadro 6).

Os **nomes latinos** (v. Princípio V), sobretudo os nomes específicos e subespecíficos, podem ser complementados com autorias. Esta prática tem por objetivo facilitar a localização dos **protólogos**, isto é, as descrições originais (Quadro 6), e resumir o percurso nomenclatural dos nomes e respetivos táxones. Por outro lado, com a citação dos autores evitam-se os equívocos no caso de existirem homónimos, isto é, os mesmos binomes aplicados a plantas com tipos diferentes por autores distintos. A ortografia dos nomes e a forma como se citam as autorias são cuidadosamente reguladas pelo ICN. No caso de o nome se referir a um *taxon* que está na posição e categoria originais, apenas consta o nome do seu autor ou autores. Este nome científico é, o basiónimo. Caso o nome corresponda à combinação do basiónimo numa transferência vertical (mudando a categoria) ou horizontal (*e.g.*, uma espécie transferida de um género para outro), então o autor do basiónimo consta entre parênteses e os autores da combinação em causa são colocados fora dos parênteses. Do nome *Tuberaria guttata* (L.) Fourr. subentende-se que foi originalmente descrito por Lineu; o botânico francês Jules-Pierre Fourreau (1844-1871) (de abreviatura Fourr.) transferiu o *taxon* em causa para o género *Tuberaria*. Nas publicações científicas, a primeira citação de uma dada espécie ou táxone infraespecífico deve ser acompanhada pelas autorias. Nas citações seguintes omitem-se os autores. Não faz sentido sobrecarregar os nomes científicos com autorias nas publicações técnicas, sendo conveniente referir qual a publicação (Flora, manual, lista, sítio de Internet) de referência para os nomes usados.

Na bibliografia, geralmente, está disponível mais de um nome para cada *taxon*. Os conceitos e os artigos do ICN mais importantes para filtrar os nomes disponíveis de categoria igual ou inferior à família e selecionar o nome correto estão resumidos no Quadro 7. Numa primeira etapa, avalia-se se a publicação dos nomes é efetiva. Até 2011, existia a obrigatoriedade de publicar em papel, de forma que fosse suficientemente acessível ao público. Os códigos ulteriores já admitem a publicação em formato PDF apenas *online* se associado a um identificador digital permanente (*doi*), ou ISBN, ou ISSN. Depois de confirmada a efetividade de um nome verifica-se, sequencialmente, a sua validez e legitimidade. Em termos genéricos, a validez corresponde à conformidade do nome com o código (v. tudo o que foi dito sobre tipos nomenclaturais). A legitimidade, mesmo para os nomes válidos, é obrigatória para que o nome seja correto. A condição de legitimidade mais frequente é que o nome não seja supérfluo, isto é, que não designe um *taxon* que já tem tipo e nome; ou que não seja um homónimo posterior (um nome já usado para outro *taxon* com outro tipo). Assim, define-se por **nome correto** o nome legítimo mais antigo para a categoria e posição em causa; os restantes nomes são **sinónimos**. Por exemplo, o nome Q. *rotundifolia* Lam. data de 1785, sendo a mais antiga designação científica da vulgar azinheira; o nome Q. *ballota* Desf. tem de ser rejeitado porque foi publicado mais tarde, em 1791. A regra da prioridade (Princípio III) só se aplica ao nível da categoria em que o nome foi originalmente publicado. Ao nível de subespécie, o nome mais antigo disponível para a azinheira é uma recombinação de Q. *ballota*, Q. *ilex* L. subsp. *ballota* (Desf.) Samp.; a combinação Q. *ilex* subsp. *rotundifolia* (Lam.) Ta. Morais é posterior, embora o epíteto *rotundifolia* seja mais antigo. As recombinações nomenclaturais são automaticamente rejeitadas se gerarem **tautónimos**[9] (nome genérico e restritivo iguais ou muito similares) ou **homónimos posteriores** (nomes já usados com um sentido distinto). Repare-se que apesar de apenas um poder ser o nome legítimo perante o ICN, pode haver binomes homónimos mas com autores distintos e que são entendidos como nomes científicos distintos. Um exemplo: *Quercus suber* Kotschy é um homónimo, publicado em data posterior, de Q. *suber* L. Só este último é legítimo, pois a homonímia posterior é condição de ilegitimidade segundo o ICN.

Há duas classes distintas de sinónimos: homotípicos e heterotípicos. Os sinónimos homotípicos (ou nomenclaturais) são baseados no nome primeiramente atribuído a um dado exemplar-tipo, isto é, são combinações de nomes de um mesmo basiónimo. A sinonímia é, assim, automática, no pressuposto da aplicação das regras do Código ser inequívoca. A segunda classe, a dos sinónimos heterotípicos (ou taxonómicos), é baseada em tipos nomenclaturais distintos, a que correspondem basiónimos diferentes. Assim, a decisão de alguns deles serem considerados sinónimos entre si implica um juízo taxonómico. Isto é, um dado taxonomista propõe, baseado numa avaliação científica, que duas entidades com nomes distintos – e baseados em exemplares-tipo distintos – são, afinal, o mesmo táxon; e para o qual haverá um só nome válido ante o Código.

Embora o ICN tenha sido criado com o objetivo de estabilizar a nomenclatura botânica, a realidade mostra que essa estabilidade não foi ainda, ou talvez nunca seja, conseguida, sobretudo nas categorias da espécie e subespécie. São várias as causas para a instabilidade dos nomes

científicos. Ao nível da espécie e categorias infraespecíficas, a instabilidade dos nomes resulta, em grande parte, de reinterpretações taxonómicas que conduzem a transferências horizontais (*e.g.*, transferências de género), ou transferências verticais (*e.g.*, promoção de uma subespécie a espécie, e vice-versa), ou à aglutinação, ou fragmentação, de espécies já descritas. Um importante conjunto de regras do ICN regula estas alterações nomenclaturais que não cabe aqui desenvolver. Para conter a instabilidade nos nomes, o ICN inclui seis anexos de **nomes conservados e rejeitados** (*nomina conservanda et rejicienda*), em que se retêm nomes que teoricamente deveriam ser rejeitados por não cumprirem todas as regras do código e se rejeitam nomes porque outros, incorretos, são conservados. É o caso do género *Tuberaria*, conservado frente a *Xolantha* (o nome legítimo mais antigo), um grupo de Cistaceae muito frequente na bacia mediterrânica.

NOMENCLATURA DE PLANTAS CULTIVADAS

O nome das plantas cultivadas é regulado pelo *Código Internacional de Nomenclatura das Plantas Cultivadas* (ICNCP) (Brickell *et al.*, 2009). O ICNCP é uma extensão do ICN. A **cultivar** (*cultivarietas*, i.e., variedade cultivada) é a categoria básica da classificação das plantas cultivadas. O ICNCP define-a do seguinte modo (art.º 2.2): «A cultivar é um conjunto de plantas: a) com um carácter ou uma combinação de caracteres selecionados [pelo homem], b) que se revela distinto, uniforme e estável nesses caracteres, c) e quando propagado por métodos adequados retém esses caracteres.»

Entre as regras mais relevantes da nomenclatura das cultivares descritas no ICNCP contam-se:

- As cultivares são designadas com o auxílio da abreviatura «cv.» ou de plicas (‘ ’); *e.g.*, alface cv. Orelha de Mula ou alface 'Orelha de Mula';
- Os nomes que precedem as cultivares podem ser científicos ou vernáculos; *e.g.*, alface cv. Orelha de Mula ou *Lactuca sativa* cv. Orelha de Mula;
- Os nomes das cultivares podem ser constituídos por uma a três palavras (incluindo números);
- Os epítetos das cultivares são escritos em maiúsculas sem itálico;
- Está proibido o uso de epítetos latinos;
- As autorias não são consideradas na designação das cultivares.

Os nomes científicos das plantas cultivadas são, necessariamente, regulados pelo ICN e podem descer ao nível da espécie, subespécie, variedade ou forma; e cada uma destas categorias taxonómicas tem os seus autores. O conceito de **variedade** (variedade botânica) regulado pelo ICN não pode ser confundido com o termo agronómico «variedade». Em português europeu, e em outras línguas europeias, sinonimizam-se, correntemente, variedade e cultivar (Brickell *et al.*, 2009). De modo a evitar interferências com a nomenclatura botânica, o uso do termo «variedade» deve ser evitado na documentação técnico-científica.

O **Grupo** (**Grupo de cultivares** nas versões anteriores a 2004 do ICNCP), ao contrário do termo «cultivar» escrito em maiúsculas, é uma categoria que agrupa cultivares, plantas individuais ou conjuntos de plantas que partilham similaridades. Sobretudo em documentos oficiais, ao arrepio do ICNCP, permanece em uso o conceito de **convariedade** (convar.) com um significado análogo a Grupo. Por exemplo, a designação *Brassica oleracea* convar. *capitata*, que inclui as couves-lombardas, repolho e roxa, é incorreta; deve ser substituída por *Brassica oleracea* Grupo Capitata («Grupo» e «Capitata» em letras normais, principiados por maiúsculas). Os Grupos, ao contrário das cultivares, podem ter mais de um nome e designações em latim. Na nomenclatura de orquídeas cultivadas, os Grupos de cultivares são eventualmente aglomerados em *grex*.

Os **cultigenes**, *sensu* Bailey (1923) e literatura botânica subsequente, são táxones exclusivamente cultivados, sem representantes selvagens; *e.g.*, *Triticum aestivum*, «trigo-mole», *Vicia faba*, «faveira», e *Linum usitatissimum*, «linho». Em agronomia atribui-se um conceito mais lato ao cultigene, com o sentido de planta com características resultantes de seleção deliberada pelo homem, estáveis ou não, merecedora ou não de ser categorizada como cultivar, ou Grupo. As plantas não selecionadas, ainda que cultivadas, são **indigenes**.

NOMENCLATURA FILOGENÉTICA

Um grupo alargado de botânicos e zoólogos desenvolveu um código de nomenclatura complementar ao ICN: o **Código de Nomenclatura Filogenética** ou **PhyloCode** (Queiroz & Cantino, 2020). O *PhyloCode* contém um conjunto de regras para regular e promover o uso de uma nomenclatura sem categorias formais (família, ordem, etc.), estável, que expresse as relações filogenéticas (= de parentesco) entre organismos – **nomenclatura filogenética** (= **nomenclatura cladística**) –, sem comprometer o uso das regras da nomenclatura lineana preceituadas pelo *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants* (ICN) e códigos congéneres. Resumindo, o *PhyloCode* estabelece um conjunto de regras para designar formalmente, mas de forma flexível, clados (= grupos monofiléticos); cada nome será definido com uma referência a um ponto específico de uma árvore filogenética abrangendo todos os organismos situados após esse ponto.

As regras impostas pelos códigos de nomenclatura tradicionais não são compatíveis com o desenvolvimento de uma nomenclatura que explicite relações filogenéticas por várias razões. Em primeiro lugar, estes códigos só validam nomes atribuídos a grupos de organismos adstritos a uma determinada categoria taxonómica (*e.g.*, família ou ordem). Nos estudos de filogenia, os grupos monofiléticos de

organismos – os clados – surgem, invariavelmente, aninhados (*nested*) por entre muitos outros clados (*e.g.*, Figura 19). Relações filogenéticas tão complexas são, obviamente, impossíveis de traduzir num sistema de nomenclatura hierarquizado com um escasso número de categorias, como é o lineano. A pulverização das categorias taxonómicas (*e.g.*, em supersubtribos ou subcategorias análogas) não é solução, porque rapidamente se tornariam impossíveis de percecionar e memorizar. Depois, a revisão das relações filogenéticas, tendo por base uma nomenclatura lineana, implica rearranjos nomenclaturais por vezes tão extensos e reiterados que se tornam impraticáveis. Por fim, como repetidamente se refere neste texto (v. «Sistemas evolutivos»), as categorias taxonómicas supraespecíficas são arbitrárias, apenas as suas relações filogenéticas são objetiváveis. As famílias de plantas, ou quaisquer outras categorias supraespecíficas, não são entidades comparáveis entre si: a sua circunscrição baseia-se, em grande parte, na tradição e na autoridade dos taxonomistas. É um facto que todas as Asteraceae partilham um ancestral comum e que evolutivamente são mais próximas das Oleaceae do que das Magnoliaceae; no entanto, estas três famílias têm em comum apenas a sua monofilia! A hierarquização dos organismos em categorias taxonómicas acaba por ser uma fonte de equívocos para os menos informados em taxonomia.

Os cladistas botânicos aceitam as regras do ICN ao nível da espécie e categorias inferiores (Cantino *et al.*, 2007). A nomenclatura filogenética não tem categorias obrigatórias acima da espécie: estes *taxa* podem ser designados (ou não) sem referência às categorias formais da nomenclatura lineana, e não há limites para o número de clados aninhados que podem levar um nome. Ainda assim, os cladistas usam, com grande vantagem, os nomes lineanos supraespecíficos, geralmente até à ordem. Estes nomes são usados como mnemónicas e pelo seu imenso valor didático, mas nada mais do que isso. As terminações de família (*-aceae*, nas plantas), e de outras categorias taxonómicas, são indispensáveis, porque funcionam como um sistema de coordenadas no meio de milhares de nomes científicos de outro modo mentalmente impossíveis de gerir. Para não romper com as tradições nomenclaturais sedimentadas por mais de 100 anos de regras de nomenclatura internacionais, o *PhyloCode* serve-se do ICN, e de códigos congéneres, para apurar os nomes supraespecíficos corretos a partir da nomenclatura publicada. Esta atitude evita que nomes bem estabelecidos de *taxa* monofiléticos, como Asteraceae ou Apiaceae, sejam substituídos. Os cladistas, porém, defendem a rejeição dos nomes tradicionalmente aplicados a *taxa* não monofiléticos. Os riscos de inconsistência (uso do mesmo nome com diferentes significados) da designação dos clados são enormes. Para o evitar, o *PhyloCode* contém um conjunto de convenções, as mais importantes das quais talvez sejam a regra da prioridade, e a ligação dos nomes a análises filogenéticas concretas e a pontos concretos dos cladogramas.

A aderência aos princípios de sistemática filogenética tem implicações na forma e no uso dos nomes científicos lineanos. O *PhyloCode* propõe que se reservem os nomes latinos formais para os clados mais relevantes. Os grupos parafiléticos e polifiléticos não devem ter uma designação científica. O *PhyloCode* admite o uso de nomes informais e formais na designação dos clados, e estabelece regras de ortografia para o efeito. Por exemplo, faz sentido atribuir um nome científico ao grande clado das super-rosídeas (superordem Rosanae), mas não há necessidade de o fazer com os dois principais clados que o compõem: fabídeas e malvídeas (Figura 19). O nome Bryophyta deve ser rejeitado por ser parafilético; os 'briófitos' são constituídos por Marchantiidae (hepáticas), Bryidae (musgos) e Anthocerotidae (antóceros). Uma vez que o *PhyloCode* é muito recente, neste texto todos os clados foram designados de forma informal, escritos em cursivo e iniciados com minúsculas. Os grados (grupos parafiléticos) estão em minúsculas cursivas e assinalados com plicas. Nas publicações de filogenética vegetal em língua inglesa, os nomes informais dos clados geralmente terminam em «ids». Como se refere no Prólogo ao volume I desta coleção, na tradução para português, optou-se por substituir «ids» por «ídeas»; *e.g.*, *rosids* em rosídeas e *lamiids* em lamiídeas.

Não cabe neste texto desenvolver mais alongadamente a nomenclatura filogenética, porque esta está longe de ser aceite pela comunidade botânica internacional. Muitos autores, inclusive, defendem que o atual ICN não necessita de modificações profundas para acomodar os princípios da moderna cladística (Barkley *et al.*, 2004). A compatibilização da nomenclatura filogenética com as formalidades da nomenclatura lineana, parece ser a tendência da nomenclatura moderna (Wojciechowski, 2013). A transcrição do APG III numa nomenclatura lineana por Chase & Reveal (2009) é prova disso mesmo (Quadro 8).

QUADRO 8
Os grandes grupos de plantas terrestres: subclasses de *Embryopsida* (Chase & Reveal, 2009)

NOME CIENTÍFICO	NOME VULGAR
Marchantiidae	Hepáticas
Bryidae	Musgos
Anthocerotidae	Antóceros
Lycopodiidae	Licófitos, licopódios , licopodiófitos
Equisetidae	Equisetidas, equisetófitos, equisetas, cavalinhas
Ophioglossidae*	Ophioglossidas, ophioglossófitos, psilotófitos**
Marattiidae	Marattiidas, marattiófitos
Polypodiidae	Polipodiidas, polipodiófitos, fetos verdadeiros, fetos leptosporangiados
Cycadidae	Cicádidas, cicadófitos, cicas
Ginkgoidae	Ginkgoídas, ginkgófitos, ginkgos
Cupressidae***	Cupressidas, cupressófitos
Pinidae	Pinidas, pinófitos
Gnetidae	Gnetidas, gnetófitos
Magnoliidae	Angiospérmicas, magnoliófitos, magnoliídeas, plantas com flor

* *Psilotidae* até há bem pouco tempo.
** Designação mais corrente na bibliografia.
** Pinidae s.l. (Pinales + Araucariales + Cupressales) é provavelmente parafilética (Li *et al.*, 2017; Ran *et al.*, 2018). A solução passa por recuperar a subclasse Cupressidae (Araucariales + Cupressales) não admitida por Christenhusz *et al.* (2011).

COMO IDENTIFICAR PLANTAS[10]

Há três métodos base para identificar plantas ao nível da espécie: i) perguntar a quem sabe, ii) comparar as plantas a identificar com exemplares de herbário, iii) utilizar as chaves dicotómicas e descrições disponíveis nas Floras e noutras publicações especializadas. A primeira opção é, de longe, a mais segura. Recentemente, surgiu uma outra, o DNA *barcoding*. Segue-se uma pequena nota sobre chaves dicotómicas e o DNA *barcoding*. Sobre o uso e a gestão de herbários, recomenda-se a leitura do manual de Bridson & Forman (2000).

CHAVES DICOTÓMICAS

As chaves dicotómicas são textos organizados de forma a serem usados para chegar à identificação de um exemplar concreto de planta, através de uma sequência de perguntas sobre os seus caracteres (Figura 13). Ao invés de um texto corrente, que é de leitura sequencial, as chaves dicotómicas têm uma estrutura algorítmica análoga à de uma árvore de decisão. Numa chave, cada um dos nós basal e intermédio consiste num par de perguntas mutuamente exclusivas. Assim, começando pelo nó basal da chave (cf., a raiz da árvore), apenas uma das hipóteses se aplica à planta em causa (imaginemos, folhas alternas vs. folhas opostas). Seguindo o ramo correspondente à hipótese aplicável, normalmente identificada por um número ou letra que remete para a dicotomia seguinte, encontramos um novo nó, isto é, um novo par de perguntas a ser respondido acerca dos caracteres da planta; e assim sucessivamente, até ser atingido um nó terminal da chave, isto é, o nome do *taxon*. Classicamente, os caracteres nas chaves são caracteres morfológicos e morfométricos, isto é, medidas quantitativas dos órgãos, mas poderão ser outros tipos de caracteres, ecológicos ou de distribuição geográfica, por exemplo. Apesar de ser conceptualmente fácil, quer a construção quer o uso de chaves apresentam dificuldades. Quanto à construção, uma chave bem construída deve contemplar entradas diversas para uma mesma espécie se esta for muito variável nos seus caracteres e combinações de caracteres. Uma boa chave deve basear-se em caracteres inequívocos e fáceis de observar e deve contemplar o facto prático de que, muitas vezes, os caracteres necessários à identificação não estão todos presentes em simultâneo no exemplar (flores e frutos, por exemplo). Outra dificuldade reside na estrutura dicotómica dos nós de decisão, do tipo 'sim ou não', ser forçosamente discreta e mutuamente exclusiva, o que por vezes não se adapta à realidade da variabilidade morfológica das plantas de carácter gradual. Desde modo, e sobretudo no que diz respeito a caracteres morfométricos (*e.g.*, dimensões ou número de órgãos), pode existir algum grau de sobreposição das medidas, que têm assim um carácter estatístico e a chave exprime a moda ou média, respetivamente, do carácter. Nesse caso, o carácter deverá ser avaliado várias vezes até ser tomada uma decisão de qual ramo da chave seguir. Com a prática, o utilizador de chaves acaba por conseguir obviar uma parte destes problemas. Por exemplo, na ausência de um dado carácter no exemplar, pode seguir os dois caminhos possíveis a partir do nó indecidível até que encontre outro nó que ponha um novo par de questões – mas em que ambas não se aplicam ao exemplar –, pelo que o caminho alternativo ao inicialmente seguido deve ser o correto. Outro método é confrontar com uma descrição morfológica dos vários *taxa* alternativos e excluir os que não se aplicam. Tal procedimento torna-se complexo se o número de nós em que se tem de seguir os dois ramos da chave é demasiado grande. Idealmente, o uso de chaves deve ser acompanhado de confrontação com exemplares de herbário previamente identificados, mas nem sempre – sobretudo no campo – tal é possível.

1. Cálice glabro ou subglabro, com glândulas pediculadas **2**
   – Cálice pubérulo, pubescente ou viloso, sem ou muito poucas glândulas pediculadas **3**
2. Inflorescência ± congesta, com 4-8 (12) flores, estandarte > 14 mm ... ... ***A. anisochilus***
   – Inflorescência ± frouxa, geralmente ≥ 30 flores, estandarte mais pequeno com 10-14 (15) mm ... ... ***A. lainzii***
3. Inflorescência com 2-7 flores; bractéolas de 2-3 mm de largura, obovadas, geralmente persistentes no cálice ... ... ***A. telonensis***
   – Inflorecência sempre com mais de 7 flores, bractéolas < 2 mm de largura, lineares ou filiformes, caducas... ... **4**
4. Folíolos 6-12 x 2-4 mm, geralmente obtusos; estandarte 10-14 (15) mm ... ... ***A. complicatus***
   – Folíolos de 10-30 x 5-8 mm, agudos; estandarte 12-19 (25) mm **5**
5. Folíolos planos, com a página inferior muito peluda, frequentemente serícea, prateada ou dourada ... ... ***A. argyrophyllus***
   – Folíolos de margem recurvada, com a página inferior com pelos esparsos, esverdeada ... ... ***A. hispanicus* subsp. *gredensis***

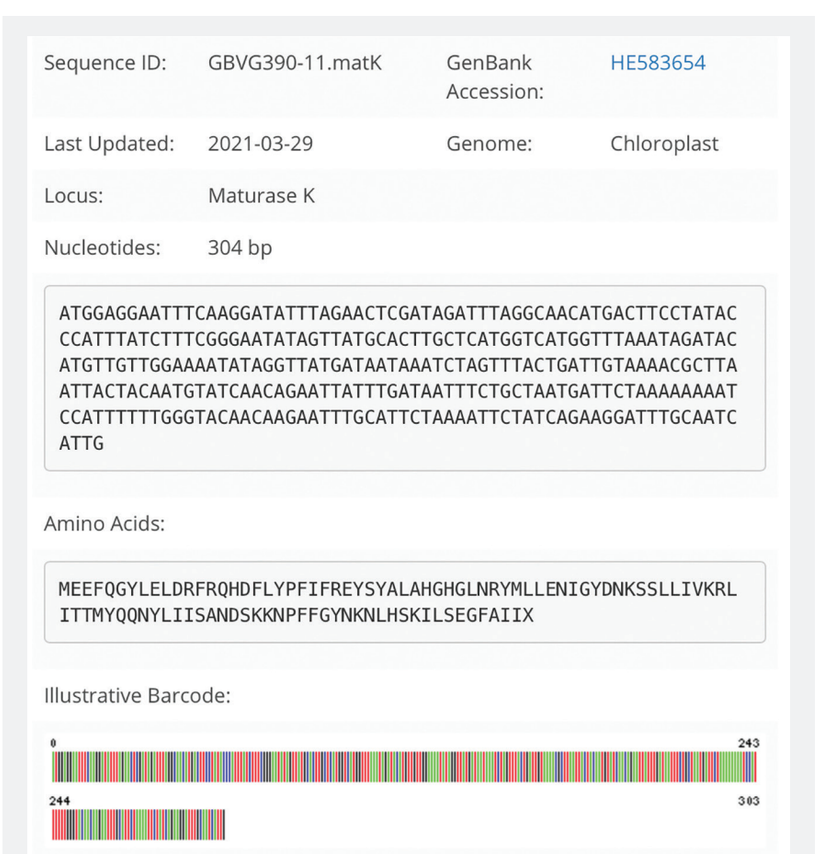
FIGURA 13
Chave dicotómica das espécies de *Adenocarpus* (Fabaceae) indígenas de Portugal continental.
[Extraída de Bingre *et al.*, 2007.]

A construção de chaves dicotómicas é atualmente baseada na aplicação de algoritmos que dicotomizam as matrizes de caracteres codificados numericamente (*e.g.*, Delta e DKey). Existem também versões informatizadas interativas das chaves de identificação, que podem até incluir aproximações probabilísticas: bayseanas, usando lógica *fuzzy* e inteligência artificial, que chegam ao nome do *taxon* associando-lhe um grau de probabilidade.

DNA BARCODING

O **DNA *barcoding*** é uma tentativa relativamente bem-sucedida, originalmente proposta pelo biólogo canadiano

Paul Herbert (1947-), de remediar a dependência da identificação de organismos das competências, cada vez mais raras, dos taxonomistas clássicos (Herbert, 2003). Os seus princípios são bastante simples. Numa primeira etapa, identificam-se um ou mais marcadores moleculares adequados para o grupo de organismos em estudo (não foram encontrados marcadores de aplicação universal). Os bons marcadores partilham três qualidades: i) a sua taxa de mutação é suficientemente elevada para poder ser usada para distinguir espécies aparentadas; ii) são conservados (variam pouco) entre os indivíduos pertencentes à mesma espécie; iii) são suficientemente pequenos para serem fáceis de manipular em laboratório a custos reduzidos. Em seguida, cada espécie é caracterizada com estes marcadores e as sequências de ADN obtidas depositadas em bases de dados internacionais (*barcode reference libraries*), geralmente de livre acesso (Figura 14) (Kress, 2017). O processo de identificação começa pela colheita de amostras, das quais se extraem, amplificam e sequenciam as secções de ADN convenientes. O ADN é uma molécula relativamente estável; além de fragmentos de tecidos vivos (*e.g.*, de folhas, raízes, sementes ou tecidos animais), o ADN pode ser extraído de plantas de herbário ou até de animais preservados em formol. A identificação termina com a comparação *online* dos dados obtidos com as sequências armazenadas nas bases de dados, através de algoritmos matemáticos específicos; *e.g.*, algorítmo BLAST usado no motor de identificação da BOLD-SYSTEMS (http://www.boldsystems.org/index.php/IDS_OpenIdEngine).



Sequence ID:	GBVG390-11.matK	GenBank Accession:	HE583654
Last Updated:	2021-03-29	Genome:	Chloroplast
Locus:	Maturase K		
Nucleotides:	304 bp		

ATGGAGGAATTTCAAGGATATTTAGAACTCGATAGATTTAGGCAACATGACTTCCTATAC
CCATTTATCTTTCGGGAATATAGTTATGCACTTGCTCATGGTCATGGTTTAAATAGATAC
ATGTTGTTGGAAAATATAGGTTATGATAATAAATCTAGTTTACTGATTGTAAAACGCTTA
ATTACTACAATGTATCAACAGAATTATTTGATAATTTCTGCTAATGATTCTAAAAAAAAT
CCATTTTTTGGGTACAACAAGAATTTGCATTCTAAAATTCTATCAGAAGGATTTGCAATC
ATTG

Amino Acids:

MEEFQGYLELDRFRQHDFLYPFIFREYSYALAHGHGLNRYMLLENIGYDNKSSLLIVKRL
ITTMYQQNYLIISANDSKKNPFFGYNKNLHSKILSEGFAIIX

Illustrative Barcode:

FIGURA 14
DNA *barcoding*. Um exemplo de uma sequência do gene MatK de *Quercus suber* disponibilizada pela base de dados da BOLDSYSTEMS (http://www.boldsystems.org/index.php/Public_RecordView?processid=GBVG390-11). Na figura, a meio e em baixo, a sua tradução numa sequência de aminoácidos e a conversão num código de barras.

O DNA *barcoding* tem sido bem-sucedido nos animais, por exemplo, nos organismos marinhos (Radulovici *et al.*, 2010). O gene mitocondrial do citocromo c oxidase subunidade I (MT-CO1) – mais concretamente os primeiros 650 bp (pares de bases) desta subunidade – é o mais usado no DNA *barcoding* de animais (Hebert *et al.*, 2003). O uso desta técnica nas plantas terrestres está, porém, a revelar-se mais difícil. Provou-se que o MT-CO1 é inapropriado para o efeito, tendo sido proposta a sua substituição por dois genes cloroplásticos, o rbcL + matK, ou, em alternativa, o ITS [espaçador intergénico transcrito] do rDNA (ADN ribossomal) ou o espaçador intergénico trnH-psbA (Hollingsworth *et al.*, 2010). Infelizmente, estas regiões não oferecem uma resolução universal ao nível da espécie nas plantas com semente: frequentemente, espécies próximas partilham o mesmo *barcode* (Dong *et al.*, 2014; Hollingsworth *et al.*, 2016). Mostra a experiência que nos grupos complexos, de taxonomia difícil, o DNA *barcoding* não tem sido útil (Spooner, 2009). As causas destas dificuldades são discutidas por Hollingsworth *et al.* (2016). Está em curso uma intensa investigação em busca de regiões alternativas do genoma das plantas. Entretanto já se fala de um *ultra-barcoding*: da substituição do DNA *barcoding* padrão, centrado nas secções rbcL + matK, pela sequenciação completa do genoma cloroplástico e mitocondrial e do rDNA – uma metodologia que ainda está a dar os primeiros passos (Kane *et al.*, 2012; Ji *et al.*, 2019).

O DNA *barcoding* tem vantagens, por exemplo: i) pode ser aplicado a fragmentos muito incompletos de plantas; ii) permite a identificação de muitas espécies crípticas; iii) permite uma identificação relativamente rápida e segura ao nível da espécie sem conhecimentos especializados de taxonomia morfológica. Apresenta, porém, várias desvantagens: i) exige equipamentos caros e especializados; ii) é moroso, caro e pouco prático quando é necessário identificar muitas espécies num curto período de tempo; iii) não foi, todavia, aplicado a muitos grupos taxonómicos, e em vastas regiões do globo; iv) não dispensa uma taxonomia clássica consistente a montante para identificar o material das sequências de referência; v) quedam por resolver importantes aspetos técnicos. O DNA *barcoding* é, sobretudo, uma ajuda de base molecular para identificar e delimitar espécies (Herbert & Gregory, 2005). Embora a sua aplicação possa evidenciar divergências genéticas sugestivas do estatuto de espécie, a comprovação e a descrição de novas espécies devem ser feitas com recurso a outras estatísticas e, eventualmente, regiões do genoma, a par da abordagem morfológica clássica (Sites & Marshall, 2003). O *barcoding* não resolve o que é provavelmente irresolúvel: a segregação incontestada de espécies em pleno processo de especiação, ou em grupos sujeitos a intensa hibridação e introgressão. Ninguém duvida da utilidade da técnica, mas, ao contrário do que em seu momento se vaticinou, a taxonomia tradicional não está a ser substituída pelo DNA *barcoding* – as duas aproximações são complementares (Sheth & Thaker, 2017).

OS GRANDES GRUPOS DE PLANTAS VASCULARES

ÂMBITO

Genericamente, a classificação em unidades superiores seguida neste volume é aquela que foi descrita em «Conceito de planta» no volume I desta coleção – os leitores devem ter presentes o Quadro 2 e a Figura 3 do referido volume (resumo no Quadro 8). Deve o leitor também deter-se no volume II desta coleção para os detalhes da história evolutiva de cada um destes grupos.

No presente volume, restringimos a nossa análise ao grande clado dos traqueófitos ou plantas vasculares, aquelas que possuem xilema e floema e uma geração esporofítica independente, de indivíduos maiores e mais perenes que os indivíduos da geração gametofítica – excluímos, portanto, os 'briófitos', ou seja, o grado (grupo parafilético) de plantas terrestres de esporulação livre constituído por hepáticas (Marchantiidae), musgos (Bryidae) e antóceros (Anthocerotidae). Os traqueófitos repartem-se por dois clados: i) licófitos (Lycopodiidae), providos de microfilos e raízes de ramificação dicotómica, e ii) eufilófitos, as plantas com verdadeiras folhas (megafilos) abastecidas por um sistema vascular complexo, e raízes de ramificação lateral. Evitamos, portanto, usar o grupo informal clássico dos 'pteridófitos' (licopódios + fetos). No âmbito dos eufilófitos de esporulação livre, *i.e.*, dos monilófitos (fetos), consideraremos três grupos: as cavalinhas (Equisetidae), os ophioglossófitos (Ophioglossidae) e os polipodiófitos (fetos verdadeiros; Polypodiidae). A subclasse Marattiidae não tem representantes europeus, não tendo sido, por isso, explorada. Nos eufilófitos com semente (espermatófitos) são abordadas: i) as gimnospérmicas, *i.e.*, os cicadófitos (Cycadidae), o ginkgo (Ginkgoidae), os cupressófitos (Cupressidae), os pinófitos (Pinidae) e os gnetófitos (Gnetidae); ii) as angiospérmicas (Magnoliidae).

TAXA SUPRAGENÉRICOS

Os estudantes e os utilizadores das classificações botânicas usam no dia a dia um pequeno número de categorias taxonómicas, sobretudo a espécie, o género e a família (Vences *et al.*, 2013). Desde a publicação do *Genera Plantarum*, de Antoine de Jussieu (1686-1758), no final do século XVIII, que a família é a categoria taxonómica superior ao género mais utilizada na organização do mundo vegetal. A generalização do uso de designações ao nível da família deveu-se, por um lado, à necessidade de reunir a enorme diversidade das plantas num número mais pequeno de entidades taxonómicas (*taxa*) de fácil memorização e, por outro, ao facto de muitas famílias serem de fácil reconhecimento com conhecimentos rudimentares da morfologia externa das plantas. Apesar da atribuição da categoria familiar a um determinado grupo taxonómico ser arbitrária, o conhecimento da diversidade das plantas organiza-se em torno da categoria da família (Stevens, 2001+). A importância da categoria ordem é recente: deve-se à implantação dos sistemas de classificação cladísticos moleculares.

A circunscrição dos *taxa* entre a subfamília e a ordem nas plantas vasculares, e sobretudo das plantas com flor, mudou radicalmente, nos últimos anos, com a vulgarização dos métodos de biologia e filogenia molecular, e a aceitação do princípio da monofilia. Sem surpresa, foram, por exemplo, reinterpretadas várias famílias morfologicamente heterogéneas e mal caracterizadas nos sistemas evolutivos. As Scrophulariaceae e as Primulaceae são dois exemplos dramáticos, como se verá («Sistema APG»).

Durante quase dois séculos afigurou-se pouco provável que algum dia viesse a alcançar-se um sistema de classificação universal das plantas terrestres. No que às plantas com flor diz respeito, o sistema APG, atualmente na sua quarta versão, progride nesse sentido; as gimnospérmicas estão a seguir o mesmo caminho; o acordo em torno da organização taxonómica das plantas vasculares de esporulação livre está mais atrasado (*v.i.*). Assim sendo, neste livro optou-se por seguir a sistematização taxonómica e nomenclatural do *Pteridophyte Phylogeny Group* (PPG I, 2016) para licófitos e fetos, Christenhusz *et al.* (2011) para as gimnospérmicas e o APG IV (2016) para as plantas com flor. As categorias superiores à ordem são as propostas por Chase & Reveal (2009): este sistema tem a grande vantagem de considerar as angiospérmicas, e os outros grandes grupos de plantas terrestres, com a categoria de subclasse, evitando-se, assim, que os clados mais antigos, sobretudo de algas, tenham de ascender à categoria do reino, ou a categorias imediatamente inferiores (v. vol. I) (Quadro 8).

Ainda assim, a nomenclatura e a taxonomia das plantas vasculares, e de todas as plantas terrestres, de categoria superior ao género não estão estabilizadas. Por três razões. Muitas relações filogenéticas demoram a estabilizar: a fitodiversidade do planeta é grande e, conforme se alertou no primeiro volume, continuam por fechar as relações de parentesco entre alguns dos grandes clados das

plantas com semente (*e.g.*, como se verá, a circunscrição de algumas ordens do APG tem-se revelado difícil). Por outro lado, a aceitação da sistemática cladística não é universal: os sistemas evolutivos de classificação continuam em uso na bibliografia botânica, assim como vários grupos polifiléticos e parafiléticos. Por fim, como se referiu a respeito da sistemática cladística, a delimitação e categorização dos *taxa* supraespecíficos em grande medida reside, e provavelmente sempre residirá, num argumento de autoridade (v. «Sistemas cladísticos»).

PLANTAS VASCULARES DE ESPORULAÇÃO LIVRE[11]

No volume I desta coleção faz-se uma comparação detalhada da morfologia, da biologia reprodutiva e do ciclo de vida das plantas de esporulação livre não vasculares ('briófitos') e vasculares (licófitos e monilófitos). Recuperam-se em seguida as ideias principais.

Licófitos

Os licófitos são um grupo de plantas com poucos representantes atuais (ca. 1300 sp.) e escassa expressão em termos de dominância ecológica. Os licófitos hodiernos retêm muitos caracteres ancestrais das plantas vasculares: têm um tamanho modesto e raízes e caules de ramificação dicotómica; os caules mostram uma anatomia primitiva (protostela) sem entrenós definidos; as folhas são pequenas, escamiformes ou lineares com um único feixe vascular simples (microfilos), de inserção espiralada ou oposto-cruzada; os microfilos férteis pouco se diferenciam dos vegetativos (*e.g.*, *Selaginella*), exceto se organizados em estróbilos com esporângios axilares (*e.g.*, *Lycopodium*). Os licófitos integram importantes grupos fósseis, como sejam os da ordem Lepidodendrales (géneros *Lepidodendron e Stigmaria*), plantas de grande porte dominantes nas florestas de carvão do Carbonífero (Paleozoico) (v. vol. II).

Os grandes grupos atuais de licófitos são três, com a categoria de ordem: Lycopodiales (licopódios s.str.), Selaginellales (selaginelas) e Isoëtales (isoetes). As Lycopodiales são homospóricas (esporos iguais) e produzem gametófitos bissexuados. Os esporofilos das Lycopodiales surgem organizados em estruturas reprodutivas semelhantes a pequenos cones ou cilindros (estróbilos) localizadas na extremidade dos caules; quando maduros, os estróbilos caem inteiros no solo, libertando os esporos. As Selaginellales e as Isoëtales são heterospóricas com gametófitos unissexuados. As Selaginellales desenvolvem caules prostrados muito característicos. As Isoëtales são um estranho grupo de plantas graminoides de microfilos longos e estreitos, em cuja base alargada se alojam os esporângios. Cada uma das ordens possui apenas uma família de representantes atuais, respetivamente: Lycopodiaceae, Selaginellaceae e Isoëtaceae (Figura 70).

Monilófitos

Os monilófitos, ou fetos, estão distribuídos pelas subclasses já referidas: a das cavalinhas (Equisetidae), a dos psilotófitos ou ophioglossófitos (Ophioglossidae), um grupo constituído pelas Marattiidae, de frondes muito grandes e com rizomas volumosos e carnudos, de distribuição estritamente paleo e neotropical, e pelas Polypodiidae, os fetos verdadeiros. Em conjunto, estes quatro grupos reúnem cerca de 2% das espécies de plantas vasculares atuais. O PPG I (2016) admite 15 sp. de Equisetidae num único género, *Equisetum*, 12 gén. e 129 sp. de Ophioglossidae, e 6 gén. e 111 sp. de Marattiidae. As Polypodiidae, com 44 fam., 300 gén. e uma estimativa de 10 323 sp., concentram a grande maioria das espécies de monilófitos.

As Equisetidae são a subclasse mais primitiva, sendo basais ao conjunto dos monilófitos. São plantas de caule ereto, articulado, parcialmente oco, com um meristema intercalar junto à inserção das folhas. Folhas reduzidas, escamiformes, unidas numa bainha em torno do nó: a função fotossintética é desempenhada pelo caule. Possuem esporofilos especializados muito distintos das folhas estéreis, organizados em estróbilos. As equisetidas são eusporangiadas (parede dos esporângios maduros constituída por várias camadas de células), homospóricas, e produzem gametófitos bissexuados ou masculinos. Atualmente, estão reduzidas a ca. 15 espécies do género *Equisetum* (Equisetaceae). As Equisetidae incluem ainda um importante grupo de fósseis, os Calamitales (cavalinhas-gigantes), que foram importantes do Carbonífero ao Pérmico. Outras ordens dentro da subclasse Equisetidae são exclusivamente fósseis, notavelmente as Sphenophyllales (*Sphenophyllum*), com megafilos dispostos em leque, bem representados na flora carbonífera fóssil de Valongo.

Na subclasse Ophioglossidae consideram-se duas ordens: Ophioglossales e Psilotales, ambas com uma única família, Psilotaceae e Ophioglossaceae, respetivamente. Principais características das Ophioglossidae: corpo vegetativo muito simplificado, sem raízes (Psilotales) ou com raízes sem pelos radiculares (Ophioglossales), e sem megafilos nos Psilotales, aparentemente em resultado da simplificação evolutiva de um ancestral estruturalmente mais complexo; homosporia (esporos iguais); esporângios não organizados em soros (agregados de esporângios); gametófitos subterrâneos. As Ophioglossidae são eusporangiadas. Os ophioglossófitos foram durante algum tempo entendidos como plantas vasculares primitivas, isto é, contendo apenas caracteres aparentemente basais, como sejam o seu padrão de ramificação dicotómica simples e ausência de raízes desenvolvidas. Assim, chegou a pensar-se radicarem no grupo fóssil de plantas vasculares mais arcaico, os riniófitos (v. vol. II). Existe evidência de que a simplificação de caracteres é, pelo contrário, derivada, pelo que tal afinidade 'primitiva'

putativa não faz sentido, sendo colocados no grupo dos fetos eusporangiados (Christenhusz *et al.*, 2011).

Com exceção do grupo de fetos megafilos eusporangiados tropicais, que não estão representados nas regiões temperadas – as Marattiidae –, os restantes grupos de fetos são leptosporangiados. Nestes últimos, os esporângios, na maturação, têm apenas uma camada de células de espessura. Os fetos leptosporangiados são, de longe, o grupo mais diverso em espécies – estão agrupados na subclasse Polypodiidae, correspondendo aos chamados fetos verdadeiros. Resumidamente, as principais características dos fetos leptosporangiados são as seguintes: caules frequentemente rizomatosos; folhas tipo megafilo (genericamente conhecidas por frondes) frequentemente muito recortadas ou compostas (a recompostas), e de perfolheação circinada (desenrolando em báculo); esporângios com uma célula de espessura, geralmente com um anel de células de parede espessada (*annulus*), com a função de facilitar a ejeção e dispersão dos esporos; esporângios na maioria das famílias agrupados em soros na margem ou na página inferior das folhas ou em esporocarpos (ou carpóforos; estruturas protetoras dentro das quais se encontram os esporângios); espécies homo ou heterospóricas. Praticamente a única família em que os esporângios não se agrupam em soros são as Osmundaceae, que retêm algumas características ancestrais (v. «Osmundaceae»). Os soros podem achar-se protegidos por uma estrutura membranácea – o indúsio. Por vezes, se os soros estão perto da margem da fronde, uma pequena dobra escariosa faz a função de proteção e designa-se pseudoindúsio.

Os sistemas tradicionais de classificação supraespecífica dos fetos baseavam-se na localização e estrutura dos soros e do indúsio. A sistemática molecular trouxe um intenso rearranjo da taxonomia dos fetos porque se provou que muitos dos grupos tradicionais eram artificiais (não monofiléticos). No entanto, ao contrário das gimnospérmicas e das plantas com flor, não existe um sistema de classificação de consenso das famílias de fetos. Na taxonomia dos fetos à escala do género e da família confrontam-se, atualmente, duas aproximações antagónicas, protagonizadas pelo *Pteridophyte Phylogeny Group* (PPG I, 2016) e por Christenhusz & Chase (2014) – os primeiros pulverizam os fetos em muitas famílias e géneros, enquanto os segundos são mais conservadores: repete-se a oposição *splitter-lumper* antes discutida. No texto mais adiante («II. Famílias de plantas vasculares de esporulação livre») adota-se a sistematização do PPG I (2016) restringida às famílias mais relevantes representadas na flora portuguesa, sejam elas espontâneas, subespontâneas ou até cultivadas.

GIMNOSPÉRMICAS[12]

No volume I desta coleção faz-se uma comparação detalhada da morfologia, da biologia reprodutiva e do ciclo de vida dos grandes grupos de acrogimnospérmicas, *i.e.*,

FIGURA 15
Monilófitos. A subclasse Polypodiidae, *i.e.*, os fetos verdadeiros, concentra a grande maioria das espécies de 'pteridófitos' (licófitos+monilófitos) (87,1%) e de monilófitos (ca. 97,7%). *Asplenium ceterach* (Aspleniaceae) em Trás-os-Montes.

das gimnospérmicas atuais. Recuperam-se em seguida as ideias principais.

Principais características e linhagens atuais de gimnospérmicas

As gimnospérmicas atuais, ou acrogimnospérmicas, são árvores ou arbustos com um eixo (tronco) bem definido, monoicos, menos vezes dioicos. Excetuando os gnetófitos, o xilema é constituído por traqueídos (não têm vasos lenhosos nem fibras xilémicas), com uma dupla função de suporte e transporte de solutos. As folhas são inteiras (exceto *Ginkgo*), muito estreitas ou em forma de escama, largas em *Ginkgo biloba* (Ginkgoidae), nos cicadófitos, em *Gnetum* e *Welwitschia* (Gnetidae), e nos *Agathis* e algumas *Araucaria* (Araucariaceae, Cupressidae). As gimnospérmicas não têm flores. Os sacos polínicos (esporângios ♂) estão inseridos em escamas polínicas (microsporofilos) por sua vez organizadas em estróbilos ♂. Os primórdios seminais (esporângios ♀) são solitários (em Taxaceace), dispõem-se aos pares em eixos férteis (em *Ginkgo*), ou formam-se na superfície de megasporofilos, ou estruturas análogas, organizadas em estróbilos ♀ (condição mais frequente). A origem e a estrutura dos estróbilos ♀ das acrogimnospérmicas não são comuns a todas as linhagens (v. «Evolução do estróbilo», volume II).

Os primórdios seminais têm um único tegumento e contactam diretamente com o exterior, *i.e.*, não estão protegidos no interior de um carpelo, como nas angiospérmicas. Os gametófitos estão francamente menos reduzidos do que nas plantas com flor. As Cycadidae, Ginkgoidae e as Gnetidae são dioicas; as Pinidae e as Cupressidae são, salvo raras exceções, monoicas. O pólen geralmente é transportado pelo vento e diretamente capturado pelos primórdios seminais (germinação micropilar do pólen). As Cycadidae e as Gnetidae são maioritariamente entomófilas, polinizadas por grupos de insetos incomuns a desempenhar a mesma função nas plantas com flor (*e.g.*, coleópteros Curculionidae, tisanópteros e hemípteros) (Ickert-Bond *et al.*, 2016; Toon *et al.*, 2020). A polinização anemófila é muito menos eficiente do que a polinização zoocórica. Em primeiro lugar, há o grande investimento na produção de grandes quantidades de pólen para que alguns grãos possam atingir um primórdio seminal. Por outro lado, os primórdios seminais têm tecidos de reserva que podem ser desperdiçados caso não sejam fecundados. Após a polinização, as gimnospérmicas mais avançadas ('coníferas' e Gnetidae) e todas as angiospérmicas produzem um tubo polínico pluricelular que conduz os gâmetas ♂ ao encontro da célula gamética ♀, a oosfera. Os grupos mais antigos de gimnospérmicas – Ginkgoidae e Cycadidae – produzem um tubo polínico que abre na vizinhança dos arquegónios, libertando gâmetas ♂ flagelados (anterozoides), autónomos na sua deslocação ao encontro da oosfera (Fernando *et al.*, 2010). O período que decorre entre a polinização e a fecundação normalmente ultrapassa um ano. Nas gimnospérmicas, o ato da fecundação envolve apenas dois gâmetas, um masculino e outro feminino (as Gnetidae têm um esboço de dupla fecundação; Friedman, 2015).

As gimnospérmicas não produzem frutos, pois não existe ovário: as sementes surgem solitárias (*e.g.*, Taxaceae e *Ginkgo*) ou organizadas em estróbilos ♀ maduros designados por frutificações. As sementes possuem um endosperma haploide (endosperma primário), total ou parcialmente (nas Pinidae) diferenciado antes da fecundação. Regra geral, as sementes são secas, de dispersão barocórica (pelo efeito da gravidade) ou anemocórica (pelo vento); menos vezes são carnudas ou envolvidas por um arilo, e de dispersão zoocórica. As escamas dos estróbilos nalguns grupos (*e.g.*, *Juniperus*, Cupressaceae) podem ser suculentas e assemelhando-se, então, funcionalmente a frutos no que respeita ao tipo de dispersão. As espécies barocóricas e anemocóricas são, geralmente, monoicas, e as zoocóricas, dioicas.

Além das acrogimnospérmicas, são gimnospérmicas as plantas fósseis do grupo informal das 'pteridospérmicas' (*i.e.*, 'fetos com semente'), um grupo parafilético que inclui os ancestrais das acrogimnospérmicas e das angiospérmicas. Assim, no seu conjunto e à escala evolutiva, as gimnospérmicas s.l. ('pteridospérmicas' + acrogimnospérmicas) são na verdade um grado (grupo parafilético), porque não incluem todos os descendentes de um ancestral comum (ficam de fora as angiospérmicas), e devem, por isso, ser escritas entre plicas ('gimnospérmicas'). Por alguma razão Chase & Reveal (2009) não outorgaram uma categoria formal às gimnospérmicas, critério seguido neste texto. No entanto, as acrogimnospérmicas (gimnospérmicas s.str.) parecem ser um clado monofilético (v. «Evolução das gimnospérmicas», vol. II). Neste volume, o termo gimnospérmica é usado num sentido estrito – refere-se, sempre, às gimnospérmicas atuais sendo, por isso, grafado sem plicas.

A sistemática dos grandes grupos de gimnospérmicas parece estar a evoluir para um consenso, embora a categoria em que são colocados possa varia de autor para autor. Os grupos inscritos no vasto registo fóssil das gimnospérmicas – francamente maior do que o das angiospérmicas – permanecem, no entanto, críticos. Em termos de unidades superiores, segue-se a aproximação de Chase & Reveal (2009): consideram-se os grandes grupos de acrogimnospérmicas com a categoria de subclasse: Cycadidae, Ginkgoidae, Pinidae, Cupressidae e Gnetidae, embora as categorias de classe ou de ordem sejam, por enquanto, mais frequentes na bibliografia. Tal como é referido no volume I, uma subclasse Pinidae s.l. (Pinales + Araucariales + Cupressales) é provavelmente parafilética (Li *et al.*, 2017; Ran *et al.*, 2018; Wu *et al.*, 2016; Sudianto *et al.*, 2019). A solução passa por recuperar a subclasse Cupressidae (Araucariales + Cupressales) não admitida por Christenhusz *et al.* (2011) e reduzir as Pinidae à família Pinaceae. Esta organização taxonómica traduz-se a nível morfológico pela não homologia dos estróbilos entre as duas subclasses: compostos nas

Pinidae e secundariamente simples nas Cupressidae («Evolução do estróbilo», vol. II; (Figura 16; Chave dicotómica 1). O grupo das 'coníferas' constituído pelas Pinidae e Cupressidae é parafilético porque exclui as Gnetidae, o grupo irmão das Pinidae, não devendo, por isso, receber uma designação taxonómica formal.

CHAVE DICOTÓMICA 1
Famílias de acrogimnospérmicas de maior interesse ecológico ou económico

1. Folhas em forma de leque (flabeliformes), verde-claras, com pecíolos longos e caducas; frutificação drupácea; plantas dioicas **Ginkgoaceae (Ginkgoidae)**
– Plantas sem esta combinação de caracteres **2**

2. Ramos articulados; folhas escamiformes, geralmente acastanhadas e não assimiladoras; frutificações carnudas; plantas arbustivas dioicas **Ephedraceae (Gnetidae)**
– Ramos não articulados; folhas verdes, escamiformes ou aciculares; frutificações secas ou carnudas; árvores monoicas ou dioicas, raramente arbustos **3**

3. Pequenas árvores similares a palmeiras de tronco raramente ramificado; folhas grandes penaticompostas agrupadas na extremidade do tronco **Cycadaceae s.l. (Cycadidae)**
– Árvores ou arbustos profusamente ramificados; folhas mais pequenas **4**

4. Folhas opostas ou verticiladas, geralmente aplicadas, escamiformes, raramente aciculares; estróbilos de escamas opostas ou verticiladas **Cupressaceae s.str. (Cupressidae)**
– Folhas não aplicadas, alternas espiraladas, às vezes subdísticas (dispostas em duas fiadas ao longo dos raminhos) por torção, raramente opostas e então grandes e largas; estróbilos com as escamas em espiral ou então sementes solitárias **5**

5. Sementes solitárias ou não, rodeadas por uma estrutura carnuda **6**
– Sementes nunca solitárias nem rodeadas por um invólucro carnudo **7**

6. Sementes solitárias, envolvidas por um arilo; plantas dioicas não resinosas **Taxaceae (Cupressidae)**
– Sementes solitárias ou não, envolvidas por um invólucro carnudo de origem bracteolar, ou com um «recetáculo» carnudo encimado por uma semente; monoicas, raramente dioicas, resinosas **Podocarpaceae (Cupressidae)**

7. Folhas geralmente largas, às vezes estreitas e aciculares; escama fértil e escama tectriz concrescentes; um primórdio seminal por escama seminífera **Araucariaceae (Cupressidae)**
– Folhas estreitas, lineares, aciculares ou escamiformes; escama tectriz livre ou concrescente; dois a 15 primórdios seminais por escama seminífera **8**

8. Primórdios seminais por escama fértil; escamas tectriz e seminífera livres; sementes com asa terminal, raramente ápteras; folhas dispostas espiraladamente ao longo dos ramos ou fasciculadas **Pinaceae (Pinidae)**
– Dois a 15 primórdios seminais por escama fértil; escamas tectriz e seminífera intimamente unidas; folhas normalmente subdísticas (exceto *Sequoiadendron* e *Cryptomeria*) **Taxodiaceae (família atualmente incluída em Cupressaceae) (Cupressidae)**

Na taxonomia das famílias de gimnospérmicas seguiram-se os critérios de Anderson *et al.* (2007), complementados com as atualizações de Christenhusz *et al.* (2011). Correntemente, são aceites cerca de 1026 espécies de gimnospérmicas, repartidas por 84 géneros e 12 famílias (Christenhusz *et al.*, 2011). As gimnospérmicas estão distribuídas por todos os continentes menos pela Antártida. Dois terços das gimnospérmicas são 'coníferas'.

Grandes grupos de gimnospérmicas atuais

Cycadidae

Os cicadófitos são pequenas árvores ou arbustos dioicos, de tronco não ramificado com um escasso crescimento secundário, que estabelecem simbioses nas raízes com bactérias azul-esverdeadas fixadoras de azoto dos gén. *Nostoc* e *Anabaena*. Têm folhas compostas, por vezes

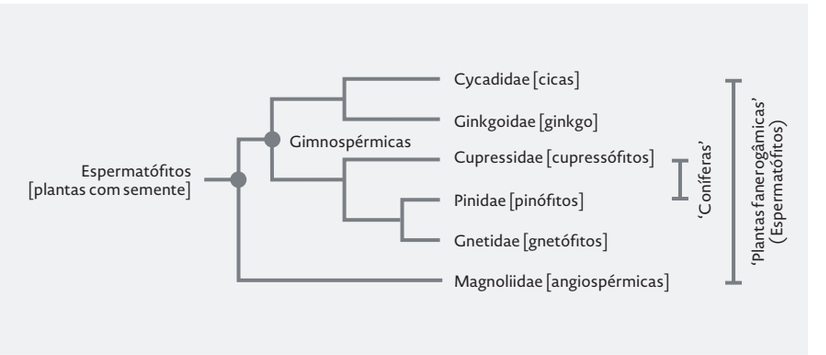


FIGURA 16
Relações evolutivas entre os grupos atuais de gimnospérmicas (v. vol. II). [Filogenia baseada em Sudianto *et al.*, 2019.]

circinadas, com produção anual de um verticilo de folhas, de fácil identificação, organizadas numa roseta de folhas no topo da planta, o que as torna superficialmente semelhantes a pequenas palmeiras ou fetos arborescentes. O pólen de cicadófitos e ginkgófitos tem uma única abertura, difícil de distinguir do pólen das angiospérmicas não eudicotiledóneas ao microscópio ótico (mas não ao microscópio eletrónico) (Friis *et al.*, 2006). Os megasporofilos das Cycadaceae são grandes e livres, semelhantes a folhas jovens, estando agrupados num estróbilo frouxo, semelhante a uma coroa, no topo do tronco. Nas Zamiaceae, a família mais avançada da subclasse, os megasporofilos são escamiformes e os estróbilos ♀ análogos aos cones de muitas pináceas. Gâmetas ♂ flagelados (anterozoides) libertados por um tubo polínico na proximidade dos gâmetas ♀ (sifonogamia imperfeita) (v. vol. I). Os representantes atuais são os escassos sobreviventes de um grupo com grande diversidade de *taxa* fósseis. O seu registo fóssil inicia-se no Pérmico Inferior (250 M. a.), tendo tido grande expansão em todo o Mesozoico. O clado [Cidadófitos, ginkgófitos] situa-se na base da árvore filogenética das acrogimnospérmicas (Figura 16).

Atualmente, reconhecem-se no âmbito das Cycadidae uma ordem (Cycadales), consoantes os autores, dividida em duas famílias (Cycadaceae s.str. e Zamiaceae), quatro famílias (Boweniaceae, Cycadaceae s.str., Stangeriaceae e Zamiaceae) ou, na bibliografia mais antiga, numa única família Cycadaceae s.l. Aceitam-se ca. 200 sp. distribuídas por 9 gén., sendo o género *Encephalartos* o mais diverso, com 65 sp. (Christenhusz *et al.*, 2018b). As Zamiaceae têm uma assinalável diversidade em Moçambique.

Ginkgoidae

Os ginkgófitos são árvores dioicas caducifólias. Ramos de dois tipos: ramos compridos (macroblastos), nos quais se inserem ramos curtos (braquiblastos) com uma pequena roseta de folhas terminal. Folhas caducas, em forma de leque (flabeladas), nervação aberta dicotómica, com ou sem um pequeno entalhe a meio. Estróbilos ♂ amentiformes. Primórdios seminais ortotrópicos aos pares (por vezes em grupos de três) na extremidade de um pedúnculo. Gâmetas ♂ flagelados (anterozoides) libertados por um tubo polínico na proximidade dos gâmetas ♀ (sifonogamia imperfeita). Sementes carnudas de

dispersão endozoocórica, de odor desagradável, razão pela qual apenas se plantam como ornamentais indivíduos ♂. A fertilização por anterozoides ciliados móveis das Ginkgoidae é um dos principais caracteres que as distingue das 'coníferas' (Pinidade + Cupressidae). A descoberta dos mecanismos de fecundação nos ginkgos deve-se ao botânico japonês Sakugoro Hirase, em 1895, um momento notável da história da botânica. Subclasse com um único representante na flora atual: *Ginkgo biloba* (Ginkgoaceae, Ginkgoales). Os ginkgófitos eram frequentes nas florestas do hemisfério norte durante o Terciário, nomeadamente durante o Jurássico e Cretácico.

Cupressidae

As Cupressidae são árvores ou arbustos resinosos, de caules densamente revestidos por folhas escamiformes ou pela base das folhas e, ao contrário das Pinidae, sem braquiblastos, *i.e.*, os eixos e os ramos laterais são similares. A maioria das plantas do grupo tem folhas persistentes (excepto *Taxodium* e *Metasequoia*), simples, inteiras, aciculares, escamiformes ou linear-lanceoladas a lanceoladas, de inserção oposto-cruzada ou verticilada (organizadas em grupos de três ou quatro folhas nos raminhos). Os *Podocarpus* (Podocarpaceae) e *Agathis* (Araucariaceae), dois géneros exclusivos do hemisfério sul, têm folhas largas análogas às das angiospérmicas. As Cupressidae possuem estróbilos unissexuais, sendo muitas das espécies monoicas (dioicas em *Juniperus*). Os estróbilos ♂ têm dois a seis sacos polínicos na axila de escamas peltadas ou planas mais ou menos triangulares; os estróbilos ♀ são geralmente globosos ou ovoides, com apenas um tipo de escamas (não diferenciadas em tectriz e seminífera), com dois a 15 primórdios seminais, peltadas ou basifixas («Evolução do estróbilo», volume II). Os estróbilos das Cupressidae são entendidos como secundariamente simples, nomeadamente por terem, por comparação com as Pinidae, só um tipo de escamas estrobilares. Nalguns tipos de estróbilo feminino, as escamas podem ser carnudas e achar-se parcialmente fundidas (*e.g. Juniperus*). As sementes podem ser aladas.

A segregação de uma subclasse Cupressidae foi anteriormente justificada. De acordo com o conceito aqui seguido, as Cupressidae absorvem as ordens dos Cupressales e dos

FIGURA 17
Gimnospérmicas. A grande maioria das gimnospérmicas indígenas ou cultivadas com maior interesse económico em Portugal enquadra-se em dois grandes grupos: pinófitos (Pinidae) e cupressófitos (Cupressidae). **A)** *Pinus pinea* (Pinaceae, Pinidae). **B)** Regeneração natural por semente de *Juniperus oxycedrus* (Cupressaceae, Cupressidae) em Trás-os-Montes.

Araucariales. Nos Araucariales reconhecem-se duas famílias: Araucariaceae e Podocarpaceae, prefazendo 22 gén. e 226 sp., concentrados no hemisfério sul. Tradicionalmente, os Cupressales incluíam várias famílias monotípicas ou paucigenéricas atualmente parte das Cupressaceae (*e.g.*, Taxodiaceae, Callitridaceae, Widdringtoniaceae). As Cephalotaxaceae, por seu turno, foram transferidas para as Taxaceae. Atualmente, os Cupressales são divididos em três famílias: Cupressaceae s.l., Sciadopityaceae e Taxaceae (Christenhusz *et al.*, 2011). As cupressáceas incluem cerca de 145 sp. distribuídas por 30 gén., entre as quais se contam árvores com grande importância florestal ou ecológica, *e.g.*, pertencentes aos gén. *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Juniperus*, *Thuja*, *Tetraclinis*, *Sequoia*, *Sequoiadendron* e *Cryptomeria* (Figura 17-B). A família Sciadopityaceae é monotípica, com apenas um género e uma espécie, *Sciadopitys verticillata*, endémica das ilhas do Sul do Japão. As Taxaceae incluem seis géneros, sendo o mais importante o *Taxus* (teixos). De entre os géneros citados acima, todos se acham cultivados em Portugal continental, acrescendo alguns representantes das famílias Araucariaceae (*Agathis* e *Araucaria*) e Podocarpaceae (*Podocarpus* e *Afrocarpus*).

Pinidae

Maioritariamente árvores monoicas, de alongamento monopodial e caules pseudoverticilados (a idade dos indivíduos jovens pode ser indiretamente avaliada pelo número de verticilos de ramos [andares]). Folhas persistentes (com raras exceções, *e.g.*, *Larix*), aciculares, escamiformes ou lineares, inseridas em espiral ao longo de macroblastos ou concentradas em braquiblastos. Grãos de pólen frequentemente com sacos aéreos. Primórdios seminais em estróbilos compostos («Evolução do estróbilo», volume II). Um ou mais primórdios seminais por escama seminífera ou bráctea em contacto direto com o exterior. Embrião com oito a 12 cotilédones.

As Pinidae comportam 224 sp., distribuídas por 11 gén., numa única ordem, Pinales, com uma família, Pinaceae, com máximos de diversidade na América do Norte e no Este da Ásia (Christenhusz *et al.*, 2018b). Um dos géneros, *Pinus*, tem cerca de 60 espécies, quase exclusivamente distribuídas no hemisfério norte (Figura 17-A). As Pinaceae têm uma grande importância nos ecossistemas naturais globais, sobretudo no hemisfério norte; incluem em Portugal continental várias espécies espontâneas e exóticas cultivadas.

Enquadram-se nesta subclasse árvores de enorme interesse silvícola, nomeadamente dos géneros *Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Larix*, *Cedrus*, *Tsuga* e *Pseudotsuga*. Em resultado das reflorestações do final do século XIX e inícios do século XX, os povoamentos de *Pinus* spp. formam grandes extensões em Portugal continental. No nosso país, encontram-se ainda outras espécies de outros géneros de pinófitos em povoamentos com alguma importância, nomeadamente os de *Pseudotsuga menziesii*. *Abies*, *Picea* e *Cedrus* também foram introduzidas experimentalmente, sobretudo em parques florestais e como árvores ornamentais.

Gnetidae

Plantas lenhosas de morfologia muito variável. Os três géneros que compõem esta subclasse partilham, ainda assim, algumas características, como sejam, gomos compostos, folhas peninérveas opostas, vasos lenhosos, pontuações areoladas no xilema, cones ♀ e ♂ compostos («Evolução do estróbilo», volume II), e primórdios com dois tegumentos (o tegumento exterior resultante da concrescência de duas brácteas), tubos polínicos de grande comprimento, fecundação dupla imperfeita, uma abertura tubulosa e comprida do primórdio seminal (tubo micropilar) desenhada pelos tegumentos, embrião de dois cotilédones (Judd *et al.*, 2008; Fernando *et al.*, 2009). Nos gnetófitos, tanto as estruturas de suporte dos sacos polínicos como os primórdios seminais têm na base brácteas formando uma estrutura análoga a um perianto (Kubitzki, 1990). A maior parte destes caracteres são únicos nas gimnospérmicas (*e.g.*, estrutura do lenho, do primórdio seminal e da semente). As Gnetidae são genericamente entomófilas. A originalíssima *Welwitschia* tem apenas duas folhas de crescimento contínuo inseridas num caule curto que emerge pouco acima do solo. As *Ephedra* são arbustos de ramos articulados e folhas reduzidas a pequenas escamas. Os *Gnetum* são trepadeiras, raramente arbustos ou árvores, de folhas simples e que à primeira vista se confundem com folhas de angiospérmicas. As estruturas reprodutivas assemelham-se (por convergência evolutiva) às flores das angiospérmicas. A expansão das angiospérmicas no final do Mesozoico comprometeu o sucesso evolutivo das Gnetidae, desde então com uma importância secundária na vegetação terrestre. A monofilia deste grupo e a proximidade evolutiva com as Pinidae é corroborada por estudos moleculares (volume II).

Cerca de 90 sp. em 3 gén. de morfologia díspar, distribuídos por outras tantas ordens e famílias (Wang *et al.*, 2014): *Ephed*ra (Ephedraceae, Ephedrales) com ca. 50 sp. xerófilas, de distribuição maioritariamente temperada ou mediterrânica; Welwitschia (Welwitschiaceae, Welwitschiales) um género monotípico (com 1 sp.) dos desertos do SO de Angola e NO da Namíbia; Gnetum (Gnetaceae, Gnetales) com ca. 39 sp. das florestas tropicais pluviais africanas, do SE da Ásia e do Novo Mundo.

ANGIOSPÉRMICAS

Angiospérmicas atuais: principais características

Grande parte do volume I desta coleção é dedicada à morfologia interna (anatomia) e externa, e à biologia da reprodução e ao ciclo de vida das angiospérmicas. Resumidamente, as angiospérmicas têm uma fisionomia arbórea, arbustiva, escandente (trepadeiras) ou são plantas

herbáceas – nenhuma outra linhagem de plantas terrestres alcança a diversidade de tipos fisionómicos das angiospérmicas. A enorme variação do corpo vegetativo das angiospérmicas foi amplamente discutida no volume 1, de qualquer modo, há duas características que as distinguem a este nível: a presença de estípulas (embora inconstantes nas eudicotiledóneas e raras nas monocotiledóneas) e a elevada densidade de nervuras. O sistema vascular também é mais evoluído, com traqueídos, vasos lenhosos (com exceções) e floema constituído por elementos de tubo crivoso e células companheiras.

A flor, o carácter definidor das angiospérmicas, foi intensamente trabalhada e diversificada pela evolução. As flores variam de menos de 1 mm (Lemnoideae, Araceae) a ca. 1 m [*Rafflesia* (Rafflesiaceae)] de diâmetro (Figura 18); as mais complexas são constituídas, da base para o ápice, pelo cálice (conjunto das sépalas), corola (conjunto das pétalas), androceu (conjunto dos estames) e gineceu (conjunto dos pistilos). A flor é um estróbilo bissexual, secundariamente unissexual. Os estames são exclusivos e bastante uniformes nas angiospérmicas. Na angiospérmica típica, os estames têm uma simetria bilateral, estando divididos numa parte estéril, o filete, e noutra fértil, a antera. Na antera reconhecem-se duas tecas, cada uma com dois sacos polínicos. O pólen das angiospérmicas, ao contrário do das gimnospérmicas, possui *tectum*, entre outras diferenças ultraestruturais (v. vol. 1). Os primórdios seminais estão encerrados num pistilo formado por uma ou mais folhas modificadas (carpelos) soldadas entre si. Os pistilos são constituídos por um ovário (parte basal alargada onde se encontram os primórdios seminais), um estilete (porção mais estreita do pistilo, nem sempre presente, especializada na seleção de gâmetas) e um estigma (órgão especializado na captura e triagem de grãos de pólen). O gametófito das angiospérmicas está reduzido, com excepções, a sete células e oito núcleos.

FIGURA 18
A maior flor do mundo: *Rafflesia arnoldii* (Rafflesiaceae). A R. *arnoldii* é uma planta parasita endémica das florestas tropicais húmidas pouco perturbadas de Sumatra e do Bornéu (Indonésia). [Cortesia de José Paulo Esmeriz Pires.]

Os sistemas de polinização das angiospérmicas são muito variados (pelo vento, água, insetos, etc.). A germinação estigmática do pólen é característica e exclusiva das angiospérmicas. A polinização e a fecundação são quase simultâneas. A fecundação tem a peculiaridade de envolver dois gâmetas masculinos e dois gâmetas femininos (dupla fecundação). O endosperma é triploide (alguns grupos de 'angiospérmicas basais' retêm o endosperma diploide da gimnospérmica ancestral).

Após a fecundação dos primórdios seminais e um período de maturação relativamente curto, os ovários dão origem aos frutos, que contêm no seu interior uma ou mais sementes. O fruto é uma autapomorfia das angiospérmicas – podem ser secos ou carnudos (com uma polpa rica em água), simples (derivados de um gineceu com um pistilo) ou múltiplos (oriundos de um gineceu com carpelos livres), por vezes incorporando tecidos do recetáculo (pseudofrutos), etc. Os mecanismos de dispersão das angiospérmicas são extraordinariamente diversos.

Sistema APG IV

Num artigo seminal datado de 1993, Mark Chase e coautores analisaram as relações filogenéticas de 499 espécies de plantas com semente a partir da sequenciação do rbcL, um gene cloroplástico que codifica a maior subunidade da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO), uma enzima essencial no processo da fotossíntese (Chase *et al.*, 1993). A monofilia de alguns grupos clássicos, como as monocotiledóneas, foi demonstrada, porém, os resultados obtidos com as dicotiledóneas foram surpreendentes. Confirmou-se, em definitivo, que as dicotiledóneas não eram monofiléticas – resultados posteriores vieram evidenciar que várias famílias, entre as quais a família dos nenúfares (Nymphaeaceae), dos loureiros (Lauraceae) e das magnólias (Magnoliaceae), eram evolutivamente anteriores à divergência das monocotiledóneas. Na árvore filogenética proposta por Chase *et al.* (1993) é já clara a divisão das eudicotiledóneas em dois grandes grupos: os clados das rosídeas e das asterídeas. A nível familiar, por exemplo, os plátanos (Platanaceae), os lótus (*Nelumbo*, Nelumbonaceae) e as próteas e banksias (Proteaceae) foram agrupados no mesmo clado (Proteales), embora a morfologia não o desse a entender. A surpresa foi tanta que os autores sentiram-se obrigados a repetir a sequenciação do rbcL para confirmar os resultados da análise filogenética. Este artigo mostrou, ainda, e em definitivo, a necessidade de reorganizar/fragmentar as liliáceas, na circunscrição da altura uma vasta família de monocotiledóneas.

O estudo de Chase *et al.* (1993) baseava-se num único gene e num universo limitado de amostragem. O número de investigadores, instituições e países envolvidos no estudo das relações filogenéticas das plantas entretanto alargou-se. Novos equipamentos e técnicas de biologia molecular, a sequenciação de mais genes, os progressos da teoria da cladística, novos algoritmos, o crescimento exponencial da velocidade e da capacidade de processamento computacional, e a adoção do princípio da monofilia desembocaram na criação de um sistema de classificação das plantas com flor de base molecular: o **Angiosperm Phylogeny Group**, vulgo **APG**. O APG foi o primeiro sistema a reorganizar a classificação de um grande grupo de seres vivos, neste caso das plantas com flor, baseado em sequências de ADN.

Desde a publicação da sua primeira versão, o APG tem vindo a ser eleito por um número crescente de autores, publicações e instituições. São exemplo duas importantes obras de taxonomia de angiospérmicas, o *Seed Plants of Southern Africa: Families and Genera* (Leistner, 2005) e o *Mabberley's Plant-book* (Mabberley, 2017), e as publicações da Royal Horticultural e a base de dados internacional de sequências de nucleótidos, o GenBank (NCBI Taxonomy). O sistema APG converteu-se no padrão da moderna taxonomia de plantas com flor, sendo, por isso, a generalização do seu ensino a nível universitário e não universitário urgente em Portugal. A circunscrição das famílias e dos grupos (*taxa* e clados) de angiospérmicas adotada nesta coleção de livros segue o sistema APG, concretamente a sua última versão: o APG IV (APG, 2016).

O APG é um sistema cladístico de classificação de base molecular, portanto, é construído sobre um conjunto de hipóteses de relações evolutivas expressas em árvores filogenéticas, produzidas por estudos de filogenia molecular. A árvore filogenética das angiospérmicas exposta na Figura 19 é um refinamento da filogenia publicada no APG IV, da autoria de Soltis *et al.* (2018), que, por sua vez, deriva de uma outra, de 2011 (Soltis *et al.*, 2011).

A primeira versão do APG, o APG I, foi publicada em 1998. O impacte mediático foi enorme: o *The Independent*, um jornal inglês global, dedicou ao APG meia página e um editorial, com a alusão de que Lineu se estaria a remexer na tumba. Em Portugal, o APG foi noticiado nas páginas de ciência do jornal *Público*. O APG I inovou, sobretudo, na organização das famílias de plantas em ordens, porque a disponibilidade de informação molecular era ainda escassa (Christenhusz *et al.*, 2015). Esta contribuição foi de capital importância porque a circunscrição dos grupos suprafamiliares das plantas permanecia irresolvida desde o *Species Plantarum* (Lineu, 1753). No entanto, a circunscrição das famílias no APG I seguia ainda os sistemas de Cronquist (1981), Thorne (1992) ou Takhtajan (1980). As famílias foram trabalhadas nas edições posteriores do sistema, do APG II ao APG IV.

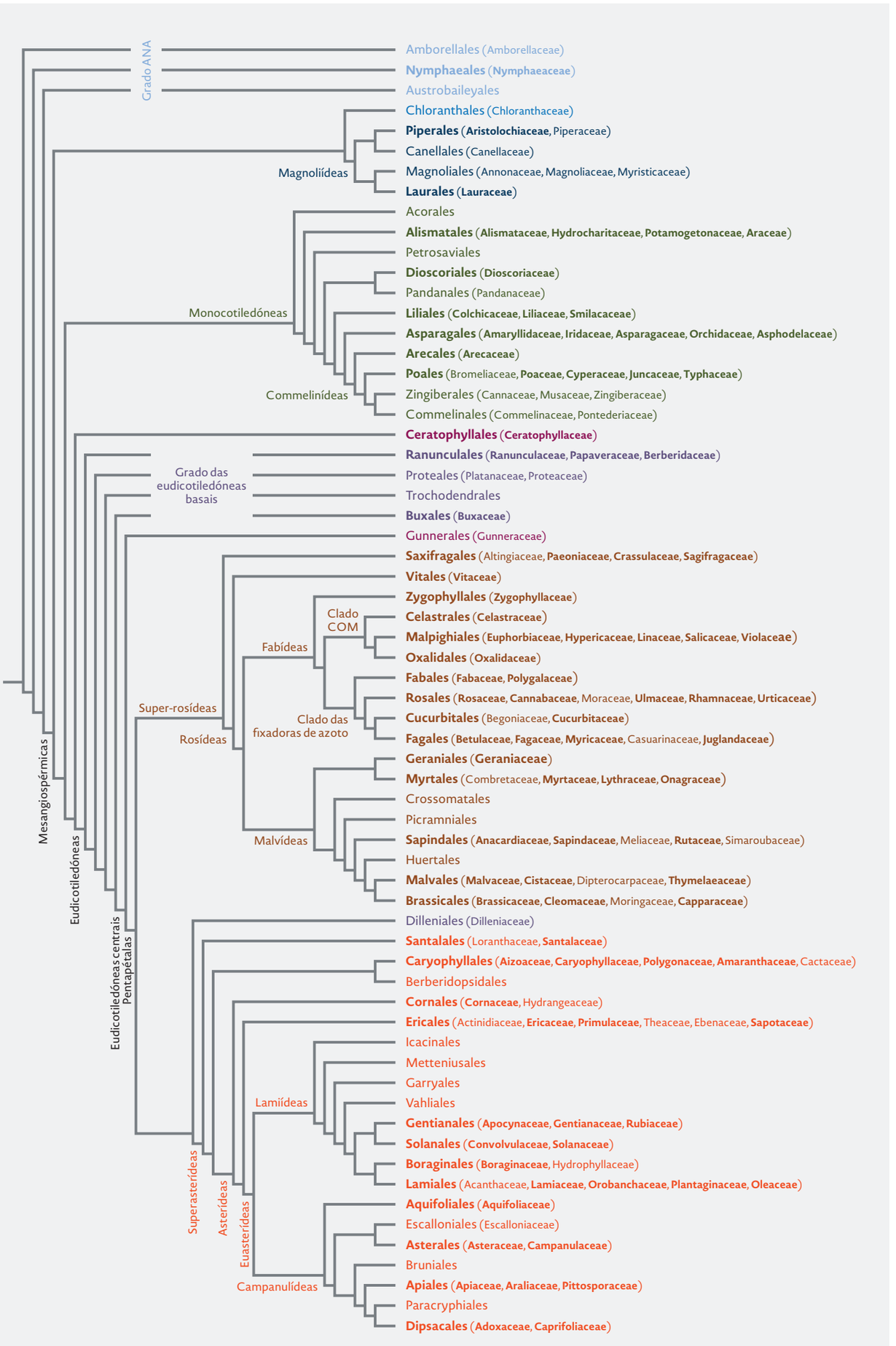
O número de famílias aceites pelo APG IV teve em consideração estudos de psicologia cognitiva (convém não ultrapassar as 500 famílias para não sobrecarregar a memória) e o facto de os cursos de botânica normalmente não abordarem mais de 100 famílias (Christenhusz *et al.*, 2015). As 416 famílias do APG IV, enquadradas por 64 ordens, são o ponto de equilíbrio encontrado pelos seus autores de modo a evitar um *splitting* excessivo, mantendo níveis adequados de diagnosticabilidade (APG, 2016; Figura 19).

Os estudos de filogenia molecular comprovaram, ou introduziram, pequenas alterações na circunscrição tradicional (nascida da intuição de grandes botânicos) de várias famílias de plantas com flor. São exemplos as asteráceas, as leguminosas, as gramíneas, as ciperáceas, as arecáceas ou as orquidáceas. Estas famílias foram mantidas praticamente incólumes nas várias versões do APG. Muitas famílias de plantas, porém, algumas com eminente surpresa, foram sujeitas a profundas alterações; novas famílias foram propostas e outras foram absorvidas por outras. Vejamos alguns exemplos.

As portulacáceas estão reduzidas a um único género (*Portulaca*) no APG IV, com ca. 115 sp. As antigas gutíferas (Clusiaceae) foram subdivididas em três famílias: Calophyllaceae, Clusiaceae s.str. e Hypericaceae, esta última reunindo os conhecidos hipericões (*Hypericum*). As primuláceas, uma família de asterídeas que inclui, entre outras espécies, as prímulas (*Primula*) e os morriões (*Anagallis*), eram conhecidas pela sua natureza herbácea. O APG IV recuperou taxonomias antigas e integrou nas Primulaceae as famílias lenhosas Maesaceae, Theophrastaceae e Myrsinaceae (Figura 20). A ordem dos Saxifragales reúne hoje um conjunto morfologicamente heterogéneo de famílias que nenhum taxonomista clássico foi capaz de antever. De facto, só pelo molecular se atinge a ascendência comum de crassuláceas, uma família de plantas gordas, das rosas-de-lobo (Paeoniaceae), dos *Myriophyllum* aquáticos (Haloragaceae) e das grandes árvores das famílias Altingiaceae e Hamamelidaceae. Um clado pequeno como os Saxifragales mostra como a diversificação da fisionomia e das estruturas reprodutivas das angiospérmicas pode mascarar as relações de parentesco, e que a filogenia molecular é instrumental para as recuperar.

O sistema APG alterou também radicalmente a taxonomia das Liliaceae, num sentido estrito, atual, a família da açucena (*Lilium candidum*), fritilárias (*Fritilaria*) e tulipas (*Tulipa*). Embora desde o início do século xx se soubesse que as Liliaceae não eram monofiléticas, os sistemas taxonómicos em uso durante grande parte do século mantiveram um conceito muito lato da família. No sistema de Cronquist, as Liliaceae compreendiam 300 géneros e 4500 espécies. Outro autor pré-molecular, o dinamarquês Rolph Dahlgreen (1932-1987), seguiu o caminho inverso, pulverizou as Liliaceae em pequenas famílias arrumadas em várias ordens na esperança de obter grupos

FIGURA 19
Relações evolutivas dos grandes clados de angiospérmicas obtidas por métodos de filogenia molecular (inc. todas as 64 ordens de angiospérmicas reconhecidas pelo APG IV). Em grandes rasgos, o sistema APG IV reconhece um conjunto de *taxa* monofiléticos na base da árvore filogenética das angiospérmicas: as 'angiospérmicas basais' (= grado ANA). Sucede-as o grande clado das mesangiospérmicas. As mesangiospérmicas evoluíram, provavelmente, no final do Jurássico e radiaram aceleradamente no Cretácico Inferior. Do tronco das mesangiospérmicas divergiram, sucessivamente, primeiro as magnoliídeas, depois as monocotiledóneas e finalmente as eudicotiledóneas. As eudicotiledóneas são constituídas por vários pequenos clados (Ranunculales, Proteales, Trochodendrales, Buxales e Gunnerales) e pelo grande clado das pentapétalas. Nas pentapétalas expressa-se uma dicotomia fundamental das plantas com flor: os clados das rosídeas e das asterídeas. Grupos indígenas de Portugal (inc. Açores e Madeira) realçados a negrito; entre parênteses as famílias mais representativas pelo número de espécies ou pela importância económica; só parte das famílias indígenas de Portugal estão assinaladas; as famílias Pittosporaceae, Theaceae, Berberidaceae e Sapotaceae são, em Portugal, exclusivas da flora madeirense. [Adaptação de Soltis *et al.*, 2018.]



monofiléticos de maior diagnosticabilidade (Dahlgreen *et al.*, 1985). Cronquist era um *lumper* e Dahlgreen um *splitter*. Se a primeira solução era demasiado abrangente, a segunda tornou o ensino das Liliaceae quase impossível, a organização do grupo em Floras difícil e, ao contrário do que seria de esperar, veio a descobrir-se depois, nem todas as famílias eram monofiléticas. As liliáceas s.l. estão hoje distribuídas por várias famílias (em menor número do que as definidas por Dahlgreen) dispersas por quatro ordens: Alismatales, Dioscoreales, Liliales e Asparagales (APG, 2016; Chase *et al.*, 2009). As Liliaceae s.str. (*sensu* APG IV) comportam apenas 15 gén. e ca. 700 sp. (Christenhusz *et al.*, 2018b).

Os mais experientes na flora holártica (regiões extratropicais do hemisfério norte) certamente já repararam nas profundas alterações de circunscrição ocorridas nas famílias Scrophulariaceae, Plantaginaceae e Orobanchaceae, todas elas da ordem dos Lamiales (Olmstead *et al.*, 2001; Oxelman *et al.*, 2005). De acordo com os sistemas de classificação evolutivos de A. Cronquist ou de G. L. Stebbins, as Scrophulariaceae estariam representadas em Portugal por 25 géneros indígenas; o APG IV mantém na família apenas três, *Limosella*, *Scrophularia* e *Verbascum*; os restantes géneros transitaram para as Plantaginaceae (*e.g.*, *Digitalis* e *Linaria*), Orobanchaceae (*e.g.*, *Pedicularis* e *Rhinanthus*) e Linderniaceae (*Lindernia*). Em contrapartida, as Scrophulariaceae receberam dois géneros alóctones com representantes invasores em Portugal: *Myoporum* e *Buddleja*. Neste caso, a aplicação da filogenia molecular e do princípio da monofilia redundou na segregação de três famílias (Scrophulariaceae, Plantaginaceae e Orobanchaceae) de baixa a diagnosticabilidade, porque o leque de sinapomorfias que as caracteriza é reduzido. Para obviar esta dificuldade, na preparação do APG IV chegou a ser aventada a hipótese de reduzir as atuais 17 famílias de Lamiales a apenas quatro (Christenhusz *et al.*, 2015). O alargamento via molecular do conceito de Acanthaceae, uma importante família de Lamiales de ótimo tropical, diminui igualmente a sua diagnosticabilidade (McDade *et al.*, 2008).

Os resultados da filogenia molecular e da aplicação do princípio da monofilia são independentes do observador e, por isso, replicáveis e robustos. Em contrapartida, como vimos com as Primulaceae e as Scrophulariaceae, a diagnosticabilidade morfológica dos grupos por intermédio dela definidos pode ser baixa. Ao nível da ordem, como adiante se verá, se a obtenção de grupos morfologicamente consistentes já era uma tarefa difícil, muitas das ordens definidas pelo APG apenas se separam com caracteres moleculares.

O sistema APG foi vertido numa nomenclatura lineana por Chase & Reveal (2009) e a sequência das famílias do APG linearizado para facilitar a sua utilização em bases de dados e herbários (Haston *et al.*, 2009). No Quadro 9 transcrevem-se os *taxa* suprafamiliares citados neste texto e reconhecidos por Chase & Reveal (2009) com pequenas alterações, de modo a refletir os mais recentes avanços na filogenética de angiospérmicas [v. Refulio-Rodriguez e Olmstead (2014) e Soltis *et al.* (2018)]. Nos capítulos que se seguem, além das ordens citadas no Quadro 9, com um propósito mais pedagógico do que uma obediência às novas ortodoxias da filogenética, foram acrescentados alguns dos clados reconhecidos pelo APG IV. Quer dizer que neste texto se hibridam as formalidades da nomenclatura lineana com a nomenclatura filogenética. Esta parece ser, aliás, uma tendência da nomenclatura moderna (Wojciechowski, 2013).

O sistema APG e os estudos filogenéticos infrafamiliares apresentam sérias discrepâncias formais e taxonómicas frente aos sistemas de classificação evolutivos pré-ADN (*e.g.*, sistema de Cronquist). Para evitar uma rutura demasiado brusca com o passado, estas diferenças foram pontualmente exploradas na descrição das famílias de plantas com semente de maior importância ecológica ou económica. Recorde-se que o sistema de Engler perdurou durante quase um século, com pequenas modificações, em muitas Floras de referência (*e.g.*, Franco, 1971-1984; Franco & Rocha Afonso, 1994-2003).

As relações evolutivas no interior do grande clado das angiospérmicas e a sua transcrição numa nomenclatura formal não estão, de modo algum, encerradas. Continuamente, e a grande ritmo, são publicadas novas contribuições que, somadas, se traduzem numa visão cada vez mais clara da filogenia das plantas com flor atuais. Persistem muitas dúvidas, por exemplo, no posicionamento dos Ceratophyllales e dos Dilleniales. A circunscrição das famílias de Caryophyllales e de Lamiales é ainda conflituosa. Até a posição relativa das magnoliídeas, monocotiledóneas e Ceratophyllaceae não está definitivamente estabelecida. E os exemplos poderiam continuar (v. Soltis *et al.*, 2018). Se, por um lado, estes resultados são cientificamente excitantes, por outro, dificultam a sua divulgação e a produção de textos atualizados. Felizmente, desde 2001, o Dr. Peter Stevens mantém uma página *web* em permanente atualização sobre filogenia das plantas com semente (Stevens, 2001+).

Os grandes grupos de angiospérmicas aceites pelo APG são morfologicamente heterogéneos e dificilmente se identificam autapomorfias morfológicas que os segreguem dos demais – as descrições morfológicas estão sobrecarregadas de advérbios de dúvida (*e.g.*, frequentemente ou geralmente) e sobrepõem-se umas nas outras. As ordens e outros clados de ordem superior foram identificados com informação exclusivamente molecular (sinapomorfias a nível do ADN). A nível familiar e genérico, são mais frequentes apomorfias morfológicas e as descrições taxonómicas mais ricas em informação discriminante, mesmo assim faltam frequentemente características discriminantes macroscópicas. Grupos de fácil identificação, como as compostas, gramíneas, droseráceas, arecáceas, eventualmente as monocotiledóneas, não são o padrão na botânica, ao contrário do que acontece em alguns grupos

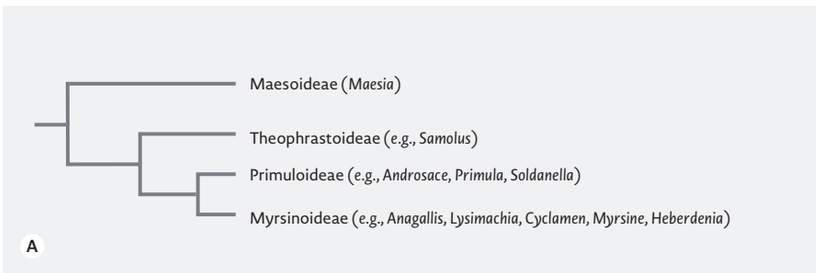


FIGURA 20

Rearranjos taxonómicos aportados pelos estudos de filogenia de base molecular: o exemplo da família Primulaceae. As Floras de referência (*e.g.*, Franco, 1984) separam as famílias Myrsinaceae e Primulaceae s.str. com base na fisionomia (herbáceas vs. lenhosas, respetivamente) e no tipo de fruto (fruto seco tipo cápsula vs. fruto drupáceo, respetivamente). Os estudos de inferência filogenética mostraram, entretanto, que as Myrsinaceae estão embebidas na árvore filogenética das primuláceas – as Primulaceae s.str. são polifiléticas (**A**). A monofilia das primuláceas é conseguida se a sua circunscrição for alargada de modo a incluir as Myrsinaceae e dois grupos lenhosos tropicais, as Theophrastaceae e as Maesaceae, este último, por sua vez, só recentemente segregado das Myrsinaceae (Martins *et al.*, 2003; Rose *et al.*, 2018). As Primulaceae s.l. são, então, divididas em quatro grupos categorizados ao nível da subfamília: Maesoideae, Theophrastoideae, Primuloideae e Myrsinoideae. O conceito de Myrsinoideae atual diverge significativamente do conceito clássico de Myrsinaceae: além de géneros lenhosos, como *Myrsine* e *Heberdenia*, integra numerosos géneros herbáceos, como *Cyclamen*, *Lysimachia* e *Anagallis*, tradicionalmente colocados nas Primulaceae s.str. Descobriu-se também que o género *Samolus*, representado na flora portuguesa pelo *S. valerandi*, está evolutivamente relacionado com as Theophrastoideae. Estes rearranjos perturbam quem está habituado à antiga taxonomia, mas clarificam as relações evolutivas (filogenéticas) no interior da família, e os grupos obtidos são, pelo menos ao nível da flor, mais homogéneos. Um esquema taxonómico alternativo, que chegou a ser usado num passado recente, seria considerar uma ordem (Primulales) com quatro famílias (Maesoideae, Theophrastoideae, Primuloideae e Myrsinoideae); esta solução, porém, obrigaria à pulverização da atual ordem dos Ericales em pelo menos sete ordens (Rose *et al.*, 2018). **A)** Filogenia de Primulaceae adaptada de Rose *et al.* (2018); **B)** *Myrsine retusa* (Primulaceae, Myrsinoideae), um endemismo açoriano. **C)** *Heberdenia excelsa* (Primulaceae, Myrsinoideae), endemismo canarino-madeirense, a única espécie do género *Heberdenia*. **D)** *Anagallis tenella* (Primulaceae, Myrsinoideae). **E)** *Cyclamen balearica* (Primulaceae, Myrsinoideae), um endemismo das ilhas Baleares, Espanha. **F)** *Primula vulgaris* (Primulaceae, Primuloideae). **G)** *Samolus valerandi* (Primulaceae, Theophastoideae). [B) e D) Ilha Terceira, Açores. C) Ilha de Porto Santo. E) Wikimedia Commons. F) Bragança. G) Costa Vicentina, Vila Nova de Milfontes.]

zoológicos (*e.g.*, as ordens e muitas vezes as famílias de insetos são fáceis de discernir pela morfologia). A impossibilidade de obter descrições invariantes e inequívocas, de valor diagnóstico absoluto, na maioria dos *taxa* (e não apenas nos de categoria superior) de angiospérmicas torna o seu estudo frustrante para o não iniciado.

Várias causas convergem para transformar a caracterização morfológica dos *taxa* supraespecíficos vegetais numa tarefa hercúlea, quando não impossível. Os corpos vegetativo e reprodutivo das plantas são evolutivamente flexíveis, muito mais do que os dos animais porque as restrições evolutivas (*evolutionary constraints*) são menos intensas nas plantas do que nos animais (Cronquist, 1987; volume II). Por outras palavras, a evolução de novos caracteres morfológicos, anatómicos ou bioquímicos é menos condicionada pelas características dos ancestrais do que nos animais. No caso das angiospérmicas, juntam-se à equação elevadas taxas evolutivas (De la Torre *et al.*, 2017) e uma tendência para eventos de rápida diversificação (radiação), tenham eles causas ecológicas (radiação ecológica) ou não (*e.g.*, codiversificação com polinizadores) (Soltis *et al.*, 2019). Consequentemente, a evolução de formas similares produto de pressões de seleção similares (*e.g.*, mesmo *habitat* ou polinizadores) de *taxa* evolutivamente próximos (paralelismos) ou distantes (convergência) e a perda, a reversão e o ganho de novos caracteres são fenómenos ubíquos nas plantas. Por exemplo, a perda das pétalas e a evolução da anemofilia ocorreram de forma independente em várias linhagens de angiospérmicas (*e.g.*, nos Rosales e Fabales). Por outro lado, conforme se explica no volume II, a divergência dos grandes clados e das ordens ocorreu numa etapa muito recuada da evolução das angiospérmicas – as plantas com flor tiveram muito tempo para evoluir, divergir, regredir e, eventualmente, radiar a partir de um *stock* ancestral morfologicamente homogéneo. Portanto, inevitavelmente, sobretudo nas divergências muito profundas no tempo, os sinais morfológicos da partilha de uma ancestralidade comum apagaram-se, ou persistiram, modificados, com uma representação irregular nos *taxa* atuais – resta o ADN para estabelecer filogenias.

Não há alternativa à filogenia molecular para sistematizar os grandes grupos das angiospérmicas. O APG IV resolve os grupos monofiléticos de categoria igual ou superior à família. Este processo está agora em curso à escala do género e nas categorias entre o género e a família, com assinaláveis (e desagradáveis, para o utilizador) alterações taxonómicas (de circunscrição) e nomenclaturais. O APG oferece uma organização familiar e superior de consenso; onde «cortar a árvore» e circunscrever as categorias entre a espécie e a família será mais difícil de consensualizar. Uma amostra do que está a acontecer pode ser apercebido nas acesas discussões em torno da circunscrição dos géneros (e das famílias) dos fetos verdadeiros (Polypodiidae) (Christenhusz *et al.*, 2018b).

QUADRO 9
Transcrição numa nomenclatura lineana do sistema de classificação das angiospérmicas, APG III: principais ordens e grupos supraordinais citados no texto (Chase & Reveal, 2009)*.

Subclas. Magnoliidae [angiospérmicas]
Superord. Amborellanae
Ord. Amborellales
Superord. Nymphaeanae
Ord. Nymphaeales
Superord. Austrobaileyanae
Ord. Austrobaileyales
Superord. Magnolianae
Ord. Canellales
Ord. Laurales
Ord. Magnoliales
Ord. Piperales
Superord. Lilianae [monocotiledóneas]
Ord. Acorales
Ord. Alismatales
Ord. Asparagales
Ord. Dioscoreales
Ord. Liliales
Ord. Poales
Ord. Arecales
Ord. Commelinales
Ord. Zingiberales
Superord. Buxanae
Ord. Buxales
Superord. Proteanae
Ord. Proteales
Superord. Ranunculanae
Ord. Ranunculales
Superord. Myrothamnanae
Ord. Gunnerales
Superord. Dillenianae
Ord. Dilleniales
Superord. Saxifraganae
Ord. Saxifragales
Superord. Rosanae [rosídeas]
Ord. Vitales
Ord. Celastrales
Ord. Cucurbitales
Ord. Fabales
Ord. Fagales
Ord. Oxalidales
Ord. Rosales
Ord. Zygophyllales
Ord. Brassicales
Ord. Geraniales
Ord. Malvales
Ord. Myrtales
Ord. Sapindales
Superord. Caryophyllanae
Ord. Caryophyllales
Superord. Asteranae [asterídeas]
Ord. Ericales
Ord. Boraginales
Ord. Gentianales
Ord. Lamiales
Ord. Solanales
Ord. Apiales
Ord. Aquifoliales
Ord. Asterales

* Este sistema pode ser generalizado, com pequenas alterações, para o APG IV, porém, como várias vezes se refere neste e noutros volumes, não há grandes vantagens em aplicar uma nomenclatura formal para os clados superiores à ordem – será, por isso, largamente omitida no texto. Nome não formal dos clados entre parênteses retos.

'Angiospérmicas basais' vs. mesangiospérmicas

As famílias basais das angiospérmicas compõem o grado das 'angiospérmicas basais'[13], também conhecido pelo acrónimo ANA (de Amborellales, Nymphaeales e Austrobaileyales) ou ANITA, na bibliografia mais antiga (Figura 19). As 'angiospérmicas basais' são um grupo parafilético (grado) localizado na base da grande árvore das angiospérmicas. A parafilia deve-se ao facto de não reunirem todos os descendentes de um ancestral comum: ficam em falta as mesangiospérmicas. 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 e em ecossistemas aquáticos (v. Magallón & Sanderson, 2001; Feild *et al.*, 2004; vol. II). Somam menos de 1% das plantas com flor. Em Portugal continental, estão exclusivamente representadas pela família dos nenúfares (Nymphaeaceae, Nymphaeales).

As plantas do grado ANA retêm um conjunto alargado de caracteres morfológicos e anatómicos ancestrais (primitivos) (volume I). Mas, atenção, por mais de uma vez se referiu nesta coleção que o adjetivo «primitivo» tem uma carga simbólica imprópria. As plantas ditas primitivas, *i.e.*, com um grande número de caracteres primitivos, não têm, necessariamente, menor sucesso evolutivo ou um maior risco de extinção do que *taxa* mais avançados, ricos em caracteres derivados. Além disso, as «plantas primitivas» são um mosaico de caracteres ancestrais e caracteres derivados; os primeiros herdados dos seus ancestrais, os segundos adquiridos ao longo da sua história evolutiva. Mais: uma planta que retenha um grande número de caracteres morfológicos e anatómicos ancestrais pode até nem estar situada na base da sua linhagem, e vice-versa (Figura 21).

FIGURA 21
Carácter, estádio de carácter e *taxon* primitivos: *Acorus calamus* (Acoraceae, Acorales). A ordem dos Acorales comporta uma única família (Acoraceae) com um único género (*Acorus*) e duas espécies, *A. calamus* e *A. gramineus*. Os estudos de filogenia molecular colocam os Acorales na base da árvore das monocotiledóneas, embora tenham um elevado número de caracteres derivados (apomorfias). Por outras palavras, os *Acorus* não são morfologicamente primitivos, ainda que partilhem um ancestral comum com as restantes monocotiledóneas, *i.e.*, sejam o grupo irmão de todas as monocotiledóneas atuais (Zeng *et al.*, 2014). Uma divergência precoce numa árvore filogenética (grupos basais) de modo algum implica a persistência de características morfológicas ditas primitivas, embora frequentemente assim aconteça. [Wikimedia Commons.]

Ao nível da flor, caracterizam, genericamente, as 'angiospérmicas basais' flores primariamente acíclicas (peças dispostas em espiral) e homoclamídeas (peças do perianto do mesmo tipo), e de gineceu apocárpico (carpelos livres) (Figura 22). As Nymphaeaceae, ao contrário do que se supôs, têm flores cíclicas, *i.e.*, em verticilos com mais de uma peça periantal, e o elevado número de tépalas é secundário (Endress, 2001). Os carpelos têm a forma de saco ou garrafa (**carpelos ascidiados**) e margem suturada por secreções, ou formas intermédias entre os carpelos ascidiados e os carpelos plicados característicos das mesangiospérmicas. Algumas Nymphaeaceae têm apenas um cotilédone e feixes vasculares dispersos no caule, como as monocotiledóneas. Neste grupo de plantas prevalece a polinização por moscas ou por coleópteros, que recebem uma recompensa alimentar sob a forma de pólen; a polinização por engano é também frequente. A família Amborellaceae não possui vasos lenhosos, uma característica consistente com a sua posição na base da árvore das angiospérmicas.

A mais basal de todas as angiospérmicas atuais, *i.e.*, o *taxon* irmão de todas das angiospérmicas atuais, foi identificada no final da década de 1990. Estudos de cladística molecular e morfológica apontam para esse lugar a *Amborella trichopoda* (Amborellaceae) (Figura 23), um pequeno arbusto florestal da Nova Caledónia, uma ilha de média dimensão, administrada pela França, localizada a NE da Austrália. A *A. trichopoda* é o representante vivo do mais antigo grupo de angiospérmicas – tem o mesmo significado para a botânica que o ornitorrinco ou as equidnas têm para a zoologia. Os nenúfares (Nymphaeaceae) e uma outra pequena família de plantas aquáticas concentrada na Austrália – a fam. Hydatellaceae – foram até recentemente considerados dois fortes candidatos ao estatuto de grupo irmão das restantes angiospérmicas atuais.

O clado das mesangiospérmicas sucede as 'angiospérmicas basais' (Figura 19). Inclui a grande maioria das plantas com flor (> 99%) – e tem uma morfologia extraordinariamente diversa. Com raras exceções, na base da árvore das mesangiospérmicas, os **carpelos** são **plicados** (dobrados pela nervura média) e suturados por células epidérmicas (Endress & Igersheim, 2000; Endress & Doyle, 2015). Ao

contrário das 'angiospérmicas basais', as mesangiospérmicas têm um **saco embrionário tipo *Polygonum*** (ou tipos derivados), com sete células e oito núcleos. É importante realçar que atualmente admite-se que o ancestral das mesangiospérmicas tinha flores cíclicas: as flores acíclicas são secundárias (Endress & Doyle, 2015). A frequência das flores acíclicas nas magnoliídeas e nas 'eudicotiledóneas basais' (as monocotiledóneas são todas cíclicas) insere-se num quadro geral de instabilidade evolutiva da estrutura das flores nestes grupos. No âmbito das mesangiospérmicas, reconhecem-se três grandes clados: magnoliídeas, monocotiledóneas e eudicotiledóneas.

Magnoliídeas

O APG IV reconhece no clado das magnoliídeas quatro ordens, Canellales, Piperales, Magnoliales e Laurales, a segunda e a última representadas na flora portuguesa (Figuras 19 e 24). A ordem dos Chloranthales (com uma única família, Chloranthaceae) é irmã das magnoliídeas, mas não lhe pertence. Na bibliografia mais antiga, este grupo (com pequenas diferenças) é designado por complexo magnolioide. As magnoliídeas correspondem a menos de 5% das espécies atuais de angiospérmicas. Constituem um clado muito antigo, anterior às monocotiledóneas e às eudicotiledóneas. As magnoliídeas atuais exibem uma variação morfológica desproporcionalmente superior ao número de espécies, o que indicia que um grande número de extinções terá ocorrido nestas linhagens hoje pobres em espécies. Um facto em tudo semelhante ao que aconteceu entre as gimnospérmicas atuais e nas 'angiospérmicas basais' (Rudall & Bateman, 2011).

As magnoliídeas estão representadas na flora atual por plantas lenhosas (com exceções), preferentemente tropicais. As folhas são simples, inteiras ou serradas, com ou sem estípulas, peni ou palminérveas. Muitas famílias possuem apenas um profilo (*e.g.*, Aristolochiaceae e Magnoliaceae). O grupo destaca-se pela presença de glândulas translúcidas de óleos essenciais e de grande diversidade de alcaloides (Figura 70). As flores geralmente são hermafroditas, actinomórficas, cíclicas, com verticilos de três peças (trímeros), homoclamídeas (perianto de dois verticilos não diferenciado em cálice e corola; com excepções) (Figura 72-A). As flores acíclicas (peças dispostas em espiral) das Magnoliaceae e de outros grupos derivam de flores cíclicas: são secundárias. O número de estames é elevado, por vezes com características intermédias entre o perianto e os estames, frequentemente imperfeitos (filete pouco diferenciado da antera), com sistemas invulgares de abertura das anteras, um conetivo muito desenvolvido, acessíveis a polinizadores pouco especializados, de inserção em verticilos, secundariamente inseridos em espiral (*e.g.*, *Magnolia*). Pólen normalmente pouco evoluído (monocolpado e tipos derivados). Gineceu monocarpelar ou pluricarpelar apocárpico ou sincárpico, súpero, com estilete pouco diferenciado do ovário, e estigmas frequentemente decorrentes nos estiletes.

FIGURA 22
'Angiospérmicas basais' (grado ANA). O *Illicium floridanum* (Schisandraceae, Austrobaileyales) é um arbusto aromático do SE dos EUA. A flor é hermafrodita; compõem o perianto 21 a 33 tépalas (visíveis 18 na figura) dispostas em três verticilos, as inferiores sepaloides (semelhantes a sépalas) e as superiores petaloides (semelhantes a pétalas); androceu de 25-50 estames (androceu indefinido) verticilados; gineceu súpero de 11-21 carpelos livres (gineceu apocárpico), coniventes (firmemente encostados), verticilados (de inserção acíclica noutros géneros da família); um primórdio seminal por carpelo; fruto múltiplo de folículos (Vincent, 1997). N. B., as 'angiospérmicas basais' são primariamente acíclicas, *i.e.*, o ancestral de todas as 'angiospérmicas basais' tinha flores acíclicas – a flor hemicíclica (com parte das peças da flor inseridas em verticilos e outras alternas em espiral) e cíclica (peças da flor verticiladas) evoluiu de forma independente em várias linhas do grupo. [Wikimedia Commons.]

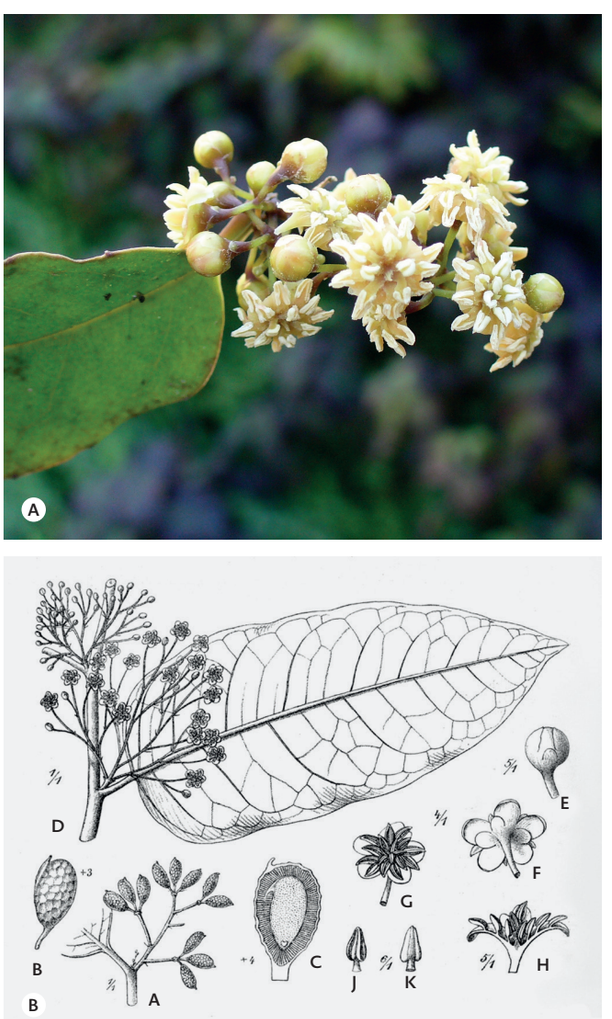


FIGURA 23
A mais basal das angiospérmicas atuais: *Amborella trichopoda* (Amborellaceae, Amborellales). As Amborellaceae são irmãs de todas as angiospérmicas. **A)** Inflorescência de *Amborella*. **B)** Detalhes da morfologia:
A – infrutescência.
B – fruto.
C – corte longitudinal do fruto.
D – inflorescência.
E – botão floral.
F – flor.
G – flor ♀.
H – corte longitudinal da flor.
J e K – estame.
N. B., flor unissexual e acíclica, com todas as peças inseridas (uma por nó), em espiral, no recetáculo. [A) Wikimedia Commons. B) Figura histórica de Engler (1911).]

FIGURA 24
Magnoliídeas. *Ocotea foetens* (Lauraceae), uma árvore endémica dos arquipélagos da Madeira e das Canárias, introduzida no arquipélago dos Açores. [Madeira, levada do Norte.]

Primórdios seminais crassinucelados (de nucela espessa) com dois tegumentos. Sementes endospérmicas de cotilédones frequentemente imperceptíveis. As magnoliídeas são maioritariamente polinizadas por grupos antigos de insetos, como sejam os coleópteros, as moscas (dípteros) e os tisanópteros. Ao contrário das monocotiledóneas e das angiospérmicas mais avançadas, a polinização pelo vento e por himenópteros (abelhas) é rara (Thien *et al.*, 2000).

Conforme se depreende do parágrafo anterior, a linhagem das magnoliídeas retém, de forma irregular, alguns caracteres ancestrais (*e.g.*, estames pouco diferenciados) mas não estão identificadas autapomorfias morfológicas inequívocas, *i.e.*, caracteres morfológicos derivados exclusivos, que permitam segregá-las automaticamente de outros grupos taxonómicos. As autapomorfias (não moleculares) das magnoliídeas resumem-se a alguns tipos de compostos químicos e pouco mais.

Monocotiledóneas

Antes de 1990, as plantas com flor eram divididas em dois grupos – monocotiledóneas e 'dicotiledóneas' –, geralmente reconhecidos com a categoria de classe – Liliopsida e Magnoliopsida –, segregados com base num leque variado de caracteres, expressos no Quadro 10 (Figura 25). A dicotomia monocotiledóneas-dicotiledóneas era, então, considerada a divergência mais importante da história das angiospérmicas e teria ocorrido muito próximo da base da grande árvore filogenética das plantas com flor, *i.e.*, logo no início da sua história evolutiva.

QUADRO 10
Monocotiledóneas vs. dicotiledóneas s.l.

MONOCOTILEDÓNEAS	DICOTILEDÓNEAS S.L.
Um cotilédone (por vezes embrião não diferenciado, *e.g.*, Orchidaceae)	Dois cotilédones (raramente um, três ou quatro, ou o embrião indiferenciado)
Folhas normalmente paralelinérveas	Folhas normalmente peninérveas ou palminérveas
Câmbio vascular ausente. Engrossamentos efetuados pelos «meristemas de engrossamento primário» e «meristemas de engrossamento secundário»	Câmbio, quando presente (plantas com crescimento secundário), normalmente intrafascicular (feixes vasculares abertos)
Feixes vasculares distribuídos irregularmente ou formando dois ou mais círculos concêntricos	Feixes vasculares no caule em anel (colaterais) (exceto Piperaceae)
Flores com verticilos normalmente trímeros	Peças florais, quando de inserção cíclica, em grupos de cinco, com menos frequência quatro, raramente três (carpelos muitas vezes menos numerosos)
Pólen com uma abertura	Pólen tipicamente com três aberturas (poros ou fendas) ou tipos derivados
Sistema radicular das plantas maduras de tipo fascicular adventício	Sistema radicular nas plantas adultas primário, adventício ou de ambos os tipos

Os métodos de filogenia molecular cedo demonstraram que as monocotiledóneas eram, de facto, um grupo monofilético. No entanto, o posicionamento das monocotiledóneas é ainda controverso. A divergência acima das 'angiospérmicas basais' e do clado Chloranthales + magnoliídeas, *i.e.*, as monocotiledóneas como grupo irmão do clado Ceratophyllaceae + eudicotiledóneas, é o modelo filogenético mais aceite (Figura 19). Foi conseguido, por exemplo, por Ruhfel *et al.* (2014) a partir de sequências de ADN cloroplástico. Os estudos filogenéticos com genes nucleares situam, porém, as monocotiledóneas antes da divergência do clado Chloranthales + magnoliídeas (v. Zengh *et al.*, 2014). Qualquer que seja a solução verdadeira, as monocotiledóneas são uma linhagem muito antiga de angiospérmicas e as dicotiledóneas, no sentido tradicional do termo (s.l.), parafiléticas. A dicotomia monocotiledóneas-dicotiledóneas foi falsificada pela filogenética molecular.

As monocotiledóneas são plantas herbáceas rizomatosas ou bolbosas, raramente arbustos ou árvores, com um único profilo adaxial (inserido por debaixo das ramificações) (v. vol. I). Nas plantas adultas, todas as raízes têm origem adventícia (a raiz embrionária morre prematuramente), ± a mesma espessura (raízes fasciculadas) e inserem-se na base do caule (raízes caulógenas). Em corte transversal, os feixes vasculares caulinares estão distribuídos irregularmente ou formam dois ou mais círculos concêntricos, e são fechados (sem câmbio vascular). Ao invés das magnoliídeas e das eudicotiledóneas, as folhas são exclusivamente irrigadas por traqueídos. As monocotiledóneas seguem um modelo simpodial de alongamento: os caules são constituídos pela justaposição de curtas unidades simpodiais, um carácter de fácil observação em rizomas e estolhos. O crescimento secundário é raro, se presente, distinto do crescimento secundário das gimnospérmicas e das dicotiledóneas s.l. (Quadro 10) – as monocotiledóneas não têm câmbio (v. vol. I). As folhas são simples

(pseudocompostas na fam. Arecaceae), sésseis (sem pecíolo) com bainha ou completas (com bainha, pecíolo e limbo), sem estípulas (presentes nas Smilacaceae), de ordinário paralelinérveas, geralmente alternas, e inseridas helicoidalmente, dísticas (num plano; *e.g.*, Poaceae) ou trísticas (em três planos; *e.g.*, Cyperaceae). A nervação paralelinérvea tem várias exceções, sobretudo em grupos adaptados a ambientes florestais; *e.g.*, folhas palminérveas nas Arecaceae, ou peninérveas nas Arecaceae e na maioria das espécies de Dioscoreales e Zingiberales (*e.g.*, Zingiberaceae, Musaceae e Cannaceae). Inflorescências variáveis. As flores são cíclicas, com dois verticilos de três peças (trímeros), raramente de duas (dímeras) ou quatro (tetrâmeras), diferenciadas (flores heteroclamídeas) ou não (flores homoclamídeas) em cálice e corola, ou nuas (aclamídeas). Estames um a muitos, primitivamente, e na maioria dos grupos, três, num único verticilo, livres. Pólen com uma abertura, tipo sulco (monossulcado) ou poro (monoporado). Gineceu súpero ou ínfero, com um a muitos carpelos, frequentemente três, livres ou concrescentes. Nectários, se presentes, nas peças do perianto, entre os carpelos nas plantas de gineceu apocárpico, ou ao longo das comissuras carpelares em muitas plantas sincárpicas (nectários septais). Frutos de variada tipologia. Sementes com um cotilédone ou de cotilédone não diferenciado (*e.g.*, Orchidaceae), endospérmicas.

Da descrição exposta no parágrafo anterior, sobra a ideia de que as monocotiledóneas usufruem de um leque avantajado de sinapomorfias, anatómicas (*e.g.*, feixes vasculares dispersos no caule, ausência de câmbio e de vasos lenhosos nas folhas) ou morfológicas (*e.g.*, um cotilédone, sistema radicular adventício e nervação paralelinérvea) (v. Doyle & Donoghue, 1992). Não existe, porém, um único carácter morfológico exclusivo que permita uma identificação automática e inequívoca das monocotiledóneas – as características anteriormente elencadas, ou não são partilhadas por todas as monocotiledóneas, ou algum grupo de 'angiospérmicas basais', magnoliídeas ou eudicotiledóneas as possui igualmente. Por exemplo, algumas monocotiledóneas têm nervação penada em vez da característica folha paralelinérvea; as piperáceas (magnoliídeas) têm feixes vasculares dispersos no caule; as flores trímeras são frequentes entre as magnoliídeas.

As monocotiledóneas constituem cerca de 22% das angiospérmicas. As gramíneas (Poaceae, Poales) e as orquidáceas (Orchidaceae, Asparagales) compreendem praticamente 50% das espécies monocotiledóneas. O APG IV considera 11 ordens de monocotiledóneas, 8 das quais indígenas do território português. Os Acorales são irmãos das restantes monocotiledóneas (Figura 19). Caiu em desuso, mas em alguma bibliografia relativamente recente dividiam-se as monocotiledóneas em três grandes grupos de ordens: 'monocotiledóneas basais', 'monocotiledóneas petaloides' e commelinídeas (*e.g.*, Judd *et al.*, 2007). Somente as monocotiledóneas commelinídeas são monofiléticas, os outros dois grupos são parafiléticos. As 'monocotiledóneas basais', representadas em Portugal pelos Alismatales,

FIGURA 25
Monocotiledóneas vs. dicotiledóneas. **A)** Flores de *Paradisea lusitanica* (Asparagaceae, Asparagales, monocotiledóneas), com dois verticilos de três peças iguais (tépalas). **B)** Flores de *Silene psammitis* (Caryophyllaceae, Caryophyllales, eudicotiledóneas), pentâmeras de perianto diploclamídeo (com sépalas e pétalas); N. B., sépalas concrescentes num tubo (cálice sinsépalo) e corola de pétalas livres. [A) Serra do Alvão; B) Bragança.]

estão, frequentemente, adaptadas a *habitat* aquáticos. As 'monocotiledóneas petaloides' (= 'monocotiledóneas lilioideas') enquadram as ordens Dioscoreales, Liliales e Asparagales e caracterizam-se pela presença de tépalas conspícuas, frequentemente de assinalável dimensão. A morfologia das commelinídeas é muito variável; as sinapomorfias do grupo são de tipo molecular (sequências de DNA), anatómico e bioquímico. As ordens de commelinídeas mais relevantes em número de espécies, todas elas monofiléticas, são os Arecales, Poales, Commelinales e Zingiberales, apenas as duas primeiras com representantes em Portugal.

Ceratophyllales

Muitos estudos de filogenética molecular, não todos – porque a topologia (desenho) das árvores filogenéticas, como frequentemente acontece, variam com os genes, o número de genes e as ferramentas estatísticas envolvidos nas análises –, colocam os Ceratophyllales como irmãos das de todas as eudicotiledóneas. Os Ceratophyllales integram uma família monogenérica (Ceratophyllaceae) com quatro espécies, uma delas indígena e frequente em ecossistemas dulçaquícolas lênticos em Portugal continental, o *Ceratophyllum demersum* (Figura 26). O genoma e a morfologia, quer vegetativa quer reprodutiva, dos *Ceratophyllum* estão profundamente modificados pelo *habitat* aquático, factos que dificultam a sua interpretação filogenética.

FIGURA 26
Ceratophyllales, o putativo grupo irmão das eudicotiledóneas. *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae); N. B., folhas profundamente recortadas (laciniadas), uma característica frequente de muitas espécies aquáticas, sobretudo de águas rápidas (meios lóticos; v. vol. IV desta coleção). [Lagoa das Sete Cidades, São Miguel, Açores.]

Eudicotiledóneas

As eudicotiledóneas representam cerca de 75% das plantas com flor. Partilham uma única autapomorfia: grãos de pólen com três aberturas (tricolpados), ou tipos derivados (Soltis *et al.*, 2005). O aparecimento do pólen tricolpado no registo fóssil permite uma datação precisa da emergência das eudicotiledóneas – no final do Barremiano-início do Aptiano (~126 M. a.; Cretácico Inferior) em paleolatitudes equatoriais (Doyle, 2013) – e a calibração de parte da grande árvore filogenética das angiospérmicas.

'Eudicotiledóneas basais'

Entre os Ceratophyllales e o clado das eudicotiledóneas centrais divergem quatro pequenas ordens morfologicamente muito diversas: Ranunculales, Proteales, Trochodendrales e Buxales (Figura 19), neste texto organizadas no grado das 'eudicotiledóneas basais'. As famílias de 'eudicotiledóneas basais' têm uma escassa ou mediana importância económica e/ou ecológica, estando porém, bem representadas no registo fóssil; *e.g.*, Papaveraceae, «família da papoila», e Buxaceae, «família do buxo». Nas 'eudicotiledóneas basais', tanto a nível infrafamiliar, familiar como suprafamiliar, constata-se uma grande instabilidade na filotaxia (flores acíclicas, vs. flores cíclicas), no número de verticilos, no número de peças da flor por verticilo (merismo) e na diferenciação do perianto (Figuras 27 e 28). Por exemplo, os Buxales, as Proteaceae (Proteales) e as Papaveraceae (Ranunculales) são dímeros; nas Ranunculaceae (Ranunculales) ocorrem flores acíclicas e cíclicas dímeras a pentâmeras, arranjadas num ou dois verticilos, neste último caso com peças todas iguais ou diferenciadas em sépalas e pétalas, por vezes com uma gradação entre sépalas e pétalas; nas *Clematis* (Ranunculaceae), numa mesma população podem ocorrer flores acíclicas e cíclicas dímeras, trímeras, tetrâmeras e pentâmeras; as Berberidaceae (Ranunculales) têm, normalmente, seis a nove sépalas petaloides em dois ou três verticilos, respetivamente, a que se somam seis a nove pétalas em outros tantos verticilos (Damerval & Nadot, 2007; Kitazawa & Fujimoto, 2020).

Neste grado, os Ranunculales são irmãos das restantes eudicotiledóneas, sendo sucedidos pelos Proteales, Trochodendrales, Buxales, Gunnerales e pentapétalas (Figura 19). Nos sistemas evolutivos pré-APG, os Ranunculales, sob esta ou outra designação, eram colocados na proximidade dos atuais Magnoliales (Cronquist, 1988). De facto, os grupos basais de Ranunculales partilham várias características das 'angiospérmicas basais' e das magnoliídeas: *e.g.*, gineceu apocárpico, elevado número de estames e carpelos de inserção alterna. A filogenética molecular posiciona, com um forte suporte estatístico, os Ranunculales acima da divergência das magnoliídeas e das monocotiledóneas, portanto, as características ditas primitivas dos Ranunculales são herdadas via ancestralidade comum – são caracteres plesiomórficos, de acordo com a terminologia cladística.

Os Trochodendrales constituem uma pequena ordem de dois géneros e duas espécies, de distribuição norte-americana e oeste-asiática com um pequeno enclave no NO dos EUA e SO do Canadá. Os Ranunculales, Proteales e Buxales são analisados adiante, no âmbito da descrição das famílias de angiospérmicas.

Gunnerales e eudicotiledóneas centrais

Os Gunnerales são outra pequena ordem, que faz a transição para as pentapétalas. Mais adiante adiciona-se mais alguma informação sobre este pequeno grupo. Compõem o clado das eudicotiledóneas centrais (superiores ou nucleares; *core eudicots*) os Gunnerales mais as pentapétalas (Figuras 19 e 29).

Pentapétalas

A maioria das eudicotiledóneas – ca. 70% (Cantino *et al.*, 2007) – enquadra-se nas pentapétalas (Figura 19). Neste grupo verifica-se uma alteração na organização da flor, com: i) o arranjo das peças da flor em verticilos (flores cíclicas); ii) fixação do merismo da flor em 4-5 peças (ancestralmente cinco; iii) perianto com cálice e corola (flores heteroclamídeas); iv) um verticilo de sépalas e outro de pétalas; v) alternância entre as peças de verticilos adjacentes (*e.g.*, alternância de sépalas e pétalas). As pentapétalas têm originalmente (condição ancestral) pétalas e sépalas livres, gineceu pluricarpelar sincárpico e pistilo com estilete (Cole *et al.*, 2019; Figura 30). A evolução das flores cíclicas ocorreu de forma independente em vários

FIGURA 27

FIGURA 28

FIGURA 29

FIGURA 27
'Eudicotiledóneas basais': instabilidade do merismo, número de verticilos e diferenciação do perianto. *Berberis vulgaris* (Berberidaceae, Ranunculales) (v. texto). [Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

FIGURA 28
'Eudicotiledóneas basais'. *Ranunculus cortusifolius* (Ranunculaceae, Ranunculales), um endemismo dos arquipélagos atlânticos dos Açores, da Madeira e das Canárias. N. B., gineceu apocárpico, elevado número de estames e carpelos de inserção alterna. [Madeira, levada do Norte.]

FIGURA 29
Gunnerales. Os Gunnerales são uma pequena ordem localizada na transição para as pentapétalas. *Gunnera tinctoria* (Gunneraceae), invasora na ilha de São Miguel, Açores.

FIGURA 30
Eudicotiledóneas pentapétalas. As pentapétalas têm flores cíclicas (secundariamente acíclicas), heteroclamídeas (com cálice e corola; secundariamente com apenas um verticilo periantal ou nuas), 4-5 meras (com verticilos periantais com 4-5 peças). *Rosa canina* (Rosaceae, Rosales, rosídeas). [Bragança.]

FIGURA 31
Saxifragales. Os Saxifragales mais as rosídeas constituem o clado das super-rosídeas. *Saxifraga dichotoma* (Saxifragaceae) nos afloramentos de rochas ultramáficas de Trás-os-Montes. [Bragança.]

clados – nas pentapétalas, mas também nas monocotiledóneas e em vários grupos de 'dicotiledóneas basais', de magnoliídeas e de Ranunculales ('eudicotiledóneas basais'), por exemplo.

A emergência das pentapétalas foi precedida de alterações profundas do genoma – um evento de hexaploidia, *i.e.*, de triplicação do genoma, num ancestral direto (Chanderbali *et al.*, 2017). A enorme diversidade da flor nos grupos mais avançados de angiospérmicas é uma elaboração evolutiva posterior do modelo básico da flor pentapétala. Nas pentapétalas sobressaem pela diversidade morfológica e pelo número de espécies dois grandes clados: rosídeas e asterídeas.

Super-rosídeas e Saxifragales

Os Saxifragales são uma ordem morfologicamente heterogénea revelada pela filogenia molecular (Figura 31). Saxifragales mais as rosídeas constituem o clado das super-rosídeas: as Saxifragales são irmãs das rosídeas (APG, 2016). A monofilia das super-rosídeas e das rosídeas tem um forte suporte estatístico.

Rosídeas

As rosídeas compreendem 140 famílias e mais de 70 000 espécies, cerca de um quarto das plantas conhecidas de angiospérmicas (Soltis *et al.*, 2018). A maior parte das árvores de clima temperado e tropical enquadra-se neste grupo. A genealogia das rosídeas está menos bem resolvida do que a das asterídeas. A intensa diversificação morfológica das rosídeas dificulta ou impede a identificação de caracteres únicos que as distingam dos demais grandes grupos, para mais que as rosídeas são hiperdiversas. Há alguns padrões morfológicos que, embora com frequentes exceções, importa evidenciar. Genericamente, as rosídeas têm flores cíclicas, heteroclamídeas, 4-5 meras e dialipétalas (Figura 32). O androceu frequentemente apresenta dois ou mais verticilos. O gineceu é muito variável, ainda assim, são frequentes cinco carpelos e um grande número de primórdios seminais de placentação axilar. Os primórdios seminais são bitegumentados (dois tegumentos) e crassinucelados (de nucela espessa).

As Vitales (com uma única família, Vitaceae) são irmãs de uma dicotomia fundamental das rosídeas, entre as fabídeas e as malvídeas. A posição basal das Vitales nas rosídeas foi recentemente confirmada (Sun *et al.*, 2019).

As famílias de rosídeas dispersam-se, então, por dois grandes clados, ambos com oito ordens (APG, 2016; Figuras 19 e 33; citam-se as ordens e famílias mais relevantes):

- Clado das fabídeas: Celastrales (fam. Celastraceae), Cucurbitales (Cucurbitaceae), Malpighiales (Euphorbiaceae, Linaceae, Salicaceae, Hypericaceae, Passifloraceae e Violaceae), Fabales (Fabaceae), Fagales (Fagaceae, Myricaceae, Juglandaceae, Betulaceae

e Casuarinaceae), Rosales (Rosaceae, Rhamnaceae, Ulmaceae, Cannabaceae e Moraceae);
- Clado das malvídeas: Myrtales (Lythraceae e Myrtaceae), Sapindales (Anacardiaceae, Sapindaceae, Simaroubaceae, Meliaceae e Rutaceae), Brassicales (Brassicaceae) e Malvales (Thymelaeaceae, Cistaceae e Malvaceae s.l.).

Não são conhecidas características morfológicas que separem fabídeas de malvídeas.

Na base das fabídeas situa-se uma pequena ordem com duas famílias, os Zygophyllales. As fabídeas dividem-se, em seguida, em dois grupos: clado COM e clado das fixadoras de azoto (Figura 19). COM é um acrónimo de Celastrales, Oxalidales e Malpighiales; este clado inclui, entre outras famílias, Celastraceae, Hypericaceae, Salicaceae e Violaceae. As plantas do clado COM comungam uma característica invulgar: tegumento interno mais espesso do que o tegumento externo do primórdio seminal (e da semente). A sua colocação na grande árvore das angiospérmicas está por confirmar. Consoante o tipo número e tipos de genes implicados (*e.g.*, genes nucleares, mitocondriais ou cloroplásticos), assim o clado COM sai nas análises filogenéticas como irmão do clado das fixadoras de azoto ou das malvídeas. Esta discordância deve estar relacionada com a história evolutiva da linhagem ancestral das rosídeas: é provável que por intermédio de cruzamentos e retrocruzamentos os ancestrais dos COM tenham herdado cloroplastos, mitocôndrias e genes nucleares de diferentes proveniências – de malvídeas e ou de fabídeas

FIGURA 32
Rosídeas. Genericamente, e com exceções, as rosídeas têm flores cíclicas, heteroclamídeas, 4-5 meras e dialipétalas. *Linum bienne* (Linaceae), o ancestral putativo do linho cultivado (*L. usitatissimum*) (Rosaceae) (v. Figura 121). [Bragança.]

FIGURA 33
Rosídeas: fabídeas e malvídeas. Os estudos de filogenia mostram que a maioria das famílias de rosídeas se distribuem por dois grandes clados: fabídeas e malvídeas. Pese embora o suporte molecular, não se conhecem características morfológicas que os diferenciem. **A)** *Bauhinia variegata* (Fabaceae, fabídeas), uma árvore ornamental frequente em jardins tropicais. **B)** *Oenothera stricta* (Onagraceae, malvídeas), uma planta de origem sul-americana naturalizada de solos arenosos. [A) Goiânia, Brasil. B) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

FIGURA 34
Superasterídeas: ordens basais. O clado das superasterídeas é constituído por Santalales, Caryophyllales, Berberidopsidales, mais o grande clado das asterídeas. Na figura, *Thesium pyrenaicum* subsp. *pyrenaicum* (Santalaceae, Santalales), uma planta hemiparasita relativamente frequente nas montanhas do Norte de Portugal. [Bragança.]

FIGURA 35
Asterídeas: ordens basais. No clado das asterídeas, precedem a dicotomia lamiídeas--campanulídeas duas ordens: Cornales e Ericales. *Erica australis* (Ericaceae, Ericales), uma urze frequente em solos delgados e ácidos, como tantas outras ericáceas. [Serra de Montesinho.]

(Sun *et al.*, 2015). Este tipo de evolução – evolução reticulada – levanta problemas complexos na reconstrução de genealogias que não cabe aqui discutir.

Admite-se que o ancestral de todas as fabídeas fixava azoto, capacidade que foi retida em pelo menos dez famílias (Soltis *et al.*, 2018). A capacidade de fixar azoto com actinobactérias do género *Frankia* e alfa-proteobactérias (*e.g.*, gén. *Rhizobium* e *Bradyrhizobium*) é quase exclusiva (ficam de fora as Gunneraceae) das famílias do subclado das fixadoras de azoto (Figura 19). Este clado recebe famílias tão importantes como as Rosaceae e Moraceae da ordem Rosales, Fagaceae, Myricaceae, Betulaceae e Juglandaceae da ordem Fagales, Cucurbitaceae das Cucurbitales e Fabaceae das Fabales. A sua proximidade evolutiva foi desvendada pelos dados moleculares.

No genoma das plantas do clado das malvídeas avulta uma dicotomia basilar, com o clado [Geraniales, Myrtales] irmão de outro clado com as restantes ordens (Figura 19). Este arranjo é controverso: talvez [Geraniales, Myrtales] seja, afinal, irmão de [fabídeas, rosídeas] (Sun *et al.*, 2019). As relações de parentesco das ordens de malvídeas não estão, obviamente, fechadas.

Ordens basais de superasterídeas

Entre o nó das rosídeas e das asterídeas, na árvore filogenética das angiospérmicas, intercalam-se quatro ordens: Dilleniales, Santalales, Berberidopsidales e Caryophyllales (Figura 19). Os Dilleniales contêm uma única família – as Dilleniaceae – com cerca de 500 espécies de corologia tropical, de interesse marginal para esta publicação; o seu posicionamento como grupo irmão das superasterídeas é objeto de grande debate. Deixando de parte os Dilleniales, sem representantes europeus, alcança-se a raiz do grande grupo das superasterídeas, um clado recentemente diferenciado pela filogenética molecular, e sem sinapomorfias morfológicas evidentes. Da observação da Figura 19 ressaltam, da composição das superasterídeas três ordens basais – Santalales, Berberidopsidales e Caryophyllales – e o clado das asterídeas que agrupa o grosso das espécies. Os Berberidopsidales abarcam duas famílias refugiadas no hemisfério sul (Chile e Austrália). Os Santalales e Caryophyllales estão presentes na flora portuguesa, a última das ordens com um elevado número de espécies (Figura 34).

As plantas parasitas estão bem representadas nas famílias de Santalales (*e.g.*, Loranthaceae e Santalaceae). O parasitismo evoluiu de forma independente pelo menos 11 vezes nas angiospérmicas, por exemplo, nas Lauraceae (gén. *Cassytha*), Cynomoriaceae (gén. *Cynomorium*), Rafflesiaceae (três géneros), Cytinaceae (gén. *Cytinus* e *Bdallophytum*), Convolvulaceae (gén. *Cuscuta*) e Orobanchaceae (vários géneros, entre os quais *Orobanche* e *Striga*) (Barkman *et al.*, 2007). Curiosamente, não são conhecidas monocotiledóneas parasitas de outras plantas (admite-se que as orquídeas são micoparasitas). As relações de parentesco das plantas parasitas são difíceis de estabelecer

pela morfologia, porque a convergência é pervasiva nas plantas com esta ecologia – frequentemente, mostram grandes modificações nas folhas (muitas vezes são áfilas), no perianto (redução do número de partes), nos primórdios seminais (redução do número de tegumentos) e ausência de clorofila (nas espécies holoparasitas). As relações evolutivas dos holoparasitas são igualmente difíceis de estabelecer por via molecular porque o ADN cloroplástico está muito modificado (entrave parcialmente resolvido com o uso de genes mitocondriais e nucleares). A descoberta da transferência horizontal de genes mitocondriais e nucleares (do hospedeiro para o parasita) dificulta ainda mais o estudo de filogenia destas plantas (Davies & Xi, 2015).

Asterídeas

As asterídeas reúnem quase 80 000 espécies distribuídas por 111 famílias, um terço de todas as angiospérmicas. Ao contrário das rosídeas, as asterídeas compartem um conjunto de caracteres únicos ou, pelo menos, com raras exceções. Genericamente, as asterídeas têm flores cíclicas, heteroclamídeas (com cálice e corola) e simpétalas (pétalas soldadas ainda que levemente na base num tubo), pólen com três células no momento da deiscência e primórdios seminais unitegumentados e tenuinucelados (nucela pouco volumosa) com um desenvolvimento peculiar do endosperma (desenvolvimento celular). A presença de estípulas é rara nas asterídeas.

Nas asterídeas, precedem a dicotomia fundamental lamiídeas-campanulídeas duas ordens – Cornales (*e.g.*, Cornaceae, Hydrangeaceae) e Ericales (*e.g.*, Actinidiaceae, Ericaceae, Theaceae) –, com uma morfologia de transição entre as rosídeas e as asterídeas; *e.g.*, são frequentes flores pentâmeras, de corola dialipétala, com dois verticilos de cinco estames e cinco carpelos, como muitas rosídeas (Ronse De Craene, 2010; Figuras 19 e 35).

As famílias de asterídeas repartem-se por dois grandes clados (citam-se entre parênteses exemplos de famílias relevantes):

- Clado das lamiídeas: Boraginales (fam. Boraginaceae), Gentianales (Apocynaceae, Rubiaceae), Lamiales (Bignoniaceae, Lamiaceae, Oleaceae, Orobanchaceae, Scrophulariaceae, Verbenaceae), Solanales (Convolvulaceae, Solanaceae);
- Clado das campanulídeas: Dipsacales (Adoxaceae, Caprifoliaceae), Apiales (Apiaceae, Araliaceae, Pittosporaceae), Aquifoliales (Aquifoliaceae), Asterales (Asteraceae).

As lamiídeas e as campanulídeas constituem o clado das euasterídeas; a morfologia característica do clado envolve estames epipétalos em número igual ao dos lobos da corola (com exceções) e um gineceu simplificado de dois carpelos (nas ordens basais de asterídeas, como se viu, este número é variável).

Nas lamiídeas, os primórdios das pétalas diferenciam-se precocemente de forma individual, antes de se conectarem, *i.e.*, têm uma simpetalia tardia, à semelhança das ordens basais de asterídeas (*e.g.*, Cornales e Ericales) (Erbar & Leins, 1996). Geralmente, têm folhas inteiras oposto-cruzadas e fruto capsular (Figura 36-A). No meristema floral das campanulídeas, antes dos segmentos das pétalas diferencia-se um anel que corresponde a parte do tubo da corola – têm uma simpetalia precoce. Admite-se que a simpetalia tardia de algumas campanulídeas é um carácter derivado com origem na simpetalia precoce (*e.g.*, Oleaceae e Rubiaceae). Geralmente, as campanulídeas têm flores e embriões mais pequenos do que as lamiídeas e, salvo raras exceções, folhas alternas e recortadas, e frutos indeiscentes (Figura 36-B).

DESCRIÇÃO DE FAMÍLIAS E ORDENS

As famílias consideradas mais relevantes em termos ecológicos ou económicos serão adiante descritas detalhadamente. Outras foram brevemente referidas no âmbito das ordens. Esta exposição não versa, exclusivamente, a flora portuguesa, embora a ela seja maioritariamente dirigida. Foi recolhida de várias fontes, das quais se destacam Bingre *et al.* (2007), Castroviejo (1986+), Cronquist (1981), Stevens (2001+), Heywood (1993), Mabberley (2017) e Christenhusz *et al.* (2018b). O número de géneros e de espécies citados para cada família foi retirado de Christenhusz *et al.* (2018b). A informação sobre as ordens de angiospérmicas foi primariamente extraída de Soltis *et al.* (2018).

Nos grupos superiores à família e, inclusivamente, em muitas famílias, não são conhecidas autapomorfias morfológicas e anatómicas, *i.e.*, caracteres únicos comuns a todo o grupo, que permitam a sua distinção automática. As autapomorfias são muito mais frequentes ao nível do ADN. Por conseguinte, a descrição dos grandes grupos, ordens e famílias é contingente, concentra-se nos caracteres mais constantes, com algum valor diagnóstico, ainda que possam ocorrer exceções. Por muito frustrante que possa ser para o estudante de taxonomia de plantas, o uso dos advérbios «geralmente», «frequentemente» e análogos é inevitável. Cremos que a razão de ser da impossibilidade de obter descrições invariantes e iniludíveis, de valor diagnóstico absoluto, na maioria dos *taxa* de angiospérmicas, inclusive ao nível da espécie, terá ficado clara com a leitura dos primeiros parágrafos deste ponto.

No texto, as famílias estão organizadas em ordens. Na organização das ordens admitiram-se vários grados (grupos parafiléticos) – devidamente assinalados com plicas (‘ ’) –, uma prática que está a cair em desuso na bibliografia taxonómica.

As ordens das «Plantas vasculares de esporulação livre» foram ordenadas em dois grandes grupos naturais: «Licófitos» e «Monilófitos». Os monilófitos, por sua vez,

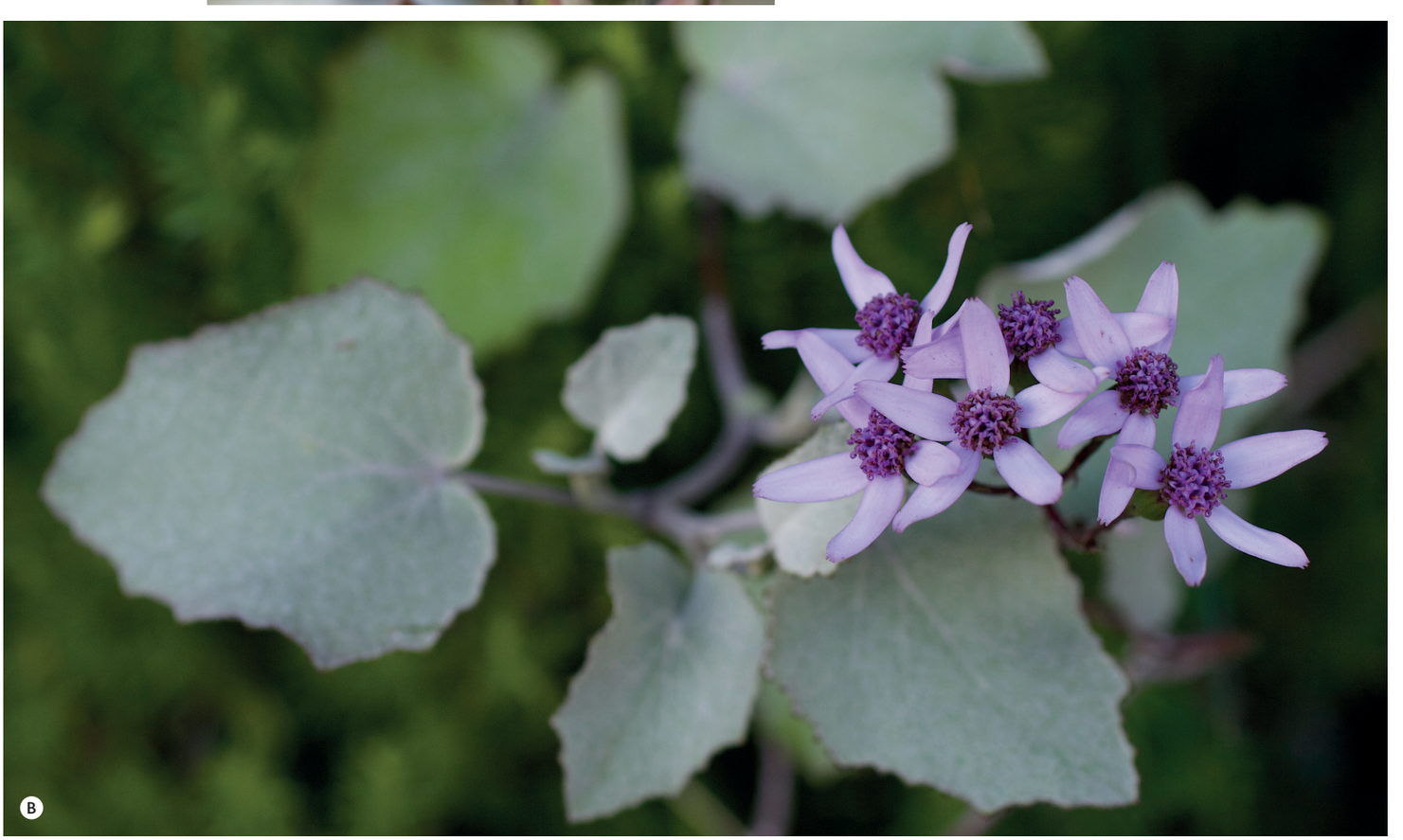
FIGURA 36
Asterídeas: lamiídeas e campanulídeas. A grande maioria das famílias de asterídeas reparte-se por dois grandes clados: lamiídeas e campanulídeas. As lamiídeas têm uma simpetalia tardia (v. texto) e, geralmente, folhas inteiras oposto-cruzadas, e fruto capsular. A simpetalia nas campanulídeas é precoce, geralmente possuem flores e embriões mais pequenos do que as lamiídeas e, salvo raras exceções, folhas alternas e recortadas, bem como frutos indeiscentes.
A) *Salvia verbenaca* (Lamiaceae, lamiídeas), uma planta comum no Sul da Europa, frequente em Portugal continental em comunidades ruderais.
B) *Pericallis aurita* (Asteraceae), um endemismo das orlas de bosque no arquipélago da Madeira.
[A) Bragança. B) Levada do Norte, Madeira.]

foram repartidos pelas subclasses Equisetidae, Ophioglossidae e Polypodiidae. As ordens de gimnospérmicas foram, igualmente, dispostas de acordo com as suas relações filogenéticas: «Clado das cicas e do ginkgo» e «Clado das 'coníferas' e das gnetidas», respetivamente subdivididos nas subclasses Cycadidae e Ginkgoidae, e Cupressidae, Pinidae e Gnetidae.

As ordens de angiospérmicas são extraordinariamente diversas; para facilitar a exposição das famílias, seguindo de perto o cladograma da Figura 19, foram arrumadas em 11 grandes grupos: «'Angiospérmicas basais'», «Magnoliídeas», «Monocotiledóneas», «Ordens basais de eudicotiledóneas e Gunnerales», «Ordens basais de super-rosídeas», «Rosídeas: fabídeas», «Rosídeas: malvídeas», «Superasterídeas: ordens basais»; «Asterídeas: ordens basais», «Asterídeas: lamiídeas» e «Asterídeas: campanulídeas».

Nas descrições das famílias de angiospérmicas, por omissão, admitem-se:

- Folhas constituídas por pecíolo e limbo, sem estípulas;
- Flores de média dimensão, cíclicas (peças florais do mesmo tipo inseridas no mesmo nó), hermafroditas (com estames e carpelos), heteroclamídeas (com sépalas e pétalas), sem hipanto;
- Estames livres inseridos pelo filete no recetáculo (não soldados à corola);
- No caso de existir mais do que um carpelo, carpelos soldados num único ovário (gineceu sincárpico);



- Ovário com mais de um primórdio seminal, placentação axilar (primórdios seminais inseridos no eixo central de um ovário com mais de dois carpelos) ou irrelevante para a identificação da família.

As peças (semelhantes entre si) que envolvem os estames e os carpelos nas flores haploclamídeas ou homoclamídeas foram designadas por tépalas. No entanto, mantiveram-se os conceitos de pétala e de sépala nos casos de perda evolutiva inequívoca de um dos verticilos do perianto. A descrição da nervação e outras características folheares nas folhas compostas refere-se aos folíolos.

O texto não foi propositadamente sobrecarregado com autorias; os interessados podem encontrá-las no APG IV (2016) (autorias das famílias) e na The Plant List (http://www.theplantlist.org/; autorias de nomes específicos e genéricos).

As diversidades genérica e específica de cada uma das famílias de plantas vasculares presentes em Portugal são o objeto do volume VI desta coleção. Para evitar redundâncias, esta informação foi genericamente omitida. Em contrapartida, foi dada particular atenção ao campo «uso», que se concentrou nas plantas com interesse económico em Portugal, sejam elas alimentares, ornamentais ou madeiras de origem tropical. O número de plantas alimentares cultivadas no país está a crescer aceleradamente, por influência de algumas comunidades emigrantes e pelo acesso fácil a sementes e propágulos comercializados pela Internet. Nos últimos anos surgiram vários viveiros especializados, sobretudo de fruteiras exóticas, e na Internet encontram-se grupos de discussão sobre o tema com dezenas de participantes ativos. A informação veiculada no texto foi recolhida em visitas realizadas a jardins, plantações e viveiros, e nos grupos de discussão. Aqui e ali foram adicionadas algumas curiosidades botânicas ou casos referentes aos países de língua portuguesa. No texto referem-se várias plantas de carácter invasor sem, no entanto, esgotar o tema; mais informação pode ser obtida na plataforma https://invasoras.pt/pt.

NOTAS

1 Com a colaboração de J. Capelo.
2 Na bibliografia, sobretudo na mais clássica, distingue-se taxonomia de sistemática. Geralmente, atribui-se à sistemática um significado amplo, análogo à definição de Stace (1991), e reduz-se a taxonomia à classificação, nomenclatura e identificação de organismos, e aos aspetos teóricos que esta prática implica. Neste texto, à semelhança de muitos outros autores, usaram-se estes dois termos como sinónimos.
3 Latinizado como Carolus Linnaeus; Carlos Lineu, em português.
4 Representação gráfica em forma de árvore de relações (*e.g.*, correlação, semelhança, proximidade evolutiva, etc.) entre grupos de entidades. Muito usados em economia, informática e biologia.
5 Riqueza de *taxa*. Métrica avaliada em *taxa* (espécies, géneros, etc.) por unidade de área.
6 O termo cladística foi introduzido na bibliografia taxonómica por E. Mayr, curiosamente, com uma intenção depreciativa.
7 Para obstar imprecisões, na bibliografia de filogenética evita-se frequentemente o termo gene. Diz-se que sequenciam *loci* (sing. *locus*), porções concretas e relevantes de ADN, qualquer que seja a sua função; *e.g.*, rDNA (ADN ribossomal, que codifica o ARN dos ribossomas), genes que codificam proteínas, etc.
8 Autoria de C. Aguiar & J. Capelo.
9 Curiosamente, os tautónimos são aceites na nomenclatura de animais.
10 Autoria de C. Aguiar & J. Capelo.
11 Com a colaboração de J. Capelo.
12 Autoria de J. Capelo & C. Aguiar.
13 Alerta-se para o facto de alguns autores designarem por angiospérmicas basais o conjunto ANA + magnoliídeas.

II.
FAMÍLIAS DE PLANTAS VASCULARES DE ESPORULAÇÃO LIVRE

LICÓFITOS[1]

Lycopodiales

Uma única família: Lycopodiaceae.

Lycopodiaceae

Estruturas vegetativas. Caules de ramificação dicotómica. Microfilos escamiformes ou lineares, sem lígula. Gametófitos tuberosos, bissexuados, subterrâneos e alimentados por fungos (mico-heterotróficos), ou localizados à superfície do solo e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, com anterozoides biciliados. Esporângios reniformes, organizados em estróbilos (porções especializadas do caule com funções reprodutivas), ou não. Esporos ricos em óleos, alergogénicos.

Distribuição e diversidade. 16 gén. com ca. 388 sp. de territórios das cinturas temperada quente ou tropical, sendo plantas terrestres ou epífitas. Cinco géneros representados em Portugal: *Huperzia*, *Diphasiastrum*, *Palhinhaea*, *Lycopodiella* e *Lycopodium*, podendo os binomes variar na literatura conforme os géneros considerados. Os géneros *Huperzia* e *Diphasiastrum* estão representados nos Açores e Madeira, e *Lycopodium* apenas no continente; *Lycopodiella* no continente e Açores e *Palhinhaea* no continente e ilhas (Figura 37).

Usos. O pó de licopódio (esporos) teve utilizações como tapa-poros em madeiras de instrumentos musicais, como lubrificante em pó análogo ao pó de talco, ou para efeitos pirotécnicos teatrais.

Observações taxonómicas. Ao invés do PPG I (2016), Christenhusz & Chase (2014) reduzem as Lycopodiaceae a apenas três géneros, todos eles presentes em Portugal: *Huperzia*, *Lycopodiella* e *Lycopodium*.

Selaginellales

Uma única família: Selaginellaceae.

Selaginellaceae

Estruturas vegetativas. Caules alongados frequentemente reptantes (rentes ao solo), de ramificação dicotómica ou lateral, dorsiventrais, com microfilos pequenos na face ventral e maiores na face dorsal ou lateral. Microfilos escamiformes, com lígula axilante na base da página

FIGURA 37
Lycopodiales. Lycopodiaceae. Comunidade de *Huperzia dentata* na ilha de São Miguel, Açores.

superior. Formação dos gametófitos iniciada antes da ejeção dos esporos dos esporângios; gametófitos muito pequenos, sem clorofila, alimentados pelas reservas do esporo, diferenciados total ou parcialmente no interior do esporo (endosporia).

Estruturas reprodutivas. Plantas heterospóricas (com micrósporos e megásporos). Esporângios organizados em estróbilos. Esporângios solitários na axila de microfilos férteis pouco distintos dos estéreis. Anterozoides biciliados.

Distribuição e diversidade. Distribuição tropical e temperada, desde ambientes aquáticos a xéricos. Família monogenérica com ca. 700 sp., representada em Portugal por duas espécies, *Selaginella kraussiana* (de distribuição açoriana, canarina e africana) e *S. denticulata* (ao longo do hemisfério norte), de ambientes florestais sombrios ou paredes sombrias e terrosas (Figura 38-A).

Usos. Sobretudo ornamental, em jardins ou como plantas de interior. A planta-da-ressureição (*Selaginella lepidophylla*) é uma interessante curiosidade botânica (Figura 38-B).

FIGURA 38

Isoëtales

Uma única família: Isoëtaceae.

Isoëtaceae

Estruturas vegetativas. Caule ereto muito curto e tuberoso (rizoma), não ramificado e com entrenós vestigiais e crescimento secundário. Microfilos caducos ou persistentes, inseridos em espiral e organizados numa roseta densa, lineares compridos, maioritariamente férteis, dilatados na base numa bainha, com uma lígula na face interna por cima do esporângio. Gametófitos unissexuados diferenciados no interior do esporo (endosporia) e alimentados pelas reservas aí acumuladas pela planta-mãe.

Estruturas reprodutivas. Plantas heterospóricas. Esporângios solitários sem mecanismos de deiscência: esporos libertados após a decomposição das folhas no solo. Megasporângios nas folhas externas e microsporângios nas folhas médias, nus ou em cavidades da página interna da bainha, cobertos por um indúsio membranáceo. Anterozoides multiciliados.

Distribuição e diversidade. Família cosmopolita com ca. 250 sp. O género *Isoëtes*, o único da família, está associado a planos de água pouco profundos lênticos, muitas vezes charcos temporários efémeros (Figura 39). As espécies de *Isoëtes* são características de vários *habitat* do Anexo I da tipologia NATURA 2000 (3110, 3120, 3130, 3170).

Usos. Sobretudo com valor de conservação. Rizoma rico em amido, edível.

FIGURA 39

FIGURA 38
Lycopodiales. Selaginellaceae. **A)** *Selaginella denticulata* no Alentejo; N. B., estróbilos terminais constituídos por esporofilos a axilar micro e megasporângios. **B)** A planta-da-ressurreição (*S. lepidophylla*) é originária dos desertos do Norte do México; quando seca, toma a forma de uma bola castanha; conforme se pode confirmar na figura, em contacto com a água expande-se (abre) em poucas horas, recuperando em seguida a cor verde e a função fotossintética. Este processo é reversível. [A) Alentejo. B) Bragança.]

FIGURA 39
Lycopodiales. Isoëtaceae. *Isoëtes histrix*, uma espécie característica de solos temporariamente encharcados com águas pouco profundas. [Miranda do Douro.]

MONILÓFITOS[2]

EQUISETIDAE

Equisetales

Uma única família: Equisetaceae.

Equisetaceae

Estruturas vegetativas. Plantas herbáceas rizomatosas, de caule ereto articulado, fistuloso (oco) e sulcado, com um meristema intercalar junto à inserção das folhas. Folhas reduzidas, com uma nervura, não fotossintéticas, verticiladas, unidas na base numa bainha e separadas na extremidade em dentes em número igual aos sulcos do caule (Figura 35). Ramificações verticiladas e regulares ao longo dos caules principais. Gametófitos verdes localizados na superfície do solo.

Estruturas reprodutivas. Folhas férteis (esporofilos) muito distintas das estéreis, peltadas, com esporângios anatrópicos e formando estróbilos (cones) terminais.

Distribuição e diversidade. São plantas de solos húmidos ou encharcados, compreendendo cerca de 15 espécies de um único género (*Equisetum*) de distribuição cosmopolita, das quais cinco estão representadas em Portugal.

Usos. São infestantes agrícolas importantes ou conformam *habitat* dulçaquícolas (Figura 40). Os caules jovens de *Equisetum arvense* são edíveis; a espécie tem uso como planta medicinal, com alguma importância no mercado de suplementos e ervanária. Pontualmente cultiva-se em jardim o *Equisetum hyemale*.

OPHIOGLOSSIDAE

Psilotales

Uma única família: Psilotaceae.

FIGURA 40
Equisetales. Equisetaceae. *Equisetum telmateia*. [Peniche.]

FIGURA 41
Psilotales. Psilotaceae. *Psilotum nudum*. [Cortesia de Sandra Mesquita.]

Psilotaceae

Estruturas vegetativas. Plantas epífitas ou terrícolas, sem raízes, rizomatosas, caules de ramificação dicotómica. Folhas escamiformes muito pequenas, análogas a microfilos. Gametófitos subterrâneos, tuberosos, sem clorofila, alimentados por fungos (mico-heterotróficos).

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, eusporangiadas. Esporângios grandes, sem anel, solitários ou em grupos de dois ou três na axila das folhas.

Distribuição e diversidade. As Psilotaceae têm dois géneros: *Psilotum* (2 sp.) e *Tmesipteris* (15 sp.). O género *Psilotum* (*P. nudum*) tem uma distribuição tropical e holártica (por exemplo, em Espanha, *P. nudum* var. *molesworthii*) (Figura 41).

Usos. É uma planta simbólica de grande simplicidade que se encontra muitas vezes em exposições didáticas a recriar ambientes 'primitivos'.

Ophioglossales

Uma única família: Ophioglossaceae.

Ophioglossaceae

Estruturas vegetativas. Plantas epífitas ou terrícolas, raízes sem pelos radiculares, rizomatosas, algo suculentas, geralmente apenas com uma única folha, dividida numa porção vegetativa (trofóforo) e numa porção fértil (esporóforo) (Figura 35). Gametófitos subterrâneos, tuberosos, sem clorofila, alimentados por fungos (mico-heterotróficos).

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, eusporangiadas. Esporângios sem anel, com deiscência transversal, situados numa porção especializada da única folha da planta (esporóforo).

Distribuição e diversidade. Família cosmopolita de 10 gén. e ca. 112 sp., representada em Portugal por dois géneros de pequenas plantas, *Botrychium* e *Ophioglossum* (Figura 42).

POLYPODIIDAE

Osmundales

Uma única família: Osmundaceae.

Osmundaceae

Estruturas vegetativas. Plantas com rizoma ereto, grosso e curto, semelhante a um caule. Frondes (nome dado às folhas dos fetos leptosporangiados) de nervação aberta, estipuladas, frequentemente dimórficas (com folhas férteis e estéreis distintas) de ordinário muito recortadas, penatissetas ou bipenatissetas . Gametófitos longevos, cordados ou em forma de laço, e fotossintéticos (verdes).

FIGURA 42
Ophioglossales. Ophioglossaceae. *Botrychium virginianum* numa floresta subtropical do Rio Grande do Sul, Brasil; N.B., esporóforo ereto a emergir do trofóforo.

FIGURA 43
Osmundales. Osmundaceae. *Osmunda regalis* nas margens de uma lagoa vulcânica na ilha de São Miguel, Açores.

Estruturas reprodutivas. Plantas homospóricas, leptosporangiadas. Esporângios não organizados em soros e sem indúsio, na superfície de pinas (segmentos das folhas) férteis distintas das estéreis. Esporângios com pedículo curto e grosso, deiscentes por uma fenda longitudinal.

Distribuição e diversidade. A distribuição da família é tropical e temperada com 6 gén. e 18 sp. A *Osmunda regalis*, «feto-real», é frequente no sub-bosque das florestas ripícolas da Europa Ocidental e, mesmo, no leito de linhas de água com afloramentos rochosos. Nos Açores coloniza as margens de lagumas lagoas de origem vulcânica (Figura 43). A família Osmundaceae tem uma extensa representação no registo fóssil.

Observações taxonómicas. As Osmundaceae retêm algumas características ancestrais, comuns com as Marattiidae, como sejam as folhas com estípulas e a presença, ainda que fortuita, de esporângios com mais de uma célula de espessura (Christenhusz *et al.*, 2018a). A posição basal da família na base da árvore filogenética dos fetos leptosporangiados foi confirmada por estudos moleculares (PPG I, 2016).

Hymenophyllales

Uma única família: Hymenophyllaceae.

Hymenophyllaceae

Estruturas vegetativas. Plantas com folhas sem estomas, de nervação aberta, finas, de parênquima formado por uma a poucas camadas de células (exceto nas nervuras), e por isso transparentes ou translúcidas. Esta família é a única das consideradas nesta obra com esta característica: todas as outras têm o parênquima foliar com várias camadas de células de espessura (Figura 44). Os gametófitos são invulgarmente longevos, em forma de laço ou filamentosos, repetindo a morfologia da alga ancestral das plantas terrestres.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Soros marginais protegidos por um indúsio bilobado ou cupuliforme.

Distribuição e diversidade. Esta família, a dos *filmy ferns*, ocorre sobretudo como epífita em locais sombrios e húmidos, sendo de distribuição cosmopolita. Reparte-se em 9 gén. com ca. 434 sp. Em Portugal ocorrem os géneros *Hymenophyllum* e *Trichomanes* (inc. *Vandenboschia*) (Figura 44).

FIGURA 44
Hymenophyllales. Hymenophyllaceae. *Hymenophyllum tunbrigense*, em primeiro plano, num tronco de *Laurus azorica* (Lauraceae) na ilha do Pico, Açores.

FIGURA 45
Salviniales. Marsileaceae. *Marsilea* cf. *coromandeliana*. [Gabu, Guiné-Bissau.]

Salviniales

Fetos heterospóricos, de meios aquáticos; gametófito feminino desenvolve-se no interior das paredes do esporo (endosporia). Duas famílias: Marsileaceae e Salviniaceae.

Marsileaceae

Estruturas vegetativas. Plantas aquáticas ou semiterrestres (não suspensas na água), com rizomas prostrados sem escamas (páleas) e reptantes, subterrâneos, com entrenós muito longos. Frondes dísticas, filiformes ou pecioladas e compostas com quatro folíolos (tetrafolioladas), inseridas em duas fiadas nos nós dos rizomas, onde também se inserem as raízes (Figura 45). Gametófitos reduzidos a poucas células.

Estruturas reprodutivas. Heterospóricas, leptosporangiadas. Esporocarpos (um indúsio muito modificado e globoso) com sedas castanhas, pedicelados, contendo micro e megasporângios, inseridos na axila das folhas ou no pecíolo foliar.

Distribuição e diversidade. Família de três géneros (e 61 sp.), dos quais dois ocorrem em Portugal: *Pilularia* (folhas lineares) e *Marsilea* (folhas tetrafolioladas). Admitem-se ca. 65 sp. de Marsileaceae à escala global.

Usos. As *Marsilea* são usadas como planta de aquário ou 'trevo-de-quatro-folhas' e também consumidas tradicionalmente pelas populações aborígenes australianas. Duas das três espécies indígenas de *Marsilea*, *M. batardae* e *M. quadrifolia*, têm estatuto legal de proteção e de ameaça (Carapeto *et al.*, 2020).

Salviniaceae

Estruturas vegetativas. Plantas herbáceas, aquáticas flutuantes, com (*Azolla*) ou sem raízes (*Salvinia*), de folhas sésseis (sem pecíolo) e simples. As *Azolla* têm folhas dísticas imbricadas e bilobadas; as *Salvinia* têm três folhas por nó, duas superiores acima da superfície da água e uma terceira submersa dividida em lacínias lineares compridas com a função de raízes. Gametófitos reduzidos.

Estruturas reprodutivas. Heterospóricas, leptosporangiadas. Esporângios contidos em esporocarpos de dois tipos: megasporocarpos com megasporângios e microsporocarpos com microsporângios, situados na axila das primeiras folhas do caule, que podem ser submersos.

Distribuição e diversidade. Família de distribuição cosmopolita em meios aquáticos, com 2 gén. e 21 sp.

Usos. Em Portugal, a *Azolla filiculoides* pode formar grandes massas contínuas em valas de rega, tanques, açudes e mesmo em troços eutróficos de rios. Uma importante invasora aquática, a *Salvinia molesta*, foi recentemente detetada escapada de cultura em Portugal (Paulo Lemos, com. pessoal) (Figura 46). As *Azolla* estabelecem simbioses com a *Anabaena azollae*, uma bactéria azul-esverdeada fixadora de azoto, sendo, por isso, utilizadas para incorporar azoto nos sistemas de agricultura de arroz em campos alagados em África e na Ásia (v. vol. I).

Cyatheales

Ordem dividida em oito famílias pelo PPG I (2016), das quais apenas uma é indígena de Portugal: Culcitaceae. Christenhusz & Chase (2014) aceitam apenas uma família subdividida em oito subfamílias. Os esporângios das plantas deste grupo têm um anel (*annulus*) oblíquo (Stevens, 2001 +).

Culcitaceae

Estruturas vegetativas. Plantas com rizomas cobertos por um denso indumento e pela base dos pecíolos das folhas. Folhas homomórficas, 4-5 penatissetas, glabras e de nervação aberta. Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Soros marginais, inseridos numa nervura e assentes num recetáculo, protegidos por um indúsio e um pseudoindúsio mais externo, verde e com tecidos similares aos da folha. Gametófitos cordados, fotossintéticos.

Distribuição e diversidade. Família com um género e duas espécies, de distribuição disjunta: na América tropical, e nos Açores, Madeira, Canárias e NO peninsular.

Usos. O feto-abrum (*Culcita macrocarpa*) é frequente nos Açores e tradicionalmente usado em camas para o gado ou em estufas de ananás, e reputadamente para encher almofadas (Figura 47). No continente é conhecida uma única população da espécie na serra de Pias (Valongo), com um estatuto de ameaça Criticamente em Perigo (Carapeto *et al.*, 2020).

Cyatheaceae

Estruturas vegetativas. Plantas geralmente robustas e com a fisionomia de árvores, com um rizoma caulescente que pode atingir vários metros de altura, recoberto de um espesso indumento e de raízes adventícias, com uma coroa de frondes muito grandes, podendo atingir três ou quatro metros, pelo que se designam «fetos-arbóreos». Frondes penatissetas ou bipenatissetas. Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Esporângios pediculados. Soros inseridos nas nervuras foliares, geralmente marginais, alojados em reentrâncias ou em áreas sobrelevadas das folhas (recetáculos), parcialmente cobertos por um indúsio ou por um conjunto de escamas, ou indúsio ausente (Figura 48-A).

Distribuição e diversidade. Família tropical de 3 gén. e 643 sp., distribuída sobretudo no hemisfério sul e atingindo a cintura temperada na Nova Zelândia. Em Portugal ocorrem, cultivados ou escapados de cultura, os géneros *Dicksonia* e *Sphaeropteris*.

Usos. Os fetos-arbóreos, *Sphaeropteris* (*Cyathea*) *medullaris* e *S. cooperi* são comuns em parques e jardins, e invasoras importantes nos Açores (Figura 48-B). Outro feto-arbóreo, a *Dicksonia antarctica*, feto-arbóreo-da-tasmânia, colocado numa família evolutivamente próxima das *Cyatheaceae*, as Dicksoniaceae, assumiu recentemente um comportamento invasor nos Açores. A *S. cooperi* e a *D. antarctica* estão igualmente escapadas de cultura no arquipélago da Madeira (Figura 48-C).

FIGURA 46
Salviniales. Salviniaceae. *Salvinia molesta*. [Porto Alegre, Brasil.]

FIGURA 47
Cyatheales. Culcitaceae. *Culcita macrocarpa* numa floresta de nuvens de *Ilex azorica* na ilha Terceira, Açores.

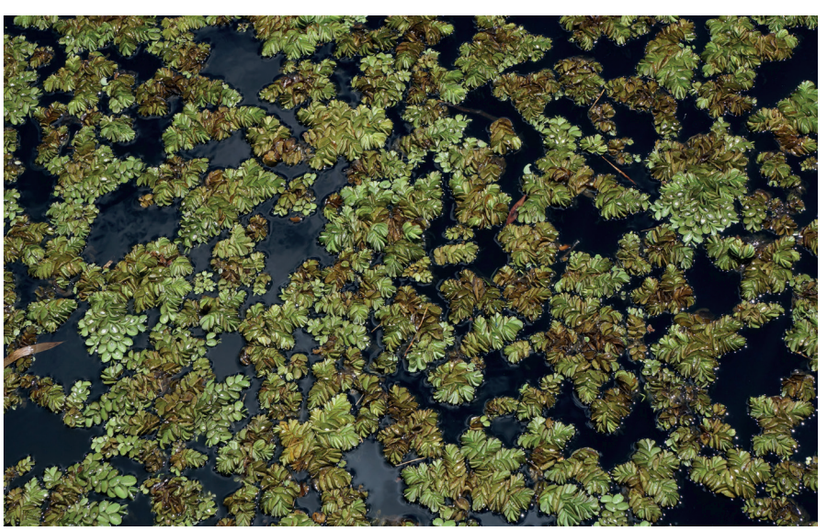


FIGURA 48
Cyatheales. Cyatheaceae e Dicksoniaceae.
A) Soros na página inferior de *Sphaeropteris cooperi*.
B) *S. cooperi* numa horta na ilha de São Miguel, Açores.
C) Linha de água no Norte de São Miguel, Açores, invadida por *S. cooperi*, *Pittosporum undulatum* (Pittosporaceae) e *Hedychium gardnerianum* (Zingiberaceae); a pastagem é dominada por *Holcus lanatus*, uma gramínea introduzida a partir da Europa continental associada à pressão de pastoreio por bovinos, talvez a planta alóctone mais frequente nos Açores.

FIGURA 49
Polypodiales. Dennstaedtiaceae.
Colonização de *Pteridium aquilinum* num lameiro abandonado na região de Bragança.

Polypodiales

Grupo morfologicamente diverso que engloba a grande maioria dos fetos leptosporangiados. O PPG I (2016) subdivide os Polypodiales em 26 famílias, enquanto Christenhusz & Chase (2014) em apenas sete. As espécies de Polypodiales têm esporângios com anel (*annulus*) vertical ou tipos derivados (Stevens, 2017).

Dennstaedtiaceae

Estruturas vegetativas. Plantas perenes rizomatosas, com um revestimento abundante de pelos nos rizomas e na parte aérea. Frondes inseridas na face superior dos rizomas, penatissetas ou multipenatissetas, de nervação aberta, eventualmente com nectários na base da ráquis (*Pteridium*). Os rizomas de um único clone (indivíduos com origem num evento sexual) de *Pteridium aquilinum* podem estender-se por mais de 1 km (Parks & Werth, 1994). Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Muitas espécies da família têm os esporângios pediculados e alinhados ao longo de uma nervura marginal, formando uma linha designada 'cenosoro'; os cenosoros, por sua vez, estão protegidos por um indúsio duplo composto por um verdadeiro indúsio, recoberto por um pseudoindúsio constituído pela margem revoluta (dobrada para dentro) da folha.

Distribuição e diversidade. Família de distribuição tropical de 10 gén. e 265 sp. As espécies da família são primariamente colonizadoras de orlas florestais, formando densas populações clonais. Vários géneros contêm importantes infestantes de culturas agrícolas, como *Pteridium*, *Hypolepis* e *Paesia*. O *Pteridium aquilinum*, por sinal o único representante da família em Portugal, é um dos genótipos de plantas com maior sucesso global: tem uma distribuição cosmopolita e ocorre, por vezes com grande biomassa, em campos agrícolas abandonados, pastagens, povoamentos florestais e em áreas recentemente queimadas, por exemplo (Figura 49).

Usos. O *P. aquilinum* é tradicionalmente usado em camas para o gado. As frondes e os rizomas desta espécie são tóxicos, e uma importante causa de mortalidade em bovinos nos Açores (os relatos no continente são menos significativos) (Quintas *et al.*, 2014).

Pteridaceae

Estruturas vegetativas. Plantas rizomatosas, de rizomas revestidos de escamas (sem pelos), com frondes penatissetas ou multipenatissetas. Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Soros lineares, localizados na margem das folhas ou na sua proximidade, sem indúsio, e geralmente recobertos

por uma porção membranosa da margem dos segmentos foliares dobrada sobre os soros, o pseudoindúsio.

Distribuição e diversidade. Família cosmopolita com ca. 53 géneros e ca. 1200 espécies em *habitat* que vão desde florestas húmidas e sombrias, a afloramentos rochosos xéricos.

Observações taxonómicas. Tradicionalmente, as Pteridaceae eram divididas em vários grupos sem categoria taxonómica formal (v. Smith *et al.*, 2006). As taxonomias formais de Christenhusz & Chase (2014) e do PPG I (2016) repartem as Pteridaceae por cinco subfamílias:

- Ceratopteridoideae (= Parkerioideae) – um grupo tropical de fetos de zonas húmidas dulçaquícolas e mangais;
- Cryptogrammoideae – fetos terrestres de frondes uma multipenatipartidas ou bipenatissetas, glabras ou quase, frequentemente glaucas e dimórficas; *e.g.*, *Cryptogramma*;
- Cheilanthoideae – plantas frequentemente rupícolas e xerófilas, de frondes bi a multipenatissetas com um indumento geralmente espesso; *e.g.*, *Cheilanthes* e *Notholaena* (Figura 50-A);
- Pteridoideae – fetos geralmente terrestres, folhas glabras ou glabrescentes, simples, mono ou multipenatissetas, com soros submarginais; *e.g.*, *Anogramma*, *Cosentinia* e *Pteris* (Figura 50-B);
- Vittarioideae – subfamília de ecologia e morfologia diversas, que inclui as avencas (*Adiantum*) – fetos de sítios húmidos, com soros assentes diretamente no pseudoindúsio em vez de na superfície da fronde.

Várias famílias anteriormente consideradas autónomas na bibliografia clássica (v. *Flora Iberica*) foram incorporadas nas Pteridaceae, nomeadamente Hemionitidaceae em Pteridoideae, Sinopteridaceae em Cheilanthoideae, Cryptogrammaceae em Cryptogrammoideae e Adiantaceae em Vittarioideae.

Usos. Vários *Adiantum* e *Pteris* são cultivados como ornamentais no país.

Aspleniaceae

Estruturas vegetativas. Plantas terrícolas, rupícolas, casmofíticas (de fendas terrosas) ou epífitas, perenes, de raízes geralmente anegradas, com rizomas prostrados ou eretos, cobertos de escamas formando uma rede. Frondes inteiras até quatro penatipartidas a penatissetas, homomórficas a dimórficas, de cor viva em jovens; pecíolo com dois feixes vasculares, de cores escuras em extensão variável; limbo gradualmente afilado para a extremidade, de nervação aberta ou fechada (com aréolas; v. vol. 1). Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Soros inseridos numa plataforma rasa ou elevada (recetáculo), alongados, inseridos ao longo e de um dos lados das nervuras secundárias da fronde, cobertos por um indúsio em forma de pala, que surge de um dos lados do soro.

Distribuição e diversidade. Família de distribuição boreal, temperada e tropical, cosmopolita. As Aspleniaceae, num sentido estrito, conforme são assumidas neste volume, incorporam 2 gén. e 730 sp.; presentes em Portugal através do género *Asplenium* (incluindo *Ceterach* e *Phyllitis*), com cerca de duas dezenas de espécies (Figura 51).

Observações taxonómicas. Christenhusz & Chase (2014) propõem um conceito mais lato de Aspleniaceae com oito subfamílias, cinco delas presentes em Portugal – Cystopteridoideae, Asplenioideae, Thelypteridoideae, Athyrioideae e Blechnoideae – e adiante descritas com a categoria de família, tal como é proposto pelo PPG I (2016).

FIGURA 50
Polypodiales. Pteridaceae.
A) Cheilanthoideae: *Notholaena marante*, um feto em Portugal exclusivo dos afloramentos de rochas utramáficas do Nordeste de Portugal. **B) Pteridoideae:** *Anogramma leptophylla*, o único feto anual da flora portuguesa. [A) Vilarinho, Bragança. B) Alta Lombada, Bragança.]

FIGURA 51
Polypodiales. Aspleniaceae. *Asplenium onopteris*, uma planta característica de bosques perenifólios de *Quercus*. [Sobreiral do Romeu, Mirandela.]

FIGURA 52
Polypodiales. Cystopteridaceae. *Cystopteris viridula*. [Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

Usos. O *Asplenium nidus* é uma ornamental frequente de interior e de jardins abrigados, mas há outras espécies e híbridos do género cultivados em Portugal.

Cystopteridaceae

Estruturas vegetativas. Fetos terrícolas, rizomatosos e com raízes enegrecidas. Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Frondes monomórficas, delgadas, herbáceas, duas a três vezes penatipartidas ou penatissetas de nervação aberta e que atinge a margem foliar. Soros arredondados (orbiculares), inseridos nas nervuras e formados numa plataforma rígida (recetáculo), protegidos por um indúsio em forma de capuz, inteiro ou recortado em fímbrias.

Distribuição e diversidade. Família cosmopolita com 3 gén. e ca. 37 sp., nos trópicos acantonada às montanhas. Está representada em Portugal por três espécies de *Cystopteris*, que se distinguem pela ornamentação dos esporos, próprias de ambientes húmidos sombrios e oligotróficos (Figura 52).

Thelypteridaceae

Estruturas vegetativas. Plantas rizomatosas de raízes enegrecidas. Frondes de nervação aberta, penatissetas ou multipenatissetas, com um indumento geralmente denso e esbranquiçado, de pelos estreitos (Figura 53). Folhas jovens geralmente cobertas por uma mucilagem. Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. As espécies portuguesas têm soros arredondados ou lineares, com um indúsio reniforme glanduloso caduco ou sem indúsio.

FIGURA 53
Polypodiales. Thelypteridaceae. *Stegnogramma pozoi*, um feto alóctone muito frequente nas terras baixas húmidas e sombrias dos Açores. [Ilha das Flores, Açores.]

FIGURA 54
Polypodiales. Athyriaceae. *Athyrium filix-femina*, um feto comum no sub-bosque das formações arbóreas ripícolas de Portugal continental. [Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

Distribuição e diversidade. Família cosmopolita, taxonomicamente complexa, com 30 gén. e ca. 1030 sp. O *Thelypteris palustris* é um feto de bosques pantanosos em Portugal continental. Nos Açores e na Madeira ocorrem a *Christella dentata* e a *Stegnogramma pozoi*, este último feto, exótico, de origem paleotropical.

Athyriaceae

Estruturas vegetativas. Plantas de raízes enegrecidas e rizoma prostrado revestido de escamas lanceoladas. Frondes de nervação geralmente aberta sem alcançar a margem, penatipartidas/penatissetas a multipartidas/ /penatissetas, eventualmente inteiras, e pecíolos com dois feixes vasculares. Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. A combinação de caracteres reprodutivos que define a família é complexa e pouco consistente entre géneros. Os soros são geralmente alongados, situados na extremidade de uma nervura, ao longo e de um dos lados das nervuras (como nas Aspleniaceae) ou na axila de duas nervuras; indúsio de inserção lateral, por vezes ausente (*e.g.*, *Athyrium*).

Distribuição e diversidade. Família de distribuição cosmopolita, frequente no sub-bosque de florestas temperadas e tropicais, com três géneros e ca. 650 sp. A única espécie continental portuguesa, o *Athyrium filix-femina* (feto-fêmea), é frequente no sub-bosque de amiais ripícolas (bosques de *Alnus lusitanica*) (Figura 54). Nos Açores e Madeira ocorre o *Diplazium caudatum*, um belo feto com a ráquis foliar negra.

Blechnaceae

Estruturas vegetativas. Plantas perenes rizomatosas, de raízes enegrecidas. Frondes de nervação livre, frequentemente coloridas (*e.g.*, laranja e vermelho) no momento da expansão, penatipartidas a penatissetas, às vezes distintamente dimórficas (gén. *Blechnum*). Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Esporângios pediculados. Soros arredondados ou alongados, assentes num recetáculo plano a cónico e sobre-elevado, protegidos por um indúsio lateral.

Distribuição, diversidade e usos. Cosmopolita com 24 gén. e ca. de 265 sp. Inclui dois géneros portugueses: *Blechnum* e *Woodwardia*. O género *Blechnum* é de distribuição cosmopolita nas florestas temperadas e tropicais; o *W. radicans*, o feto-de-botão, é uma planta das florestas e ravinas húmidas na Madeira e nos Açores e frequente como planta ornamental no continente, onde pode ser também espontânea ou subespontânea (Figura 55).

FIGURA 55
Polypodiales. Blechnaceae. A *Woodwardia radicans* **(A)**, o feto-de-botão, diferencia massas de bolbilhos envolvidos por escamas no terço apical da fronde, geralmente na página inferior e em contacto com o solo **(B)**. Estes bolbilhos constituem um mecanismo de propagação vegetativa, eficaz nos *habitat* declivosos ciclicamente perturbados, típicos da espécie. [A) Ilha Terceira, Açores. B) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

FIGURA 56
Polypodiales. Polypodiaceae, Polypodioideae. **A)** Frondes de *Polypodium interjectum*. **B)** Pormenor da inserção dos soros (sem indúsio) na página inferior. [Bragança.]

FIGURA 55

FIGURA 56

FIGURA 57
Polypodiales. Dryopteridaceae, Dryopteridoideae.
A) Página inferior de *Dryopteris affinis*, na qual se observam soros de indúsio reniforme debaixo do qual se abrigam esporângios ainda imaturos (não visíveis na foto).
B) Soros com esporângios maduros anegrados a emergir do indúsio.
[A) Serra de Montesinho.
B) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

Polypodiaceae

Estruturas vegetativas. Plantas rizomatosas, com frondes com recorte profundo, articuladas na união com o rizoma. Gametófitos fotossintéticos, cordados, por vezes filiformes.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Esporângios esféricos, com um anel longitudinal, agrupados em soros na página inferior da fronde, por vezes com sedas membranosas ou escariosas de permeio (paráfises); sem indúsio (Figura 56-A).

Distribuição e diversidade. Esta família de distribuição cosmopolita tem cerca de 65 gén. e mais de 1600 sp. A maioria das espécies são epífitas ou rupícolas de ambientes sombrios e húmidos.

Observações taxonómicas. As Polypodiaceae subdividem-se em seis subfamílias, a maioria exclusivamente tropical. Estão representadas na flora portuguesa duas subfamílias: Polypodioideae e Grammitidoideae (*Grammitis marginella* subsp. *azorica*, apenas nos Açores) (Figura 56-B). Num sentido lato, critério seguido por Christenhusz *et al.* (2018a), compõem as Polypodiaceae oito subfamílias, integrando com a categoria de subfamília as Dryopteridaceae (*sub* Dryopteridoideae), Davaliaceae (*sub* Davalioideae) e Polypodiaceae s.str. (*sub* Polypodioideae).

FIGURA 58
Polypodiales. Davalliaceae.
Comunidade epífita de *Davallia canariensis*.
[Santo Tirso.]

Dryopteridaceae

Estruturas vegetativas. Plantas terrícolas ou epífitas, de rizoma prostrado, que, analogamente às Aspleniaceae, podem ter o rizoma com escamas em rede (exceto no ápice). Folhas de nervação aberta ou fechada, inteiras (*Elaphoglossum*) ou penatissetas a multipenatissetas com pecíolos com até três feixes vasculares em anel. Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Com soros distribuídos na página inferior das frondes protegidos por indúsios reniformes (género *Dryopteris*) ou redondos peltados, *i.e.*, fixos ao centro (género *Polystichum*).

Distribuição e diversidade. Família cosmopolita com 26 gén. e ca. de 2115 sp. Em Portugal ocorrem quatro géneros indígenas: *Dryopteris* e *Polystichum* em todo o território nacional, *Elaphoglossum* (*E. semicylindricum*) nos Açores e Madeira e *Arachniodes* (*A. webbiana*) apenas na Madeira.

Observações taxonómicas. As plantas indígenas de Portugal repartem-se por duas subfamílias: i) Elaphoglossoideae (gen. *Elaphoglossum*), com esporângios numerosos cobrindo a página abaxial das folhas férteis, geralmente diferentes das frondes estéreis, sem indúsio; ii) Dryopteridoideae (restantes géneros), de folhas recortadas, penatissetas a multipenatissetas e esporângios agrupados em soros ou cenosoros (linhas de esporângios) (Figura 57).

Usos. De uma família evolutivamente próxima (Nephrolepidaceae), cultivam-se vários *Nephrolepis*. O *N. cordifolia* é uma perigosa invasora nos Açores e na Madeira. *Cyrtomium falcatum* (Dryopteridaceae) é outra invasora comum nas ilhas, correntemente cultivado como ornamental, frequente em arranjos de flores.

Davalliaceae

Estruturas vegetativas. Plantas de rizoma reptante e muitas vezes serpenteante nas plantas epífitas, densamente coberto de páleas peltadas castanhas e largas. Folhas de nervação livre, multipenatissetas de pecíolo articulado (Figura 37). Gametófitos cordados e fotossintéticos.

Estruturas reprodutivas. Homospóricas, leptosporangiadas. Soros marginais com um indúsio bivalve, em que a valva superior resulta de uma modificação de um lóbulo da folha.

Distribuição e diversidade. Família monogenérica com ca. 65 sp.; representada em Portugal por uma planta epífita ou rupícola de lugares frescos e húmidos, a *Davallia canariensis* (Figura 58). Várias *Davallia* têm interesse ornamental, como seja a *D. solida*.

NOTAS

1 Autoria de J. Capelo & C. Aguiar.
2 Autoria de J. Capelo & C. Aguiar.

III.
FAMÍLIAS DE GIMNOSPÉRMICAS

CLADO DAS CICAS E DO GINKGO[1]

CYCADIDAE

Cycadales

Abrangem duas famílias: Cycadaceae e Zamiaceae.

Cycadaceae s.str.

Estruturas reprodutivas. Plantas dioicas. Nas plantas masculinas, os microsporofilos ou escamas polínicas, cada um com numerosos sacos polínicos na face inferior, dispõem-se num eixo em espiral formando um estróbilo. Nas plantas femininas, os megasporofilos são livres, foliáceos, penatipartidos ou inteiros, organizados numa coroa no extremo do caule, com os primórdios seminais inseridos nas margens. Primórdios seminais de grandes dimensões (até 7 cm), alaranjados, os maiores entre as plantas com semente.

Distribuição e diversidade. Territórios temperados quentes ou tropicais; a maior parte das espécies concentra-se no hemisfério sul. Possui apenas um género, *Cycas*, com 107 espécies distribuídas nas regiões paleotropicais (Velho Mundo): Madagáscar, Ásia (da Índia ao Japão), Malásia, Austrália e Polinésia.

Usos. Interesse maioritariamente ornamental, sendo as espécies mais frequentes em jardins *Cycas revoluta* e *C. circinalis* (Figura 59). As folhas e a medula dos troncos das Cycadaceae são geralmente muito tóxicas. Algumas

FIGURA 59
Cycadales. Cycadaceae. *Cycas revoluta*. [Cultivada no Funchal.]

espécies, se tratadas por lavagem e cozedura para eliminar os glicósidos tóxicos, podem ser consumidas por humanos (sago).

Zamiaceae

Estruturas reprodutivas. Plantas dioicas com esporofilos, quer masculinos quer femininos, organizados em estróbilos semelhantes a pinhas, com escamas espessas.

Distribuição e diversidade. As Zamiaceae têm nove géneros e ca. 150 espécies de África, Austrália e Américas. Entre os géneros mais conhecidos, como ornamentais, estão *Dion*, *Zamia*, *Ceratozamia*, *Microcycas* e sobretudo *Encephalartos* (Figura 60). Muitas famílias mono ou paucigenéricas foram absorvidas nas Zamiaceae, por exemplo, as Encephalartaceae, Stangeriaceae e Boweniaceae. São reconhecidas duas subfamílias: Encephalarthoideae e Zamioideae.

Usos. Interesse ornamental. Contém glicósidos tóxicos, mas as sementes de *Dion edule* (México) são comestíveis.

GINKGOIDAE

Ginkgoales

Uma única família: Ginkgoaceae.

Ginkgoaceae

Morfologia. V. descrição da subclasse Ginkgoidae.

Distribuição e diversidade. Um género com uma única espécie – *Ginkgo biloba* –, originária da China. A *G. biloba* foi «descoberta» pelos europeus no Japão em 1690 e introduzida na Holanda no século XVIII.

Usos. Com importância medicinal (extratos da semente prescritos para a insuficiência circulatória e melhoria da memória) e ornamental. Para árvores de jardim e arruamento selecionam-se, geralmente, plantas masculinas porque as sementes libertam um odor desagradável e mascarram os passeios (Figura 61). As sementes do ginkgo podem ser consumidas depois de cozidas, assadas ou torradas.

FIGURA 60
Cycadales. Zamiaceae. *Encephalartos transvenosus.* [Cultivado no Funchal.]

FIGURA 61
Ginkgoales. Ginkgoaceae. Sementes em maturação de *Ginkgo biloba*; N. B., nesta espécie, as sementes apresentam-se nuas, não integradas num estróbilo. [Setúbal.]

CLADO DAS 'CONÍFERAS' E DAS GNETIDAS[2]

CUPRESSIDAE

Araucariales

Com duas famílias, Podocarpaceae e Araucariaceae.

Araucariaceae

Hábito. Árvores de grande dimensão, com ramos dispostos em andares (verticilados).

Folha. Folhas persistentes, alternas ou opostas, aciculares ou largas e espalmadas.

Estruturas reprodutivas. Escama seminífera dos estróbilos ♀ fundida com a escama tectriz e com um primórdio seminal. Pinhas eretas, grandes, desfazendo-se na maturação (característica compartilhada com algumas *Pinaceae*; *e.g.*, *Cedrus* e *Abies*).

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (33 sp.) com apenas três géneros atuais (*Agathis*, *Araucaria* e *Wollemia*). Restringida ao hemisfério sul, um terço das espécies concentradas na ilha da Nova Caledónia.

Usos. Interesse maioritariamente ornamental, sobretudo *Araucaria heterophylla* e *A. araucana*. As sementes de

FIGURA 62

FIGURA 62
Araucariales. Araucariaceae. *Araucaria angustifolia*, pinheiro-do-paraná, no *habitat* natural. [Parque do Caracol, Canela, Rio Grande do Sul, Brasil.]

FIGURA 63

FIGURA 63
Cupressales. Cupressaceae. **A)** *Juniperus turbinata*: frutificações carnudas. **B)** *Metasequoia glyptostroboides*. [A) Costa Vicentina, Vila Nova de Milfontes. B) Jardim Botânico da Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro, Vila Real.]

A. *angustifolia*, «pinheiro-do-paraná», são comestíveis e semelhantes às da *Pinus pinea*, «pinheiro-manso» (Figura 62).

Cupressales

Incluem Cupressaceae s.l. (incl. Taxodiaceae), Sciadopityaceae e Taxaceae.

Cupressaceae

Hábito. Árvores ou arbustos resinosos.

Folha. Folhas persistentes (caducas em *Taxodium* e *Metasequoia*), em forma de escama (folhas escamiformes), menos vezes estreitas e alongadas (folhas lineares ou aciculares). Folhas escamiformes muito pequenas e oposto-cruzadas (duas por nó em cruz com as do nó seguinte). Nas espécies com folhas lineares ou aciculares, estas podem apresentar-se verticiladas (em *Juniperus*), opostas (em *Metasequoia*) ou alternas, arranjadas em espiral ou em duas fiadas, num único plano, por torção na base.

Estruturas reprodutivas. Estróbilos ♀ globosos ou ovoides, persistentes, lenhosos ou carnudos (em *Juniperus*); escamas tectrizes impercetíveis; escamas seminíferas com um a 20 primórdios seminais, frequentemente em forma de cabeça de prego, sempre inseridas num eixo muito curto.

Distribuição e diversidade. Segunda família mais diversa de gimnospérmicas (133 sp.). Distribuição cosmopolita. Quatro espécies em Portugal continental (*Juniperus communis* subsp. pl., *J. oxycedrus*, *J. navicularis*, *J. turbinata* subsp. *turbinata*), duas espécies na Madeira (*J. cedrus* e *J. turbinata* subsp. *canariensis*) e uma outra nos Açores (*J. brevifolia*) (Figura 63-A).

Observações taxonómicas. Os gén. *Sequoia*, *Cryptomeria* e *Metasequoia*, entre outros, eram, tradicionalmente, incluídos na fam. Taxodiaceae (Figura 63-B).

Usos. As frutificações de *Juniperus communis* aromatizam a genebra, uma bebida alcoólica destilada tradicional em alguns países europeus, e, à semelhança das frutificações de *J. oxycedrus*, têm uso condimentar. As cupressáceas contêm um elevado número de plantas com interesse ornamental (*e.g.*, *Juniperus* spp., *Chamaecyparis* spp., *Cupressus* spp. e × *Cupressocyparis leylandii*) ou na produção de lenho (*e.g.*, *Cupressus* spp. e *Cryptomeria japonica*) cultivadas em Portugal continental. Três *Cupressus* são correntemente plantados para madeira no continente: *C. lusitanica*, *C. arizonica* e *C. sempervirens* (formas de copa aberta). A *C. japonica* é a mais importante essência florestal cultivada nos Açores. Nos jardins, sobressaem pela frequência o *Chamaecyparis lawsoniana*, «cipreste-do-óregão», dois zimbros, *J.* × *media* e *J. squamata*, e o *Platycladus* (*Thuja*) *orientalis*. As formas fastigiadas (de ramos erguidos e copa colunar) do *Cupressus sempervirens* são constantes nos

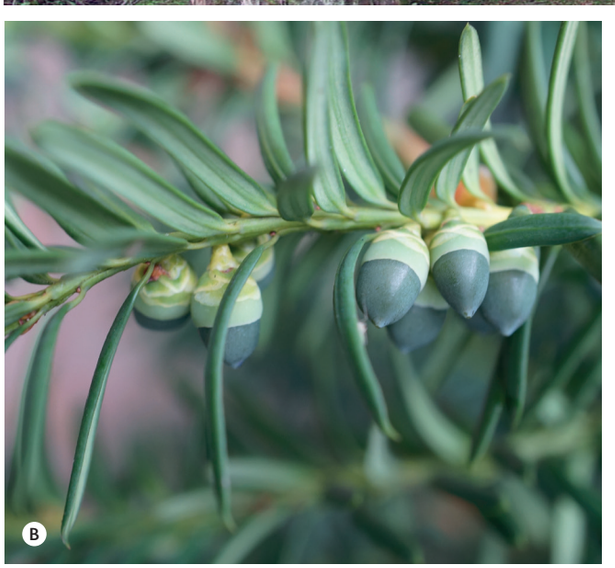


FIGURA 64
Cupressales. Taxaceae.
A) Indivíduos seculares de *Taxus baccata* no vale do rio Zêzere, serra da Estrela.
B) Sementes imaturas, ainda sem a diferenciação do arilo.

cemitérios portugueses. Para além do simbolismo, têm a vantagem de possuir um aparelho radicular profundante que não interfere com o edificado. O híbrido ×*Cupressocyparis leylandii é plantado por todo o país para fazer sebes porque cresce e fecha rapidamente*. Pertencem a duas espécies indígenas das florestas de nuvens da costa oeste dos EUA as árvores conhecidas como mais alta (*Sequoia sempervirens*, 115,7 m) e com o maior diâmetro médio do tronco à altura do peito (*Sequoiadendron giganteum*, 8,8 m) (Sillett *et al.*, 2010; Wikipedia, 2021). A mais alta angiospérmica conhecida não ultrapassa os 100 m: uma *Shorea faguetia* (Dipterocarpaceae) com 100,8 m foi encontrada nas florestas da Malásia (Shenkin *et al.*, 2019). Com uma massa entre 1000 e 2000 t, as maiores *S. sempervirens* e *S. giganteum* são, numa ordem de magnitude, maiores do que o maior animal que alguma vez povoou o planeta, a baleia-azul (*Balaenoptera musculus*), com ca. 100 t.

Taxaceae

Hábito. Árvores ou arbustos dioicos (com indivíduos ♂ e ♀) não resinosos.

Folha. Folhas persistentes, alternas (ainda que dispostas em duas filas, num único plano, por torção na base), planas, lineares e com uma nervura média evidente.

Estruturas reprodutivas. A estrutura reprodutiva ♀ das taxáceas não tem nem brácteas nem escamas. O primórdio seminal é solitário; situa-se na extremidade de um pequeno caule, inserido na axila de uma folha. A origem e evolução desta estrutura não está resolvida; supõe-se que resulte da simplificação de estróbilos ♀ mais complexos. Na maturação, a semente surge envolvida por uma estrutura carnuda e colorida de origem foliar (arilo). As estruturas reprodutivas ♂ assemelham-se às de outras gimnospérmicas.

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (30 sp.). Concentrada no hemisfério norte. Uma espécie indígena de Portugal (Portugal continental, Açores e Madeira): *Taxus baccata*, «teixo» (Figura 64).

Usos. Algumas espécies com interesse medicinal (*T. baccata*) ou florestal (*Torreya*). A *T. baccata* é muito cultivada como ornamental; embora as suas sementes e folhas sejam muito tóxicas, o arilo é doce e comestível; da madeira localizada no encontro do cerne com o alburno faziam-se os melhores arcos medievais.

FIGURA 65
Pinales. Pinaceae. A) Pinoideae: *Pinus nigra* subsp. *laricio*, com lançamentos de primavera e uma pinha do ano anterior. **B) Abietoideae:** *Cedrus atlantica*; N. B., de frente, o eixo remanescente de uma pinha e estróbilos imaturos ♂ e ♀, respetivamente, em cima e à direita da imagem. [A) Serra de Montesinho. B) Parque florestal de Bragança.]

PINIDAE

Pinales

Uma única família: Pinaceae.

Pinaceae

Hábito. Árvores resinosas, raramente arbustos. Alguns géneros (*e.g.*, *Pinus*, *Larix* e *Cedrus*) com ramos longos (macroblastos) e ramos curtos (braquiblastos) onde se inserem todas ou a maioria das folhas. Outros somente com macroblastos (*e.g.*, *Abies* e *Picea*). A ramificação é geralmente em verticilos mais ou menos expressos. As Pinaceae são, na sua maioria, árvores de crescimento monopodial, com exceções notáveis, como a *Pinus pinea* e o pinheiro arbustivo, a *Pinus mugo*.

Hábito. Folhas persistentes, raramente caducas (em *Larix* e *Pseudolarix* são caducas), lineares ou aciculares, não ou mais raramente, ligeiramente decorrentes sobre o raminho (caso de *Picea*); geralmente de inserção espiralada, se bem que, por vezes, possam estar torcidas e com os limbos alinhados num plano, como é o caso, *e.g.*, de *Abies*, *Picea* e *Tsuga*. Nos géneros *Pinus* e *Cedrus* estão agrupadas em braquiblastos muitos curtos, por sua vez inseridos na axila de folhas escamiformes, sem clorofila, que revestem os macroblastos e envoltas na base por uma bainha escariosa (Figura 40). Para reduzir as perdas de água por transpiração, estomas frequentemente ocultos no fundo de câmaras estomáticas.

Estruturas reprodutivas. Estróbilos ♀ (pinhas) caducos quando maduros (persistentes em *Pinus halepensis*), com escamas seminíferas e tectrizes normalmente bem diferenciadas dispostas em espiral no eixo do estróbilo. Duas sementes por escama seminífera com uma asa geralmente longa. As pinhas podem ou não desfazer-se quando maduras, soltando as escamas individualmente (é o caso de *Abies* e *Cedrus*).

Distribuição e diversidade. Família mais diversa das gimnospérmicas (210 sp.) distribuída por 11 géneros: *Cedrus*, *Pinus*, *Cathaya*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Larix*, *Pseudolarix*, *Tsuga*, *Nothotsuga*, *Keteleeria* e *Abies*. A família está restringida ao hemisfério norte. A família Pinaceae é repartida pelas seguintes subfamílias:

- Pinoideae. Contém apenas o género *Pinus*. Pinhas de duração bi ou trianual; escamas lenhosas com uma saliência apical (umbo) que pode ser mucronada, fixas no eixo, não se soltando na maturação. Folhas inseridas em espiral em macro e braquiblastos (Figura 65-A).
- Piceoideae. Contém apenas o género *Picea* (espruces). Pinha de duração anual sem umbo, com escamas de base larga fixas no eixo. Folhas em macroblastos, podendo estar torcidas de forma subdística, com bandas estomáticas adaxiais e abaxiais.
- Laricoideae. Contém *Larix*, *Pseudotsuga* e *Cathaya*. Pinha de duração anual sem umbo, com escamas de base larga fixas no eixo. Folhas em macroblastos, podendo estar torcidas de forma subdística, com bandas estomáticas apenas abaxiais.
- Abietoideae. Contém *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga* e *Tsuga*. Pinha de duração anual sem umbo, com escamas de base estreita, podendo soltar-se do eixo na maturação. Folhas em macroblastos, podendo estar torcidas de forma subdística nalguns géneros, com bandas estomáticas adaxiais e abaxiais (Figura 65-B).

O género *Pinus* (pinheiros) possui representantes em todos os continentes do hemisfério norte, nas cinturas boreal, temperada e tropical, aproximando-se de latitudes baixas na América Central (*Pinus douglasiana*, na Guatemala). Duas espécies de *Pinus* indígenas de Portugal continental: *P. pinaster*, «pinheiro-bravo», e *P. pinea*, «pinheiro-manso». O carácter indígena de certas populações geresianas de *P. sylvestris*, «pinheiro-silvestre», tem sido de há muito debatido, apesar de ser dos pinheiros com maior expressão na Eurásia, desde Espanha e atingindo o Leste da Sibéria (Fernandes *et al.*, 2015).

Usos. Família de excecional importância ecológica e económica: domina grande parte das florestas boreais e de montanha do hemisfério norte, e inclui um elevado número de espécies de interesse alimentar, florestal, ornamental, farmacêutico e químico. As plantações de pinheiro-manso para pinhão estão em franca expansão no país. Na Europa Central temperada e boreal, os abetos, principalmente o *Abies alba*, «abeto-branco», e a *Picea abies*, «espruce-europeu», têm uma grande expressão florestal em matas naturais ou conduzidas pela silvicultura. Merece destaque o género *Pinus*, pois muitas das suas espécies são muito importantes na silvicultura mundial: *P. sylvestris* na Eurásia, *P. patula* nas regiões tropicais, os pinheiros norte-americanos, como, por exemplo, o *P. palustris* e o *Pinus taeda*, e nos Himalaias, o *P. roxburghii*. A indústria portuguesa de madeiras e derivados consome, sobretudo, de origem americana, o *Pinus taeda*, «pinheiro-americano», e a *Tsuga heterophylla*, «tsuga», de origem europeia, o *Larix decidua*, «larício», a *Picea abies* e o *Pinus sylvestris*, conhecidos no meio técnico, respetivamente, por «casquinha-branca» e «casquinha-vermelha», e, de produção nacional, o *P. pinaster*, «pinho, pinheiro-bravo». O interesse económico das plantações de *Pseudotsuga menziesii*, «pseudotsuga», de *P. sylvestris* e de *Pinus nigra* subsp. *laricio*, «pinheiro-larício», realizadas no Nordeste do país é marginal. As pináceas mais frequentes nos jardins nacionais talvez sejam o *Abies alba*, o *Cedrus atlantica*, «cedro-do-atlas», o *C. deodara*, «cedro-do-himalaia», a *Picea abies*, a *P. glauca* e a *Pseudotsuga menziesii*. Em Portugal há uma indústria antiga de exploração da resina de pinheiro-bravo para fins industriais. Um exemplar californiano de *Pinus longaeva* é o ser vivo não clonal mais velho do mundo, com mais de 4770 anos. Recentemente, foi descoberto um exemplar de *Picea abies* no Norte da Suécia em cujo sistema radicular foram detetados tecidos com mais de 9550 anos (o tronco da árvore é muito mais recente) (Owen, 2008).

GNETIDAE

Ephedrales

Uma única família: Ephedraceae.

Ephedraceae

Hábito. Arbustos, raramente árvores, dioicos, não resinosos. Ao contrário das demais acrogimnospérmicas, têm vasos lenhosos. Caules verticilados com entrenós muito longos, verdes, estriados e articulados.

Folha. Folhas pequenas, opostas ou verticiladas, escamiformes, soldadas entre si.

Estruturas reprodutivas. Primórdios seminais envolvidos por uma estrutura semelhante a um tegumento. Estróbilos ♀ com escamas opostas ou verticiladas e 1-2 sementes. Polinização realizada por moscas.

Distribuição e diversidade. Uma espécie indígena em Portugal com duas subespécies: *Ephedra fragilis* subsp.

FIGURA 66
Ephedrales. Ephedraceae. Ramos e frutificações maduras de *Ephedra fragilis*. [Lagos.]

fragilis, em Portugal continental, e E. *fragilis* subsp. *dissoluta*, na Madeira (Figura 66).

Usos. Das *Ephedra*, «éfedras», extrai-se a efedrina, um estimulante supressor do apetite; atualmente é sintetizado quimicamente. No SO asiático consomem-se as folhas e as sementes de *Gnetum gnemon*.

Welwitschiales

Uma única família: Wewitschiaceae.

Welwitschiaceae

Folha. Duas folhas, raramente três, persistentes, inteiras e oblongas, de crescimento indeterminado pela ação de um meristema intercalar na base, com o tempo irregularmente enroladas sobre si próprias.

Estruturas reprodutivas. Com estróbilos ♀ e ♂ inseridos em esporofilos ramificados. Geralmente só com uma semente por estróbilo ♀. As sementes germinam em anos húmidos.

Distribuição e diversidade. Uma única espécie, endémica dos desertos do SW de África – *Welwitschia mirabilis* –, com duas subespécies, uma angolana (subsp. *mirabilis*) e outra namibiana (subsp. *namibiana*), que se distinguem pela estrutura dos cones ♂. A W. *mirabilis* foi descrita em 1861 pelo grande explorador da flora angolana, o austríaco Friederich Welwitsch (1806-1872) (Figura 67).

NOTAS

1 Autoria de J. Capelo & C. Aguiar.
2 Autoria de C. Aguiar & J. Capelo.

FIGURA 67
Welwitschiales. Welwitschiaceae. Comunidade de *Welwitschia mirabilis* no deserto do Namibe, Angola.

IV.
FAMÍLIAS DE ANGIOSPÉRMICAS

‘ANGIOSPÉRMICAS BASAIS’ E MAGNOLIÍDEAS

‘ANGIOSPÉRMICAS BASAIS’

Amborellales

A *Amborella trichopoda* é das plantas mais desejadas pelos jardins botânicos, porque é a única espécie da fam. Amborellaceae, família única dos Amborellales, a primeira bifurcação da árvore filogenética das angiospérmicas (Figuras 19 e 23).

Austrobaileyales

Os Nymphaeales são plantas herbáceas aquáticas geralmente rizomatosas. Da ordem dos Austrobaileyales (Figura 22), referem-se o anis-estrelado (*Illicium verum*, Schisandraceae), cujos frutos são utilizados em tisanas, na produção de licores, como condimento e na extração de precursores de moléculas antivíricas, e a *Schisandra chinensis* (Schisandraceae), uma trepadeira com frutos vermelhos e doces cultivada no país por colecionadores.

Nymphaeales

Plantas herbáceas aquáticas geralmente rizomatosas, com feixes vasculares dispersos no caule, preenchidas com abundante aerênquima e canais para circulação de ar, visíveis a olho nu em corte transversal. Folhas geralmente peltadas, de dentadas a sectas, submersas, flutuantes ou emergentes acima da superfície da água. Flores solitárias ou organizadas em inflorescências, flutuantes ou emergentes, homoclamídeas ou heteroclamídeas, com peças de inserção verticilada. Estames um a muitos; estaminódios frequentes, petaloides; anteras de abertura longitudinal. Carpelos dois a muitos, livres ou concrescentes; ovário súpero ou ínfero; estigmas longos decorrentes num disco. Sementes perispérmicas, frequentemente com arilo. Três famílias: Cabombaceae, Hydatellaceae e Nymphaeaceae, apenas a última representada em Portugal.

Nymphaeaceae

Hábito. Herbáceas aquáticas anuais ou perenes rizomatosas.

Folha. Folhas alternas, frequentemente grandes, peltadas ou cordadas, com um pecíolo longo e limbo submerso, flutuante e/ou emergente.

Inflorescência. Flores solitárias.

Flor. Flores grandes, homo ou heteroclamídeas, actinomórficas, hermafroditas, providas de um longo pedicelo. Com 4-12 tépalas, cíclicas, livres ou concrescentes, frequentemente as primeiras 4-6 sepaloides e as restantes, por vezes para cima de 50, petaloides, para o interior da flor gradualmente convertidas em estames. Estames três a mais de 100, lamelares, por vezes reduzidos a estaminódios petaloides. Gineceu ínfero ou súpero de 3-35 carpelos, ligeira a totalmente concrescentes; estigmas frequentemente alongados.

Fruto. Múltiplo, seco ou carnudo.

Distribuição e diversidade. Fam. de pequena dimensão (5 gén. e ca. 85 sp.). Cosmopolita. Dois géneros em Portugal continental: *Nymphaea* e *Nuphar* (Figura 68).

FIGURA 68
Nymphaeales. Nymphaeaceae.
A) *Nymphaea alba*.
B) Comunidade de *N. lotus*. [A) Jardim Botânico do Porto. B) Região de Gabu, Guiné-Bissau.]

Usos. Interesse ornamental: espécies e híbridos de *Nymphaea*, «nenúfares-brancos», e *Nuphar*, «nenúfares-amarelos». As folhas, os botões florais e as sementes das *Nymphaea* são comestíveis. Nos remansos dos rios da bacia do Amazonas vive a *Victoria amazonica*, com a maior folha do mundo entre as plantas aquáticas.

MAGNOLIÍDEAS

Piperales

Frequentemente herbáceas com folhas geralmente cordadas, peni ou palminérveas, com glândulas translúcidas. Feixes vasculares individualizados em um a três círculos concêntricos. Flores cíclicas geralmente trímeras. Gineceu apocárpico a sincárpico. Ordem representada em Portugal pela fam. Aristolochiaceae. Dos frutos da pimenteira (*Piper nigrum*, Piperaceae) obtém-se o mais importante condimento de origem vegetal do mundo: a pimenta (Figura 70-A). As *Peperomia* (Piperaceae), sobretudo a *P. caperata*, de origem brasileira, são plantas de vaso comuns no país.

Aristolochiaceae

Hábito. Herbáceas ou trepadeiras, eventualmente arbustos. Algumas espécies não europeias são holoparasitas, como as excêntricas *Hydnora*, do Sul de África (Figura 43).

Folha. Folhas alternas, simples, inteiras e de nervação palmada.

Flor. Flores grandes, hermafroditas, zigomórficas, solitárias na axila das folhas. Perianto com um verticilo de três tépalas (flores trímeras), livres ou concrescentes (nas *Aristolochia* soldadas num tubo comprido em forma de S). Estames poucos (cinco) a muitos (>40), organizados num ou mais verticilos, livres ou concrescentes entre si, por vezes adnados ao estilete diferenciando estruturas complexas (ginostémio). Gineceu três a seis carpelos, sincárpico, geralmente ínfero.

Fruto. Seco (cápsula septicida), com frequência pendente e de grande dimensão (Figura 69-B).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (ca. 480 sp.). Dispersa por áreas temperadas e tropicais. Espécies europeias todas pertencentes ao gén. *Aristolochia*. Três espécies indígenas em Portugal (Figura 69).

Usos. Algumas *Aristolochia* têm interesse ornamental. Algumas espécies são muito tóxicas e usadas para envenenar setas em certas regiões de África.

Magnoliales

Ordem morfologicamente heterogénea com seis famílias sem representantes indígenas. As Magnoliales são plantas lenhosas de folhas alternas disticadas (no mesmo plano) com glândulas translúcidas. Flores geralmente grandes com peças numerosas, actinomórficas, homoclamídeas, acíclicas ou cíclicas, e então trímeras. Número de estames e carpelos variável, geralmente livres. Abetura longitudinal das anteras. Sementes com abundante endosperma e, geralmente, com arilo.

FIGURA 69
Piperales. Aristolochiaceae. **A)** *Aristolochia longa*. **B)** Frutos maduros, tipo cápsula, de *A. baetica*. [A) Bragança. B) Albufeira.]

FIGURA 70
Piperaceae (Piperales) e Myristicaceae (Magnoliales). As magnoliídeas destacam-se pela presença de glândulas translúcidas de óleos essenciais e uma grande diversidade de alcaloides. Muitas espécies aromáticas e condimentares de interesse económico enquadram-se neste grupo, como é o caso da pimenteira (*Piper nigrum*, Piperaceae; **70-A**) e da moscadeira (*Myristica fragrans*, Myristicaceae; **70-B**). [Wikimedia Commons.]

A noz-moscada (*Myristica fragrans*, Myristicaceae) levou os portugueses ao distante arquipélago indonésio das Molucas, as Ilhas das Especiarias, no século xv (Figura 70-B). As Myristicaceae estão na base da árvore filogenética da ordem; distinguem-se facilmente pela seiva vermelha e pelos gomos terminais longos e vermelhos.

Magnoliaceae

Hábito. Árvores ou arbustos.

Folha. Grandes, alternas, simples, inteiras (lobadas em *Liriodendron*), mais ou menos glaucas na página inferior, caducas ou persistentes, com estípulas grandes e caducas, que envolvem o caule e abrem no lado oposto ao pecíolo da folha.

Flor. Botões encerrados por uma ou mais grandes brácteas descartadas na ântese. Flores solitárias, grandes, homoclamídeas ou heteroclamídeas, actinomórficas. Perianto geralmente trímero com três verticilos, num total de nove peças, um externo sepaloide e dois internos petaloides. Flores acíclicas (tépalas inseridas em espiral) em *Magnolia* ao longo de um eixo (recetáculo) alargado. Estames numerosos (indefinidos), em espiral, com filete pouco diferenciado da antera. Carpelos numerosos, livres (gineceu apocárpico), espiralados; ovário súpero normalmente com apenas dois primórdios seminais. Nas Magnoliaceae, como em outros grupos, a partir da combinação ancestral (plesiomórfica) de flor acíclica de peças iguais, evoluíram formas cíclicas com cálice e corola

Fruto. Frutos secos semelhantes a uma pinha (múltiplo de folículos) ou carnudos (múltiplo de bagas), que depois da senescência se acumulam em grande número no solo debaixo das árvores. Sementes grandes, normalmente carnudas e avermelhadas.

Distribuição e diversidade. Fam. de pequena dimensão (2 gén. e ca. 267 sp.). Dois centros de diversidade localizados no SO asiático e nas Américas; extinta na Europa desde o final do Terciário (há mais 1,8 milhões de anos).

Usos. Com interesse maioritariamente ornamental; *e.g.*, *Magnolia* spp., «magnólias», *Magnolia* (*Michelia*) *figo*, «arbusto-banana», e *Liriodendron tulipifera*, «tulipeiro», esta última também usada em carpintaria (Figura 71).

Annonaceae

Hábito. Árvores, arbustos ou lianas, aromáticos, com ramos jovens em ziguezague.

Distribuição e diversidade. Uma das famílias de angiospérmicas mais diversas nas florestas tropicais húmidas (111 gén. e ca. 2300 sp.).

Folha. Folhas alternas disticadas, inteiras, peninérveas, de pecíolo curto.

Flor. Flores pêndulas, trímeras, geralmente com três verticilos (o interior ausente em *Annona*) de tépalas, acrescentes (continuam a alongar-se) após a ântese (Figura 72-A). Verticilo exterior sepaloide com peças geralmente concrescentes na base. Peças do verticilo interno por vezes eretas, diferenciando uma câmara para facilitar a polinização por coleópteros. Androceu em múltiplos de três, de seis a centenas de estames (mais de 2000 em certas *Annona*), alternos ou verticilados, com o conetivo prolongado para lá das anteras. Presença frequente de estaminódios. Gineceu súpero, apocárpico a sincárpico, de numerosos carpelos.

Fruto. Fruto múltiplo ou simples, carnudo. Sementes grandes. As sementes de *Annona* são tóxicas mas felizmente de tegumento duro.

Usos. Alguns géneros com frutos edíveis; *e.g.*, *Annona*, *Asimina*, *Rollinia* e *Uvaria*. Nos mercados portugueses, por vezes provenientes das ilhas ou do Algarve, são frequentes a *Annona cherimola*, «anoneira-comum», e o híbrido *A. cherimola* × *A. squamosa*, «atemoia». Os colecionadores de fruteiras cultivam outras anoneiras, como a *A. dolabripetala*, «ata», a *A. muricata*, «sape-sape, graviola», e a *A. crassifolia*, «araticum», três espécies mais sensíveis ao frio do que a *A. cherimola* e híbridos (Figura 72-B). Uma outra árvore da família, a *Asimina triloba*, «paw-paw», proveniente da América do Norte, mais bem adaptada a climas mais frios do que as anoneiras. O Brasil tem em curso programas de domesticação para fins comerciais de várias espécies de *Annona* de frutos edíveis. Da *Cananga odorata* extrai-se um óleo essencial, o ilangue-ilangue, usado em aromaterapia e perfumaria.

Laurales

Plantas lenhosas de lianas a árvores, raramente parasitas. Folhas geralmente opostas, com glândulas translúcidas, frequentemente avermelhadas antes da senescência. Flores actinomóficas, com hipanto, muitas vezes de perianto trímero (verticilos com três peças). Presença frequente de estaminódios (estames estéreis) com um par de glândulas inseridas no filete com a função de produzir néctar ou odores (*e.g.*, *Laurus*); anteras de deiscência valvar (em janela). Carpelos um a muitos, livres (gineceu apocárpico); placentação basal ou apical, com um primórdio por carpelo ou lóculo. Sementes geralmente endospérmicas com um embrião diminuto.

Ordem de ótimo tropical, com sete famílias, apenas uma delas indígena, as Lauraceae.

Lauraceae

Hábito. Geralmente árvores aromáticas. O gén. *Cassytha*, tão frequente no Sul de Angola, é parasita, cobrindo por vezes por completo os hospedeiros de caules delgados, longos e flexíveis, com folhas reduzidas a escamas, que se agitam ao sabor do vento. Os caules jovens de Lauraceae são estriados, com as estrias decorrentes no pecíolo. O arranque do crescimento gera um verticilo com vários ramos.

Folha. Folhas aromáticas, simples, inteiras (raramente lobadas), alternas, peninérveas (par de nervuras inferior frequentemente mais proeminente e arqueado em direção ao ápice), persistentes, frequentemente com pontuações claras no limbo (glândulas de óleos essenciais), e sem estípulas. Folhas senescentes, frequentemente com uma cor avermelhada característica.

Inflorescência e flor. Inflorescências cimosas axilares. Flores pequenas e pouco vistosas (descoloridas), trímeras, homoclamídeas (sépalas e pétalas não ou pouco diferenciadas), actinomórficas, recetáculo côncavo, hermafroditas ou unissexuais. Seis tépalas organizadas em dois

FIGURA 71
Magnoliales. Magnoliaceae.
A) *Magnolia grandiflora*. **B)** *Liriodendron tulipifera*. [Plantas cultivadas em Bragança (A) e no Porto (B).]

FIGURA 72
Magnoliales. Anonaceae.
A) *Hexalobus monopetalus* nas matas de Gabu (Guiné-Bissau); N. B., flor trímera com um verticilo externo sepaloide (castanho, revestido no exterior por um indumento de pelos) e outros dois internos e petaloide (amarelados). **B)** *Annona muricata*, cultivada no Brasil. [B) Cortesia de Joana Oliveira.]

verticilos de três peças. Estames até 12, deiscentes por valvas (pequenas «janelas»), organizados em quatro verticilos, o mais interior frequentemente estéril (estaminódios), estames de um dos verticilos geralmente com dois nectários na base do filete. Ovário súpero de um carpelo com um primórdio seminal de placentação apical. Polinização entomófila (Figura 73-A).

Fruto e semente. Fruto uma baga ou uma drupa. Sementes sem endosperma, com um embrião grande e cotilédones volumosos, normalmente dispersas por aves.

Distribuição e diversidade. Fam. grande (45 gén. e 2850 sp.). De máxima expressão nos territórios tropicais e subtropicais. Uma espécie indígena de Portugal continental (*Laurus nobilis*), quatro da Madeira (*Apollonias barbujana*, *Laurus novocanariensis*, *Ocotea foetens* e *Persea indica*) e uma dos Açores (*Laurus azorica*) (Figura 73-C). Família de grande importância ecológica na vegetação arbórea madeirense e açoriana (laurissilva).

Usos. A expansão do abacateiro (*Persea americana*) no Algarve é uma das alterações mais significativas da geografia agrícola recente de Portugal (Figura 73-B). Muitas lauráceas têm um uso condimentício ou medicinal; *e.g.*, *Cinnamomum verum*, «árvore-da-canela» (com substitutos de pior qualidade no gén. *Cinnamomum*, como o *C. cassia*), *Cinnamomum camphora*, «cânfora», e *Laurus nobilis*, «loureiro». As coroas de louro tinham um enorme simbolismo na Roma e na Grécia clássicas. Comercializam-se madeiras de *Mezilaurus* spp., «itaúba», provenientes da América do Sul.

FIGURA 73
Laurales. Lauraceae.
A) Flores de *Ocotea foetens* na laurissilva das nuvens da ilha da Madeira; N. B., flores trímeras, com seis tépalas organizadas em dois verticilos de três; androceu de 12 estames, os três mais externos convertidos em nectários (de cor amarela nas flores mais jovens); deiscência das anteras por valvas (já secas e de cor castanha).
B) *Laurus novocanariensis*, um endemismo da laurissilva madeirense e canarina.
C) Abacateiros (*Persea americana*) no Algarve.

MONOCOTILEDÓNEAS

Alismatales

Plantas herbáceas geralmente de zonas húmidas, emergentes, flutuantes ou submersas na água, com aerênquima e rizomatosas. Caules com pelos ou escamas nos nós, por dentro da bainha. Inflorescências variáveis, frequentemente com um eixo carnudo e envolvidas por uma grande bráctea (espata). Flores unissexuais ou hermafroditas, nuas ou trímeras actinomórficas, com as peças inseridas em um ou dois verticilos, neste último caso diferenciadas ou não em cálice e corola. Estames e carpelos de um a muitos. Anteras extrorsas. Gineceu geralmente apocárpico, súpero ou ínfero. Embrião verde, por vezes com grandes cotilédones (Soltis *et al.*, 2018).

Além das famílias adiante referidas, estão representadas na flora portuguesa as famílias Alismataceae, Butomaceae, Cymodoceaceae, Hydrocharitaceae, Juncaginaceae, Ruppiaceae, Zosteraceae e Potamogetonaceae (Figura 74). A *Alisma lanceolatum* é uma alismatácea frequente em meios lênticos dulçaquícolas (*e.g.*, remansos, açudes, lagoas). A *Egeria densa* (Hydrocharitaceae) tem origem na América do Sul: tomou a lagoa das Sete Cidades (São Miguel, Açores) e está a revelar um tremendo potencial invasor nos rios continentais. Lamentavelmente, foram introduzidas no país outras duas invasoras aquáticas da família, a *Elodea canadensis*, «elódea», e, recentemente, o *Lagarosiphon major*, «elódea-africana». O *Butomus umbellatus* (Butomaceae) e a *Vallisneria spiralis* (Hydrocharitaceae) são, pelo contrário, duas das plantas mais raras e ameaçadas de Portugal. As Potamogetonaceae, através das plantas do género *Potamogeton*, são elementos importantes da flora aquática portuguesa, quer em ambientes lênticos quer em ambientes lóticos (águas rápidas).

Duas das três angiospérmicas marinhas da flora portuguesa pertencem à família Zosteraceae: *Zostera marina* e *Z. noltii* – a terceira espécie, a *Cymodocea nodosa*, é uma Cymodoceaceae. Estas espécies têm grande importância ecológica porque servem de alimento a muitas

FIGURA 74
Alismatales.
A) Alismataceae: *Baldellia alpestris*.
B) Butomaceae: *Butomus umbellatus*.
C) Cymodoceaceae: *Cymodocea nodosa*.
D) Hydrocharitaceae: *Elodea canadensis*.
E) Juncaginaceae: *Triglochin maritima*.
F) Ruppiaceae: *Ruppia maritima*.
G) Zosteraceae: *Zostera marina*.
H) Potamogetonaceae: *Potamogeton nodosus*.
[A) Alta-Bombada, Bragança. B) Jardim Botânico de Aarhus (Dinamarca). C) Praia da Falésia, Algarve. D) Lagoa das Sete Cidades, Açores. E) Foz do Cávado, Fão. F) Ilha de São Jorge, Açores. G) Cortesia de André Carapeto. H) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

aves aquáticas ou limícolas e as suas comunidades são fundamentais no ciclo de vida de várias espécies de peixes. As *Rupppia* (Ruppiaceae) são, como as Zosteraceae e as Cymodoceaceae, aquáticas halófilas (meios ricos em sal), também não se afastam do litoral, mas preferem águas salobras de ambientes estuarinos ou lagunares. As Juncaginaceae são uma família de plantas tendencialmente halófilas com um corpo vegetativo graminoide que passa facilmente despercebido no campo.

Araceae

Hábito. Herbáceas terrestres, epífitas, lianas ou pequenas plantas aquáticas flutuantes (*e.g.*, *Lemna* e *Pistia*), também epífitas, frequentemente rizomatosas ou bolbosas.

Folha. Folhas frequentemente completas, com limbo e bainha de grande dimensão, sagitadas ou largamente elípticas, alternas espiraladas ou disticadas, frequentemente basais, de recorte e nervação variável. Reduzidas nas plantas aquáticas.

Inflorescência. Inflorescências indeterminadas, terminais, de eixo carnudo, ebracteadas (sem brácteas florais), do tipo espádice, envolvidas por uma espata (Figura 75-A).

Flor. Sésseis, pequenas, haploclamídeas ou nuas (aclamídeas), hermafroditas ou unissexuais. Estames frequentemente sinantéricos (soldados pelas anteras). Ovário sincárpico. Primórdios seminais um a ∞. Polinização por coleópteros, moscas e himenópteros.

Fruto. Normalmente uma baga; utrículo em *Lemna* e géneros afins. Dispersão por aves, mamíferos ou pela água.

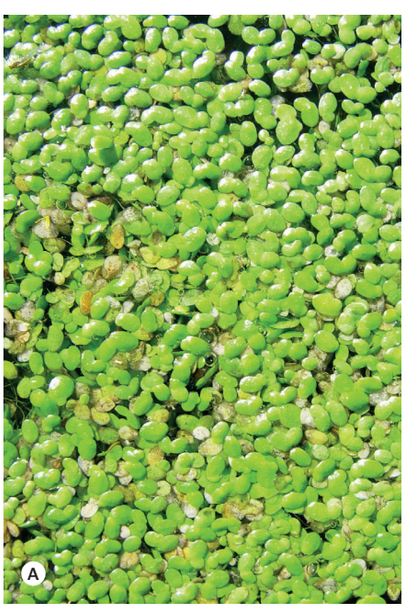
Distribuição e diversidade. Família cosmopolita, a mais diversa no âmbito dos Alismatales, particularmente nas regiões tropicais húmidas (118 gén. e ca. 3300 sp.). A *Wolffia arrhiza* é a planta mais pequena do mundo, sendo frequente em águas paradas do Centro e do Sul de Portugal continental.

Observações taxonómicas. Família basal nos Alismatales. As plantas aquáticas não enraizadas de pequena dimensão (acropleustófitos) dos géneros *Lemna*, *Wolffia* e outros eram, até há pouco tempo, colocadas na família Lemnaceae (Figura 75-B).

Usos. Numerosas espécies ornamentais: *Anthurium* spp., «antúrios», *Monstera deliciosa*, «costela-de-adão», *Philodendron* spp., híbridos de *Spathiphyllum*, *Thaumatophyllum bipinnatifidum* e *Zantedeschia aethiopica*, «jarro» (Figura 75-B). Os inhames são importantes plantas alimentares tropicais e subtropicais: *Colocasia esculenta*, «inhame, taro» (cultivada nos Açores e na Madeira), *Alocasia macrorrhizos*, «orelha-de-elefante», e *Xanthosoma* spp., sobretudo, *X. sagittifolium* (Figura 75-C). Os frutos da *Monstera deliciosa* são edíveis e vendem-se nos mercados da ilha da Madeira. A *Pistia stratiotes* é uma planta aquática pontual em jardins e, potencialmente, uma perigosa invasora em Portugal continental (Figura 75-D). A *Z. aethiopica* está escapada de cultura em sítios húmidos, em crescendo.

Dioscoreales

Geralmente lianas de caules volúveis, com tubérculos aéreos ou subterrâneos frequentes. Feixes vasculares do



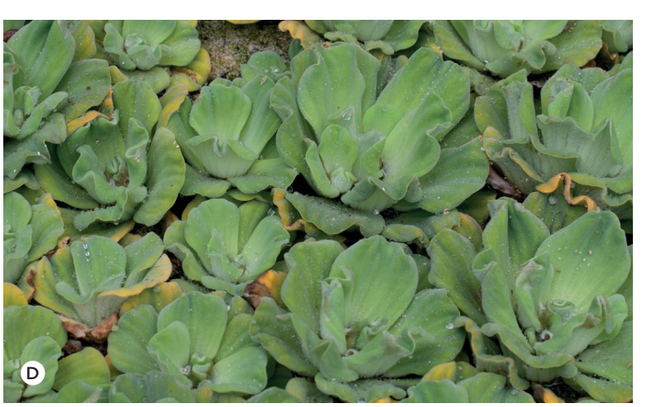


FIGURA 75
Alismatales. Araceae.
A) *Lemna minor*, lentilha-de-água.
B) *Arum italicum*, jarro.
C) *Xanthosoma sagittifolium*.
D) *Pistia stratiotes*.
[A) e B) Bragança. C) Gabu, Guiné-Bissau. D) Jardim Botânico da Madeira.]

caule geralmente organizados em dois anéis. Folhas de nervação geralmente curvilíneo-paralelinérveas, com nervuras convergentes em direção ao ápice. Flores actinomórficas com um ou dois verticilos de peças iguais (tépalas) e petaloides. Estames epipétalos. Gineceu tricarpelar sincárpico, geralmente ínfero, de estilete curto e ramificado. Grupo maioritariamente tropical de três famílias – duas presentes em Portugal, Nartheciaceae e Dioscoreaceae, respetivamente, com uma (*Narthecium ossifragum*) nas montanhas temperadas do Norte – e três espécies (Dioscoreaceae).

Dioscoreaceae

Hábito. Trepadeiras herbáceas ou lenhosas, rizomatosas ou tuberosas, por vezes com bolbilhos nas axilas das folhas, de caules volúveis ou não, normalmente dioicas.

Folha. Folhas geralmente alternas, embainhantes (desenhando uma bainha na base), simples, eventualmente lobadas ou compostas, curvilíneo-paralelinérveas. Nervuras primárias curvas e convergentes em direção ao ápice.

Inflorescência e flor. Inflorescências axilares. Flores normalmente unissexuais e homoclamídeas. Seis tépalas em dois verticilos. Seis estames (nas flores masculinas). Flores femininas de gineceu ínfero com três carpelos; ovário frequentemente alado; dois primórdios seminais por carpelo; estiletes livres.

Fruto. Fruto seco ou carnudo, frequentemente triangular, com três asas.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (4 gén. e ca. 650 sp., mais de 600 do gén. *Dioscorea*). Pantropical com algumas espécies temperadas. Duas espécies indígenas de Portugal: *Dioscorea* (*Tamus*) *communis* (Portugal continental) e *Dioscorea* (*Tamus*) *edulis* (Madeira) (Figura 76).

Usos. Seis espécies de *Dioscorea*, genericamente designadas por inhames, são cultivadas nos trópicos pelos seus tubérculos, aéreos ou subterrâneos, amiláceos. As espécies mais cultivadas no Brasil e em Angola serão a *D. alata*, «cará ou inhame-da-costa», a *D. cayennensis*, «inhame-de-são-tomé», e a *D. bulbifera*, «caramoela, inhame-de-angola»; há quem tenha experimentado esta última em Portugal.

Liliales

Plantas herbáceas ou trepadeiras, com órgãos de reserva subterrâneos (rizomas, bolbos, tubérculos ou cormos), e raízes frequentemente contrácteis (encolhem e arrastam para dentro do solo os órgãos de reserva). Folhas de morfologia muito variável. Inflorescências frequentemente

FIGURA 76
Dioscoreales. Dioscoreaceae. Inflorescência e flor ♂ **(A)** e frutos **(B)** de *Dioscorea* (*Tamus*) *communis*. [Bragança.]

FIGURA 77
Liliales.
A) Melanthiaceae: *Veratrum album*, uma planta tóxica, em Portugal exclusiva da serra da Estrela.
B) Colchicaceae: *Colchicum multiflorum*, uma bolbosa frequente nas montanhas do Norte de Portugal;
C) *Gloriosa superba*, da orla de uma floresta no Cuanza Sul, Angola.
D) Smilacaceae: *Smilax pendulina*, um endemismo madeirense.
[A) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

FIGURA 76

FIGURA 77

terminais. Flores trímeras, com um ou dois verticilos, se dois geralmente homoclamídeas, com tépalas por norma maculadas (com manchas ou pontos); nectários localizados nas tépalas (ausência de nectários septais). Estames seis em dois verticilos, de anteras extrorsas (viradas para o exterior). Gineceu tricarpelar sincárpico. Fruto geralmente capsular. Epiderme externa da testa das sementes com estrutura celular (com células evidentes); sementes normalmente sem endosperma e sem fitomelano (cobertura negra com a textura de papel).

As vicissitudes taxonómicas da ordem foram anteriormente discutidas. Atualmente, integra dez famílias, quatro delas parte da flora lusitana: Melanthiaceae, Colchicaceae, Smilacaceae e Liliaceae (Figura 77). As populações portuguesas de *Veratrum album*, a única espécie portuguesa de Melanthiaceae, estão Criticamente em Perigo de extinção (Carapeto *et al.*, 2020). As Colchicaceae são herbáceas de cormos subterrâneos, com quatro espécies em território nacional. Do *Colchicum autumnale* extrai-se a colquicina, uma substância usada para o tratamento da gota. O nome vulgar quita-merendas atribuído à *Merendera montana* (Colchicaceae) refere-se à sua floração outonal, a marcar o final dos dias quentes e secos de verão. A *Gloriosa superba* (Colchicaceae) é tão chamativa como comum em Angola. As Smilacaceae são trepadeiras dioicas de caules volúveis, folhas curvilíneo-paralelinérveas, com um par de estípulas transformadas em gavinhas em *Smilax*. Quatro espécies em Portugal: *Smilax aspera* (no continente), *S. canariensis* (endemismo canarino e madeirense), *S. pendulina* (endemismo madeirense) e *S. azorica* (endemismo açoriano). Cultivam-se em jardim ou como flor de corte híbridos de *Alstroemeria* (Alstroemeriaceae), «alstroemeria»; as espécies parentais têm origem na América do Sul.

Liliaceae

Hábito. Herbáceas frequentemente bolbosas.

Folha. Folhas simples, alternas, verticiladas ou todas basais, paralelinérveas.

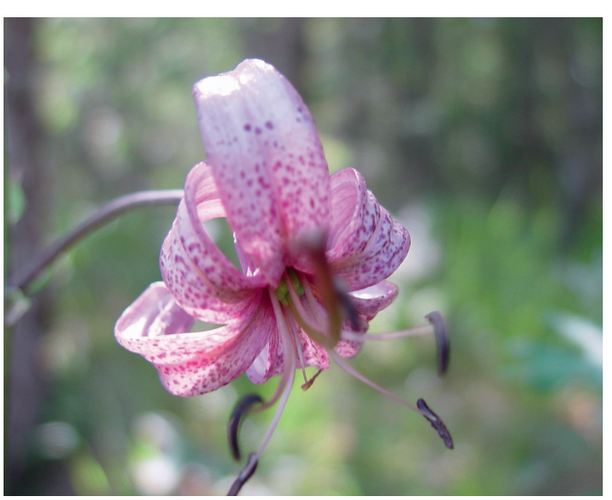


FIGURA 78
Liliales. Liliaceae. *Lilium martagon* no carvalhal da serra de Nogueira (Bragança).

Inflorescência. Terminal, frequentemente determinada. Por vezes flores solitárias.

Flor. Flores conspícuas, homoclamídeas, trímeras, actinomórficas e hermafroditas. Seis tépalas petaloides, geralmente adornadas com manchas e linhas. Ovário súpero de placentação axilar. Primórdios seminais numerosos. Néctar produzido na base dos filetes. Polinização entomófila; recompensa de pólen ou néctar.

Fruto. Cápsula loculicida ou baga.

Distribuição e diversidade. Cosmopolita, mais abundante nas regiões subtropicais e temperadas (c. 15 gén. e 700 sp.).

Observações taxonómicas. Nas Floras de referência, o conceito de Liliaceae inclui *taxa* hoje dispersos, entre outras, pelas famílias Colchicaceae e Smilacaceae da ordem dos Liliales, e Ruscaceae, Asparagaceae e Asphodelaceae da ordem dos Asparagales.

Usos. Muitas espécies de interesse ornamental nos gén. *Fritillaria*, *Tulipa* e *Lilium* (Figura 78). O *Erythronium dens-canis*, «dente-de-cão», uma bolbosa indígena dos bosques caducifólios do Norte e Centro, pode ser mantida em cultivo.

Asparagales

Plantas herbáceas, com ou sem órgãos subterrâneos de reserva (bolbos, rizomas e cormos), ou lenhosas, com crescimento secundário, por vezes de assinalável dimensão (para uma monocotiledónea; *e.g.*, *Dracaena*, *Aloe* e *Cordyline*). Presença frequente de raízes contrácteis. Por vezes caules achatados, mais ou menos laminares, suculentos ou não (filocládios). Folhas simples, inteiras a serradas, paralelinérveas, por norma densamente agrupadas na base das plantas, ou na extremidade de um caule curto e volumoso, na axila das quais eventualmente se insere uma inflorescência longamente pedunculada. Inflorescências frequentemente na extremidade de um escapo. Perianto geralmente de peças iguais, petaloides, em dois verticilos (homoclamídeas); tépalas não maculadas (excepto orquidáceas), por vezes uma distintamente maior do que as outras (labelo). Nectários septais (na parede externa do pistilo ao longo da sutura carpelar). Estames geralmente seis em dois verticilos, em menor número em algumas famílias (*e.g.*, Orchidaceae). Gineceu tricarpelar sincárpico, frequentemente ínfero. Fruto de tipologia variável. Une os Asparagales a epiderme externa da testa das sementes obliterada (células colapsadas) ou com fitomelano (cobertura negra com a textura do papel). Sementes de endosperma abundante.

Ordem com 14 famílias, cinco delas presentes em Portugal: Orchidaceae, Iridaceae, Asphodelaceae, Amaryllidaceae e Asparagaceae, com um vasto número de espécies.

Orchidaceae

Hábito. Plantas herbáceas hemicriptofíticas ou epífitas (trepadeiras em *Vanilla*), micorrízicas, raramente saprófitas sem clorofila (*e.g.*, *Neottia nidus-avis*). As espécies de clima temperado ou mediterrânico são terrestres: todos os anos, na primavera, renovam a parte aérea a partir de raízes tuberosas; no final da estação de crescimento entram em dormência. As espécies tropicais são, maioritariamente, epífitas e possuem uma parte aérea perene; os caules surgem engrossados nos entrenós (pseudobolbos) e as raízes aéreas desenvolvem um velame para maximizar a captura de água e de nutrientes.

Folha. Folhas inteiras, espessas, simples, alternas, espiraladas ou disticadas, de base embainhante e nervação paralelinérvea; por vezes muito reduzidas.

Inflorescência. Inflorescências indefinidas, tipo espiga, cacho ou panícula; por vezes flores solitárias.

Flor. Flores muito complexas e conspícuas (v. vol. I, Figura 79-A). Trímeras, zigomórficas ou assimétricas, e hermafroditas. Perigónio petaloide com dois verticilos de três tépalas. A maior parte dos autores, porém, designa as peças do verticilo inferior por sépalas e as do superior por pétalas. Três sépalas semelhantes entre si: uma sépala dorsal (= sépala central) e duas laterais. Pétala superior (por rotação do ovário aparentemente inferior) do verticilo interno transformada num labelo, frequentemente prolongado na base num esporão; as duas pétalas restantes (pétalas laterais) semelhantes ou não às sépalas. Um estame (raramente dois ou três em espécies não ibéricas); pólen normalmente agrupado em duas polinídias, cada uma com uma massa de pólen, geralmente suportadas por um pequeno pé, com uma massa viscosa na base (o retináculo ou viscídio), oculto numa pequena bolsa (bursículo). Filete das anteras, estilete e estigmas soldados numa coluna (ginostémio) localizada no centro da flor. No ginostémio distingue-se uma antera reduzida a duas polinídias, o rostelo (nem sempre evidente) e uma superfície estigmática. O rostelo corresponde a um dos três estigmas – tem geralmente a forma de bico e separa as polinídias da superfície estigmática, prevenindo a autopolinização. Ovário ínfero tricarpelar, sincárpico, resupinado (torcido com uma rotação de 180°), de placentação parietal e primórdios seminais numerosos. Néctar, se presente, produzido num esporão ou em nectários septais. Polinização entomófila especializada efetuada por um elevado número de espécies generalistas ou especializadas (dípteros ou himenópteros), tendo como recompensa pólen ou néctar. Cerca de um terço das espécies apresenta um mecanismo evoluído de polinização por engano sexual com pseudocópula (volume I). No género *Ophrys*, entre outros, estão descritos mecanismos de autopolinização caso a polinização entomófila não se verifique.

Fruto e semente. Uma cápsula loculicida. Sementes numerosas, muito pequenas (microssementes), reduzidas

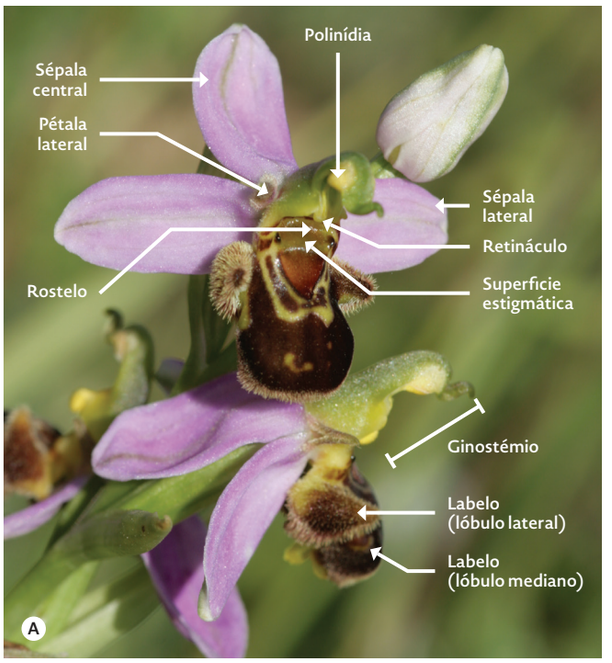


FIGURA 79
Asparagales. Orchidaceae.
A) Estrutura da flor em *Ophrys apifera*. **B) Orchidoideae:** *Dactylorhiza elata*. **C) Epidendroideae:** *Limodorum abortivum*. [A) Vimioso, Santo Adrião. B) Bragança. C) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

a um embrião minúsculo e a um tegumento (sem tecidos de reserva). Germinação das sementes dependente da presença de fungos micorrízicos. Dispersão anemocórica.

Relações simbióticas. A germinação das sementes das orquídeas depende, em absoluto, da presença de fungos micorrízicos, porque não dispõem de tecidos de reserva: as plântulas das orquídeas parasitam o fungo que as auxilia na germinação (micoparasitismo). As espécies sem clorofila, e, em maior ou menor grau, as restantes orquídeas terrestres clorofiladas, são mico-heterotróficas. Neste tipo de relação planta-fungo, a orquídea recebe nutrientes provenientes da decomposição da matéria orgânica efetuada pelo fungo e nutrientes retirados por este de outras plantas com as quais estabelece simbioses radiculares. Não está clara qual a contribuição da planta para o fungo, se é que existe alguma. Aparentemente, as orquídeas ditas saprófitas parasitam os fungos que as alimentam.

Distribuição e diversidade. Possivelmente, a maior família de plantas com flor, com ca. 25 000 sp. dispersas por ca. 750 gén. (Dressler, 2005): mais de 40% das monocotiledóneas e 10% de todas as angiospérmicas. Existem mais espécies de orquídeas do que de vertebrados terrestres (anfíbios, répteis, aves e mamíferos). Cosmopolita, particularmente diversa nos trópicos. As espécies europeias são todas terrestres e particularmente frequentes em afloramentos calcários com um coberto vegetal herbáceo. A maioria das orquídeas tropicais é epífita.

Observações taxonómicas. Reconhecem-se cinco subfamílias: Apostasioideae, Vanilloideae, Cypripedioideae, Orchidoideae e Epidendroideae. As espécies portuguesas distribuem-se pelas duas subfamílias mais derivadas (avançadas), Orchidoideae (*e.g.*, *Dactylorhiza*, *Ophrys* e *Orchis*) e Epidendroideae (*e.g.*, *Cephalanthera*, *Epipactis* e *Limodorum*) (Chase *et al.*, 2015) (Figuras 79-B e C). As orquidáceas são irmãs (estão na base da árvore filogenética) e morfologicamente muito distantes das restantes famílias de Asparagales.

Usos. Inúmeras plantas ornamentais (*e.g.*, *Cymbidium*, *Cattleya*, *Dendrobium*, *Paphiopedilum*, *Phalaenopsis* e *Oncidium*), entre as quais se contam vários híbridos interespecíficos e intergenéricos. Dos frutos da baunilha (*Vanilla planifolia*) extrai-se uma importante essência de uso alimentar, a baunilha, com substitutos sintéticos de pior qualidade. A observação e a fotografia de orquídeas selvagens é um tipo de turismo de natureza economicamente relevante.

FIGURA 80
Asparagales. Iridaceae.
A) Estrutura da flor de *Iris xiphium*: estigmas petaloides, encurvados, opostos às tépalas externas, encerrando um estame.
B) *Crocus carpetanus*. [A) Vila Flor. B) Serra do Alvão.]

Iridaceae

Hábito. Plantas herbáceas rizomatosas, ou com cormos ou bolbos, raramente anuais ou arbustivas (espécies extraeuropeias).

Folha. Folhas paralelinérveas, lineares ou ensiformes (em forma de espada), frequentemente unifaciais (plano que une as margens no sentido do caule), concentradas na base da planta ou dispostas ao longo de um caule aéreo, e dispostas em duas fiadas (dísticas). Bainhas de folhas contíguas frequentemente sobrepostas.

Inflorescência. Inflorescências elementares cimosas monocasiais (ripídio), solitárias ou organizadas em espigas ou panículas bracteadas.

Flor e fruto. Flores actinomórficas ou zigomórficas, trímeras, com seis tépalas petaloides simples ou concrescentes, dispostas em dois verticilos de três, todas iguais (homoclamídeas) ou as exteriores diferentes das interiores (heteroclamídeas), por vezes o verticilo interno ausente e a flor reduzida a três tépalas. Presença frequente de guias para os polinizadores no perianto na forma de manchas ou pelos. Estames três opostos às tépalas externas, livres ou concrescentes pelos filetes. Gineceu tricarpelar, ínfero, com um estilete. Estigmas frequentemente complexos; *e.g.*, petaloides em *Iris* e noutros géneros próximos, e ramificados em *Crocus* (Figura 80). Fruto uma cápsula.

Distribuição e diversidade. Fam. grande (63 gén. e ca. 2200 sp.), cosmopolita. Representada na flora portuguesa

por cinco género: *Iris*, *Gladiolus*, *Gynandriris*, *Crocus* e *Romulea* (Figura 80).

Usos. Grande número de ornamentais; *e.g.*, *Crocus*, *Freesia*, *Gladiolus* e *Iris*. A *Iris germanica* adorna muitas estradas portuguesas. O açafrão é constituído pelos estiletes e estigmas de *Crocus sativus*. Várias invasoras impactantes, como a *Crocosmia* × *crocosmiiflora*, nas margens de rios e ervaçais húmidos do Centro e do Norte de Portugal, e, mais recentemente, a *Watsonia meriana*.

Asphodelaceae

Descrição referente à subfam. Asphodeloideae, das três subfamílias de Asphodelaceae a que tem mais expressão em Portugal continental e no sul de África.

Hábito. Plantas herbáceas, arbustos ou árvores, rizomatosos, por vezes de raízes engrossadas (tuberosas), com rosetas de folhas basais ou na extremidade dos ramos.

Folha. Folhas alternas, espiraladas ou num único plano (dísticas), com bainha, sésseis, por vezes carnudas e com uma zona central gelatinosa (em espécies não europeias, *e.g.*, *Aloe*), não fibrosas, paralelinérveas (não evidente nas espécies suculentas), e de secção transversal em V.

Inflorescência. Inflorescências terminais axiladas por uma bráctea, frequentemente tipo espiga, cacho ou paniculadas.

Flor. Flores trímeras homoclamídeas e actinomórficas (zigomórficas em *Aloe*), livres ou ligeiramente concrescentes na base. Seis tépalas de cor uniforme dispostas em dois verticilos de três. Seis estames geralmente livres. Ovário súpero ou semi-ínfero de três carpelos. Um estilete. Produção abundante de néctar em nectários septais.

Fruto. Fruto seco (cápsula loculicida) eventualmente carnudo. Sementes com uma cobertura parcial, seca, ± colorida (arilo).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (39 gén. e ca. 1200 sp.). Dispersa pelas áreas temperadas e tropicais do Velho Mundo. Dois géneros indígenas de Portugal continental: *Asphodelus* (Asphodeloideae)

FIGURA 81
Asparagales. Asphodelaceae.
A) Asphodeloideae: *Asphodelus lusitanicus* na orla do carvalhal da serra de Nogueira.
B) Hemerocallidoideae: *Simethis matizii*, uma planta comum em urzais de montanha Angola é um importante centro de diversidade do género *Aloe*.
C) *A. angolensis*.
D) *A. andongensis*.
E) *A. littoralis*.
F) *A. metalica*.
[Fotografias de *Aloe* gentilmente cedidas por António Antunes Martins, Angola.]

e *Simethis* (Hemerocallidoideae) (Figura 81-A e B). O território angolano é um imporante centro de diversidade do género *Aloe* (Figura 81-C a F).

Observações taxonómicas. Além da subfam. Asphodeloideae (*e.g.*, *Asphodelus* e *Aloe*), inclui as subfam. Hemerocallidoideae (*e.g.*, *Simethis* e os ornamentais *Phormium*) e Xanthorrhoeoideae (*e.g.*, *Xanthorrhoea*), de origem australiana, pontualmente representada em jardins especializados (*e.g.*, Jardim Botânico do Porto) (v. Chase *et al.*, 2009).

Usos. Várias espécies com interesse ornamental, quer de exterior (*e.g.*, *Aloe arborescens*, *A. vera*, *Kniphofia uvaria* e *Phormium tenax*) quer de interior (*e.g.*, *Aloe humilis*, *Gasteria carinata* e *Haworthia fasciata*), cosmético ou medicinal (*e.g.*, *Aloe vera* e *A. arborescens*). No passado, nas montanhas do Norte e do Centro, arrancavam-se as raízes tuberosas de *Asphodelus*, sobretudo de *A. macrocarpus*, para engordar porcos. O *Aloe arborescens* está assilvestrado em Portugal continental. O *Phormium tenax*, «linho-da-nova-zelândia», tem um comportamento invasor na Madeira e nos Açores.

Amaryllidaceae

Hábito. Plantas herbáceas, rizomatosas (Agapanthoideae) ou bolbosas (Amaryllidoideae ou Allioideae), as Allioideae com forte odor a alho. Raízes contrácteis nas Amaryllidoideae e nas Allioideae.

Folha. Folhas carnudas, basais, alternas, lineares (alargadas, por exemplo, em *Allium ursinum* e *A. victoriale*), por vezes tubulosas (em alguns *Allium*), paralelinérveas.

Inflorescência. Inflorescências escaposas, cimosas, embora contraídas numa inflorescência umbeliforme, geralmente com duas espatas escariosas; por vezes flores solitárias.

Flor. Flores homoclamídeas, actinomórficas a ligeiramente zigomórficas e hermafroditas. Seis tépalas petaloides organizadas em dois verticilos, concrescentes na base, ainda que ligeiramente, sem manchas. Em *Narcissus* e noutras Amaryllidoideae, o tubo da corola prolonga-se numa coroa (Figura 82-A). Estames geralmente seis, livres ou soldados na base, por vezes epipétalos; presença frequente de apêndices nos filetes em *Allium*. Ovário súpero (Agapanthoideae e Allioideae) ou ínfero (Amaryllidoideae), tricarpelar e trilocular. Nectários septais. Polinização entomófila.

Fruto. Geralmente uma cápsula. Dispersão anemocórica.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (73 gén. e ca. 2100 sp., mais de 900 no gén. *Allium*). Quatro géneros indígenas de Portugal: *Allium*, *Leucojum*, *Narcissus* e *Pancratium*, o primeiro de Allioideae e os outros três de Amaryllidoideae (Figura 82-A e B).

FIGURA 82
Asparagales. Amaryllidaceae.
A) Amaryllidoideae: *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus*.
B) Allioideae: *Allium oleraceum*; N. B., umbela com flores e bolbilhos, e duas brácteas de grande dimensão (espatas).
C) Agapanthoideae: Agapanthus africanus.
D) Com interesse alimentar: cebola (Allium cepa).

Observações taxonómicas. O APG III, continuado pelo APG IV, alargou substancialmente o conceito original de Amaryllidaceae, agregando-lhe Alliaceae e Agapanthaceae, tratados agora a nível infrafamiliar com arranjos na circunscrição das espécies: Amaryllidoideae, Allioideae e Agapanthoideae (Figuras-A a C). Os sistemas de classificação pré-ADN colocavam as Allioideae nas Liliaceae.

Usos. Várias espécies de interesse alimentar; *e.g.*, *Allium sativum*, «alho», *A. cepa*, «cebola», *A. ampeloprasum*, «alho-francês, alho-porro», e *A. schoenoprasum*, «cebolinho» (Figura 82-D). Muitas espécies de interesse ornamental; *e.g.*, *Agapanthus africanus* (= *A. umbellatus*), «agapanto», espécies e híbridos de *Crinium* e de *Narcissus*, «junquilhos», e *Amaryllis belladonna*, «amarílis».

Asparagaceae

Hábito. As Agavoideae têm um hábito peculiar, são plantas perenes, lenhosas, com grandes rosetas de folhas basais ou na extremidade dos ramos; muitas espécies produzem uma única vez flores e frutos, morrendo em seguida (monocarpia). As Asparagoideae incluem arbustos ou trepadeiras, rizomatosos e espinhosos. As Nolinoideae contêm plantas herbáceas, arbustos, trepadeiras ou árvores. As Scilloideae são bolbosas de raízes contrácteis (Figura 50).

Folha. Em muitas Agavoideae (*e.g.*, *Agave* e *Furcraea*) observam-se folhas grandes, alternas e dispostas em espiral, inteiras, com bainha, sésseis, carnudas, fibrosas, com um espinho lenhoso na ponta (espinescentes) e paralelinérveas de nervuras nem sempre evidentes. Nas Asparagoideae, folhas reduzidas a pequenas escamas, por vezes com um espinho rígido na base (em *Asparagus albus*); da axila das folhas escamiformes emergem ramos curtos, solitários ou agrupados em feixes, espinhosos em muitas das espécies. Nas Nolinoideae (= Ruscaceae), folhas com bainha, normalmente sésseis, paralelinérveas; nos gén. *Ruscus* e *Semele*, folhas reduzidas a pequenas escamas inseridas no centro ou na margem de caules espalmados em forma de folha (filocládios), na axila das quais se desenvolvem as flores. As Scilloideae têm as folhas numa roseta basal.

Flor. Flores trímeras e homoclamídeas (dois verticilos de três tépalas), actinomórficas, sintépalas ou dialipétalas,

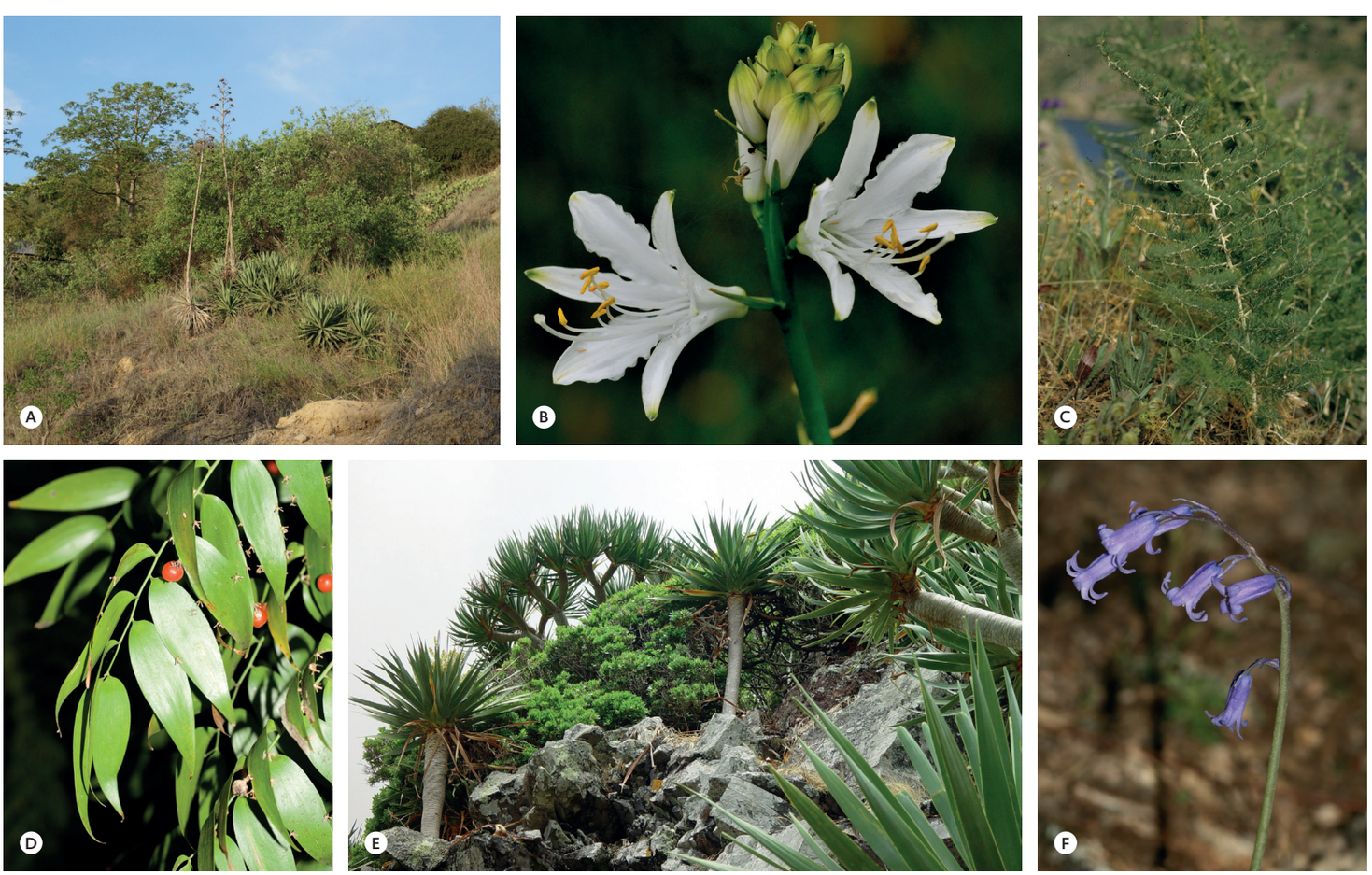


FIGURA 83
Asparagales. Asparagaceae. Agavoideae: A) *Agave sisalana*, escapada de cultura no Sumbe, Angola. **B)** *Paradisea lusitanica*, um endemismo do quadrante NO da Península Ibérica descrito pelo grande agrónomo/botânico português Xavier Pereira Coutinho. **Asparagoideae: C)** *Asparagus albus*, no vale do rio Douro. **Nolinoideae: D)** *Semele androgyna*, um endemismo madeirense e canarino; N. B., caules foliáceos (filocládios) com flores ou frutos inseridos na margem. **E)** População natural de *Dracaena draco* nas escarpas da ilha de São Jorge, Açores, a árvore símbolo da Macaronésia, a única monocotiledónea de fisionomia arbórea da flora portuguesa, endémica dos arquipélagos atlânticos dos Açores, Madeira, Canárias (subsp. *draco*) e Cabo Verde (subsp. *caboverdeana*), com populações em Marrocos (subsp. *ajgal*) (Madera *et al.*, 2020). **Scilloideae: F)** *Hyacinthoides non-scripta* no carvalhal da serra de Nogueira. [B) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

de cor uniforme. Ovário súpero, menos vezes ínfero (*e.g.*, *Agave*), de três carpelos.

Fruto e semente. Fruto seco (*e.g.*, Agavoideae e Scilloideae) ou carnudo (*e.g.*, Asparagoideae e Nolinoideae). Sementes negras.

Distribuição e diversidade. Consideremos as subfamílias mais relevantes (Stevens, 2001+):

- Agavoideae – ca. 630 sp.; particularmente abundante no Novo Mundo, onde sobressaem os gén. *Agave*, *Furcraea* e *Yucca*; inclui na flora portuguesa duas espécies formidáveis, a *Anthericum liliago* e a *Paradisea lusitanica*, esta última, literalmente, «paraíso lusitano» (Figura 83-A,B);
- Asparagoideae – ca. 250 sp., de diversidade máxima nas áreas mediterrânica e tropical, pouco chuvosas, da Europa, África e Austrália; três espécies indígenas de Portugal continental e outras três da Madeira e das Selvagens, todas pertencentes ao género *Asparagus* (Figura 83-C);
- Nolinoideae – ca. 500 sp., dispersas pelo hemisfério norte e Norte da Austrália; quatro géneros indígenas de Portugal (*Ruscus*, *Smele*, *Dracaena* e *Polygonatum*), três dos quais lenhosos, com um total de quatro espécies: *Ruscus aculeatus* (Portugal continental), *R. streptophyllus* (Madeira), *Semele androgyna* (Madeira) e *Dracaena draco* (o dragoeiro dos Açores e da Madeira) (Figura 83-D,E); o *Polygonatum odoratum* é uma planta frequente nos bosques caducifólios do centro e norte de Portugal.
- Scilloideae – ca. 1000 sp.; vários géneros indígenas de Portugal continental; *e.g.*, *Hyacinthoides*, *Muscari*, *Scilla*, *Ornithogalum* e *Urginea* (Figura 83-F).

Para além das subfamílias e géneros supracitados, estão presentes em Portugal continental, na condição de cultivadas, indígenas ou naturalizadas, as Aphyllanthoideae (uma espécie indígena em Portugal continental, a *Aphyllanthes monspeliensis*) e as Lomandroideae (cultivadas com frequência em Portugal continental duas *Cordyline*).

Observações taxonómicas. Chase *et al.* (2009) propuseram um alargamento significativo do conceito de Asparagaceae, ao admitirem nesta família sete subfamílias. Assim entendida, a família Asparagaceae é impossível de caracterizar morfologicamente, embora as subfamílias o sejam com alguma facilidade.

Usos. Da *Agave sisalana* extrai-se o sisal. De outras espécies do género fazem-se três bebidas tradicionais mexicanas: o pulque (*A. salmiana* e *A. atrovirens*), o mescal (*A. vivipara*, = *A. angustifolia*) e a tequila (*A. tequilana*). Os turiões (rebentos tenros do ano emitidos a partir de um rizoma horizontal) das espécies indígenas de *Asparagus*, «espargos-bravos», são colhidos e consumidos da mesma forma que os espargos cultivados (*A. officinalis*). Antes de ser usada como ornamental, a *Cordyline australis* foi muito cultivada em Portugal porque as suas folhas servem para atar sacos e prender as videiras. *Agave americana*, *A. salmiana*, *Asparagus setaceus*, *A. densiflorus*, *Cordyline australis*, *Ruscus hypophyllum* e várias *Yucca*, *Dracaena* e *Hyacinthoides*, e tantos outros *taxa*, têm interesse ornamental em jardinagem. *Beaucarnea recurvata*, *Dracaena braunii*, *D. fragans*, *D. marginata*, várias espécies de *Sansevieria* (sobretudo *S. trifasciata*) e *Yucca gigantea*, por exemplo, são plantas de interior populares em Portugal. A *Agave americana*, além de ornamental, é uma importante invasora nas áreas mais secas e quentes de Portugal continental, ilha da Madeira e ilha de Santa Maria (Açores); também invasora em Angola e em muitos outros territórios de ombroclima seco a árido. Em Cabo Verde, está escapada a *Furcraea foetida*, no passado usada para a produção de fibras. Os bolbos da vulgar *Drimia* (*Urginea*) *maritima*, «cebola-albarrã», são muito tóxicos: podem ser usados como raticida mas estão relatados casos mortais recentes em humanos.

FIGURA 84
Arecales. Arecaceae. **A)** *Chamaerops humilis*, a única palmeira indígena de Portugal. **B)** Sistema agroflorestal de *Syagrus oleracea*, guariroba (palmeiras mais altas na foto), e de *Scheelea phalerata*, bacuri, duas palmeiras indicadoras de solos férteis no cerrado brasileiro. **C)** *Elaeis guineensis*, palmeira-dendém, nas margens de terras baixas (bolanhas) em pousio na Guiné-Bissau. **D)** Produção de vinho de palma a partir de *E. guineensis* na Guiné-Bissau; a extração abusiva de seiva pode conduzir à morte das árvores. **E)** *Borassus aethiopum*, de folhas palmaticompostas glaucas, e *E. guineensis* na retaguarda, na Guiné-Bissau.

Arecales

Árvores ou arbustos com um intenso crescimento primário (e por isso assinalável diâmetro), folhas completas, normalmente organizadas numa coroa na extremidade de um espique. Inflorescência geralmente envolvida por uma grande bráctea (espata). Duas famílias: Arecaceae (palmeiras) e Dasypogonaceae, uma pequena família do Sudoeste da Austrália. Os Arecales são basais nas commelinídeas (Figura 19).

Arecaceae (= Palmae)

Hábito. Árvores, arbustos ou lianas (*e.g.*, *Calamus*), genericamente designados por palmeiras. Caules (espique) raramente ramificados, revestidos com a base embainhante das folhas (por vezes reduzida a fibras) ou lisos com cicatrizes evidentes (superfícies onde se inseriam as folhas). Cinco tipos de espique: espique solitário (tipo dominante; *e.g.*, *Trachycarpus fortunei*); palmeiras cespitosas, de espiques agrupados com origem em poulas de toiça ou radiculares (*e.g.*, *Ph. dactylifera*); espique ramificado, de forma dicotómica, na parte aérea (*e.g.*, *Hyphaene*); palmeiras de espique de ramificação subterrânea (*e.g.*, *Nypa fruticans*); palmeiras trepadeiras, as mais conhecidas pertencentes ao gén. *Calamus*, «palmeiras-rattan».

Folha. Folhas perenes, grandes, completas (com bainha, pecíolo e limbo), alternas, inseridas em espiral, reunidas em roseta na extremidade do espique, peninérveas ou palminérveas. As folhas podem ainda ser simples (várias *Chamaedorea*), penaticompostas (*e.g.*, *Phoenix*), palmaticompostas (*e.g.*, *Chamaerops humilis*) ou 2-penaticompostas (*e.g.*, *Caryota*). As folhas compostas emergem inteiras e depressa se rompem em segmentos plicados, algo articulados na base; alguns autores qualificam as folhas das palmeiras como pseudocompostas, para as diferenciar das folhas compostas de ontogénese precoce. O capitel é um pseudocaule constituído por bainhas justapostas de folhas, com a função de proteger o meristema caulinar. Têm capitel, por exemplo, a *Roystonea regia* e as *Archontophoenix*.

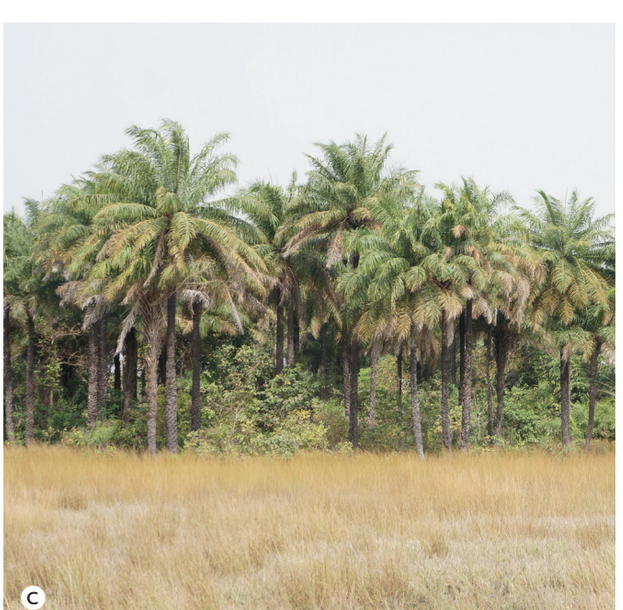
Inflorescência. Inflorescências de grande dimensão, axilares ou terminais, envolvidas, pelo menos de início, por uma grande bráctea (espata).

Flor. Flores muito pequenas, trímeras, heteroclamídeas (com sépalas e pétalas), actinomórficas, concrescentes ou livres, sésseis, unissexuais ou hermafroditas. Estames 3-6-∞. Ovário súpero de três carpelos. Polinização por insetos; néctar como recompensa.

Fruto e semente. Fruto carnudo tipo drupa, raramente uma baga, por vezes de grande tamanho (*e.g.*, *Cocos nucifera*). Tecidos do mesocarpo fibrosos (*e.g.*, *C. nucifera*) ou carnudos e ricos em óleos (*Elaeis guineensis*, «palmeira-dendém») ou açúcares (*e.g.*, *Phoenix dactylifera*). Endosperma sólido, carnudo ou líquido e oleoso (*e.g.*, frutos jovens de *C. nucifera*). Dispersos por mamíferos, aves ou pela água do mar (*e.g.*, *C. nucifera*). A *Lodoicea maldivica*, «coco-do-mar», produz a maior semente do mundo.

Distribuição e diversidade. Fam. grande (195 gén. e ca. 2500 sp.) de taxonomia complexa ao nível da espécie. Muito diversa nas zonas tropicais, sobretudo no Novo Mundo. Duas espécies indígenas da Europa, uma das quais em Portugal continental (*Chamaerops humilis*) e outra da ilha de Creta (*Phoenix theophrasti*) (Figura 84-A). Os arquipélagos das Canárias e de Cabo Verde têm cada um a sua *Phoenix* endémica, *P. canariensis* e *P. atlantica*, respetivamente.

Usos. Inúmeras espécies de enorme interesse económico nos trópicos, uma diversidade impossível de resumir


C

D

E

em meia dúzia de linhas. Importantes componentes de sistemas agroflorestais tradicionais: *e.g.*, a guariroba (*Syagrus oleracea*) e o bacuri (*Scheelea phalerata*) no Brasil, a *Areca catechu* e o *Borassus flabellifer* na Indonésia e a palmeira-dendém (*Elaeis guineensis*) nas terras baixas da região da Guiné (Figura 84-B). Frutos edíveis em fresco: *e.g.*, o coqueiro (*Cocos nucifera*) nas zonas costeiras tropicais, o chontaduro ou popunha (*Bactria gasipaes*), o açaizeiro (*Euterpe oleracea*) e o buriti (*Mauritia flexuosa*) nas Américas de clima tropical, a tamareira (*Phoenix dactylifera*) nos oásis do Sara e o *Borassus aethiopum* na África Ocidental. Extração do palmito, *i.e.*, do meristema apical (implicando a morte da árvore), consumido depois de um período variável de conservação em salmoura: *e.g.*, numerosas espécies, no Brasil sobretudo o açaizeiro e a guariroba. Produção de óleos alimentares e biocombustíveis: *e.g.*, palmeira-dendém (*Elaeis guineensis*) e babaçu (*Orbignya phalerata*) (Figura 84-C). A expansão da palmeira-dendém para a produção de biocombustíveis é uma das mais dramáticas alterações da geografia agrícola global nas últimas décadas. Produção de bebidas alcoólicas: *e.g.*, vinho de palma de *E. guineensis* ou de *Borassus aethiopum* em África (Figura 84-D, E). Estimulantes: *e.g.*, noz de areca (*Areca catechu*). Uso medicinal: *e.g.*, *Serenoa repens*. Produção de ceras: *e.g.*, cera de *Copernicia prunifera*, «carnaúba», muito usada no revestimento de frutos; a ela se deve o reflexo brilhante das laranjas e tangerinas comerciais. Produção de fibras: *e.g.*, *Raphia farinifera*, «ráfia». Construção: inúmeras espécies. Numerosas plantas ornamentais de interior e exterior: nas áreas oceânicas mais quentes da Europa são muito cultivadas *Chamaerops humilis*, *Phoenix canariensis*, *Trachycarpus fortunei* (de todas as palmeiras a mais resistente ao frio invernal), *Washingtonia filifera*, *W. robusta* e a palmeira da moda, o *Syagrus romanzoffiana*; na América do Sul são constantes a cubana *Roystonea regia*, um símbolo de estatuto social no império do Brasil, e várias espécies do género *Drypsis* com origem em Madagáscar.

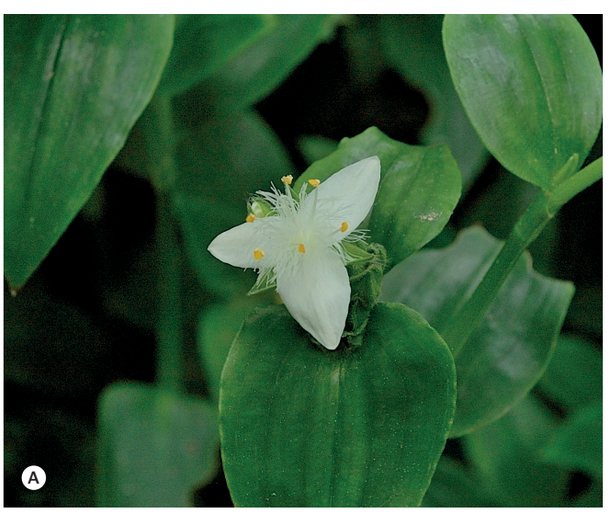


FIGURA 85
Commelinales.
A) Commelinaceae: *Tradescantia fluminensis*.
B) Pontederiaceae: *Eichhornia crassipes*.
[A) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.
B) Cultivada em Vila Pouca de Aguiar.]

Commelinales

Plantas com cimeiras helicoides com numerosas flores vistosas de pequena a média dimensão; geralmente com um número reduzido de estames. Ordem com cinco famílias, não representada com espécies indígenas na Europa. Cultivam-se várias ornamentais de Commelinaceae, em particular *Tradescantia pallida* e *T. zebrina*. A *Tradescantia fluminensis*, «erva-da-fortuna», é uma séria invasora nas áreas temperadas oceânicas da Europa (*e.g.*, serra de Sintra e terras baixas do Minho), Austrália, Estados Unidos e Nova Zelândia. A *Pontederia cordata* (Pontederiaceae) é muito cultivada em lagos urbanos. A sul-americana *Eichhornia crassipes*, «jacinto-de-água», é, talvez, a mais perniciosa infestante aquática do planeta – está, apesar de tudo, provado que pode ser usada como alimento animal, no fabrico de papel e como *biofuel* (Figura 85). Pertencem também às Pontederiaceae a *Heteranthera reniformis* e a *H. rotundifolia*, assinaladas com carácter invasor no continente e ilhas.

Poales

Plantas geralmente graminoides, com corpos de sílica (fitólitos) na epiderme. Caules de secção mais ou menos circular, triangular ou poliédrica. Folhas paralelinérveas, alternas de inserção espiralada, em duas (disticadas) ou três fiadas, geralmente com bainha e limbo (sem pecíolo). Flores geralmente organizadas em espiguetas, por sua vez dispostas em inflorescências terminais. Flores nuas ou de perianto em dois verticilos iguais ou diferentes (com cálice e corola), geralmente dímeras ou trímeras e inconspícuas, com brácteas desenvolvidas. O número básico de estames (6) aparece reduzido nos grupos mais avançados. Gineceu sincárpico com dois ou três carpelos, geralmente apenas um funcional, súpero ou ínfero, com um estigma profundamente ramificado. Nectários geralmente ausentes. Polinização anemófila. Sementes com abundante reserva de amido no endosperma.

Os Poales incorporam 14 famílias, entre as quais as hiperdiversas poáceas e ciperáceas. As Bromeliaceae situam-se na base da árvore filogenética dos Poales e, desta feita, não partilham muitos dos caracteres antes descritos (ainda são polinizadas por insetos e possuem, por isso, perianto

FIGURA 86

FIGURA 87

e nectários). Pertencem ainda às Poales as Typhaceae, com plantas semiterrestres de distribuição cosmopolita (várias *Typha* e *Sparganium*), e as belíssimas eriocauláceas, ausentes dos grandes espaços euro-asiáticos.

Bromeliaceae

Hábito. Plantas herbáceas terrestres ou epífitas, raramente árvores arrosetadas.

Folha. Folhas sésseis, embainhantes na base, côncavas na face ventral, inteiras ou com acúleos na margem, organizadas em rosetas, formando uma concavidade central acumuladora de água, pelo menos enquanto novas com pelos peltados com a função de absorverem água e minerais.

Inflorescência e flor. Uma espiga ou um cacho terminal, com brácteas frequentemente coloridas. Flores com cálice e corola, polinizadas por insetos ou aves. Nectários septais presentes.

Distribuição e diversidade. Fam. com ca. 3500 sp., das regiões de clima tropical ou temperado quente das Américas; uma única espécie não americana em África.

Usos. Um importante fruto cultivado: *Ananas comosus*, «ananás» (Figura 86-A). Grande número de plantas ornamentais; *e.g.*, *Bromelia*, *Pitcairnia* e *Tillandsia* (Figura 86-B).

Juncaceae

Hábito. Herbáceas frequentemente rizomatosas de caules arredondados e sólidos.

Folha. Folhas de inserção basal, com bainha e limbo, ou reduzidas à bainha; sem lígula, bainhas abertas; limbo linear, plano ou cilíndrico, por vezes com tabiques transversais rijos, exteriormente visíveis ou sensíveis ao tato.

Inflorescência. Inflorescências compostas ramificadas.

Flor. Flores inconspícuas, homoclamídeas, trímeras, normalmente actinomórficas e hermafroditas. Seis tépalas livres de cores mortiças. Ovário súpero de três carpelos. Primórdios seminais numerosos de placentação axilar ou parietal. Polinização anemófila.

Fruto. Cápsula loculicida.

Distribuição e diversidade. Família média (7 gén. e ca. 450 sp.). Cosmopolita, frequente em áreas húmidas. Representada em Portugal continental pelos gén. *Juncus*, «juncos», e *Luzula* (Figura 87).

Usos. Alguns juncos (*e.g.*, *J. effusus* e *J. acutiflorus*) são bioindicadores de excesso de água em pastagens naturais ou semeadas. As folhas de vários *Juncus* são popularmente usadas como atilhos para sacos ou na empa da videira.

Cyperaceae

Hábito. Herbáceas, geralmente rizomatosas e/ou estolhosas, tendencialmente adaptadas a *habitat* húmidos.

FIGURA 86
Poales. Bromeliaceae. **A)** *Ananas comosus*. **B)** *Tillandsia geminiflora*. [A) São Miguel, Açores. B) Jardim Botânico de Porto Alegre, Brasil.]

FIGURA 87
Poales. Juncaceae. *Juncus acutus*, fisionomia **(A)** e fruto **(B)**. [Ilha Terceira, Açores.]

FIGURA 88
Poales. Cyperaceae. **A)** *Carex nigra*; N. B., caules com várias espigas femininas (mais claras e largas) encimados por uma espiga de flores masculinas (mais escura e estreita). **B)** *Cyperus papyrus*. [A) Serra de Montesinho. B) Margens do rio Queve, Porto Amboim, Angola.]

Caules de secção transversal triangular (cilíndricos em *Eleocharis* e *Scirpoides*), sólidos e sem nós evidentes.

Folha. Folhas basais, alternas, inteiras, em três fiadas quando observadas de topo (três ortósticos), sem lígula, de bainha fechada, limbo linear (folhas reduzidas às bainhas em *Eleocharis*), paralelinérveas, de secção plana ou em M.

Inflorescência. Inflorescências compostas de espiguetas. Espiguetas axiladas por uma bráctea, muito variáveis quanto ao número e sexualidade das flores.

Flor. Flores inconspícuas, nuas ou com tépalas reduzidas a escamas ou pelos (flores nuas), unissexuais ou hermafroditas, axiladas por uma bráctea (gluma); em *Carex*, as flores ♀ são envoltas numa bractéola fechada com um pequeno orifício por onde emergem os estigmas. Flores ♀ com três estames. Flores ♂ de ovário súpero, com 2-3 estigmas, 2-3 carpelos e um lóculo com um primórdio basal. Polinização anemófila.

Fruto. Aquénio, constituindo um utrículo se envolvido por uma bractéola (*Carex*).

Distribuição e diversidade. Fam. de grande dimensão (ca. 100 gén. e 5500 sp.). O género *Carex* é um dos mais diversos do planeta (ca. 1830 sp.) (Global Carex Group, 2015) (Figura 88-A). Cosmopolita, frequente em áreas húmidas.

Usos. Dos caules do *Cyperus papyrus*, «papiro», faz-se o papiro (Figura 88-B). O *C. esculentus* e o *C. rotundus*, «junças», são duas das infestantes que mais estragos causam à escala mundial. Os tubérculos *C. esculentus* são edíveis, deles se faz uma bebida popular em Espanha (de origem valenciana), a *horchata de chufa*.

Poaceae (= Gramineae)

Hábito. Plantas herbáceas anuais ou perenes, rizomatosas, por norma cespitosas, raramente ± lenhosas ou arborescentes (bambus; certos *Dendrocalamus* atingem 40 m de altura), embora sempre sem crescimento secundário. Com meristemas intercalares nos entrenós basais fundamentais nos mecanismos de tolerância à herbivoria e ao fogo. Caules de secção circular (elíptica em *Dactylis*), ocos (*e.g.*, Pooideae) ou maciços (*e.g.*, Panicoideae e Chloridoideae), designados por colmos.

Folha. Folhas alternas, lineares e paralelinérveas. Inserção das folhas dística, raramente em espiral e jamais em três fiadas (como na fam. Cyperaceae). Geralmente sésseis (com um pseudopecíolo nos bambus), de limbo linear e bainha conspícua, aderente ao caule, raramente fechada (*e.g.*, *Melica*). No encontro do limbo e da bainha, geralmente presente uma lígula membranosa ou reduzida a um conjunto de pelos.

Inflorescência. Inflorescência elementar, uma espigueta com uma a muitas flores (v. figuras e esquemas no vol. I) As espiguetas podem ser sésseis (*e.g.*, *Lolium*, «azevéns») ou posicionarem-se na extremidade de um caule filiforme (*e.g.*, *Festuca* e *Avena*), incorretamente apelidado por pedicelo. Cada espigueta é delimitada inferiormente por duas glumas – gluma inferior e gluma superior. Secundariamente, pode existir uma única gluma; *e.g.*, *Lolium*, «azevéns». As glumas têm uma origem bracteolar e geralmente são escariosas, *i.e.*, secas, membranáceas, um tanto firmes, de cores mortiças e algo translúcidas. As glumas e as flores inserem-se alternadamente, e no mesmo plano, num pequeno eixo caulinar em ziguezague: a ráquila[1]. O número de flores por espigueta é muito variável; *e.g.*,

uma em *Agrostis*, duas em *Holcus* e muitas em *Bromus* e *Festuca*. Nas espiguetas multifloras, a primeira flor localiza-se acima da gluma inferior, a segunda flor da gluma superior, a terceira flor, por sua vez, situa-se imediatamente acima da primeira flor, e assim por diante. Muitos géneros de gramíneas têm uma (*e.g.*, *Panicum*) ou mais (*e.g.*, duas em *Anthoxanthum*) flores estéreis. Noutros géneros coexistem espiguetas estéreis e férteis (*e.g.*, *Cynosurus*), as primeiras geralmente com uma função de proteção. Em *Setaria* e *Pennisetum*, as espiguetas estão rodeadas por pedicelos estéreis (sem espiguetas) também com uma função de proteção.

Nas gramíneas não domesticadas, as espiguetas desarticulam-se acima ou abaixo das glumas na maturação. No primeiro caso, as espiguetas caem ao solo incólumes (*e.g.*, *Polypogon*). No segundo caso, as glumas permanecem na planta suspensas na extremidade dos pedicelos (*e.g.*, *Agrostis*). Nas espécies com espiguetas multifloras desarticuladas acima das glumas, as sementes tombam no solo protegidas pelas glumelas, individualizadas ou agrupadas (*e.g.*, várias *Avena*).

As espiguetas agrupam-se em inflorescências de ordem superior de estrutura muito variada, por norma de posição terminal, *i.e.*, situadas no ápice dos colmos (as espigas femininas do milho-graúdo são uma exceção). A panícula de espiguetas (*e.g.*, *Avena*), a espiga de espiguetas (*e.g.*, *Hordeum vulgare*, «cevada», *Secale cereale*, «centeio», *Triticum*, «trigos», e *Zea mays*, «milho-graúdo») e o cacho de espigas de espiguetas (*e.g.*, várias espécies dos géneros pratenses tropicais *Panicum* e *Brachiaria*) contam-se entre as inflorescências mais frequentes na família das gramíneas. A inserção em espiral das ramificações das inflorescências é comum nos grupos tropicais; *e.g.*, as cariopses do milho-graúdo (*Zea mays*) surgem embebidas alternas em espiral num eixo engrossado – o carolo. Nas Pooideae repete-se a filotaxia alterna disticada das folhas. Por exemplo, nas panículas de *Avena*, e de muitos outros géneros, entrenós longos alternam com entrenós curtos, formando-se pseudoverticilos de ramificações, por torção dos entrenós espacialmente dispersos ou orientados para o mesmo lado.

Flor. Flores inconspícuas, anemófilas, hermafroditas ou por vezes unissexuais (v. figuras e esquemas no vol. 1). Cada flor de Poaceae está envolta por duas glumelas. As glumelas são peças bracteolares, escariosas, de inserção alterna disticada no eixo da flor, dispostas no mesmo plano das glumas. Na maior parte das gramíneas (exceto bambus e Ehrhartoideae), a glumela inferior – a lema – é maior e envolve a glumela superior – a pálea –, formando-se uma cavidade fechada que encerra as restantes estruturas da flor. Na extremidade ou no dorso, quer das glumas quer das glumelas, observa-se frequentemente uma estrutura delgada ou setiforme, mais ou menos longa e rígida, conhecida por arista (= pragana ou saruga). A vibração induzida nas aristas das glumelas pelo vento auxilia o enterramento das sementes no solo. Nas espécies com aristas geniculadas (com um pequeno «cotovelo») – *e.g.*, *Avena* –, as espiguetas ou as flores, com as sementes inclusas, retidas em pequenas irregularidades dos solos, são empurradas para o interior do solo por movimentos higroscópicos da arista. O calo da semente – um tufo de pelos localizado na base das glumelas – funciona de forma análoga a um anzol, dificultando o arranque da semente do solo. A arista poderá ainda precaver a herbivoria (*e.g.*, as aristas dificultam o corte, o arranque e a deglutição das plantas), auxiliar a dispersão (*e.g.*, sementes suspensas no pelo dos mamíferos – dispersão ectozoocórica) e, já no solo, facilitar a queda das glumelas e a germinação da semente.

As Poaceae têm flores nuas: o perianto está reduzido a duas (com frequência três nas Bambusoideae e em alguns grupos de Ehrhartoideae) escamas muito pequenas (lodículas), situadas entre a glumela superior e o verticilo dos estames, que incham e forçam a abertura das espiguetas na ântese. As lodículas correspondem, possivelmente, às peças do verticilo superior de um perigónio arcaico. Acima das lodículas encontram-se três estames, raramente seis (*e.g.*, bambus e *Oryza*), dois (*e.g.*, *Anthoxanthum*) ou um (*e.g.*, *Festuca*), com anteras basifixas sagitadas. Ovário de três carpelos (frequentemente parecendo dois), sincárpico com um único lóculo, com um primórdio seminal e dois estigmas sésseis, plumosos e secos. A parede interna do ovário funde-se com o tegumento externo do primórdio, uma característica única entre as angiospérmicas.

O grão de pólen das gramíneas é tricelular e viável durante um curto período de tempo. As gramíneas são autogâmicas (*e.g.*, *Triticum aestivum*, «trigo-mole») ou, mais frequentemente, alogâmicas de polinização estritamente anemófila. Nestas espécies, o vento faz vibrar as anteras e transporta o pólen. Os colmos e as inflorescências impulsionados pelas mesmas forças vibram e oscilam, promovendo, em simultâneo, a suspensão do pólen no ar e a sua captura. Os indivíduos coespecíficos (da mesma espécie), com frequência, encanam e florescem subitamente e em simultâneo. Este comportamento, além de facilitar a polinização, permite que os caules se apoiem uns nos outros para resistir aos efeitos mecânicos do vento e diminui os riscos de herbivoria, uma estratégia semelhante à seguida pelos cardumes perante o ataque de predadores.

Fruto e semente. Indeiscente, seco (rara vez carnudo), com um pericarpo intimamente soldado às paredes do ovário, geralmente encerrado por uma lema e uma pálea persistentes, designado por cariopse. Sementes endospérmicas com um cotilédone muito modificado (escutelo). Endosperma constituído por um grande número de células mortas na semente madura. Embrião numa posição lateral com meristemas caulinar e radicular, radícula e folhas bem diferenciadas. Consoante as espécies, a semente apresenta-se (sementes vestidas) ou não (sementes nuas) revestida pelas glumelas.

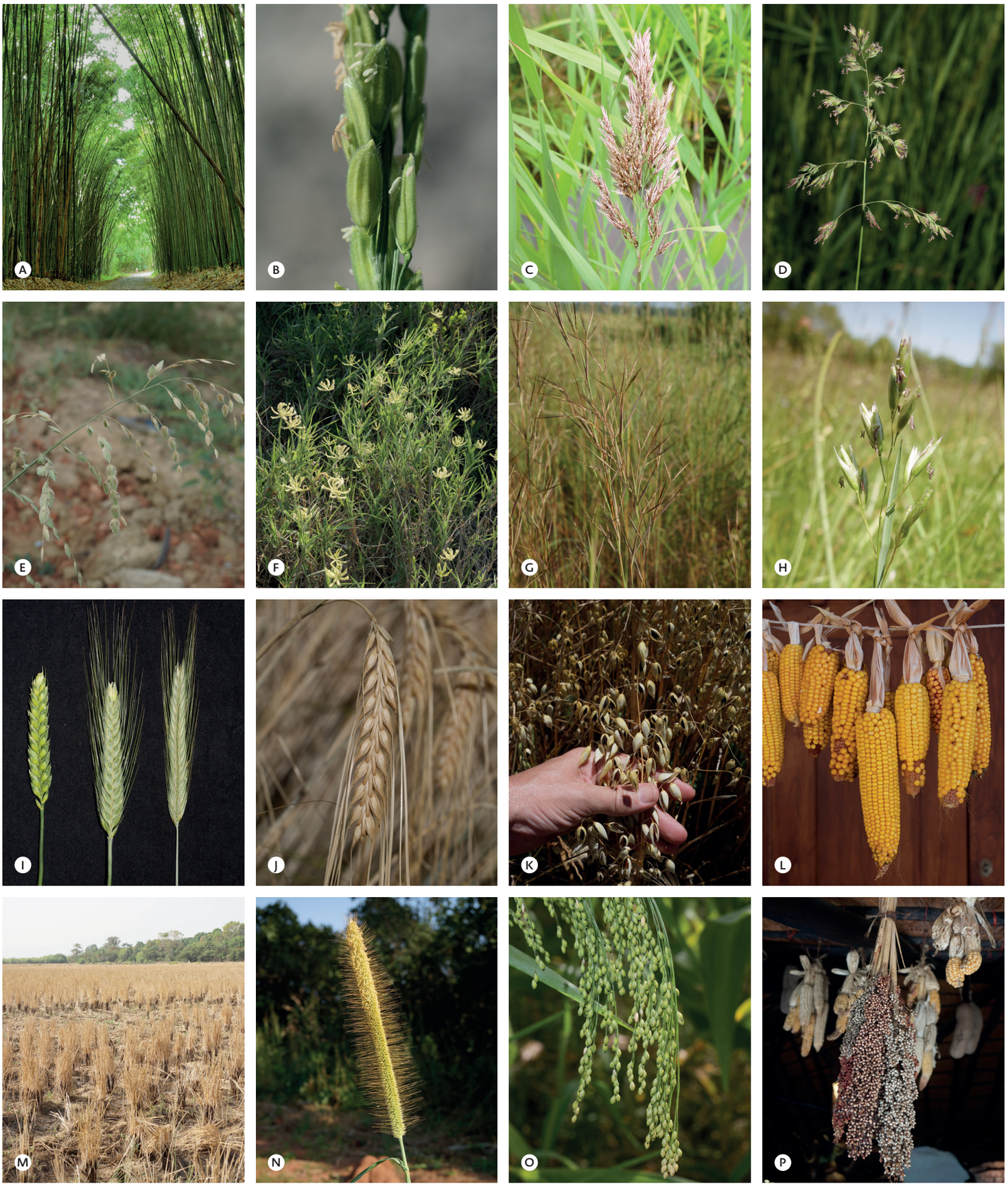


FIGURA 89

Poales. Poaceae. Bambusoideae: A) *Phyllostachys bambusoides*. **Ehrhartoideae: B)** *Oryza sativa*. **Arundinoideae: C)** *Phragmites australis*. **Pooideae: D)** *Poa pratensis*. **Chloridoideae: E)** *Eragrostis superba*; **F)** *Chloris flabellata*. **Panicoideae: G)** *Anadelphia afzeliana*. **Danthonioideae: H)** *Danthonia decumbens*. **As sementes das Poaceae são a principal fonte de energia da alimentação humana: I)** *Triticum aestivum* (à esquerda), ×*Triticosecale* (no centro da figura) e *Secale cereale* (à direita); **J)** *Hordeum vulgare*; **K)** *Avena sativa*; **L)** *Zea mays*; **M)** Campo de arroz (*Oryza sativa*) de *bafon* (águas doces) na estação seca na Guiné-Bissau; **N)** *Cenchrus americanus*; **O)** *Panicum miliaceum*; **P)** *Sorghum bicolor*. [A) Cortesia de Paulo Ventura Araújo. Jardim Botânico de Coimbra. B) Alcácer do Sal. C) Foz do Cávado, Fão. D) Bragança. E) Benguela, Angola. F) Praia do Sumbe, Angola. G), M) e N) Guiné-Bissau. H) Ilha Terceira, Açores. I), J), K), L), M) e O) Bragança. P) Lubango, Angola.]

Distribuição e diversidade. Fam. enorme (c. 11 000 sp. distribuídas por 792 gén.), cosmopolita. Cerca de um quinto do coberto vegetal mundial é dominado por gramíneas. A história evolutiva das gramíneas foi discutida no volume II desta série. Nenhum outro grupo de plantas teve uma influência tão grande na trajetória das civilizações humanas como as gramíneas (v. Scott, 2017). O aquecimento global traduz-se num alargamento da área de distribuição das infestantes-gramíneas em C4, como bem se vê em Portugal com a recente subida em altitude do *Paspalum dilatatum* e a naturalização massiva de exóticas dos gén. *Eragrostis*, *Digitaria*, *Pennisetum* e *Setaria*.

Observações taxonómicas. As gramíneas são atualmente divididas em 12 subfamílias (GPWG, 2001; GPWG II, 2012) estando representadas em Portugal sete subfamílias, indígenas ou naturalizadas:

- Subfam. Bambusoideae – plantas C3 geralmente lenhosas, de folhas pseudopecioladas, com três lodículas e mais de três estames, de distribuição maioritariamente tropical ou subtropical (bambus); *e.g.*, *Phyllostachys aurea*, «bambu-do-japão», aparece escapada de cultura nas ilhas e no NW de Portugal continental (Figura 89-A);
- Subfam. Ehrhartoideae – plantas C3, anuais ou perenes, herbáceas a lenhosas na base; espiguetas assimétricas com glumas vestigiais a muito pequenas; estames geralmente mais de três; grande número de espécies aquáticas, mais frequente no hemisfério sul; *e.g.*, *Oryza sativa*, «arroz-asiático», e *Zizania aquatica*, «arroz-selvagem» (Figura 89-B);
- Subfam. Arundinoideae – subfamília imperfeitamente circunscrita muito próxima das Pooideae; plantas maioritariamente C3, perenes, herbáceas a algo lenhosas; caules geralmente fistulosos; *e.g.*, *Arundo donax*, «cana», e *Phragmites communis*, «caniço» (Figura 89-C);
- Subfam. Pooideae – plantas C3, anuais ou perenes, herbáceas; caules fistulosos; identificáveis no campo pelos seus nós engrossados e salientes; florescem geralmente antes das plantas C4; distribuição maioritariamente temperada e mediterrânica; maioria dos cereais (*e.g.*, *Triticum* spp., *Secale cereale*, *Avena* spp. e *Hordeum vulgare*) e das gramíneas indígenas da Europa; dominantes ecológicas nas pastagens temperadas e mediterrânicas europeias (*e.g.*, *Poa* spp., *Festuca* spp. e *Arrhenatherum* spp.) (Figura 89-D);
- Subfam. Chloridoideae – plantas C4, anuais ou perenes, herbáceas; caules sólidos ou fistulosos; mais frequentes em solos secos nas regiões tropicais; *e.g.*, gén. *Chloris*, *Cynodon*, *Eleusine*, *Eragrostis* e *Spartina* (Figura 89-E, F);
- Subfam. Panicoideae – plantas maioritariamente C4, anuais ou perenes, geralmente herbáceas de caules sólidos; espiguetas dorsalmente comprimidas; mais abundantes nos trópicos; inclui muitas plantas alimentares cultivadas (*e.g.*, *Saccharum officinale*, *Sorghum bicolor*, *Panicum miliaceum* e *Zea mays*), plantas forrageiras tropicais (*e.g.*, *Dichanthium* spp., *Bothriochloa* spp. e *Andropogon* spp.), infestantes (*e.g.*, *Sorghum halepense*, *Imperata cylindrica* e sp. do géneros *Echinochloa* e *Paspalum*) e as espécies com dominância ecológica (*e.g.*, *Andropogon gerardi* e *Schizachyrium scoparium* na *tall grassland* norte-americana, a *Themeda triandra* nas pastagens do Este africano, ou o *Andropogon gayanus* ou a *Anadelphia afzeliana* nas savanas do Oeste africano (Figura 89-G);
- Subfam. Danthonioideae – subfamília de gramíneas C3 pouco representada na Europa; *e.g.*, *Danthonia decumbens* e *Cortaderia selloana*, «cortaderia» (Figura 89-H).

Usos. Família de enorme importância económica. 70% da superfície agrícola mundial é cultivada com gramíneas e 50% das calorias consumidas pela humanidade provêm de espécies cultivadas de gramíneas (Figura 89-I a P). Comecemos pelas Poaceae mais cultivadas em Portugal para obtenção de semente: *Triticum aestivum*, «trigo-mole»; *T. durum*, «trigo-duro»; *Secale cereale*, «centeio»; ×*Triticosecale*, «triticale», um híbrido de centeio e trigo-mole; *Hordeum vulgare*, «cevada-exástica ou cevada-dística», com uma designação comum que reflete o número de fiadas de espiguetas férteis quando se observa a espiga de topo (duas ou seis); *Avena sativa*, «aveia»; *Zea mays*, «milho-graúdo»; *Oryza sativa*, «arroz-asiático»; e *Phalaris canariensis*, «alpista». Em África têm grande expressão outros cereais, como o *Cenchrus americanus* (=*Pennisetum glaucum*), «milheto, massango-liso, quicuio», o *Sorghum bicolor* subsp. *bicolor* (= *S. vulgare*), «milho-zaburro, massambala», e, mais localizadamente, a *Eleusine coracana*, «pé-de-galo», no Leste de África, Índia e Nepal, a *Digitaria exilis*, «fónio», no Oeste de África (na Guiné-Bissau diz-se que é menos prejudicial para os diabéticos), e o *Eragrostis tef*, «tef», dos planaltos da Etiópia. A *Oryza glaberrima*, «arroz-africano», é um domesticado oeste-africano em franca regressão. A *Zizania aquatica*, «arroz-selvagem», é sobretudo cultivada no Canadá.

No território português, atualmente só cultivam dois trigos: trigo-mole e trigo-duro. No passado, foram cultivadas outras espécies, como o *Triticum spelta*, «espelta», e o *T. diccocum*, o ancestral do trigo-duro, que terá sido o trigo dominante no período romano. Deixaram também de se cultivar para grão a *Avena byzantina*, «aveião», a *A. strigosa*, «aveia-preta» (ainda usada em algumas misturas pratenses), e o *Panicum miliaceum*, «milho-miúdo», este último substituído pelo milho-graúdo introduzido a partir da América Central. O milho-miúdo vê-se, pontualmente, a infestar milho, escapado a partir de misturas de sementes para aves de gaiola. A *Setaria italica*, «milho-painço», teve alguma relevância na Europa temperada.

A *Saccharum officinarum*, «cana-do-açúcar», é a mais importante planta açucareira e uma importante planta energética. Bebem-se infusões de *Cymbopogon citratus*, «erva-príncipe», e fazem-se móveis com diversas espécies de bambus. A cobertura de telhados com gramíneas é por

demais conhecida; *e.g.*, colmos de centeio no Norte de Portugal. O *Arundo donax*, «cana», tem o mesmo uso e é importante na compartimentação de terras agrícolas. Inúmeras gramíneas têm interesse na alimentação animal, tanto nas regiões temperadas ou mediterrânicas (*e.g.*, gén. *Agrostis*, *Festuca*, *Bromus*, *Cynodon*, *Holcus* e *Dactylis*) como nas tropicais (*e.g.*, gén. *Brachiaria*, *Dichanthium*, *Bothriochloa*, *Andropogon* e *Paspalum*). O *S. bicolor* subsp. *drummondii* (= *S. sudanense*), «erva-do-sudão», e o *S. halepense* são importantes culturas forrageiras. Os melhores lameiros do NE de Portugal são dominados pelo *Holcus lanatus*; a sua substituição primeiro por *Arrhenatherum elatius* subsp. *bulbosum* e depois por *Agrostis* são os melhores sinais do seu empobrecimento florístico e da perda de produtividade e do valor forrageiro da erva. Algumas ornamentais, como sejam várias espécies de bambus dos géneros *Fargesia*, *Phyllostachys* e *Pleioblastus*, e outras gramíneas, como *Ammophila arenaria*, *Festuca glauca*, *Pennisetum alopecuroides*, *P. staceum* e *Stipa tenuissima*. A plantação de *Cortaderia selloana* está proibida. Os relvados são um ramo complexo da agronomia; em Portugal semeia-se ou transplanta-se um vasto número de espécies, em diferentes combinações consoante o tipo de uso (*e.g.*, lazer, golfe e desportos de equipa), macroclima e disponibilidade de água para rega, entre as quais se citam *Agrostis capillaris*, *A. stolonifera*, *Festuca arundinacea*, *F. rubra*, *Lolium perene* e *Poa pratensis* para as regiões mais frias e não só, e *Axonopus affinis*, *Cenchrus* (*Pennisetum*) *clandestinus*, *Cynodon dactylon*, *Paspalum vaginatum*, *Stenotaphrum secundatum* e *Zosya japonica* adaptadas a regiões quentes e oceânicas.

FIGURA 90
Zingiberales. Cannaceae.
A) *Canna indica*.
B) Strelitziaceae. *Ravenala madagascariensis*.
[A) Cortesia de Paulo Ventura Araújo. B) Bissau, Guiné-Bissau.]

Algumas das infestantes agrícolas mais graves na Europa são gramíneas; *e.g.*, *Cynodon dactylon*, «grama», e várias espécies dos gén. *Digitaria*, *Echinochloa*, *Paspalum* e *Panicum*. O *Paspalum dilatatum*, o *Pennisetum villosum* e o *P. setaceum* são invasoras agressivas em meio urbano. A *Cortaderia selloana*, «erva-das-pampas», é, na atualidade, a mais perigosa invasora das áreas de clima oceânico da Península Ibérica. O *Cenchrus* (*Pennisetum*) *clandestinus* ameaça a produtividade das pastagens açorianas. A *Arundo donax*, «cana», é uma importante invasora das margens de meios dulçaquicolas lênticos. Nos sapais teme-se o avanço do *Stenotaphrum secundatum* e da *Spartina patens*. Nos trópicos, as infestações de *Imperata cylindrica* chegam a forçar o abandono da terra agrícola.

Zingiberales

Ordem com oito famílias de plantas herbáceas rizomatosas de grande dimensão. Os Zingiberales são uma das poucas ordens de angiospérmicas com um naipe consistente de sinapomorfias morfológicas inconfundível. Geralmente diferenciam um pseudocaule, constituído pelas bainhas foliares firmemente justapostas. Folhas alternas, espiraladas, numa (todas para o mesmo lado) ou em duas fiadas (disticadas), diferenciadas em bainha, pecíolo e limbo, de nervação peninérvea; limbo enrolado num tubo no interior dos gomos. Brácteas de grande dimensão. Flores trímeras, de verticilos iguais (homoclamídeas) ou diferentes (heteroclamídeas), zigomórficas ou assimétricas. A presença de um labelo é uma importante característica das Cannaceae, Zingiberaceae e outras. Gineceu tricarpelar ínfero com nectários septais. Sementes com arilo, endosperma e perisperma. Grupo não representado com espécies indígenas na Europa. Além dos exemplos referidos a respeito das Musaceae e Zingiberaceae, entre outras plantas de interesse citam-se a *Canna indica* (Cannaceae), «cana-da-índia», e as muito ornamentais *Strelitzia* (Strelitziaceae), «estrelícias», *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae), «árvore-do-viajante», *Maranta* (Marantaceae) e *Heliconia* (Heliconiaceae) (Figura 90).

Musaceae

Hábito. Ervas grandes, monoicas.

Folha. Folhas alternas, espiraladas, simples, inteiras, completas, de pecíolos curtos, peninérveas, com nervuras secundárias inseridas perpendicularmente na nervura média.

Flor. Flores trímeras, unissexuais, zigomórficas, homoclamídeas, sintépalas com a tépala superior do verticilo mais interno livre e distinta. Ovário tricarpelar, ínfero.

Fruto. Uma pseudobaga.

Distribuição e diversidade. Três géneros – *Ensete*, *Musa* e *Musela* – e 80 espécies, de distribuição paleotropical (África e SE da Ásia).

Usos. O *Ensete ventricosum*, «ensete», é muito cultivado pelas suas raízes tuberosas na Etiópia. A *Musa textilis*, «cânhamo-de-manila», é uma grande cultura têxtil no SE asiático. As bananeiras mais cultivadas são diploides e poliploides de M. *acuminata* e híbridos diversos de M. *acuminata* × M. *balbisiana* (M. × *paradisiaca*) (Figura 91). A ornamental *Musa basjoo* é mais resistente à geada do que a M. *acuminata*, sendo cultivada no país.

Zingiberaceae

Hábito. Ervas aromáticas, geralmente adaptadas a ambientes sombrios.

Folha. Folhas alternas, disticadas, simples, inteiras, geralmente completas, liguladas, com um limbo bem diferenciado de nervação peninérvea.

Inflorescência. Um cacho ou espiga de inflorescências parciais cimosas.

Flor. Geralmente grandes. Trímeras, hermafroditas, zigomórficas ou assimétricas, heteroclamídeas. Cálice sinsépalo. Corola simpétala em grau variável, geralmente com um segmento maior que os restantes. Um estame fértil parcialmente concrescente com o pistilo; quatro estaminódios, dois deles grandes e concrescentes num lábio proeminente (labelo). Ovário tricarpelar, ínfero. Dois nectários no ápice do ovário.

Fruto. Seco ou carnudo.

Distribuição e diversidade. Ausente da Europa e América do Norte. Ca. 51 gén. e 1600 sp. de distribuição tropical.

Usos. Várias especiarias; *e.g.*, *Zingiber officinale*, «gengibre», *Curcuma longa*, «curcuma», *Kampferia galanga*, «galanga», e o cardamomo, designação coletiva de três espécies cultivadas, *Elettaria cardamomum*, *Amomum villosum* e A. *subulatum*, sendo a primeira a mais relevante. Tanto o gengibre como a curcuma são cultivados em horta em Portugal. Muitas ornamentais, entre as quais a notável *Etlingera* (*Nicolaia*) *elatior*, «rosa-de-procelana». O *Hedychium gardnerianum*, «roca-de-velha», é uma invasora ornamental, de rizomas edíveis, originária dos Himalaias, terrível nos Açores e em muitas regiões montanhosas tropicais (Figura 92).

FIGURA 91

FIGURA 92

FIGURA 91
Zingiberales. Musaceae. *Musa acuminata*, cultivada na ilha da Madeira.

FIGURA 92
Zingiberales. Zingiberaceae. Fisionomia (**A**) e rizomas após corte da parte aérea (**B**) de *Hedychium gardnerianum*, roca-de-velha, uma das invasoras que maiores estragos causa no arquipélago dos Açores.

ORDENS BASAIS DE EUDICOTILEDÓNEAS E GUNNERALES

Ranunculales

Os Ranunculales vão de plantas herbáceas a árvores, por vezes com látex amarelo a vermelho. Folhas alternas inseridas em espiral, simples por norma recortadas, ou compostas pinadas ou palmadas. Flores hermafroditas ou unissexuais, normalmente actinomórficas, homoclamídeas ou heteroclamídeas, acíclicas ou trímeras. Nectários nas peças do perianto. Estames três a indefinidos, em espiral ou verticilados. Gineceu mono a pluricarpelar, apocárpico ou paracárpico, súpero. Frutos variáveis.

Sete famílias (APG), três delas representadas na flora portuguesa: Papaveraceae, Ranunculaceae e Berberidaceae. As Berberidaceae têm uma distribuição maioritariamente temperada, com um representante em Portugal, *Berberis maderensis*, um endemismo da ilha da Madeira (Figura 93-A). São cultivadas várias espécies ornamentais de *Berberis* e *Mahonia*, sobretudo *B. thunbergii* e *M. bealei*, que podem atuar como hospedeiros alternantes (não obrigatórios) da perigosa ferrugem-negra dos cereais (*Puccinia graminis*, Pucciniaceae). De várias espécies de *Menispermaceae* sul-americanas extrai-se o curare, tradicionalmente usado na preparação de flechas envenenadas. A *Akebia quinata* (Lardizabalaceae), conhecida por trepadeira-chocolate, de frutos edíveis, é cultivada no país por curiosidade (Figura 93-B).

Papaveraceae

Hábito. Herbáceas anuais ou perenes, mais raramente arbustos. Presença frequente de látex amarelo (*e.g.*, em *Chelidonium majus*), branco (*e.g.*, em *Papaver*) ou translúcido. Muitas Papaveraceae são venenosas.

Folha. Folhas alternas, pelo menos na base dos caules, sem estípulas, geralmente muito recortadas e abraçando o caule na base (folhas amplexicaules).

Flor. Por vezes de grande tamanho, cíclicas, heteroclamídeas, dialipétalas, actinomórficas (por vezes zigomórficas; *e.g.*, *Fumaria*) e hermafroditas. Duas sépalas prontamente caducas envolvendo a flor em botão. Geralmente quatro, por vezes seis, pétalas enrodilhadas nos botões florais. Estames geralmente indefinidos (dois em *Fumaria*) e cortar filamentos por vezes petaloides. Carpelos dois a indefinidos. Ovário sincárpico, súpero e de placentação parietal. Polinização entomófila.

Fruto e semente. Uma cápsula (*e.g.*, *Papaver*), um aquénio (*e.g.*, *Fumaria*) ou uma síliqua (*e.g.*, *Chelidonium*). Sementes frequentemente com arilo dispersas por formigas.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (43 gén. e ca. 800 sp.). Mais frequente em territórios

FIGURA 93
Ranunculales. Berberidaceae: A) *Berberis maderensis*, um endemismo da ilha da Madeira, único representante indígena da família em Portugal. **Lardizabalaceae: B)** *Akebia quinata*. [B) Wikimedia Commons.]

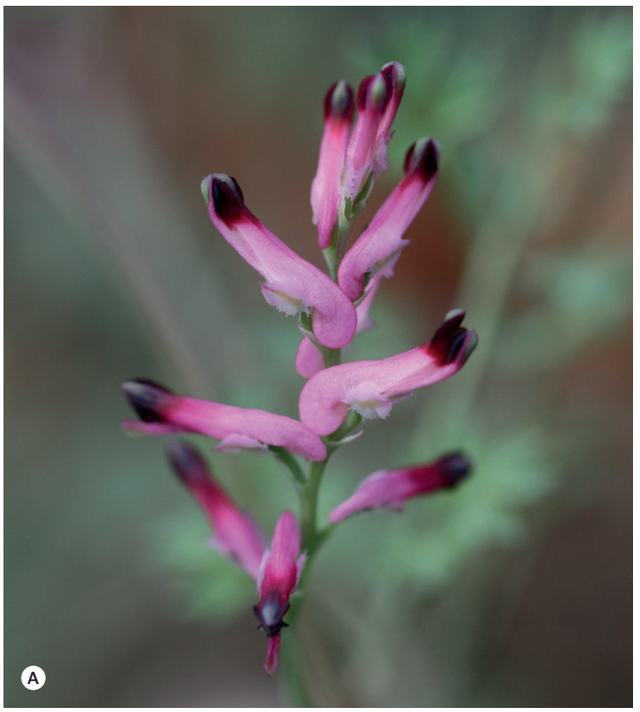


FIGURA 94

temperados. Oito géneros indígenas de Portugal, sendo os mais diversos em espécies *Papaver* e *Fumaria* (Figura 94-A). O *Chelidonium majus* é uma erva ruderal muito frequente (Figura 94-B).

Usos. Várias espécies com interesse ornamental e medicinal. A *Eschscholzia californica*, «papoila-da-califórnia», é muito cultivada em jardim e para guarnecer taludes; está naturalizada em Portugal continental. A *Lamprocapnos* (*Dicentra*) *spectabilis*, «coração-de-maria», é menos comum. A morfina (analgésico), a codeína (medicamento para a tosse e dores de garganta) e a heroína são produzidas a partir do látex (depois de seco designado por ópio) da *Papaver somniferum*, subsp. *somniferum* «dormideira», planta também usada como ornamental e em pastelaria (sementes), e assilvestrada no país. O látex de *Chelidonium majus* é usado para cauterizar cravos.

Ranunculaceae

Hábito. Herbáceas, com menos frequência trepadeiras (*e.g.*, *Clematis*) ou arbustos.

Folha. Folhas alternas, espiraladas, simples, de recorte marginal, muitas vezes profundamente recortadas, peninérveas ou palminérveas.

Flor. Provavelmente a família com maior diversidade estrutural da flor de todas as angiospérmicas (Ronse De Craene, 2010). Flores homoclamídeas ou heteroclamídeas, normalmente actinomórficas, com peças inseridas num recetáculo bem desenvolvido. Quatro ou muitas tépalas, ou 4-5 sépalas e 4-5 pétalas. Um nectário na base da face interna das pétalas ou das tépalas internas. Estames indefinidos, com anteras de deiscência longitudinal. Gineceu

FIGURA 95

FIGURA 94
Ranunculales. Papaveraceae.
A) *Fumaria reuterii*; N. B., perianto de duas sépalas ovadas, brancas, denticuladas.
B) *Chelidonium majus*; N. B., perianto de quatro pétalas.
[A) Bragança. B) Porto.]

FIGURA 95
Ranunculales. Ranunculaceae.
A) *Clematis vitalba*; N. B., as pétalas já caíram na maior parte das flores, persistindo os estames.
B) *Delphinium halteratum* subsp. *verdunense*.
[A) e B) Bragança.]

súpero, apocárpico, com cinco a numerosos carpelos. Polinização entomófila, menos vezes anemófila.

Fruto. Fruto múltiplo de folículos (*e.g.*, *Aquilegia*) ou aquénios (*e.g.*, *Ranunculus*).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (43 gén. e mais de 2300 sp.). Cosmopolita, de grande expressão no hemisfério norte. Dez géneros em Portugal, com a maior parte das espécies concentradas no género *Ranunculus* (Figuras 28 e 95).

Usos. Muitas espécies com interesse ornamental; *e.g.*, gén. *Aquilegia*, *Delphinium*, *Clematis*, *Consolida* e *Helleborus*. Muitas espécies tóxicas para mamíferos (*e.g.*, *Aconitum* spp. e *Clatha palustris*).

Proteales

Grupo morfologicamente heterogéneo com quatro famílias, sem representantes indígenas em Portugal. As relações de parentesco entre as quatro famílias de Proteales não haviam sido identificadas pelos sistemas de classificação de base morfológica. Os Proteales são geralmente lenhosos, com flores de perianto tetrâmero não diferenciado em cálice e corola, e de estames epipétalos. Sementes sem ou com escasso endosperma.

Platanaceae

Hábito. Árvores. Ramos em ziguezague. Casca destacando-se em placas.

FIGURA 96
Proteales. Platanaceae. *Platanus orientalis* no *habitat* natural nos rios torrenciais dos Balcãs. [Sinop, Turquia.]

Folha. Folhas alternas, palminérveas e palmatilobadas. Estípulas encapsulando um gomo axilar.

Inflorescência. Inflorescências globosas e compactas (capitadas).

Flor. Flores unissexuais, pequenas. Estames curtos com o conetivo prolongado num apêndice. Ovário pluricarpelar sincárpico, súpero, com dois primórdios seminais, um dos quais aborta precocemente.

Fruto. Frutos secos (aquénios) agrupados em infrutescências globosas.

Distribuição e diversidade. Fam. muito pequena (1 gén., 8 sp.). Américas do Norte e Central, SE da Europa, Ásia Menor e SW asiático.

Usos. A *Platanus orientalis* var. *acerifolia* (= *P. hibrida*), «plátano», é uma importante árvore ornamental e de arruamento, com madeira de boa qualidade, localizadamente escapada de cultura em Portugal continental, na margem de rios de caudal permanente (Figura 96).

Proteaceae

Hábito. Árvores ou arbustos com raízes proteoides (v. vol. I).

Folha. Folhas alternas, coriáceas, simples, inteiras ou profundamente recortadas (*e.g.*, *Grevillea*), de forma muito variável (*e.g.*, aciculares em *Hakea*), peninérveas e sem estípulas.

Inflorescência e flor. Inflorescências variáveis. Flores grandes, actinomórficas ou zigomórficas. Quatro tépalas petaloides, livres ou soldadas num tubo. Quatro estames opostos às tépalas, soldados a estas pelos filetes (epipétalos), por vezes apenas a antera visível. Gineceu súpero de um carpelo e estilete persistente, frequentemente longo e anguloso.

Fruto. Fruto seco do tipo folículo, com menos frequência um aquénio, uma noz ou um fruto carnudo (drupa).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (77 gén. e ca. 1700 sp.). Pantropical, dois centros de diversidade na Austrália e África do Sul. Ausente da Europa.

Usos. Interesse maioritariamente ornamental; *e.g.*, *Grevillea robusta* e espécies e híbridos de *Leucospermum* ou de *Protea* (Figura 97-A). As sementes de *Macadamia integrifolia*, «macadâmia», têm um grande valor comercial, uma espécie que pode ser cultivada com sucesso em Portugal (Figura 97-B). A *Hakea decurrens* subsp. *physocarpa* (*H. sericea* auct.) é uma perigosa invasora no Sul da Europa, em franca expansão nos xistos das áreas mais oceânicas do Norte e Centro do país.

FIGURA 97

Buxales

Pequena ordem com uma família (Buxaceae) num total de ca. 80 espécies de plantas lenhosas de folhas persistentes e flores pequenas unissexuais.

Buxaceae

Morfologia. Pequenas árvores ou arbustos monoicos. Folhas persistentes, simples, normalmente opostas. Flores pequenas, discretas, unissexuais, homoclamídeas, actinomórficas. Tépalas 4-6 de cores mortas. Estames 4-6 ou muitos, opostos às tépalas. Ovário súpero, de três carpelos e três estiletes livres e salientes. Fruto seco, uma cápsula com poucas sementes.

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (6 gén. e ca. 65 sp.). Grande área de distribuição, ausente da Austrália e das áreas mais frias do hemisfério norte. Uma espécie indígena de Portugal continental – *Buxus sempervirens*, «buxo» – restringida aos vales dos grandes rios de Trás-os-Montes e às serras calcárias do Centro-Oeste. A perceção de que o buxo é indígena de Portugal é recente (Aguiar *et al.*, 1999) (Figura 98).

Usos. O *Buxus sempervirens* é muito cultivada em jardins e sebes; tem uma excelente madeira para torno, procurada para o fabrico de ponteiras de gaitas de foles e cabos de navalhas nas terras de Miranda.

Gunnerales

Pequena ordem com duas famílias e cerca de 60 espécies de plantas geralmente dioicas. Folhas estipuladas,

FIGURA 98

palminérveas, serradas ou dentadas. Flores nuas ou com um ou dois verticilos de pequenas tépalas. O *Myrothamnus flabellifolius* (Myrothamnaceae), a «planta-da-ressurreição», uma árvore do Sul de África (inc. Angola e Moçambique), tem a extraordinária capacidade de recuperar a turgescência e reverdecer as folhas, aparentemente senescentes, após períodos prolongados de seca, um caso único entre as plantas lenhosas (Moore *et al.*, 2007). A *Gunnera tinctoria* (Gunneraceae), uma planta herbácea de enormes folhas palminérveas proveniente do Chile, é uma invasora devastadora nas terras altas dos Açores. As *Gunnera* (gén. único de Gunneraceae) são as únicas plantas com flor que estabelecem simbioses com bactérias azul-esverdeadas (gén. *Nostoc*) fixadoras de azoto (Osborne & Bergman 2008; v. vol. 1).

FIGURA 97
Proteales. Proteaceae.
A) *Protea angolensis*. **B)** *Macadamia integrifolia*. [A) Cortesia de António Antunes Martins. Angola. B) Cultivada no Jardim Botânico Atlântico, Gijón, Espanha.]

FIGURA 98
Buxales. Buxaceae. *Buxus sempervirens* nas margens do rio Sabor; N. B., frutos derivados de um gineceu súpero sincárpico de três carpelos e três estigmas livres.

ORDENS BASAIS DE SUPER-ROSÍDEAS

Saxifragales

Os Saxifragales são, como se referiu na introdução ao APG IV, mais uma ordem morfologicamente heterogénea revelada pela filogenia molecular. Ainda assim, constataram-se algumas características morfológicas comuns, como sejam as folhas com dentes glandulosos, presença frequente de hipanto, anteras basifixas que abrem por fendas longitudinais, carpelos livres ou distalmente livres, estiletes individualizados (um por cada carpelo) e fruto seco deiscente (Cole *et al.*, 2019). Reúnem 15 famílias, cinco delas representadas em Portugal: Crassulaceae, Cynomoriaceae, Haloragaceae, Paeoniaceae e Saxifragaceae (Figura 99).

Das Paeoniaceae, habitam no país duas espécies florestais ou de orla de bosque conhecidas por rosas-de-lobo ou rosas-albardeiras (*Paeonia broteroi* e *P. officinalis* subsp. *microcarpa*), fáceis de manter em jardim. No mercado há diversas *Paeonia* ornamentais, sendo a maioria seleções de *P. lactiflora*, oriunda no Este da Ásia. O género *Myriophyllum* (Haloragaceae), com três espécies indígenas, é muito usado em aquariofilia e contém algumas invasoras aquáticas agressivas, como o *M. aquaticum*. As Saxifragaceae (gén. *Saxifraga* e *Chrysosplenium*) portuguesas são plantas herbáceas delicadas, de *habitat* rupícolas húmidos, orla de bosque ou ervaçais pratenses. Cultivam-se várias espécies ornamentais de Saxifragaceae, como a *Bergenia crassifolia* e *Heuchera sanguinea*. O *Cynomorium coccineum* (Cynomoriaceae) é uma estranha planta parasita litoral com o estatuto de ameaça Em Perigo em Portugal (Carapeto *et al.*, 2020). A *Ribes nigrum*, «groselheira-preta», a *R. rubrum*, «groselheira-vermelha», e a *R. uva-crispa*, «groselheira-espim», são arbustos frutícolas de interesse comercial adaptados a climas frios das Grossulariaceae, uma família de ótimo temperado e boreal no hemisfério norte. Uma das árvores de arruamento mais frequentes em Portugal, o *Liquidambar styraciflua*, apreciado pelas cores vermelhas de outono e pela casca aromática e resinosa, pertence às Altingiaceae, uma pequena família de 13 espécies da Ásia Menor, SO da Ásia e Américas Central e do Norte.

FIGURA 99
Saxifragales.
Altingiaceae:
A) *Liquidambar styraciflua* numa rua do Porto. **Crassulaceae:**
B) *Aichryson santamariensis*, um endemismo da ilha de Santa Maria, Açores;
C) *Sedum maireanum*, uma espécie especializada em solos temporariamente encharcados fotografada nas rochas ultramáficas de Bragança.
Paeoniaceae:
D) *Paeonia broteroi*, uma bela planta característica de bosques perenifólios.
Haloragaceae:
E) *Myriophyllum aquaticum*, invasora no Baixo Vouga lagunar.
Grossulariaceae:
F) *Ribes rubrum* no Jardim Botânico da UTAD;
G) *R. uva-crispi*, cultivada em Campo Benfeito, Castro Daire.

Crassulaceae

Hábito. Plantas suculentas, herbáceas ou arbustivas.

Folha. Folhas simples, carnudas (Figura 57).

Flor. Flores heteroclamídeas e dialipétalas. Sépalas, pétalas e carpelos em igual número: (3)5(30). Duas vezes mais estames do que carpelos; estames em dois verticilos. Carpelos livres com um apêndice nectarífero na base.

Fruto. Fruto múltiplo de folículos.

Distribuição e diversidade. Fam. grande (c. 1400 sp.), cosmopolita. Tem 21 sp. indígenas em Portugal continental, a maioria do gén. *Sedum*. Um endemismo nos Açores (*Aichryson santamariensis*) e nove na Madeira (dos gén. *Sedum*, *Aeonium*, *Aichryson* e *Monanthes*). O gén. *Kalanchoe* tem uma assinalável diversidade em Angola e Moçambique.

Usos. Um sem-número de plantas ornamentais (*e.g.*, *Aeonium*, *Crassula*, *Echeveria*, *Sempervivum* e *Sedum*), muito úteis em jardins secos (sem rega) ou como plantas de interior. O *Aeonium arboreum* é cultivado como planta mágica, para afastar trovoadas e relâmpagos.

Vitales

Ordem com uma única família – Vitaceae –, caracterizada por um conjunto consistente de características morfológicas.

Vitaceae

Hábito. Trepadeiras gavinhosas, raramente arbustos (*e.g.*, *Cyphostemma currorii* do Sul de Angola), por regra dioicas. Caules simpodiais, flexíveis, de nós intumescidos e entrenós longos; gavinhas e inflorescências opostas às folhas; geralmente com uma folha e uma gavinha ou uma folha e uma inflorescência por nó. Na *Vitis vinifera*, «videira», ocorre um nó com uma folha por cada dois nós com uma gavinha (ou um cacho) e uma folha.

Folha. Folhas alternas, caducas, simples ou compostas, palminérveas (raramente peninérveas) e estípulas caducas.

Inflorescência e flor. Inflorescência composta de cimeiras. Flores hermafroditas ou unissexuais, pequenas e actinomórficas, com 4-5 sépalas muito pequenas e 4-5 pétalas, caducas na floração, distalmente concrescentes ou aparentemente concrescentes (unidas por papilas entrelaçadas) numa estrutura em forma de capuz – a caliptra. Estames 4-5 opostos às pétalas. Dois carpelos num ovário súpero com quatro primórdios seminais (dois por lóculo); estigmas sésseis. Disco nectarífero evidente entre os verticilos dos estames e dos carpelos. Apesar de possuir nectários, a *V. vinifera* é polinizada pelo vento.

Fruto. Carnudo tipo baga até quatro sementes.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (14 gén. e c. 910 sp.). Cosmopolita, escassa na Eurásia. Uma espécie indígena, ou assilvestrada de longa data, em Portugal continental: *Vitis vinifera*, «videira». Muito mais diversa em África e na América do Norte. As *Cyphostemna* paquicaules do SW de Angola são plantas notáveis .

Usos. A *Vitis vinifera* tem uma importância económica inquestionável. O vinho americano (vinho de cheiro) é feito com as uvas de *V.* × *labrusca* cv. Isabella (Figura 101-A). Os porta-enxertos comerciais de *V. vinifera* são seleções de *V. rupestris* ou de diferentes híbridos (com duas ou três espécies) de *V. berlandieri*, *V. riparia*, *V. rupestris* (três espécies norte-americanas) ou *V. vinifera*. No outono, as folhas dos híbridos com *V. vinifera* tomam uma cor avermelhada (Paulo Alves, com. pessoal). Várias espécies e híbridos são invasores nas linhas de água de Portugal continental (*e.g.*, *V.* × *labrusca* e *V.* × *instabilis*); é expectável que o seu impacte cresça nas próximas décadas. O *Parthenocissus quinquefolia* e *P. tricuspidata* são duas trepadeiras ornamentais muito cultivadas na Europa, usadas no revestimento de fachadas de casas senhoriais (Figura 101-B).

FIGURA 100

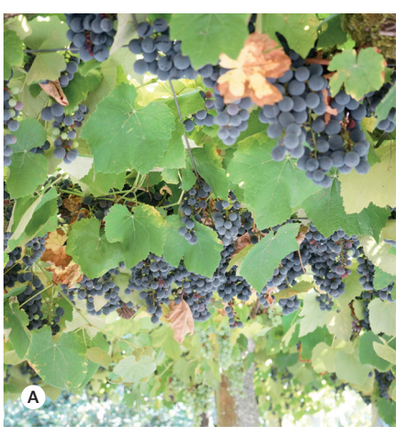


FIGURA 101

FIGURA 100
Saxifragales. Saxifragaceae. *Saxifraga pickeringii*, um endemismo madeirense.

FIGURA 101
Vitales. Vitaceae. **A)** Parreira de *Vitis* × *labrusca* cv. Isabella. **B)** *Parthenocissus tricuspidata*. [A) Telões, Vila Pouca de Aguiar. B) Amarante.]

ROSÍDEAS: FABÍDEAS

Zygophyllales

Na base do clado das fabídeas situa-se uma pequena ordem com duas famílias, os Zygophyllales (Cole *et al.*, 2019). Integram a família Zygophyllaceae os abrolhos (*Tribulus terrestris*), uma conhecida e incomodativa erva ruderal e infestante de frutos espinhosos (Figura 102). Os Zygophyllales constituem um grupo morfologicamente heterogéneo de plantas, estando, por isso, por identificar características morfológicas inequívocas que as unam.

Fabales

Os Fabales compreendem quatro famílias: Fabaceae, Polygalaceae, Quillajaceae e Surianaceae – a sua proximidade evolutiva foi, com alguma surpresa, desvendada pela filogenia molecular. Nos Fabales destacam-se pela sua diversidade e relevância ecológica e económica as fabáceas (= leguminosas). As Polygalaceae têm uma distribuição cosmopolita – o género *Polygala* está representado com quatro espécies em Portugal continental. A convergência morfológica entre a flor das poligaláceas e das leguminosas faboideas é notável (Figura 103). Os Fabales têm, frequentemente, flores hermafroditas, zigomórficas papilionáceas ou similares, pétalas com unha, androceu de dez estames, gineceu com um a cinco carpelos, e sementes com um grande embrião verde, endospérmicas ou não. A fixação de azoto com simbioses radiculares é comum no grupo.

Fabaceae

Hábito. Árvores, arbustos, trepadeiras ou herbáceas, espinhosos ou inermes. Presença frequente de pequenos nódulos nas raízes onde se alojam bactérias fixadoras de azoto.

Folha. Folhas alternas e estipuladas, geralmente compostas de muitas formas. Folhas ou folíolos normalmente inteiros e peninérveos. Pecíolos das folhas e peciololos dos folíolos com pulvino.

Inflorescência. Flores solitárias ou em inflorescência tipo cacho (condição mais frequente) ou capítulo (*e.g.*, *Trifolium* e *Acacia* spp.). Flores com abertura simultânea nas inflorescências da subfam. Mimosoideae.

Flor. Flores apétalas ou heteroclamídeas, pentâmeras, frequentemente com um hipanto curto; pétalas com unha. Ovário súpero de um carpelo com um a numerosos primórdios seminais bitegumentados de placentação marginal (inseridos na comissura carpelar). Estigma não ramificado. Polinização entomófila. Nectários, quando presente, na forma de um anel na base do ovário. As três subfamílias de Fabaceae apresentam combinações particulares de caracteres ao nível da flor (*v.i.*).

FIGURA 102
Zygophyllales. Zygophyllaceae. Flor **(A)** e fruto **(B)** de *Tribulus terrestris*. [Bragança.]

Fruto. Fruto seco geralmente tipo vagem (um aquénio nas espécies monospérmicas; *e.g.*, *Trifolium*), deiscente ou indeiscente (*e.g.*, *Trifolium* e muitas Caesalpinioideae), por vezes um lomento (fruto seco esquizocárpico; *e.g.*, *Ornithopus*). O fruto da *Entada gigas*, que ocorre em Angola, atinge os 2 m de comprimento!

Distribuição e diversidade. Terceira maior família de angiospérmicas (745 gén. e ca. 16 500 sp.). Cosmopolita. Com numerosos representantes herbáceos e arbustivos na flora de Portugal continental e da Madeira. Menos diversa e exclusivamente herbácea nos Açores. Na flora indígena da Península Ibérica, não ocorrem mimosoideas e apenas uma caesalpinioidea, a *Ceratonia siliqua*, «alfarrobeira», a única fabácea arbórea de Portugal continental. Ambas as subfamílias têm uma forte representação em África.

Observações taxonómicas. As fabáceas são tradicionalmente repartidas em três subfamílias, por muitos autores elevadas à categoria de família:

- Subfam. Caesalpinioideae (Figura 104-A) – folhas compostas paripinadas (*e.g.*, *Ceratonia siliqua*, «alfarrobeira»), menos vezes unifolioladas[2] (*Bauhinia* e *Cercis siliquastrum*, «olaia») ou bifolioladas (*Colophospermum mopane*). Pétala superior envolvida pelas laterais no botão (prefloração carenal); sépalas geralmente livres; corola zigomórfica ou subactinomórfica, vistosa, com as cinco pétalas livres (ausente, *e.g.*, em *Brachystegia* e *Ceratonia*); dez ou menos estames geralmente livres;
- Subfam. Mimosoideae (Figura 104-B) – folhas normalmente recompostas (*e.g.*, *Acacia* spp.); em algumas *Acacia*, folhas reduzidas a um filódio (*e.g.*, *A. retinoides*). Prefloração valvar; sépalas livres; corola pequena, actinomórfica com as cinco pétalas soldadas num tubo (corola simpétala); estames frequentemente mais de dez e com filetes muito vistosos;
- Subfam. Faboideae (Figura 104-C) – folhas compostas trifolioladas (*e.g.*, *Trifolium*, «trevos») ou imparipinadas (*e.g.*, *Cicer arietinum*, «grão-de-bico»), raramente unifolioladas ou bifolioladas (*e.g.*, *Lathyrus* spp.), por vezes com folíolos total ou parcialmente transformados em mucrões ou gavinhas (*e.g.*, *Lathyrus* spp. e *Vicia*); em algumas espécies (*e.g.*, *Lotus*), os folíolos da base inserem-se muito próximo dos nós e confundem-se com as estípulas. Pétala superior envolvendo as laterais no botão (prefloração vexilar); sépalas concrescentes; corola papilionácea, grande, zigomórfica com três pétalas livres (um estandarte e duas asas) e duas pétalas soldadas numa quilha; dez estames concrescentes num tubo pelo filete (estames monadelfos, condição mais frequente) ou um estame livre e os restantes nove concrescentes entre si (estames diadelfos), raramente todos livres; reúne mais de 75% das espécies da família.

A organização tradicional em subfamílias tem um inegável interesse pedagógico, mas não reflete adequadamente as relações filogenéticas no interior das leguminosas, porque as Caesalpinioideae são parafiléticas. Ainda assim, os taxonomistas de leguminosas têm-se mostrado relutantes em propor um sistema alternativo, porque as relações filogenéticas de alguns géneros não estão resolvidas (Borges *et al.*, 2013). Curiosamente, o arranjo em subfamílias e tribos de outras duas famílias hiperdiversas, as Orchidaceae e Asteraceae, está francamente mais avançado. Esperam-se também grandes alterações na taxonomia e nomenclatura nas leguminosas a nível genérico.

FIGURA 103
Fabales.
Polygalaceae. *Polygala microphylla*. [Bragança.]

Importância ecológica. Família de transcendente importância ecológica e económica. As leguminosas dominam muitos ecossistemas florestais tropicais, sobretudo em África: *e.g.*, florestas de miombo angolanas, dominadas por várias espécies de *Brachystegia*, «miombo», *Isoberlinia* e *Julbernardia*. Os *Schizolobium* preenchem clareiras nas florestas tropicais húmidas africanas. O gén. *Acacia* representa 5,5% da flora australiana (960 sp. em ca. 18 000 sp.). Em Portugal, as leguminosas têm grande expressão na vegetação arbustiva, quer de matos baixos (*e.g.*, as três subespécies de *Pterospartum tridentatum* e *Ulex minor*) quer de matos altos (*e.g.*, *Ulex europaeus* subsp. *latebracteatus* e várias espécies *Cytisus*, *Genista* e *Adenocarpus*). A vegetação pratense anual e perene é particularmente diversa em leguminosas, sobretudo quando submetida a pastoreio. Numerosas *Acacia* são invasoras perigosas; *e.g.*, *A. dealbata*, «acácia-mimosa», *A. longifolia*, «acácia-de-espigas», e *A. melanoxylon*, «acácia-austrália», em Portugal continental, e *A. farnesiana* e a *A. mearnsii* na Madeira. O *Cytisus scoparius* e o *Ulex europaeus* são autóctones e comuns no continente, mas invasoras graves na Madeira. Com menor impacto estão assilvestradas em Portugal várias leguminosas forrageiras, como a *Medicago sativa*, o *Trifolium vesiculosum*, o *T. michelianum* e o *T. suaveolens*. Os cursos de água das terras baixas da Europa temperada estão invadidos por *Robinia pseudoacacia*, uma árvore com origem na cordilheira dos Apalaches (EUA); em Portugal tem um comportamento menos danoso.

Usos. Os usos das leguminosas são extraordinariamente diversos. A importância económica das leguminosas deve-se, em grande parte, aos teores comparativamente

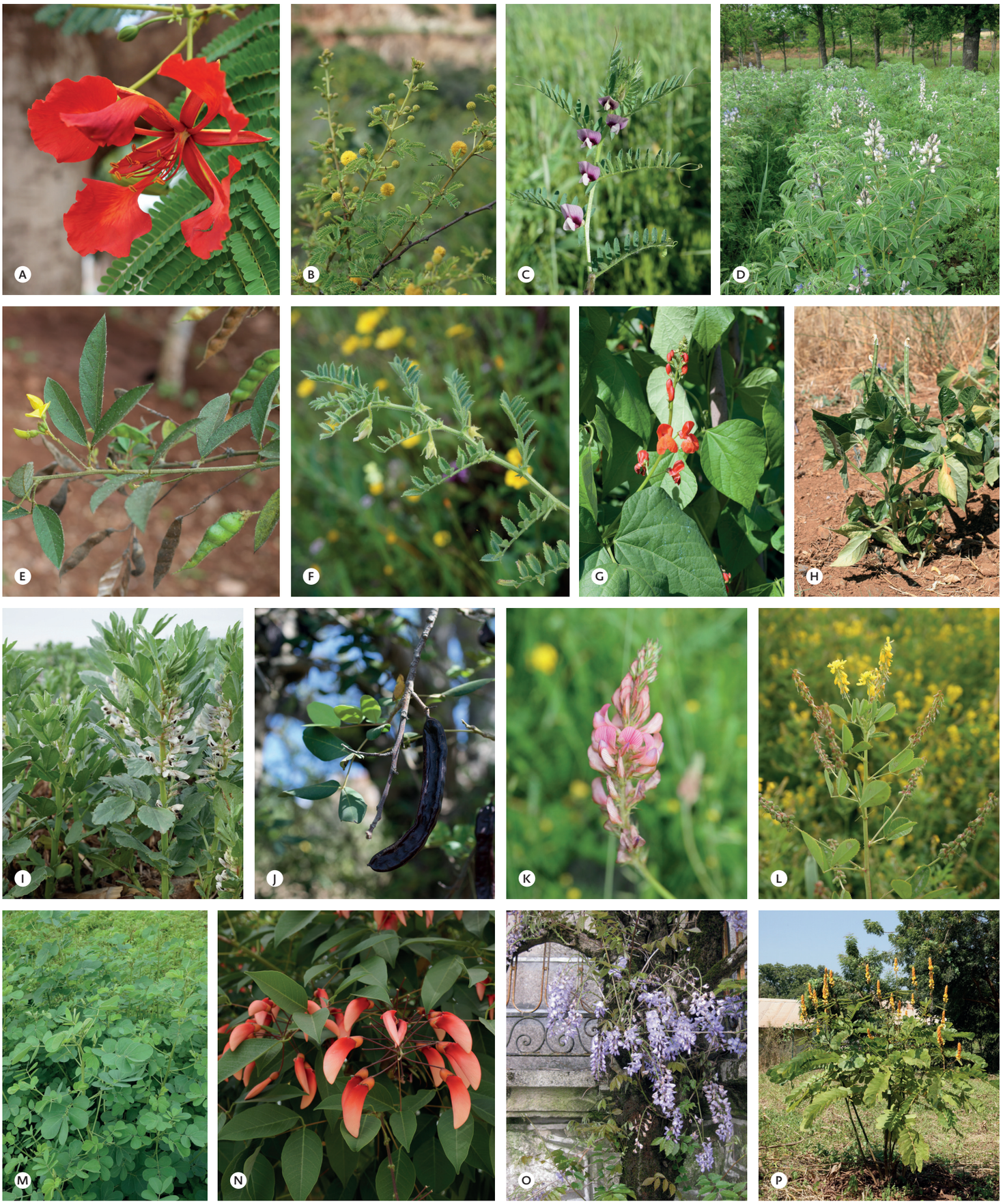


FIGURA 104

Fabales. Fabaceae. Caesalpinioideae: A) *Delonix regia*. **Mimosoideae: B)** *Vachellia* (*Acacia*) *nilotica*. **Faboideae: C)** *Vicia lutea* subsp. *vestita*. **Espécies de interesse alimentar: D)** *Lupinus albus*; **E)** *Cajanus cajan*; **F)** *Cicer arietinum*; **G)** *Phaseolus coccineus*; **H)** *Vigna unguiculata*; **I)** *Vicia faba*; **J)** *Ceratonia siliqua*. **Espécies com interesse na alimentação animal: K)** *Onobrychis viciifolia*. **Melhoramento da fertilidade do solo: L)** *Melilotus segetalis*. **Produção de óleos: M)** *Arachis hypogea*. **Ornamentais: N)** *Erytrina crista-galli* e **O)** Wisteria sinensis. **Medicinais: P)** *Senna alata*. A *Ceratonia siliqua* e a *Senna alata* são caesalpinioideas; as restantes espécies com interesse económico citadas pertencem às faboideas. [A), M) e P) Guiné-Bissau. B) Angola. E) Jardim Botânico da Madeira. Restantes fotografias provenientes de Portugal continental.]

elevados em proteína, quer no corpo vegetativo quer na semente. Seguem-se alguns exemplos:

- Consumo de partes vegetativas – da raiz da *Glycyrrhiza glabra*, «alcaçuz», extrai-se um licor adocicado usado na indústria alimentar e para aromatizar o tabaco, muito apreciado na Europa mas sem tradição em Portugal; em Timor cultiva-se o *Pachyrhizus erosus*, «sincomás», a raiz tuberosa é comestível mas a parte aérea é venenosa (Lança, 2014); os rebentos de luzerna (*Medicago sativa*) são edíveis em saladas ou cozinhados;
- Leguminosas herbáceas para consumo em grão ou vagem (Figura 104-D a I) – são pontualmente cultivadas em Portugal *Arachis hypogaea*, «amendoim», *Cajanus cajan*, «feijão-congo», *Cicer arietinum*, «grão-de-bico», *Psophocarpus tetragonolobus*, «feijão-de-goa», *Glycine max*, «soja», *Lablab purpureus*, «feijão-pedra», *Lathyrus sativus*, «chícharo», *Lens esculenta* (= *L. culinaris*), «lentilha», *Lupinus albus*, «tremoceiro-branco», *Phaseolus vulgaris*, «feijoeiro-comum», *Phaseolus coccineus*, «feijoca, feijoeiro-escarlate», *Pisum sativum*, «ervilheira», *Vicia faba*, «faveira», *Vigna angularis*, «feijão-adzuki», *V. unguiculata*, «feijão-frade, chícharo», e *V. unguiculata* subsp. *sesquipedalis*, «feijão-chicote»; no passado terão sido cultivados a *Vicia ervilia* e o *Lathyrus cicera*;
- Leguminosas arbóreas para consumo em grão ou vagem (Figura 104-J) – a vagem da *Ceratonia siliqua*, «alfarrobeira», pode ser consumida em fresco ou usada para produzir sucedâneos do chocolate, na alimentação animal, em pastelaria, como espessante ou na indústria cosmética; no Brasil, entre outras leguminosas arbóreas comestíveis, cultiva-se o baru (*Dipteryx alata*) pela semente e o jatobá (*Hymenaea courbaril*) pela vagem; no NO de África consome-se amiúde a vagem da *Parkia biglobosa*, «farroba»; tanto o fruto como a madeira do *Tamarindus indica*, «tamarindo», são *commodities*;
- Alimentação animal (Figura 104-K) – espécies herbáceas temperadas/mediterrânicas: *Hedysarum coronarium*, «sula», *Lotus* spp., *Lupinus luteus*, «tremocilha», *Medicago* spp., «luzernas», *Onobrichis viciifolia*, «sanfeno», *Ornithopus* spp., «serradelas», *Trifolium* spp., «trevos», *Vicia* spp., «ervilhacas». Nas pastagens temperadas sobressaem dois trevos: *T. repens*, «trevo-branco» e *T. pratense*, «trevo-violeta». O *T. subterraneum*, «trevo-subterrâneo», tem uma biologia da dispersão incomum e um papel determinante nas pastagens semeadas ou seminaturais de sequeiro sob clima mediterrânico (volume I). A *Medicago sativa*, «luzerna», é talvez a planta forrageira mais cultivada no planeta. A *Vicia sativa*, «ervilhaca-comum», e a *V. villosa*, «ervilhaca-peluda», são combinadas com gramíneas em misturas forrageiras anuais (a consociação aveia-ervilhaca-comum é clássica da agricultura mediterrânica). A *V. articulata*, «garroba», foi usada para revestir pousios no N e C do país; recentemente foi redescoberta no leste de Trás-os-Montes em sementeiras para promover a nidificação de perdizes. Espécies lenhosas tropicais: a *Prosopis juliflora* é um arbusto com frutos forrageiros muito cultivado em regiões semiáridas a semidesérticas (*e.g.*, no bioma caatinga, no Brasil, e em todas as ilhas de Cabo Verde); a *Leucaena leucocephala*, a *Gliricidia sepium*, a *Sesbania grandiflora* e a *Calliandra calothirsus* são árvores forrageiras fundamentais na alimentação animal nos trópicos sub-húmidos a húmidos, largamente usadas em sistemas agroflorestais; a torta de soja (massa que sobra depois da extração do óleo), pelo seu elevado teor em proteína, é fundamental no fabrico de rações animais;
- Sideração (adubação verde) e melhoramento da fertilidade do solo (Figura 104-L) – o *Lupinus albus*, «tremoceiro-branco», e o *L. luteus*, «tremocilha», têm a enorme vantagem de serem eficientes a fixar azoto em solos ácidos pobres em fósforo, uma característica rara nas plantas com simbioses diazotróficas com rizóbios; a rotação cereal-anafe (*Melilotus segetalis*) explica, em parte, a prosperidade agrícola passada da região saloia, a área em torno de Lisboa;
- Ensombramento de culturas sobcoberto – na América tropical ensombra-se o cafeeiro, o cacaueiro e a planta do chá com *Gliricidia sepium* e várias espécies de *Inga*; em Timor, o café é protegido dos raios solares com *Paraserianthes* (*Albizia*) *falcataria*;
- Madeiras nobres – as estâncias de madeiras disponibilizam um cardápio diverso de leguminosas com madeiras nobres de origem africana [*e.g.*, *Afizelia* spp., «*afizelias*», *Guibourtia* spp., «*benge* ou *bubinga*», *Millettia laurentii*, «*wenge*», *Prioria* (*Gossweilerodendron*) *balsamifera*, «tola», ou *Distemonanthus benthamianus*, «*movingui*»]), sul-americana (*e.g.*, *Apuleia leiocarpa*, «garapa», *Dipteryx odorata*, «cumaru», *Hymenaea* spp., «jatobá», *Bowdichia nitida*, «sucupira», e *Hymenolobium* spp., «angelim») e asiática (*e.g.*, *Intsia* spp., «*merbau*»). A sobreexploração madeireira ameaça o *Pterocarpus erinaceus*, «pau-de-sangue», na Guiné-Bissau, o formoso pau-rosa de Timor (*P. indicus*) e muitas das espécies antes mencionadas. O nome Brasil provém, admite-se, de uma árvore com uma madeira excecional, a *Caesalpinia echinata*, ou «pau-brasil»;
- Óleos (Figura 104-M) – *Arachis hypogea*, «amendoim», e *Glycine max*, «soja»;
- Gomas – da *Daniellia oliveri*, uma árvore comum nas savanas sujeitas a ciclos curtos de recorrência do fogo (comum na Guiné-Bissau), produz-se uma resina usada no fabrico de vernizes, tintas e lacas; a goma-arábica obtem-se sobretudo de *Senagalia* (*Acacia*) *senegal*;
- Plantas ornamentais (Figura 104-N e O) – *Albizia julibrissin*, *Cercis siliquastrum*, «olaia», *Lathyrus odoratus*, «ervilha-de-cheiro», *Wisteria sinensis*, «glicínia», *Sophora japonica*, «acácia-do-japão», e *Tipuana tipu* no Mediterrâneo; *Caesalpinia pulcherrima*, *Delonix regia*, «acácia-rubra», *Erytrina crista-galli* (também cultivada em Portugal) e tantas outras espécies nos trópicos;
- Medicinal e tisanas (Figura 104-P) – nos trópicos cultivam-se amiúde a *Senna alata* e a *S. alexandrina*,

«sena»; em Portugal usa-se a carqueja (*Pterospartum tridentatum* subspp.) como condimento (*e.g.*, pratos de coelho) e em tisanas.

Rosales

O APG IV reconhece nove famílias de Rosales, cinco delas indígenas de Portugal (Rosaceae, Rhamnaceae, Ulmaceae, Cannabaceae e Urticaceae). *Grosso modo*, caracterizam-se pela presença frequente de um hipanto verde (hipanto ausente em várias famílias como as Moraceae e as Urticaceae), nectários inseridos no interior do hipanto, flores actinomórficas, pentâmeras ou tetrâmeras, pétalas com unha, ovário súpero ou ínfero, geralmente um primórdio por carpelo de placentação axilar, e sementes cotiledonares, com ou sem endosperma residual. As Rosaceae são basais na ordem dos Rosales.

As Urticaceae incluem, por exemplo, as vulgares urtigas (*Urtica*), a ornamental *Soleirolia soleirolii* (escapada de cultura nas regiões de clima mais ameno do país) e as *Cecropia*, importantes árvores pioneiras das florestas húmidas neotropicais (*e.g.*, Amazonas) (Figura 105-A). Nas *Urtica*, e noutros géneros afins, as plantas estão revestidas de pelos urticantes (Figura 105-B). As folhas de *Urtica dioica* são usadas em tisanas ou cozinhadas em sopas. Os *Elaeagnus* (Elaeagnaceae) são muito cultivados nos jardins temperados e mediterrânicos; fixam azoto por intermédio de simbioses radiculares com *Frankia*. O *Elaeagnus umbellata*, que embora não indígena dos Açores é conhecido por groselha-dos-açores, tem frutos comestíveis.

Rosaceae

Hábito. Árvores, arbustos, trepadeiras ou herbáceas. Espécies lenhosas frequentemente espinhosas.

Folha. Folhas alternas, simples ou compostas, estipuladas (sem estípulas em *Spiraea*), peninérveas ou palminérveas.

Flor. Flores normalmente vistosas e actinomórficas. Presença frequentemente de hipanto, soldado (flores epigínicas) ou não ao ovário (flores perigínicas), onde se inserem pétalas, sépalas e estames. Cinco sépalas livres. Cinco pétalas livres. Estames muito numerosos (indefinidos). Estrutura do gineceu correlacionada com a classificação subfamiliar. Polinização entomófila.

Fruto. Tipos de fruto e mecanismos de dispersão variáveis.

Distribuição e diversidade. Fam. grande (*ca.* 92 gén. e 2900 sp.). Cosmopolita, diversidade máxima nas áreas temperadas do hemisfério norte.

Observações taxonómicas. Tradicionalmente, a família é segregada em quatro subfamílias em função das estruturas das flores e dos frutos:

- Subfam. Prunoideae (= Amygdaloideae; *e.g.*, gén. *Prunus*) (Figura 106-A) – ovário súpero de um carpelo; um primórdio por carpelo; fruto carnudo com uma semente (drupa; *e.g.*, pêssego);
- Subfam. Maloideae (= Pyroideae; *e.g.*, gén. *Malus*, *Pyrus* e *Sorbus*) (Figura 106-B) – ovário ínfero de 2-5 carpelos; normalmente 1-2 primórdios por carpelo; pseudofruto por regra até dez sementes (pomo; *e.g.*, maçã);
- Subfam. Rosoideae (*e.g.*, gén. *Rosa* e *Rubus*) (Figura 106-C) – ovário súpero com numerosos carpelos livres (gineceu apocárpico); um primórdio seminal por carpelo; fruto múltiplo de drupas (*e.g.*, amoras) ou de aquénios (*e.g.*, fruto das roseiras e dos morangueiros);
- Subfam. Spiraeoideae (*e.g.*, gén. *Spiraea*) (Figura 106-D) – ovário súpero de 1-5 carpelos livres; numerosos primórdios por carpelo; fruto múltiplo de folículos.

FIGURA 105
Rosales. Urticaceae. **A)** *Cecropia*, a preencher a clareira de uma floresta tropical. **B)** *Urtica pilulifera*; N. B., pelos urticantes na superfície da folha. [A) Goiânia, Brasil. B) Córdova, Espanha.]

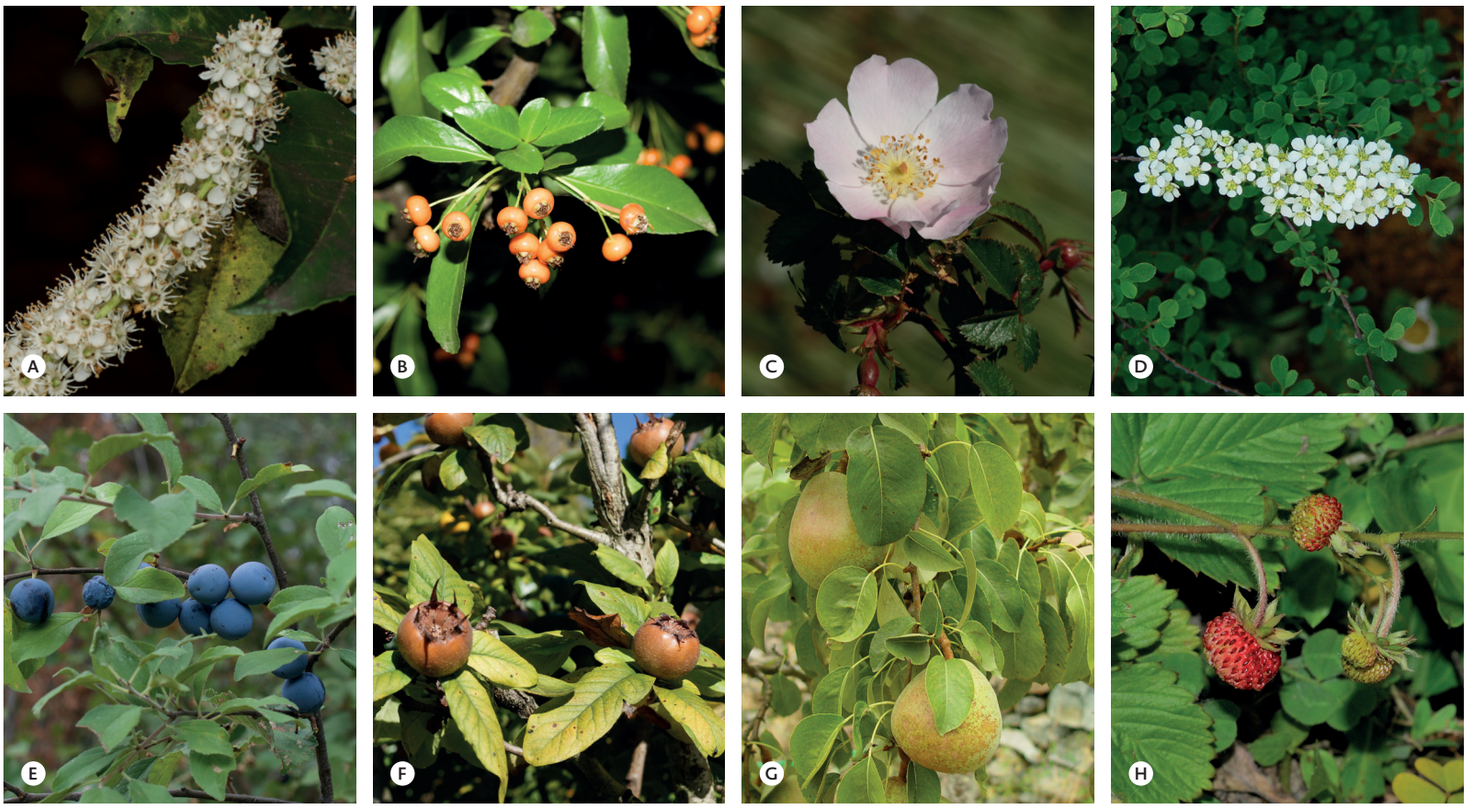


FIGURA 106
Rosales. Rosaceae.
Prunoideae:
A) *Prunus lusitanica* subsp. *hixa*, um endemismo madeirense.
Maloideae:
B) *Pyracantha coccinea*.
C) Rosoideae:
Rosa micrantha.
Spiraeoideae:
D) *Spiraea hypericifolia* subsp. *obovata*, uma planta de margens rochosas de grandes cursos de água.
Plantas cultivadas:
E) *Prunus insititia* (Prunoideae);
F) *Mespilus germanica* (Maloideae);
G) *Pyrus communis* (Maloideae);
H) *Fragaria vesca* (Rosoideae).
[A) Madeira, levada do Norte; F) Jardim Botânico Atlântico, Gijón, Espanha. H) Cortesia de Paulo Ventura Araújo. Restantes fotografias provenientes da região de Bragança.]

A reconstrução molecular da evolução das Rosaceae alterou profundamente a sua organização taxonómica supraespecífica. O cladograma de Zhang *et al.* (2017) mostra três grandes grupos monofiléticos categorizados ao nível da subfamília: Rosoideae, Dryadioideae e Amygdaloideae. Os mesmos autores reconhecem 16 tribos (categoria taxonómica entre o género e a família). A subfam. Dryadioideae não tem representantes em Portugal; o género *Dryas*, bem conhecido dos paleopalinologistas, aparece nas altas montanhas calcárias europeias e norte-americanas. As Rosoideae agregam os géneros de gineceu apocárpico (*e.g.*, *Rubus*, *Potentilla* e *Rosa*). A estrutura da flor nas Amygdaloideae é mais diversa. No que à flora cultivada e indígena portuguesa interessa, as plantas da clássica subfam. Maloideae foram transferidas para a tribo Maleae; as antigas Prunoideae integram agora a tribo Amygdaleae; o gén. *Spiraea* está na tribo Spiraeeae.

Usos. Inúmeras espécies cultivadas em Portugal de interesse alimentar (Figura 106-E a H); *e.g.*, *Aronia melanocarpa*, «arónias», *Cydonia oblonga*, «marmeleiro», *Eryobotria japonica*, «nespereira», *Fragaria* × *ananassa*, «morangueiro», *Malus domestica*, «macieira», *Prunus armeniaca*, «damasqueiro», *P. avium*, «cerejeira», *P. domestica*, «ameixeira-europeia», *P. persica*, «pessegueiro», *P. salicina*, «ameixeira-japonesa», *P. cerasus*, «ginjeira», *P. dulcis*, «amendoeira», *Pyrus communis*, «pereira», *P. pyrifolia*, «*nashi*», *Rubus idaeus*, «framboeseira», e R. *fruticosus*, «amoras». Algumas plantas indígenas são edíveis, como sejam várias espécies de amoras-silvestres do género *Rubus* (o *Rubus ulmifolius*, com os característicos turiões com placas de cera, é a espécie mais frequente), o abrunho-bravo (sobretudo, pela dimensão do fruto, o *Prunus insititia*), o fruto das roseiras-bravas (*Rosa* spp.), as folhas de *Sanguisorba* spp., os frutos da tramazeira (*Sorbus aucuparia*), e os morangos bravos (*Fragaria vesca*). Na condição de porta-enxerto da cerejeira, cultivam-se o *Prunus mahaleb*, «cerejeira-de-santa-lúcia», o *P. serratula* e híbridos entre estas e outras espécies. O *Mespilus germanica*, «nespereira-europeia», e o *Sobus domestica*, «sorveira-europeia», são duas fruteiras caídas em desuso. Também um elevado número de plantas ornamentais cultivadas em Portugal; *e.g.*, *Dasiphora* (*Potentilla*) *fruticosa*, *Kerria japonica*, «rosa-japonesa», *Prunus cerasifera*, *P. lusitanica* subsp. *lusitanica*, «azereiro», e espécies e híbridos de *Cotoneaster*, «cotoneasteres», *Pyrancantha*, «piracantas», *Rosa*, «roseiras», *Spiraea*, «grinaldas-de-noiva», e *Photinia*, «fotínias». Em ambiente urbano conseguem-se sebes impenetráveis com o *Prunus laurocerasus*. Algumas madeiras excelentes; *e.g.*, *Prunus avium* e *P. serotina*, «cerejeira-americana».

Rhamnaceae

Hábito. Árvores ou arbustos, por vezes espinhosos. Algumas espécies fixadoras de azoto (*e.g.*, *Ceanothus*).

Folha. Folhas alternas, simples, inteiras ou serradas, peninérveas (por vezes palminérveas na base), com nervuras secundárias (paralelas e por vezes em alto ou baixo-relevo) e terciárias muito nítidas, estipuladas.

Flor. Flores pequenas, actinomórficas, com hipanto, com 4-5 sépalas com a nervura média saliente por dentro, e 4-5 pétalas livres, com frequência mais pequenas do que as sépalas e/ou recurvadas sobre (e alojando) os estames. Estames 4-5, opostos às pétalas. Ovário súpero.

Fruto. Fruto carnudo (*e.g.*, drupa em *Rhamnus* ou nuculânio em *Frangula*), frequentemente com uma ou mais depressões na extremidade.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (55 gén. e ca. 1000 sp.). Cosmopolita. Dois géneros indígenas de Portugal, *Rhamnus* e *Frangula*, o primeiro com expressão em matos altos mediterrânicos e o segundo em linhas de água e matos espinhosos higrófilos (Figura 107-A). Um endemismo açoriano, *Frangula azorica*.

Usos. Diz-se que a coroa de espinhos de Cristo foi feita com ramos de *Paliurus spina-christi*. Interesse sobretudo ornamental; *e.g.*, espécies e híbridos de *Ceanothus*. O *Ziziphus jujuba*, «jujuba», e o *Z. lotus*, «azufaifo», respetivamente de origem asiática e mediterrânica, são curiosidades frutícolas de colecionador (Figura 107-B). O *Z. mauritiana*, «zimbrão», espontâneo e cultivado em Cabo Verde pelos frutos alaranjados ácidos.

Ulmaceae

Hábito. Árvores, frequentemente com ramos em ziguezague.

Folha. Folhas alternas, disticadas (dispostas num plano), simples, serradas, estipuladas, assimétricas na base (*i.e.*, uma das duas abas do limbo mais longa na base do que a outra) e peninérveas. Nervuras secundárias terminando num dente.

Flor. Flores muito pequenas, haploclamídeas, unissexuais ou hermafroditas. Tépalas 4-9. Estames 4-9 opostos às tépalas. Ovário súpero de dois carpelos e um primórdio seminal.

Fruto. Fruto normalmente seco com uma asa envolvendo uma semente espalmada.

FIGURA 107
Rosales. Rhamnaceae.
A) *Rhamnus cathartica*. **B)** *Ziziphus jujuba*. [A) Bragança. B) Jardim Botânico Atlântico, Gijón, Espanha.]

FIGURA 108
Rosales. Ulmaceae.
A) Frutos e folhas jovens de *Ulmus minor*; N. B., a floração é anterior ao abrolhamento. **B)** Ramos encurvados na extremidade, um dos sinais de infeção de *Ophiostoma* (*Ceratocystis*) *ulmi*. [Bragança.]

Distribuição e diversidade. Fam. muito pequena (7 gén. e ca. 45 sp.). Diversidade máxima no hemisfério norte, ausente na América do Sul, Austrália e em grande parte de África. Duas espécies de Portugal, *Ulmus minor* e *U. glabra*, talvez somente a segunda indígena (Figura 108-A).

Usos. Interesse ornamental (*Ulmus* e *Zelkova*). A folha do *U. minor* ripada no verão tinha uma enorme importância na alimentação dos herbívoros domésticos nas aldeias do Norte e do Centro do país. As grandes árvores de *U. minor* foram erradicadas na década de 1980 com a chegada do fungo *Ophiostoma* (*Ceratocystis*) *ulmi*, o agente da grafiose ou tilose parasitária (Figura 108-B). A espécie sobrevive na forma arbustiva, com assinalável agressividade (dissemina-se por semente e rebenta facilmente de raiz), em sebes em ambiente rural.

Cannabaceae

Hábito. Árvores, trepadeiras de caules volúveis ou plantas herbáceas, monoicas ou dioicas.

Folha. Folhas alternas (*e.g.*, *Celtis*) ou opostas (*e.g.*, *Humulus*), disticadas (dispostas num plano), simples (palmaticompostas em *Cannabis*), inteiras ou profundamente recortadas, estipuladas, peninérveas ou palminérveas na base e peninérveas no resto do limbo; nervuras secundárias não terminando num dente (exceto *Humulus* e *Cannabis*), frequentemente curvas em direção ao ápice (exceto *Cannabis*).

Flor. Flores muito pequenas, haploclamídeas, unissexuais (geralmente hermafroditas em *Celtis*). Tépalas 4-5 livres ou soldadas. Estames 4-5 opostos às tépalas. Ovário súpero, de dois carpelos, estigmas divergentes e um primórdio seminal.

Fruto. Fruto carnudo (drupa, em *Celtis*) ou fruto seco (aquénio, em *Humulus* e *Cannabis*).

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (8 gén. e 100 sp.). Cosmopolita. Duas espécies indígenas de Portugal continental: *Celtis australis* e *Humulus lupulus* (Figura 109).

Usos. A *C. australis*, «lódão-bastardo», é uma importante árvore ornamental resistente à poluição. As resinas extraídas das inflorescências ♀ de *Humulus lupulus*, «lúpulo», são indispensáveis no fabrico da cerveja; os rebentos jovens do lúpulo são edíveis e processados como os espargos. Da *Cannabis sativa* subsp. *sativa* produz-se o cânhamo (fibra do fio norte) enquanto o haxixe e a liamba provêm de variedades selecionadas das subsp. *indica* e subsp. *sativa*.

Moraceae

Hábito. Árvores, arbustos ou trepadeiras, produtoras de látex.

Folha. Folhas alternas, simples, inteiras a profundamente recortadas, peninérveas ou palminérveas. Cicatrizes folheares circulares, muito nítidas, nos caules após a queda das folhas.

Inflorescência. Flores encerradas no interior de um recetáculo carnudo (em *Ficus*) ou agregadas em inflorescências tipo cacho, muito densas e de eixo carnudo (*e.g.*, *Artocarpus*, *Maclura* e *Morus*).

Flor. Flores muito pequenas, unissexuais, haploclamídeas actinomórficas ou nuas. Ovário súpero de dois carpelos e um primórdio seminal. Sistemas de polinização por vezes de grande complexidade; *e.g.*, *Ficus* (v. vol. 1).

FIGURA 109
Rosales. Cannabaceae.
A) *Celtis australis*.
B) Planta feminina de *Humulus lupulus*.
[B) Cortesia de Paulo Cortez. A) e B) Região de Bragança.]

Fruto. Uma drupa ou um aquénio. Em *Ficus*, frutos agregados numa infrutescência por vezes comestível (sícono). Em *Morus*, pequenas drupas agregadas numa infrutescência densa e de eixo carnudo (sorose).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (37 gén. e ca. 1100 sp.). Cosmopolita. Duas espécies naturalizadas de longa data em Portugal continental: *Ficus carica*, «figueira», e *Morus alba*, «amoreira-branca». Em África, as Moraceae têm particular relevância ecológica em linhas de água e nos limites externos de zonas húmidas.

Usos. Os frutos de *Ficus carica* – os figos – são parte da dieta mediterrânica; a figueira foi uma das primeiras plantas deliberadamente cultivadas (Figura 110-A). Nos trópicos cultivam-se ou colhem-se na natureza outros *Ficus* edíveis, como *F. sur* (Figura 110-B). Vários *Ficus* são importantes ornamentais (*e.g.*, *F. pumila* e *F. elastica*). Reza a lenda que o despertar de Buda se deu sob a copa de um *F. religiosa*. O bicho-da-seda alimenta-se das folhas de *Morus alba*, que é também uma excelente árvore forrageira, quer para regiões temperadas quer tropicais. Os frutos de *M. alba* e *M. nigra*, «amoreira-negra», são localmente consumidos em Portugal; ambas as espécies têm uso corrente como ornamentais (Figura 110-C). A *Morus macroura* e a *Maclura tricuspidata* estão disponível em viveiros especializados. O fruto da *Artocarpus altilis*, «fruta-pão», é um importante alimento das famílias de menos rendimentos nos trópicos; consome-se depois de processado (*e.g.*, cozido ou assado) e tem um sabor similar à batata ou ao pão (Figura 110-D).

Ao mesmo género pertence a jaqueira (*A. heterophyllus*), um fruto doce, talvez o mais volumoso de que se tem conhecimento. A *Maclura pommifera* é cultivada em parques e jardins. Tem interesse comercial como exploração de várias madeiras nobres, como as africanas *Chlorophora*, «*kambala*».

Fagales

As famílias de Fagales partilham um conjunto assinalável de caracteres (Soltis *et al.*, 2018): plantas lenhosas geralmente arbóreas; raízes ectomicorrízicas, por vezes com simbioses com *Frankia* diazotróficas; flores organizadas em amentos; flores pequenas, unissexuais em plantas diferentes (dioicia) ou no mesmo indivíduo (monoicia), de perianto de peças reduzidas e indiferenciadas (tépalas), ou nuas; ovário ínfero (com exceções), com um ou dois primórdios seminais por lóculo; estiletes longos; anemofilia (com exceções); frutos indeiscentes com uma semente (abortamento dos restantes primórdios); amadurecimento dos primórdios após a polinização; fusão de brácteas em estruturas complexas (*e.g.*, cúpula das Fagaceae e Nothofagaceae, e fusão das brácteas com estruturas da flor nas Juglandaceae e Betulaceae).

Constituem os Fagales sete famílias lenhosas – Fagaceae, Myricaceae, Betulaceae, Casuarinaceae, Juglandaceae, Nothofagaceae e Ticodendraceae –, as três primeiras indígenas de Portugal. As fagáceas e as betuláceas eram as árvores dominantes da maior parte dos ecossistemas

FIGURA 110
Rosales. Moraceae.
A) Venda de figos (*Ficus carica*) no Algarve.
B) *Ficus sur*, cultivado na Guiné-Bissau.
C) *Morus nigra*, como árvore de arruamento em Bragança.
D) *Artocarpus altilis*, cultivado em Quinhamel, Guiné-Bissau.

terrestres florestais (bosques climácicos) continentais portugueses. Somente a família Myricaceae está representada nas ilhas, provavelmente porque a *Morella* (*Myrica*) *faya* produz frutos carnudos adequados a uma dispersão endozoocórica por aves a longa distância. As Nothofagaceae são exclusivas do hemisfério sul, sendo as árvores dominantes em muitos dos bosques temperados do Chile e da Nova Zelândia (Figura 111).

Fagaceae

Hábito. Arbustos (*e.g.*, em Portugal continental *Quercus lusitanica*) ou árvores (restantes *Quercus* indígenas da flora de Portugal continental), monoicos, perenifólios (*e.g.*, *Q. rotundifolia* e *Q. suber*), semicaducifólios (*e.g.*, *Q. faginea* subspp.) ou caducifólios (*Q. pyrenaica*, *Fagus* e *Castanea*).

Folha. Folhas alternas, simples, inteiras (*e.g.*, *Fagus*), dentadas (*e.g.*, *Q. coccifera*), lobadas (*e.g.*, *Q. robur*) ou fendidas (*e.g.*, *Q. pyrenaica*), peninérveas, com estípulas caducas, em muitas espécies com abundantes pelos estrelados.

Inflorescência. Flores ♂ em amentos. Flores ♀ na base de amentos com um grande número de flores ♂ (amentos androgínicos) (*Castanea*) ou em inflorescências exclusivamente ♀ (pequenas espigas em *Quercus* ou pequenos capítulos em *Fagus*). Flores ♀ solitárias (*Quercus*), aos pares (*Fagus*) ou em grupos de três flores (*Castanea*), rodeadas por um invólucro revestido por pequenas escamas ou espinhos de origem bracteolar designado por cúpula.

FIGURA 111
Fagales. Nothofagaceae. *Nothofagus pumilio*, Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, Los Lagos, Chile. [Cortesia de Xavier Amigo Vasquez.]

Flor. Flores muito pequenas, por vezes vestigiais, actinomórficas, unissexuais, com 6-9 tépalas livres ou concrescentes. Flores ♂ geralmente com 12 estames. Por vezes presença de um pistilódio (pistilo estéril) nas flores ♂, em *Castanea* metamorfoseado num nectário. Gineceu ínfero de três carpelos; dois primórdios seminais em cada lóculo (num total de seis) mas apenas um funcional (cada flor dá origem a um fruto com uma semente). Polinização anemófila, com uma componente animal (entomofilia) em *Castanea*.

FIGURA 112
Fagales. Fagaceae.
A) Folhas, frutos (castanhas) e frutificações já abertas (ouriços) de *Castanea sativa*; N. B., a cúpula é, neste caso, constituída por quatro valvas.
B) *Fagus orientalis*.
C) *Quercus cerris*; N. B., frutos envolvidos por uma cúpula.
D) Montado de *Quercus suber*.
[A) Região de Bragança. B) e C) Sinop, Turquia. D) Portalegre.]

Fruto e semente. Fruto seco encerrado ou envolvido na base por uma cúpula: em *Castanea* e *Fagus* um ouriço com quatro valvas (formando-se uma infrutescência tipo ouriço); em *Quercus* com a forma de taça, rija e coberta por numerosas brácteas imbricadas e inferiormente concrescentes. Semente protegida por uma camada densa de pelos que forram por dentro o fruto. Dispersão autocórica (por gravidade) ou ectozoocórica (por aves ou mamíferos).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (8 gén. e ca. 900 sp.). Disseminada por todo o hemisfério norte com penetrações tropicais no SE asiático, América Central e Andes; ausente da África tropical. Três géneros na Europa: *Castanea*, *Fagus* e *Quercus* (Figura 112-A a C). Um género (*Quercus*) com nove espécies indígenas em Portugal continental; a *Fagus sylvatica*, «faia», provavelmente ocorreu no território português na primeira metade do Holocénico, extingiu-se, e agora está naturalizada no Gerês (Ramil-Rego *et al.*, 1998); a *Castanea sativa*, «castanheiro», tem uma história complexa no território português, aparentemente os genótipos indígenas estão extintos, tendo sido substituídos por genótipos de origem italiana (Aguiar & Tereso, inéd.).

FIGURA 113
Fagales. Myricaceae: *Morella* (*Myrica*) *faya* na ilha do Faial, Açores.

FIGURA 114
***Fagales*. Juglandaceae:** *Juglans nigra*, cultivada em Mirandela; N. B., fruto carnudo drupáceo, de endocarpo lenhoso e com uma semente de grande dimensão no interior.

Usos. Os *Quercus* arbóreos dominaram a paisagem vegetal prístina da Europa Ocidental pelo menos até à Idade do Ferro. Do *Q. suber*, «sobreiro», extrai-se a cortiça. As bolotas desta espécie e de *Q. rotundifolia*, «azinheira», são importantes em silvopastorícia. Os montados de sobro (de sobreiro) e azinho (de azinheiro) são sistemas silvopastoris característicos das paisagens do Sul de Portugal (Figura 112-D). As folhas de *Q. coccifera* são procuradas pelas cabras. Os frutos de *Castanea sativa*, as castanhas, têm grande valor comercial; poucas décadas atrás, a castanha servia, essencialmente, para o acabamento da engorda dos porcos para a matança de inverno. Enxerta-se o castanheiro em híbridos *C. sativa* × *C. crenata* ou *C. sativa* × *C. molissima* resistentes à doença da tinta. No mercado viveirista estão disponíveis produtores diretos *C. sativa* × *C. crenata* resistentes à tinta, porém com castanha de menor qualidade do que a *C. sativa* (Aguiar, 2020). Várias fagáceas têm interesse ornamental (*e.g.*, *Q. rubra* e *Q. palustris*) e outas são fontes importantes de lenhas (*e.g.*, *Q. pyrenaica* na Terra Fria transmontana e *Q. rotundifolia* no Sul) ou madeiras (*e.g.*, *Q. robur*, *Q. rubra* e *C. sativa*).

Myricaceae

Morfologia. Árvores ou arbustos com pequenas glândulas aromáticas. Raízes com nódulos onde se alojam bactérias fixadoras de azoto do género *Frankia* (Actinobacteria). Folhas alternas, frequentemente serradas no terço ou metade posterior, peninérveas. Flores agregadas em espigas ou amentos densos, unissexuais. Flores muito pequenas, unissexuais, nuas, na axila de folhas modificadas (brácteas). Fruto carnudo (drupa).

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (3 gén. e 57 sp.). Grande área de distribuição, ausente de grande parte da Eurásia. Duas espécies indígenas de Portugal continental: *Morella* (*Myrica*) *faya* e *Morella* (*Myrica*) *gale*. A *M. faya* é uma espécie importante indígena das laurissilvas açoriana e madeirense e dos sistemas dunares do Centro-Oeste de Portugal continental (Figura 113). Introduzida por migrantes açorianos ou madeirenses e invasora no arquipélago do Havai.

Juglandaceae

Hábito. Árvores monoicas, aromáticas, com glândulas nas folhas e nos caules novos.

Folha. Folhas caducas, alternas, penaticompostas, sem estípulas, de folíolos inteiros ou serrados.

Flor. Flores pequenas, unissexuais, nuas ou haploclamídeas, as ♂ em amentos, as ♀ em pequenas espigas eretas. Polinização anemófila. Gineceu ínfero, de dois carpelos e apenas um primórdio seminal.

Fruto e semente. Fruto carnudo (pseudodrupa). Sementes com formas intrincadas (*e.g.*, miolo de noz).

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (9 gén. e 63 sp.). Grande área de distribuição, ausente da Europa Ocidental e do Norte, Norte de África e da Austrália.

Usos. A *Juglans regia*, «nogueira-europeia», é cultivada como planta alimentar ou para a produção de lenho e está assilvestrada em solos profundos na vizinhança de cursos de água no Norte de Portugal continental. A *J. nigra*, «nogueira-americana», vê-se plantada para madeira aqui e ali e é usada como porta-enxerto da sua congénere europeia (Figura 114). A *Carya illinoensis* «pecã» é um importante fruto seco, sem expressão no país.

Casuarinaceae

Morfologia. Árvores ou arbustos com simbioses radiculares com actinobactérias fixadoras de azoto do género *Frankia*. Raminhos verdes, sulcados e articulados (destacáveis pelos nós). Folhas diminutas, escamiformes, mais de quatro por nó. Flores unissexuais, muito pequenas, organizadas em inflorescências unissexuais inseridas em ramos laterais curtos. Infrutescências ♀ globosas a cilíndricas, semelhantes a pequenas pinhas. Frutos secos alados (sâmaras).

Distribuição e diversidade. Fam. de pequena dimensão (4 gén. e 91 sp.). Indígena de Madagáscar, SW asiático e Austrália.

Usos. Várias *Casuarina*, «casuarinas», sobretudo a *C. equisetifolia* e a *C. cunninghamiana*, são cultivadas como ornamentais (frequentes em jardins e arruamentos à beira-mar) ou utilizadas na restauração ecológica de zonas áridas (*e.g.*, deserto do Namibe, Angola) (Figura 115).

Betulaceae

Hábito. Árvores ou arbustos monoicos. Simbioses radiculares com actinobactérias fixadoras de azoto do género *Frankia* em *Alnus*.

Folha. Folhas caducas, alternas, espiraladas ou disticadas, simples, peninérveas, duplamente serradas (dentes de dois tipos), e com estípulas prontamente caducas.

Inflorescência. Flores unissexuais geralmente em pequenos grupos de duas ou três flores, axiladas por várias brácteas, de concrescência variável, por vezes lenhosas (em *Alnus*). As flores ♂ organizadas em amentos pêndulos e flexíveis; as flores ♀ em glomérulos (em *Corylus* e *Alnus*) ou em amentos com eixos rígidos (em *Betula*).

Flor. Flores unissexuais, muito pequenas, actinomórficas, nuas ou com 1-4 tépalas muito reduzidas. Estames geralmente quatro. Gineceu ínfero; dois carpelos e um primórdio seminal funcional. Polinização anemófila.

FIGURA 115
Fagales. Casuarinaceae. *Casuarina equisetifolia* numa rua em Setúbal; N. B., ramos articulados fotossintéticos com folhas diminutas de inserção verticilada.

FIGURA 116
Fagales. Betulaceae. **A)** *Alnus glutinosa*: inflorescências ♂ (senescente na fotografia) e ♀ (em segundo plano). **B)** Ritidoma branco característico dos indivíduos adultos do gén. *Betula*. [A) Bragança. B) *B. celtiberica* na serra do Alvão, Vila Pouca de Aguiar.]

Fruto. Frutos secos, espalmados e alados (sâmara) (*e.g.*, *Betula*) ou uma noz envolvida por brácteas foliáceas (*e.g.*, *Corylus*). Dispersão pelo vento ou pela água (*e.g.*, *Betula* e *Alnus*) ou por mamíferos e aves (*e.g.*, *Corylus*).

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (6 gén. e ca. 167 sp.), porém com vastas áreas de distribuição e de ocupação. Dispersa pelo hemisfério norte, alcançando, a sul, a cordilheira dos Andes. Três espécies indígenas de Portugal continental: *Alnus glutinosa*, «amieiro», *Corylus avellana*, «aveleira», e *Betula celtiberica*, «bidoeiro» (Figura 116).

Usos. A *C. avellana* é plantada para a produção de fruto ou para construir sebes. As aveleiras ornamentais (com frutos edíveis) de folhas purpúreas pertencem a uma outra espécie, a *Corylus maxima*. O *Alnus cordata*, o *Carpinus betulus* e várias *Betula* têm interesse ornamental. A madeira da americana *Alnus rubra* e de várias *Betula* é apreciada em carpintaria.

Cucurbitales

Mais uma vez, como em tantas outras ordens de angiospérmicas, não existem sinapomorfias morfológicas a unir o grupo (somente de ADN). Ainda assim, refira-se que várias famílias têm folhas alternas e palminérveas, flores actinomórficas unissexuais com hipanto, ovário ínfero com 2-5 carpelos, uma placenta de grande dimensão inserida parietalmente e estiletes e carpelos em igual número.

Das oito famílias que compõem a ordem, apenas as cucurbitáceas têm espécies indígenas em Portugal. As begónias (*Begonia*, Begoniaceae) são ornamentais bem conhecidas, quer de interior quer de exterior; as mais frequentes talvez sejam a B. × *albopicta* (= B. × *argenteoguttata*) e B. *semperflorens* (Figura 117-A). Em Angola comercializa-se localmente o loengo (*Anisophyllea boehmii*), um fruto doce da pequena família Anisophylleaceae (Figura 117-B).

FIGURA 117
Cucurbitales. Begoniaceae. **A)** *Begonia cucullata* numa floresta subtropical do Rio Grande do Sul. **Anisophylleaceae.** **B)** *Anisophyllea boehmii* num mercado de rua na província do Huambo, Angola.

Cucurbitaceae

Hábito. Plantas herbáceas anuais ou perenes, prostradas ou trepadoras, ou trepadeiras lenhosas, frequentemente com raízes tuberosas ou rizomas, geralmente dioicas ou monoicas, de caules angulosos, com gavinhas caulinares (por vezes reduzidas a espinhos) inseridas perpendicularmente ao plano do pecíolo da folha.

Folha. Folhas alternas, profundamente recortadas, simples ou compostas, palminérveas as simples, penatinérveos os folíolos das folhas compostas, sem estípulas.

Inflorescência e flor. Inflorescências com poucas flores e de difícil interpretação. Flores grandes, pentâmeras e heteroclamídeas. Cálice sinsépalo. Corola simpétala branca ou amarela; actinomórficas, geralmente unissexuais. Androceu geralmente de cinco estames soldados ao tubo da corola (epipétalos), com um grau variável de fusão pelo filete ou redução. Gineceu ínfero ou semi-ínfero, paracárpico, com (2)3(-5) carpelos e placentação parietal.

FIGURA 118
Cucurbitales. Cucurbitaceae. Flores ♂ **(A)** e ♀ **(B)** de *Bryonia dioica*. **C)** *Cucurbita ficifolia*. **D)** *C. moschata*. **E)** *C. pepo*. **F)** *Lagenaria siceraria*. **G)** *Sechium edule*. [Fotografias recolhidas em Trás-os-Montes.]

Fruto e semente. Um pepónio ou pseudocápsulas explosivas. Sementes achatadas.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (97 gén. e ca. 1000 sp.), eminentemente tropical. Duas espécies indígenas: *Bryonia dioica*, «norça-branca», e *Ecballium elaterium*, «pepino-de-são-gregório» (Figura 118-A, B).

Usos. Numerosas espécies com interesse económico cultivadas em Portugal; *e.g.*, *Citrullus lanatus*, «melancia», *Cucumis melo* subsp. *melo* (sob este nome cabem o melão, a meloa e o pepino-arménio), *C. sativus*, «pepino», *Cucurbita ficifolia*, «abóbora-chila», *C. maxima*, «abóbora-menina ou jerimu», *C. moschata* «abóbora-manteiga», *C. pepo* subsp. *pepo*, «abóbora-porqueira e curgete», *C. pepo* subsp. *ovifera* «abóbora-de-pescoço», *Lagenaria siceraria*, «cabaça», e *Sicyos* (*Sechium*) *edule*, «chuchu» (Figura 118-C a G). A identificação das espécies cultivadas de *Cucurbita* é por vezes difícil. O pepino, a curgete, os quiabos e o feijão-verde (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) são dos poucos frutos consumidos imaturos. Os colecionadores têm experimentado por cá a *Cucumis metuliferus*, «quivano», a *Luffa aegyptiaca*, «esponja-vegetal», a *Melothria scabra*, a *Momordica charantia*, «melão-amargo», e a *Sicana odorifera*, «cruá». Tradicionalmente, consomem-se os rebentos novos de *Bryonia dioica* como se fossem espargos (por norma em omeleta). Recentemente foi assinalado em Portugal o *Sicyos angulatus*, uma trepadeira invasora com um impacto potencial na produção de milho (Verloove & Alves, 2016).

Celastrales

A circunscrição da ordem Celastrales proposta pelos botânicos morfologistas foi profundamente alterada pela filogenética molecular (APG, 2016). Os Celastrales aglomeram agora somente duas famílias, Celastraceae, mais de 1000 sp., e Lepidobotryaceae, com duas. Escassas características morfológicas unificam os Celastrales: flores pequenas organizadas em inflorescências cimosas; estames e pétalas em igual número, filetes inseridos no bordo de um disco nectarífero evidente; gineceu geralmente tricarpelar, estiletes concrescentes e 2-4 primórdios por lóculo; sementes geralmente com arilo ou aladas (Soltis *et al.*, 2018; Cole *et al.*, 2019).

Celastraceae

Morfologia. Árvores, arbustos ou trepadeiras. Folhas simples, com ou sem estípulas, normalmente serradas, opostas e caducas. Flores discretas, esverdeadas ou esbranquiçadas, actinomórficas, com 4-5 sépalas pequenas e 4-5 pétalas livres. Estames em igual número e alternando com as pétalas. Ovário súpero ou semi-ínfero, pluricarpelar, emerso num disco nectarífero carnudo e com um estilete curto. Fruto uma cápsula ou uma baga, usualmente angulosa. Sementes frequentemente com uma cobertura colorida e carnuda (arilo).

FIGURA 119
Celastrales. Celastraceae. *Euonymus europaeus*: frutos e sementes com um arilo no outono. [Região de Bragança.]

Distribuição e diversidade. Fam. grande (96 gén. e ca. 1300 sp.). Cosmopolita, eminentemente tropical. Uma espécie indígena de Portugal continental acantonada no NE de Trás-os-Montes (*Euonymus europaeus*) e outra na Madeira (*Maytenus umbellata*) (Figura 119).

Usos. Várias espécie ornamentais (*e.g.*, *Euonymus* e *Maytenus*).

Oxalidales

Ordem com sete famílias de parentesco impercetível pela morfologia, das quais apenas as Oxalidaceae são indígenas de Portugal, através da *Oxalis acetosella*, uma planta das montanhas temperadas do Norte. Os membros dos Oxalidales têm geralmente folhas compostas com pulvino (folíolos contraem-se à noite), flores actinomórficas com as peças (cálice e corola) livres ou levemente soldadas na base e estames desiguais (Cole *et al.*, 2019).

Oxalidaceae

Morfologia. Hábito variável, desde ervas a árvores, frequentemente com tubérculos ou rizomas carnudos, ricas em oxalatos. Folhas compostas, trifolioladas em *Oxalis*. Flores pentâmeras, actinomórficas, peças do perianto livres (por vezes ligeiramente concrescentes na base) e heteroclamídeas. Dez estames, em dois verticilos de cinco, os externos mais pequenos. Gineceu súpero pentacarpelar sincárpico, geralmente lobado. Uma cápsula ou uma baga angulosa. Sementes geralmente com arilo.

FIGURA 120
Oxalidales.
Oxalidaceae.
A) *Oxalis dillenii* num jardim público em Bragança.
B) *Averrhoa carambola* em Belém do Pará (Brasil).

Distribuição e diversidade. Cosmopolita de média dimensão (5 gén. e ca. 570 sp., das quais 700 *Oxalis*) (Figura 120-A).

Usos. No Brasil é comum em quintal, e já se vê em Portugal, a *Averrhoa carambola*, «carambola», uma árvore com grandes frutos lobados amarelos, proveniente da Índia (Figura 120-B). Do mesmo género, a *A. bilimbi*, «bilimbi», é outra árvore tropical com frutos comestíveis. Cultiva-se também pontualmente a *Oxalis tuberosa*, «oca», uma planta andina de tubérculos doces e edíveis. As oxalidáceas acumulam ácido oxálico, razão pela qual se recomenda o consumo moderado da carambola, expor à luz os tubérculos de oca antes de serem processados por cozedura ou fritura e não mascar os caules de *Oxalis* como fazem alguns. O gén. *Oxalis* contém numerosas plantas ornamentais. A *O. pes-caprae* é uma erva daninha frequente e de grande impacte económico em todas as regiões de clima mediterrânico do planeta, indefectível nos pomares de citrinos. Outras *Oxalis* exóticas estão em expansão no país; *e.g.*, *O. latifolia*.

Malpighiales

Os Malpighiales são uma ordem imensa, com mais de 16 000 espécies arrumadas em 29 famílias, das quais apenas sete estão representadas em Portugal: Hypericaceae, Elatinaceae, Violaceae, Salicaceae, Euphorbiaceae, Linaceae e Phyllanthaceae. Como seria expectável numa ordem de tal dimensão, as sinapomorfias do grupo expressam-se exclusivamente a nível molecular (sequências de ADN).

As Euphorbiaceae, Hypericaceae, Passifloraceae, Salicaceae e Violaceae são descritas em seguida. As Elatinaceae são uma pequena família de plantas herbáceas de zonas húmidas. Das fibras liberianas do *Linum usitatissimum* obtém-se o linho e das sementes o óleo de linhaça (Figura 121-A, B). O ancestral deste cultigene, o *L. bienne*, é indígena de Portugal continental. As Phyllanthaceae comportam mais de 2000 espécies, algumas com grande expressão em África (espécies de *Antidesma* e *Bridelia*). Em Portugal está representada pelo tamujo, *Flueggea tinctoria*, um arbusto de leitos de cheia de grandes rios mediterrânicos, endémico da Península Ibérica (Figura 121-C,D). O *Phyllanthus acidus*, «azedinha», é cultivado pelo fruto em Cabo Verde e noutros pontos de África e Ásia.

Várias espécies determinantes na integridade ecológica dos mangais tropicais (*e.g.*, *Rhizophora mangle*, e espécies afins) pertencem à família Rhizophoraceae (Figura 121-E). As Erythroxylaceae são uma pequena família com ca. 250 sp. de árvores ou arbustos de folhas inteiras e estípulas interpeciolares, geralmente caulifloras, com flores pequenas agrupadas em fascículos (Figura 121-F). A *Erythroxylum coca*, «planta-da-coca» (Erythroxylaceae), é uma planta medicinal andina, cujas folhas são mascadas ou consumidas em chá para suprimir a fome, fadiga, dor e mal de altitude. Das mesmas folhas produz-se uma perigosa droga aditiva: a cocaína. As Ochnaceae comportam algumas madeiras exóticas de grande valor; *e.g.*, *Lophira alata*, «*azobé*», e *Testulea gabonensis*, «*izombé*» (Figura 121-G).

Nos trópicos cultivam-se diversas Malpighiaceae ornamentais. À mesma família pertence a *Malpighia emarginata*, «acerola», um fruto antioxidante muito em voga, e a *Banisteriopsis caapi*, usada na preparação da *ayahuasca*, uma bebida psicotrópica consumida nas florestas tropicais da América do Sul. O *Caryocar brasiliense*, «pequi» (Caryocaraceae), é uma curiosa árvore de frutos edíveis característica da culinária do Planalto Central do Brasil. As Clusiaceae (Figura 121-H) são extraordinariamente diversas no SE asiático; uma delas, o mangostão (*Garcinia mangostana*), tem um fruto soberbo!

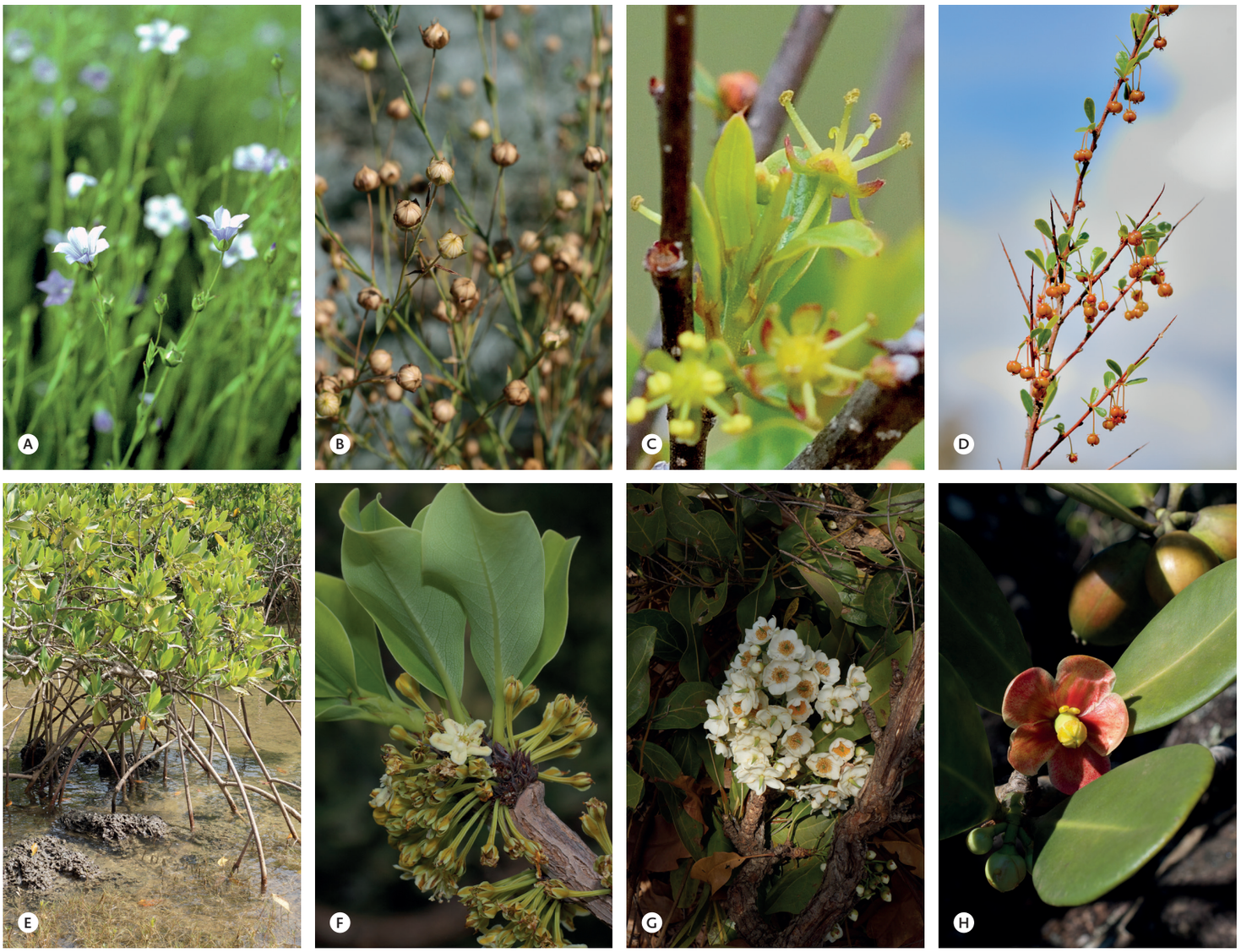


FIGURA 121
Malpighiales. Linaceae: corpo vegetativo e flores **(A)** e frutos tipo cápsula **(B)** de *Linum usitatissimum*. **Phyllanthaceae:** flores **(C)** e frutos **(D)** de *Flueggea tinctoria*. **Rhizophoraceae: E)** *Rhizophora* sp. **Erythroxylaceae: F)** *Erythroxylum suberosum*; N. B., ritidoma suberoso espesso, uma adaptação ao regime de fogo do Cerrado brasileiro. **Ochnaceae: G)** *Lophira lanceolata*. **Clusiaceae: H)** *Clusia burchellii*. [A) e B) Cultivados na região de Miranda do Douro. C) e D) Cortesia de Paulo Ventura Araújo. E) e G) Guiné-Bissau. F) e H) Parque Estadual dos Pireneus, Goiás, Brasil.]

Hypericaceae

Hábito. Arbustos ou herbáceas, de seiva incolor ou negra.

Folha. Folhas opostas ou verticiladas, simples, inteiras, peninérveas, frequentemente com glândulas translúcidas ou negras (que se podem estender à flor), sem estípulas.

Flor. Flores médias a grandes, actinomórficas a ligeiramente zigomórficas. Cinco sépalas e cinco pétalas amarelas, livres. Estames numerosos, frequentemente agrupados em vários feixes soldados pela base do filete. Ovário súpero de 3-5 carpelos e numerosos primórdios seminais, raramente um; estiletes livres, longos, encimados por estigmas minúsculos.

Fruto. Fruto seco (cápsula) ou carnudo (drupa ou baga). Sementes pequenas.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (9 gén. e ca. 550 sp.). Cosmopolita, de ótimo holártico. Um género em Portugal continental – *Hypericum* – com 13 sp. indígenas ou naturalizadas (Figura 122).

Observações taxonómicas. Tradicionalmente incluída junto com as Clusiaceae na fam. Guttiferae (= Clusiaceae s.l.).

Usos. Vários *Hypericum* têm uso medicinal; *e.g.*, hipericão-do-gerês (*H. androsaemum*) e a milfurada (*H. perforatum*), esta última muito frequente em ambientes ruderais. Nos jardins portugueses são comuns as ornamentais *H. calycinum* e *H.* × *hidcoteense*.

Violaceae

Hábito. Árvores e lianas tropicais, arbustos ou plantas herbáceas.

Flor. Flores pentâmeras, dialipétalas (pétalas livres), actinomórficas ou zigomórficas, as zigomórficas com uma pétala esporoada na base. Anteras coniventes (encostadas, mas não soldadas), formando um anel em torno do ovário; conetivo geralmente prolongado acima das anteras num apêndice membranoso. Gineceu tricarpelar súpero. Estilete curvado ou em forma de gancho. Fruto

FIGURA 122
Malpighiales. Hypericaceae. *Hypericum foliosum*, um endemismo açoriano. [Ilha Terceira.]

FIGURA 123
Malpighiales. Violaceae. *Viola arborescens* no promontório de Sagres.

geralmente seco capsular, abrindo em estrela pelas suturas do carpelo.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (25 gén. e ca. 1000 sp.). Metade das espécies enquadram-se no género *Viola*, um género herbáceo ou arbustivo cosmopolita de ótimo temperado, presente nos Açores, Madeira e continente (Figura 123). Como tantas vezes acontece nos trópicos, a fisionomia das *Rinoreia* (o exemplo poderia ser outro) é semelhante à de outras árvores e arbustos florestais; as flores, ao contrário das *Viola*, são actinomórficas, mas os sinais da ascendência comum estão lá: anteras coniventes desenhando uma pequena pirâmide e fruto capsular que abre em estrela projetando as sementes para longe.

Usos. Da *Viola odorata* extrai-se a essência de violeta. Comercializam-se várias *Viola* exóticas para jardinagem, a mais conhecida, a *V.* × *wittrockiana*, «amor-perfeito», é muito frequente em jardins de mão de obra intensiva.

Passifloraceae

Hábito. As Passifloroideae, a subfam. mais relevante da família, agrupa lianas de gomos sobrepostos, gavinhas inseridas nas axilas das folhas e folhas palminérveas.

Flor e semente. Flor actinomórfica, vistosa, com uma coroa inserida num hipanto. Gineceu súpero na extremidade de um ginóforo; placentação parietal. Sementes com um arilo carnudo.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (27 gén. e ca. 1000 sp.) de ótimo tropical; ausente da Europa.

Usos. A *Passiflora edulis* – com duas formas, f. *edulis*, «maracujazeiro-roxo», e f. *flavicarpa*, «maracujazeiro-amarelo ou azedo» – e a *P. alata*, «maracujazeiro-doce», são duas trepadeiras tropicais cultivadas pelos seus frutos aromáticos com sementes de arilo carnudo e aromático. Com a primeira revestem-se sebes e fazem-se latadas nas regiões de clima mais ameno do país. Nos supermercados aparece a *Passiflora ligularis*, «granadilha». A *P. tripartita* var. *mollissima*, «maracujá-banana», originalmente domesticada para a produção de fruto, é cultivada como ornamental e transformou-se numa séria invasora na ilha da Madeira. Como ornamental é igualmente comum a *P. caerulea* (Figura 124).

Salicaceae

Hábito. Árvores ou arbustos de ramos flexíveis, geralmente dioicos e com salicina (substância anti-inflamatória próxima da aspirina).

Folha. Folhas caducas, com estípulas caducas e muito visíveis, alternas (raramente opostas; *e.g.*, *Salix purpurea*), simples, peninérveas, dentadas, com dentes abastecidos por uma nervura que se expande numa glândula esférica ou num pelo rígido (dentes salicoides).

Inflorescência. Inflorescências variadas, por vezes com flores unissexuais em amentos ♂ ou ♀, pendentes e flexuosos (em *Populus*) ou ± rígidos e erguidos (em *Salix*), que emergem na primavera, antes ou ao mesmo tempo que as folhas.

Flor. Em *Populus* e *Salix*, flores unissexuais, nuas, na axila uma pequena bráctea peluda, de polinização predominantemente anemófila. Noutros géneros, flores entomófilas, completas, de meria variável, geralmente reduzidas. Dois (*e.g.*, *Salix* e *Populus*) a muitos estames, livres a soldados pelo filete, se numerosos com os filetes deflectidos para o exterior da flor. Gineceu súpero ou semi-ínfero, de 2-10 carpelos (dois em *Salix* e *Populus*) e placentação parietal.

Fruto e semente. Fruto seco (cápsula loculicida), por vezes carnudo. Sementes numerosas, com um tufo de pelos compridos na base, anemocóricas.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (ca. 52 gén. e 1200 sp.). Cosmopolita. Dez espécies indígenas ou naturalizadas em Portugal continental, distribuídas por dois géneros: *Salix*, «salgueiros», e *Populus*, «choupos» (Figura 125).

Observações taxonómicas. O APG III e o APG IV incluem nas Salicaceae grande parte das Flacourtiaceae, uma família de ótimo tropical. Sob este conceito, a morfologia das Salicaceae é difícil de caracterizar.

Usos. Várias espécies utilizadas como ornamentais (*e.g.*, *Salix* × *spulcralis*, «salgueiro-chorão»), em cestaria (*Salix* spp.), na produção de madeira (sobretudo *Populus* × *canadensis*) e na restauração de cursos de água (*Salix* spp.). A africana *Dovyalis caffra* tem frutos comestíveis e pode ser cultivada com sucesso em ambientes mediterrânicos sem geada. Um clone de *Populus tremuloides* com o nome Pando, será a planta com mais biomassa do mundo, com uma área ca. 43 ha e ca. 47 000 troncos geneticamente idênticos (Rogers & McAvoy, 2018).

Euphorbiaceae

Hábito. Herbáceas, trepadeiras, arbustos ou árvores (nos trópicos), por vezes suculentos, monoicos ou dioicos, frequentemente produtores de látex (látex branco e abundante, por exemplo, em *Euphorbia*).

Folha. Folhas alternas (opostas em *Chamaesyce* e *Mercurialis* e oposto-cruzadas em algumas *Euphorbia*), geralmente simples e inteiras (profundamente recortadas em *Ricinus*), peninérveas (palminérveas em *Ricinus*), com ou sem estípulas, com frequência variando de forma e tamanho ao longo dos ramos.

Inflorescência. Inflorescência elementar muito característica em *Chamaesyce* e *Euphorbia* – um ciato –, constituída por um invólucro em forma de taça, normalmente culminado por 4-5 glândulas nectaríferas, de forma, cor e ornamentação muito variáveis; no interior do invólucro encontra-se, na extremidade de um pedicelo, uma flor ♀ nua de ovário tricarpelar, rodeada por cinco grupos de flores ♂ também nuas e com um estame articulado.

Flor. Flores pequenas, unissexuais, frequentemente nuas. Flores ♂ com um (*e.g.*, *Euphorbia*) a numerosos estames, livres ou soldados pelo filete. Nas flores ♀ gineceu súpero, três carpelos (dois em *Mercurialis*), três estiletes proeminentes e um primórdio seminal por carpelo. Geralmente com um disco nectarífero. Polinização normalmente entomófila (anemófila em *Ricinus*).

FIGURA 124
Malpighiales. Passifloraceae. *Passiflora caerulea*, cultivada nos Açores.

FIGURA 125
Malpighiales. Salicaceae.
A) *Salix atrocinerea*: amentos ♀ e lançamentos jovens (a floração é anterior à rebentação).
B) *Populus nigra*: deiscência das sementes. [Bragança.]

Fruto e semente. Fruto seco, com uma forma muito característica, normalmente com três lóbulos e três sementes, esquizocárpico e explosivo. Sementes ornamentadas, ou não, muitas vezes com uma carúncula consumida pelos animais vetores de dispersão (recompensa alimentar).

Distribuição e diversidade. Fam. muito grande: c. 210 gén. e 6200 sp., metade das quais pertencentes ao género *Euphorbia* (Figura 126-A). Família cosmopolita, muito diversa nas áreas tropicais.

Usos. Do látex da *Hevea brasiliensis*, «seringueira», faz-se a borracha natural; a madeira tem uso industrial. A *Manihot esculenta*, «mandioca», é a mais importante fonte de hidratos de carbono nos trópicos e uma das culturas agrícolas em que o investimento em trabalho humano e energias fósseis tem maior retorno em energia útil (Ruthenberg, 1980); além das raízes tuberosas, consomem-se as folhas picadas de diferentes modos (Figura 126-B). Do *Ricinus communis*, «rícino», e da *Jatropha curcas*, «purgueira», extraem-se óleos de múltiplos usos. A *J. curcas* foi extensamente cultivada em Cabo Verde no século XIX para a produção de óleo para a iluminação pública de Lisboa e do Porto (está naturalizada em Cabo Verde); em África fazem-se sebes vivas da espécie para proteger casas e hortas (Figura 126-E). A *Euphorbia marginata* e a *E. lathyris* cultivam-se em horta para repelir ratas (*Microtus* spp.) e toupeiras; a segunda está pontualmente escapada de cultura em ambientes ruderais. Algumas espécies de interesse ornamental; *e.g.*, *Euphorbia pulcherrima* e *Phyllanthus* spp. O látex de algumas *Euphorbia* europeias é francamente tóxico (*e.g.*, *E. oxyphylla*), assim como o de muitas outras euforbiáceas tropicais; o mesmo se pode dizer das sementes de rícino.

FIGURA 126
Malpighiales. Euphorbiaceae.
A) Inflorescências (ciatos) de *Euphorbia hyberna*.
B) e **C)** Planta e raízes tuberosas de *Manihot esculenta*.
D) *Ricinus communis*.
E) Sebe de *Jatropha curcas* propagada por estaca.
F) Extração de látex de seringueira (*Hevea brasiliensis*) na Amazónia.
[A) Carvalhal da Serra de Nogueira. B), C) e E) Guiné Bissau. E) Vinhais. F) Cortesia de Joana Oliveira.]

ROSÍDEAS: MALVÍDEAS

Geraniales

Os Geraniales incorporam duas famílias: cerca de 900 espécies nas Geraniaceae e por volta de 30 nas Francoaceae, uma família tropical (APG, 2016). Trata-se de uma ordem de composição definida por dados moleculares; sem sinapomorfias morfológicas claras. Parecem ser características no total ou em parte comuns aos elementos do grupo folhas recortadas ou compostas com dentes glandulosos, flores hermafroditas, tetrâmeras ou pentâmeras, geralmente actinomórficas, sépalas e pétalas livres, nectários por fora do verticilo dos estames (nectários extraestaminais), dois verticilos de estames com o mais externo de estames opostos às pétalas, ovários lobados e fruto capsular.

Geraniaceae

Hábito. Plantas geralmente herbáceas de nós intumescidos, por norma aromáticas, revestidas de pelos simples ou glandulosos.

Folha. Folhas alternas ou opostas, de nervação palmada ou penada, inteiras a profundamente recortadas (sectas), simples, eventualmente compostas, com estípulas.

Inflorescência e flor. Inflorescências cimosas geralmente umbeliformes. Flores hermafroditas, pentâmeras, de perianto livre, actinomórficas (*e.g.*, *Geranium*) a zigomórficas (*e.g.*, *Pelargonium*). Sépalas aristadas. Pétalas com unha. Um ou dois verticilos de estames, se dois, o inferior com estames opostos às pétalas; estames por vezes concrescentes na base do filete. Gineceu súpero. Estiletes concrescentes numa coluna rígida que depois dá origem ao «bico» característico do fruto da família.

Fruto. Fruto seco esquizocárpico, autocórico; cada fragmento constituído por uma porção do ovário (com uma semente inclusa), mais o estilete correspondente («bico»). Em *Geranium* e *Erodium*, a parte correspondente ao estilete no fruto enrola-se para facilitar o enterramento da semente – por isso são tradicionalmente conhecidos por «relógios».

Distribuição e diversidade. Família de média dimensão (5 gén. e ca. 650 sp.), de distribuição praticamente cosmopolita. Dois géneros indígenas de Portugal: *Geranium* e *Erodium* (Figura 127).

Usos. Os *Pelargonium*, «sardinheiras», são cultivados um pouco por todo o mundo como ornamentais (*e.g.*, *P. peltatum*, *P. zonale* e *P.* × *hortorum*) ou para a extração de óleos essenciais (*Pelargonium graveolens*). O *Geranium robertianum*, «erva-de-são-roberto», é uma das plantas medicinais indígenas mais conhecidas do grande público.

Myrtales

Além de pormenores de anatomia caulinar e alguns compostos secundários, os Myrtales têm, geralmente, folhas opostas, cálice persistente ou organizado num capuz (caliptra) que se solta na ântese (*e.g.*, *Eucalyptus*), pétalas livres, embora muitas vezes ausentes, hipanto, nectários inseridos por dentro na base do hipanto, dois verticilos de estames encurvados nas flores em botão, ovário ínfero com numerosos primórdios seminais e um ritidoma mais ou menos liso que se destaca em placas ou fitas.

O APG IV coloca 13 famílias na ordem dos Myrtales, três delas com representantes portugueses: Lythraceae, Myrtaceae e Onagraceae. As onagráceas são, tendencialmente, plantas de zonas húmidas dulçaquícolas com três géneros indígenas: *Ludwigia*, *Circaea* e *Epilobium*. Os *Epilobium* são indefectíveis nas margens de cursos de água, charcas, valas e em orlas de bosque

FIGURA 127
Geraniales. Geraniaceae. *Erodium moschatum*, ruderal em Bragança.

FIGURA 128
Myrtales.
Onagraceae:
A) *Epilobium hirsutum.*
Melastomataceae:
B) *Tibouchina grandifolia.*
Combretaceae:
C) *Combretum* cf. *collinum.* [A) Bragança. B) Jardim de Serralves, Porto. C) Guiné-Bissau.]

com alguma humidade (Figura 128-A). O *E. brachycarpum*, um neófito de origem americana detetado pela primeira vez em Portugal em 2007, está a invadir aceleradamente ambientes ruderais, ferroviários e culturas agrícolas de sequeiro. Várias *Oenothera* (Onagraceae) sul-americanas estão naturalizadas em Portugal, por exemplo, as grandes flores amarelas de *O. glazioviana* e rosa de *O. rosea* ressaltam dos taludes dominados por gramíneas nas grandes vias rodoviárias do NO. Várias espécies e híbridos *Fuchsia* (Onagraceae), «brincos-de-princesa», são esplêndidas ornamentais; duas delas, a *F. corymbiflora* e a *F. magellanica*, com origem na Patagónia, assilvestraram-se nos Açores e na Madeira. As flores de muitas Vochysiaceae e Melastomataceae, sobretudo sul-americanas, são de inexcedível beleza. As quaresmeiras (*Tibouchina*, Melastomataceae) cultivam-se pontualmente nos jardins nacionais (Figura 128-B). As Combretaceae, com os seus característicos frutos alados, têm grande expressão na vegetação arbustiva secundária das regiões tropicais com estação seca de África – são o grupo irmão dos restantes Myrtales (Figura 128-C). A *Terminalia catappa*, «amendoeira-da-praia», e a *T. mantaly* (Combretaceae) são muito cultivadas nos trópicos como ornamentais, a primeira também pelas sementes edíveis com um sabor similar à amêndoa (*Prunus dulcis*, Rosaceae). A *Guiera senegalensis* (Combretaceae) é uma bioindicadora de solos esgotados pela agricultura na África tropical com estação seca a norte do equador.

Lythraceae

Hábito. Árvores, arbustos ou herbáceas (todas as espécies portuguesas). As formas lenhosas têm uma casca lisa que se destaca em placas.

FIGURA 129
Myrtales.
Lythraceae.
A) *Lythrum salicaria*, uma planta muito comum nas zonas húmidas dulçaquícolas de Portugal continental.
B) *Punica granatum*, cultivada. [Bragança.]

Folha. Folhas alternas, opostas ou verticiladas, simples, inteiras e peninérveas.

Flor. Flores actinomórficas, de hipanto bem desenvolvido, frequentemente com epicálice, com 4-8 sépalas livres e 4-8 pétalas livres, amarfanhadas no botão (estivação enrugada). Dez ou mais estames normalmente de diferentes tamanhos, inseridos na parede do hipanto. Ovário súpero (ínfero em *Punica*) com vários carpelos e dois ou mais primórdios seminais.

Fruto. Fruto seco (cápsula).

Distribuição e diversidade. Família de média dimensão (30 gén. e ca. de 600 sp.), evolutivamente próxima das onagráceas. Cosmopolita. Um género (*Lythrum*) com sete espécies indígenas de Portugal, próprio de solos temporária a permanentemente húmidos (Figura 129).

Observações taxonómicas. A *Trapa natans*, uma planta aquática potencialmente invasora, frequente e indígena nos rios de África, é hoje em dia colocada nas Lythraceae. As *Punica* eram também remetidas para uma família autónoma (Punicaceae) por possuírem um ovário ínfero.

Usos. Algumas plantas apreciadas em aquariofilia (*Ammannia* spp. e *Rotala* spp.). A *Lagerstroemia indica* está em expansão como planta ornamental e de arruamento em Portugal, porque produz flores grandes em inflorescências densas e cresce pouco em altura; a *Cuphea hyssopifolia* é igualmente comum em jardim. A *Punica granatum*, «romãzeira», é apreciada pela sarcotesta doce e vermelha das sementes. A *Trapa natans* tem frutos edíveis. Das folhas secas e pulverizadas de *Lawsonia inermis* faz-se a hena, um corante usado para tatuar temporariamente a pele e pintar o cabelo.

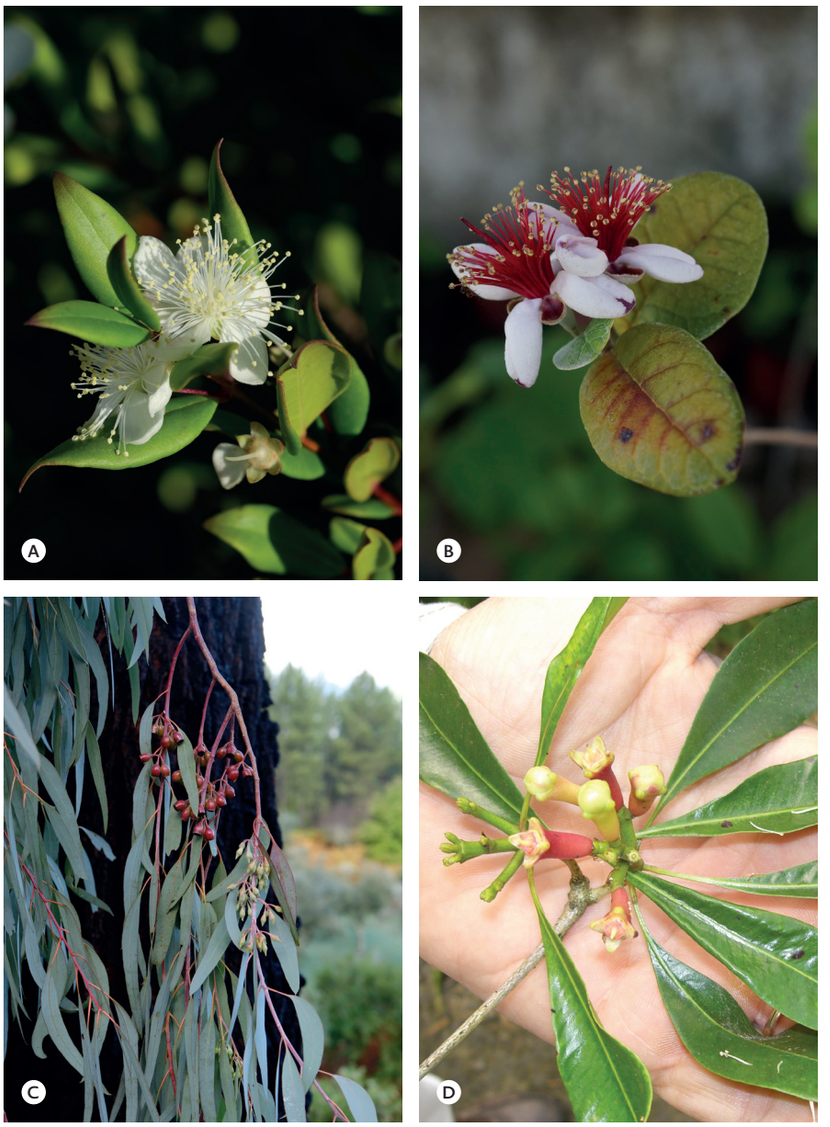
Myrtaceae

Hábito. Árvores ou arbustos, aromáticos, frequentemente com a casca destacando-se em tiras.

Folha. Folhas opostas ou alternas, inteiras, peninérveas, com pontuações translúcidas. Estípulas minúsculas ou ausentes.

Flor. Flores actinomórficas, muitas vezes de hipanto bem desenvolvido, na margem do qual se insere o perianto e os estames. A flor das mirtáceas tem 4-5 sépalas livres ou soldadas e 4-5 pétalas livres, prontamente caducas. Em muitos géneros (*e.g.*, *Eucalyptus* e *Melaleuca*), as pétalas e sépalas estão soldadas numa estrutura ± lenhosa (caliptra), que ao desprender-se expõe os estames. Estames muito numerosos, livres ou soldados em quatro ou cinco grupos, encurvados no botão. Gineceu ínfero ou semi-ínfero, por vezes anguloso, de 2-5 carpelos.

Fruto. Fruto carnudo tipo baga (*e.g.*, *Myrtus*) ou seco tipo cápsula (*e.g.*, *Eucalyptus*).



Distribuição e diversidade. Fam. muito grande (140 gén. e mais de 5800 sp.). Ótimo tropical, particularmente diversa na Austrália e no cerrado brasileiro. Uma espécie indígena de Portugal continental e da ilha de Santa Maria (Açores), *Myrtus communis*, «murta», que habita matos altos mediterrânicos em solos com uma toalha freática acessível às raízes (Figura 130-A).

Usos. Numerosas mirtáceas são usadas na produção de frutos tropicais ou subtropicais, aromáticos e ricos em vitamina C, de origem maioritariamente sul-americana e pontualmente cultivadas nas áreas mais oceânicas de Portugal continental e insular; *e.g.*, *Acca sellowiana*, «feijoa», *Eugenia uniflora*, «pitangueira», *Eugenia pyriformis*, «uvaia», *Campomanesia* spp., «gabiroba», *Myrcianthes pungens*, «guabiju», *Plinia cauliflora* (= *Myrciaria cauliflora*), «jabuticabeira», *Psidium cattleianum* (= *P. littorale*), «araçá-comum», *P. guajava*, «goiabeira», *P. myrtoides*, «araçá-roxo», o *Syzygium jambos*, «jambo», e o *S. paniculatum*, «mirtilo-vermelho» (Figura 130-B). A *Myrtus communis* é usada como aromatizante (folhas) e como condimento (frutos). O cravinho (*Syzygium aromaticum*) é importado dos trópicos e, como a noz-moscada, tem origem nas ilhas Molucas (Indonésia);

FIGURA 130
Myrtales. Myrtaceae.
A) *Myrtus communis*.
B) *Acca sellowiana*.
C) *Eucalyptus camaldulensis*; N. B., tronco queimado pelos incêndios de 2017; botões florais (em baixo) e frutos do ano anterior (em cima).
D) Botões e flores de *Syzygium aromaticum*.
[A) Bragança. B) Escola Agrária de Elvas. C) Pampilhosa da Serra. D) Cortesia de Augusto Lança; Timor Leste.]

além do uso culinário, é incorporado em produtos dentários (Figura 130-D). Muitas espécies ornamentais; *e.g.*, *Callistemon* spp., «escova-garrafas», *Chamelaucium uncinatum*, «flor-de-cera», *Corymbia* spp., *Eucalyptus* spp., *Leptospermum scoparium*, «urze-de-jardim», e *Metrosideros excelsa*, «metrosídero» (Figura 130-C). Também plantas medicinais; *e.g.*, *Eucalyptus* spp. Em Portugal continental cultiva-se extensamente o *Eucalyptus globulus* para a produção de pasta de papel. O *E. saligna* é usado para o mesmo fim nos trópicos; foi originalmente introduzido em Angola para abastecer de lenhas e madeiras o caminho de ferro de Benguela. Atualmente, o híbrido *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* é o eucalipto mais cultivado para pasta de papel nas regiões tropicais. O *E. globulus* está naturalizado no NO de Portugal continental e nos Açores, tendo adquirido um carácter invasor. O *Metrosideros excelsa* é uma perigosa invasora no litoral dos Açores. O *Psidium cattleianum* encontra-se escapado de cultura nas escarpas litorais dos Açores e Madeira.

Sapindales

Os Sapindales tendem a ser árvores ou arbustos com folhas alternas, compostas, imparifolioladas, sem estípulas, de flores pequenas de perianto livre, com um disco nectarífero explícito por dentro (nectários intraestaminais) ou por fora (nectários extraestaminais) do verticilo dos estames. Existe uma tendência para a apocarpia (carpelos separados) na ordem (Soltis *et al.*, 2018).

Ordem com nove famílias, três das quais indígenas de Portugal: Anacardiaceae, Sapindaceae e Rutaceae. As Burseraceae, uma família próxima das Anacardiaceae, estão bem representadas no Sul de África. O incenso é uma resina usada em cerimónias cristãs, extraída da *Boswellia sacra* (Burseraceae), uma pequena árvore xerófila do Corno de África. A madeira de *okoumé* (*Aucoumea klaineana*) é utilizada em Portugal. A diversidade do género *Commiphora* (Burseraceae) no SO de Angola é notável (Figura 131-A). O *Ailanthus altissima*, «ailanto», é uma perigosa invasora, tendencialmente ruderal, pertencente à família Simaroubaceae, infelizmente amiúde cultivada como ornamental (Figura 131-B).

Anacardiaceae

Hábito. Árvores ou arbustos, dioicos, que exsudam (por corte do caule ou arranque das folhas) um líquido negro (espécies não europeias), branco (*e.g.*, *Rhus coriaria*) ou translúcido (*e.g.*, *Pistacia*), por vezes de odor resinoso.

Folha. Folhas alternas, pecíolo engrossado na base, penaticompostas, sem estípulas, nervuras normalmente amarelo-claras sobressaindo num limbo verde.

Inflorescência. Panículas com flores de maturação simultânea.

Flor. Flores pequenas, pentâmeras, actinomórficas, geralmente unissexuais. Pétalas ligeiramente soldadas na base. Dois verticilos de estames. Ovário súpero de três carpelos, normalmente com apenas um carpelo fértil, e um primórdio seminal.

Fruto. Fruto carnudo (drupa) assimétrico.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (83 gén. e 860 sp.). Pantropical com algumas espécies temperadas. Duas espécies indígenas de Portugal continental: *Pistacia lentiscus*, «aroeira», e *P. terebinthus*, «cornalheira».

Usos. São anacardiáceas três importantes fruteiras, a *Mangifera indica*, «mangueira», o *Anacardium occidentale*, «cajueiro», e a *Pistacia vera*, «pistacheiro», respetivamente

FIGURA 131
Sapindales.
Burseraceae:
A) *Commiphora wildii*.
Simaroubaceae:
B) *Ailanthus altissima*.
[A) Tômbua, deserto do Namibe, Angola; B) Wikimedia Commons.]

provenientes da Índia, cerrado do Brasil e do Centro asiático (*e.g.*, Usbequistão e Quirguistão) (Figura 132-A, B). Aqui e ali veem-se mangueiras cultivadas nas regiões mais quentes do país; o pistácio está em expansão no interior mediterrânico continental. A *Pistacia terebinthus* pode ser usada como porta-enxerto do pistacheiro. O *Spondias dulcis*, «cajá-manga», é cultivado por colecionadores de plantas de fruto. A marula (*Sclerocarya birrea*) tem múltiplos usos (fruto, produção de óleo) em Moçambique e noutros países do Sul de África (Figura 132-C). No cerrado brasileiro cultivam-se outros *Anacardium* indígenas, como o *A. othonianum*. O *Rhus coriaria*, «sumagre», foi no passado cultivado para produzir taninos, estando assilvestrado nas regiões onde tradicionalmente se produziam curtumes em Portugal continental (*e.g.*, margens do rio Sabor e do rio Fervença, no NE de Portugal) (Figura 132-D). Várias plantas ornamentais, entre as quais o *Schinus molle* e o *S. terebinthifolia*, comuns nos jardins portugueses, em zonas pouco atreitas a geadas.

Sapindaceae

Hábito. Árvores ou arbustos.

Folha. Folhas alternas (opostas em *Acer*) organizadas em grupos evidentes na extremidade dos ramos, de pecíolos alargados na base, penaticompostas (de folíolos imperfeitamente opostos; *e.g.*, *Acer negundum*), palmaticompostas (*e.g.*, *Aesculus*) ou simples e palminérveas (em muitos *Acer*).

Flor. Flores pequenas (grandes em *Aesculus*), normalmente unissexuais, actinomórficas ou zigomórficas, com 4-5 sépalas, livres ou ligeiramente soldadas, e 4-5 pétalas livres, por vezes ausentes, frequentemente com pequenos apêndices internos. Disco nectarífero presente entre as pétalas e os estames (alargado e envolvendo a inserção dos estames em alguns *Acer*). Oito estames, comummente pubescentes. Ovário súpero de dois (em *Acer*) ou três carpelos.

Fruto. Usualmente seco com duas asas e duas sementes (*e.g.*, dissâmara de *Acer*) ou uma cápsula (*e.g.*, *Aesculus*).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (140 gén. e ca. 1800 sp.). Cosmopolita de ótimo tropical. Duas espécies arbóreas, indígenas de Portugal continental: *Acer monspessulanum*, «zelha», e *A. pseudoplatanus*, «padreiro».

Observações taxonómicas. O sistema APG inclui nas Sapindaceae as Aceraceae e as Hippocastanaceae, segregadas pelos sistemas morfológicos de classificação.

Usos. Vários frutos edíveis, entre quais o *Litchi sinensis*, «líchia», o *Dimocarpus longan*, «longan», e o *Nephelium lappaceum*, «rambutão», cutivados por curiosidade em Portugal. A *Paullinia cupana*, «guaraná», é usada com fins medicinais e em bebidas estimulantes. A folha do *Acer saccharum* está gravada na bandeira do Canadá; da seiva desta e de espécies congéneres faz-se o xarope de ácer,

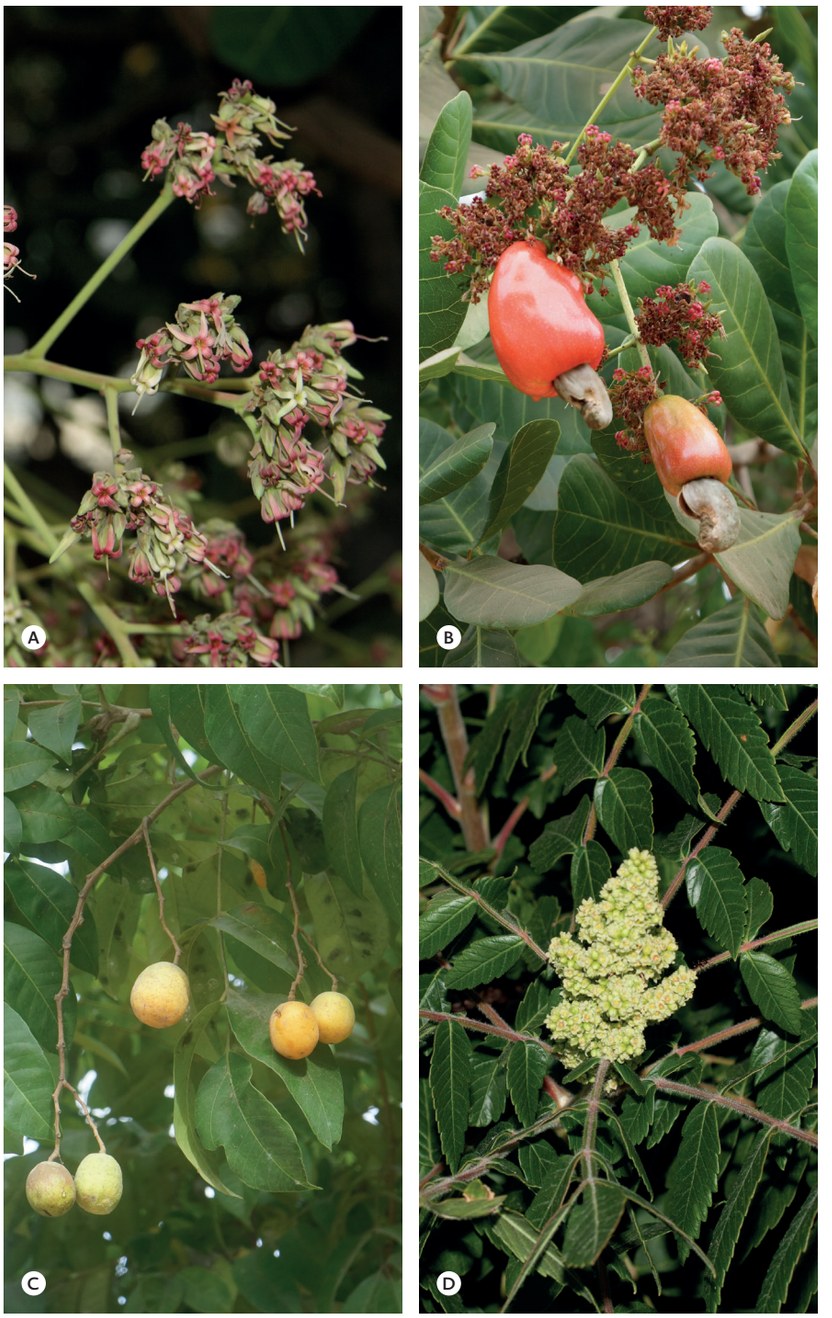


FIGURA 132

FIGURA 133

FIGURA 132
Sapindales. Anacardiaceae. Flores **(A)** e frutos **(B)** de *Anacardium occidentale*. **C)** *Spondias mumbim*, uma árvore similar à marula, comum nas hortas angolanas, com um fruto edível muito ácido. **D)** *Rhus coriaria*. [A) e B) Guiné-Bissau. C) Benguela, Angola. D) Vale do rio Fervença, Bragança.]

FIGURA 133
Sapindales. Sapindaceae. *Acer platanoides*. [Bragança.]

usado em pastelaria. Várias madeiras de uso comercial (*e.g.*, sp. de *Cupania* e de *Acer*). Em Miranda do Douro diz-se que as melhores ponteiras de gaitas de foles eram feitas de madeira de *A. monspessulanum*, regionalmente conhecido por enguelgue. Importantes árvores ornamentais; *e.g.*, várias espécies de *Acer*, «áceres ou bordos», com particular incidência *A. campestre*, *A. platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. negundo*, *Aesculus hippocastanum*, «castanheiro-da-índia», *A.* × *carnea* e *Koelreuteria paniculata*, «saboeiro» (Figura 133). O *Acer negundo* está escapado de cultura em linhas de água, o *A. campestre* na serra de Sintra e o *A. pseudoplatanus*, apesar de indígena, assilvestrou-se para além da sua área de distribuição primitiva.

FIGURA 134
Sapindales. Rutaceae.
A) *Ruta chalepensis*, cultivada como planta mágica.
B) *Citrus* (*Poncirus*) *trifoliata*.
C) *Choisya ternata*.
[Plantas cultivadas em Trás-os-Montes.]

Rutaceae

Hábito. Árvores ou pequenos arbustos aromáticos.

Folha. Folhas alternas, penaticompostas, trifolioladas ou unifolioladas, com pontuações translúcidas.

Flor. Flores hermafroditas ou unissexuais, actinomórficas. Flores tetrâmeras ou pentâmeras. Geralmente, cálice sinsépalo e corola dialipétala. Oito ou mais estames em dois verticilos, com filetes de base alargada, por vezes irregularmente soldados pela base num anel. Disco nectarífero evidente entre os estames e o ovário. Gineceu súpero de quatro ou cinco carpelos, ou mais, com frequência incompletamente concrescentes, e estigma alargado. As laranjas-de-umbigo têm dois verticilos de carpelos, um fenómeno raro nas angiospérmicas – o verticilo inferior dá origem ao fruto, o segundo fica embebido no extremo distal da laranja na forma de um «umbigo» (Ronse De Craene, 2010).

Fruto. Fruto normalmente seco, tipo cápsula, ou um hesperídio (*e.g.*, laranja).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (161 gén. e ca. 2000 sp.). Cosmopolita; diversidade máxima nos trópicos. Representada em Portugal continental por três espécies de *Ruta* (Figura 134-A).

Usos. Cultivados inúmeras espécies e híbridos de *Citrus*, genericamente designados por citrinos, de usos diversos, como o consumo em fresco ou em sumo, e a extração de óleos essenciais para perfumaria. A taxonomia dos *Citrus* é extraordinariamente complexa. Alguns exemplos ilustrativos cultivados em Portugal: *C.* × *aurantiifolia*, «limeira, limeira-ácida», *C.* × *aurantium*, «laranjeira-amarga, laranjeira-azeda», *C. hystrix*, «lima-kaffir», *C. japonica*, «kumquat», *C. limetta*, «limeira-de-umbigo», *C.* × *limon*, «limoeiro», *C. maxima* (= *C. grandis*), «pomelo», *C.* × *paradisi*, «toranjeira», *C. reticulata*, «tangerineira, mandarinas», e *C.* × *sinensis*, «laranjeira-da-baía, laranjeira-doce».

As rutáceas de interesse alimentar não se reduzem ao gén. *Citrus*; *e.g.*, o *Zanthoxylum simulans*, «pimenteira-de-sichuan», o *Z. armatum*, outra «pimenteira-de-sichuan», e a *Casimiroa edulis*, «casimiroa, sapote-branco», estão disponíveis em viveiro no país. O *C.* (*Poncirus*) *trifoliata* é usado como porta-enxerto de citrinos e como medicinal para a tosse (Figura 134-B). Para além dos muitos *Citrus* usados como árvores para arruamento ou em jardim (no Alentejo é tradicional a *C.* × *aurantium*), refere-se, pela sua frequência nos jardins portugueses, a *Choisya ternata*, «laranjeira-do-méxico» (Figura 134-C). Às três arrudas (*Ruta*) indígenas de Portugal, sobretudo à *R. chalepensis*, são atribuídas propriedades mágicas, e para esse fim cultivadas em hortas e jardins privados no país.

FIGURA 135
Sapindales.
Meliaceae.
A) Ramo e tronco de *Azadirachta indica*.
B) Tronco de *Khaya senegalensis*. [Guiné-Bissau.]

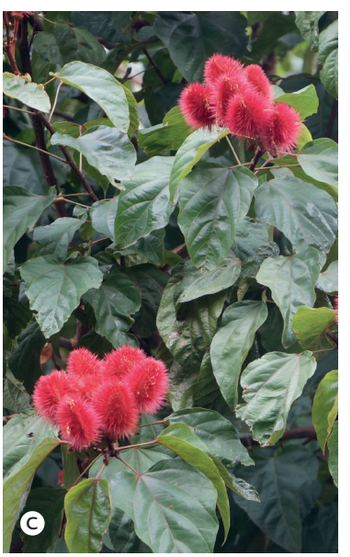


FIGURA 136
Malvales.
Cytinaceae:
A) *Cytinus hypocistis*.
Thymelaeaceae:
B) *Daphne gnidium*.
Bixaceae:
C) *Bixa orellana*.
Dipterocarpaceae:
D) *Monotes* sp.
[A) e B) Bragança.
C) Porto Alegre, Brasil.
D) Huambo, Angola.]

Meliaceae

Hábito. Árvores ou arbustos.

Folha. Folhas alternas, penaticompostas, em grupos na extremidade dos ramos.

Flor. Flores normalmente unissexuais, com 4-5 sépalas, livres ou soldadas, e 4-5 pétalas, livres ou ligeiramente soldadas na base. Estames 4-10, total ou parcialmente soldados pelo filete num tubo, com ou sem apêndices no ápice; flores ♀ por regra com estames estéreis (estaminódios). Disco nectarífero presente entre os estames (ou estaminódios) e o ovário (se presente) súpero de 2-5 carpelos.

Fruto e semente. Fruto seco (cápsula). Sementes aladas (com uma asa).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (51 gén. e ca. 600 sp.). Pantropical. Ausente de Portugal.

Usos. A *Melia azedarach* é muito cultivada como ornamental nas regiões temperadas; nos trópicos, com a mesma função, é mais comum a *Azadirachta indica*, uma árvore com múltiplos usos, entre os quais a produção de inseticidas (a partir da semente) (Figura 135-A). Um bom número de madeiras exóticas de grande valor; *e.g.*, *Cedrela odorata*, «acaju», *Carapa guianensis*, «andiroba», *Entandrophragma* spp., «*sapeli*» e outras, *Guarea cedrata*, «*bossé*», e os fomidáveis mognos sul-americanos (*Swietenia* spp.) e africanos (*Khaya* spp.) (Figura 135-B).

Malvales

Os Malvales têm essencialmente sinapomorfias a nível molecular e anatómico (*e.g.*, canais, cavidades ou células de mucilagem). Muitos Malvales têm um ritidoma fibroso, um revestimento de pelos estrelados, epicálice, *i.e.*, um conjunto de bractéolas organizado imediatamente abaixo do cálice, e estames indefinidos.

Ordem de dez famílias, quatro delas indígenas de Portugal: Cytinaceae, Malvaceae, Thymelaeaceae e Cistaceae. As Cytinaceae são parasitas radiculares, carnudas, sem clorofila, de cistáceas (*Cistus*, *Halimium*, *Helianthemum* e *Tuberaria*), que irrompem do solo para expor as flores ao exterior (Figura 136-A). As Thymelaeaceae incluem dois

géneros indígenas da flora lusitana: *Daphne* e *Thymelaea* (Figura 136-B). A *Daphne gnidium*, um arbusto muito comum em matos e bosques mediterrânicos, é ilegalmente utilizada para atordoar e capturar peixes de água doce. As sementes de *Bixa orellana* (Bixaceae) são usadas na cozinha tradicional centro-americana e delas se extrai um corante que tem vindo a substituir as anilinas (consideradas cancerígenas); cultiva-se pontualmente em Portugal (Figura 136-C). Uma família de grandes árvores tropicais, as *Dipterocarpaceae*, tem grande expressão no SE asiático (Figura 136-D).

Malvaceae

Hábito. Árvores, arbustos, trepadeiras ou herbáceas. Nas Bombacoideae, troncos adaptados ao armazenamento de grandes quantidades de água: a *Adansonia digitata*, «embondeiro», atinge mais de 10-12 m de diâmetro armazenando perto de 120 000 l de água: é considerada a maior planta suculenta do mundo (v. Kamatou *et al.*, 2011).

Folha. Folhas alternas, simples (compostas digitadas na subfam. Bombacoideae; *e.g.*, *Adansonia* e *Chorisia*), serradas, por vezes lobadas ou fendidas, estipuladas (estípulas pouco visíveis e caducas em Bombacoideae), total ou parcialmente (na base; *e.g.*, *Tilia*) palminérveas (peninérveas em alguns *Brachychiton*). Pecíolos com frequência alargados nas duas extremidades.

Inflorescência. Inflorescências de última ordem tipo dicásio com três brácteas são exclusivas das Malvaceae. O epicálice das Malvaceae, composto por três ou mais bractéolas, é um resíduo evolutivo da simplificação de inflorescências diacasiais, das quais persiste apenas a flor terminal (Bayer, 1999).

Flor. Flores actinomórficas, geralmente pentâmeras. A corola (quando presente) está contorcida em botão (estivação contorta). Concrescência, frequente, na base, da corola com o androceu (estames epipétalos). Estames indefinidos frequentemente concrescentes pelo filete, gineceu súpero pluricarpelar. Nas espécies com estames

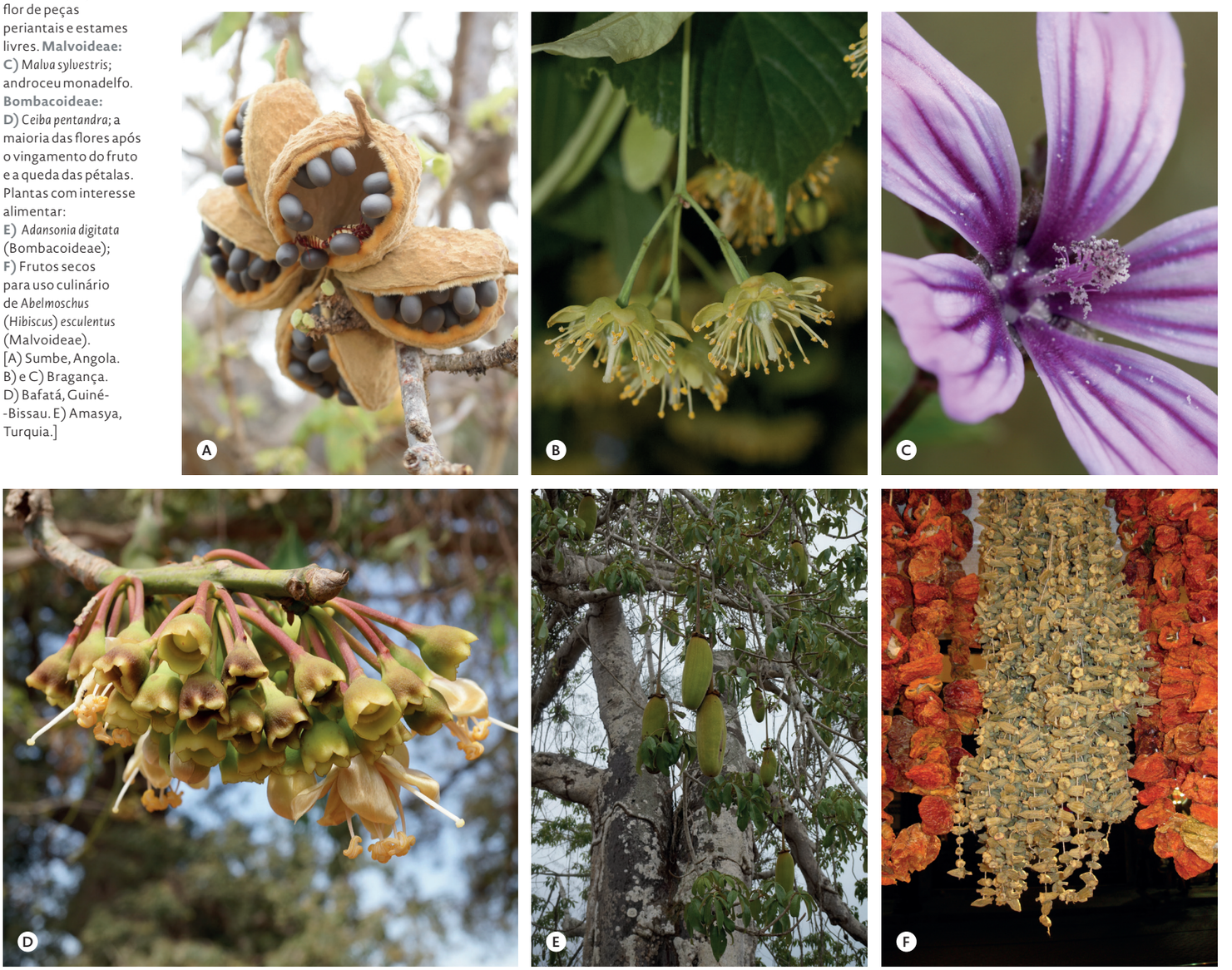


FIGURA 137
Malvales. Malvaceae. Sterculioideae: **A)** *Sterculia setigera*; fruto múltiplo de folículos, derivado de um gineceu apocárpico. **Tilioideae:** **B)** *Tilia platyphyllos*; flor de peças periantais e estames livres. **Malvoideae:** **C)** *Malva sylvestris*; androceu monadelfo. **Bombacoideae:** **D)** *Ceiba pentandra*; a maioria das flores após o vingamento do fruto e a queda das pétalas. Plantas com interesse alimentar: **E)** *Adansonia digitata* (Bombacoideae); **F)** Frutos secos para uso culinário de *Abelmoschus* (*Hibiscus*) *esculentus* (Malvoideae). [A) Sumbe, Angola. B) e C) Bragança. D) Bafatá, Guiné-Bissau. E) Amasya, Turquia.]

epipétalos, a corola e o androceu desprendem-se solidários. Estrutura variável consoante as subfamílias. Nas subfamílias mais relevantes de Malvaceae, a flor apresenta as seguintes características:

- Sterculioideae (Figura 137-A) – flores unissexuais; haploclamídeas (por perda da corola); sem epicálice; cálice petaloide dialissépalo ou sinsépalo; entrenó entre as pétalas e os estames alongado (androginóforo); estames agrupados em feixes (poliadelfos) ligeiramente soldados pela base do filete, epipétalos ou não; gineceu apocárpico de carpelos totalmente livres ou apenas soldados pelos estiletes;
- Tilioideae (Figura 137-B) – flores heteroclamídeas; com ou sem epicálice; sépalas livres; pétalas livres a levemente concrescentes na base, geralmente glandulosas na página adaxial; estames livres, presença frequente de estaminódios (estames estéreis); gineceu sincárpico;
- Malvoideae (Figura 137-C) – flores heteroclamídeas; com epicálice; sépalas livres ou concrescentes; pétalas livres a levemente concrescentes na base em consequência da epipetalia; estames concrescentes pelo filete num tubo (monadelfos) que envolve o ovário e o estilete, epipétalos; gineceu sincárpico;
- Bombacoideae (Figura 137-D) – flores geralmente heteroclamídeas; com ou sem epicálice; sépalas livres ou concrescentes, com pelos glandulosos na base; pétalas livres a levemente concrescentes na base em consequência da epipetalia; estames geralmente monadelfos ou poliadelfos, epipétalos; gineceu sincárpico.

Fruto. Fruto variável: esquizocarpo (subfam. Malvoideae; *e.g.*, *Malva*), cápsula (*e.g.*, *Hibiscus*, *Tilia* e Bombacoideae), múltiplo de folículos (Sterculioideae) (Figura 137-A).

Distribuição e diversidade. Fam. muito grande (243 gén. e ca. 4200 sp.). Cosmopolita. As espécies portuguesas de Malvaceae são herbáceas a pequenos arbustos, maioritariamente ruderais; enquadram-se na sua totalidade na subfam. Malvoideae, a mais diversa da família e a única de distribuição cosmopolita. As Tilioideae, a única subfamília de ótimo extratropical de Malvaceae, divide-se em três géneros, sendo o género *Tilia* (tílias) o mais conhecido. As *Grewia* e as *Triumfetta*, dois géneros diversos e comuns na África tropical, enquadram-se na subfamília Grewioideae. As Bombacoideae atingem grande relevância nas formações arbóreas das florestas tropicais com estação seca; *e.g.* *Andansonia digitata* e *Bombax* spp. As Sterculioideae incluem dois géneros lenhosos muito diversos, as pantropicais *Sterculia* e as africanas *Cola*. O cacaueiro e as demais *Theobroma* pertencem à subfam. Byttnerioideae.

Observações taxonómicas. Família atualmente dividida em nove subfamílias de relações evolutivas imperfeitamente conhecidas. A maior parte das Floras trata a família Malvaceae num sentido estrito ao admitir como autónomas as famílias Tiliaceae, Sterculiaceae e Bombacaceae; esta solução foi rejeitada, porque, assim definidas, as Sterculiaceae são polifiléticas e as Tiliaceae e as Bombacaceae parafiléticas (Bayer *et al.*, 1999).

Usos. Duas plantas alimentares particularmente conhecidas: *Abelmoschus* (*Hibiscus*) *esculentus*, «quiabos», e a *Theobroma cacao*, «cacaueiro» (Figura 137-E). No NO de África consomem-se as folhas, produzem-se fibras dos caules e fazem-se sumos e infusões dos cálices do *Hibiscus sabdariffa*, uma planta adaptada a solos francamente pobres; nos mercados veem-se cestos plenos de sementes coloridas de *Cola acuminata* ou de *C. nitida*, pois por serem ricas em cafeína são usadas para mascar ou incorporadas em bebidas estimulantes (*e.g.*, colas). O durião (*Durio zibethinus*), um fruto indígena e muito apreciado no SE da Ásia, liberta um odor tão desagradável que a sua circulação em alguns hotéis e aeroportos está proibida. A *Guazuma ulmifolia*, «mutamba», será cultivada por colecionadores de frutos em Portugal. O fruto da *Malva sylvestris*, uma das malvas mais comuns em Portugal, é pontualmente consumido nas áreas rurais (Figura 137-C).

Dos pelos que revestem as sementes de *Gossypium* spp. (sobretudo de *G. hysutum* e *G. barbadense*) obtêm-se as fibras de algodão; dos caules de vários *Corchorus* extrai-se a juta. Com as sementes da *Ceiba pentandra*, «sumaumeira», enchiam-se, faz décadas, colchões e travesseiros (as classes menos abastadas enchiam-nos com folhelho, *i.e.*, as camisas do milho-graúdo). Várias espécies medicinais nos géneros *Tilia*, *Malva* e *Althaea*, entre outros. Entre as ornamentais cultivadas em Portugal, destacam-se pela frequência a *Alcea rosae*, o *Brachychiton populneus*, o *Hibiscus syriacus*, o *H. rosa-sinensis*, a *Lagunaria patersonii* e várias *Tilia* (*e.g.*, *Tilia tomentosa* e *T. platyphyllus*). A *Adansonia digitata* tem inúmeras utilidades (*e.g.*, consumo em fresco do fruto, sumos a partir da polpa seca, folhas picadas e salteadas, sementes secas ou torradas e madeira) e é uma das mais emblemáticas árvores africanas (Figura 137-F). A madeira de *Ochroma pyramidale*, «balsa», é uma das menos densas que se conhece, ca. 160 kg/m3, quando algumas madeiras nobres tropicais são mais densas que a água e ultrapassam os 1000 kg/m3. Outras madeiras tropicais de grande valor comercializadas em Portugal: *Mansonia altissima*, «*bete*», *Triplochiton scleroxylon*, «*samba*», e *Sterculia rhinopetala*, «*lotofa*».

Cistaceae

Hábito. Arbustos ou plantas herbáceas, frequentemente aromáticos.

Folha. Folhas opostas ou decussadas (alternas em *Fumana*, com uma roseta basal em *Tuberaria*), simples, inteiras, muitas vezes com as margens parcialmente enroladas para baixo (revolutas), de pecíolos alargados na base, com ou sem estípulas, peninérveas.

Inflorescência. Flores em inflorescências racemosas.

FIGURA 138
Malvales. Cistaceae. *Halimium viscosum*. [Bragança.]

FIGURA 139
Brassicales.
A) Caricaceae: *Carica × pentagona*.
B) Tropaeolaceae: *Tropaeolum majus*.
C) Moringaceae: *Moringa ovalifolia*, uma árvore garrafa morfologicamente próxima da *Moringa oleifera* (produzem híbridos férteis), endémica do deserto do Namibe.
D) Cleomaceae: *Cleome violacea*.
E) Resedaceae: *Reseda virgata*. [A) Horta privada no Porto. B) Lisboa. C) Deserto do Namibe, Angola. D) e E) Bragança.]

FIGURA 138

Flor. Flores grandes e actinomórficas. Com três (*Halimium* e *Cistus laurifolius*) ou cinco sépalas, neste último caso dispostas em dois verticilos, sendo as duas sépalas externas mais pequenas que as três internas. Cinco pétalas livres, caducas poucas horas após a abertura das flores. Estames indefinidos, geralmente inseridos sobre um disco nectarífero, por vezes sensíveis ao toque e móveis (*e.g.*, *C. ladanifer*). Gineceu súpero de 3-5 (até 12 em alguns *Cistus*) carpelos com numerosos primórdios seminais. Polinização entomófila.

Fruto. Fruto seco tipo cápsula com sementes pequenas anemocóricas.

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (6 gén. e ca. 170 sp.). Distribui-se pela Eurásia Ocidental, Ásia Menor, Norte de África, Américas do Norte e Central, sul do Brasil e sul dos Andes. Algumas espécies têm vastas áreas de ocupação e grande importância ecológica na vegetação arbustiva baixa em Portugal continental, desde as

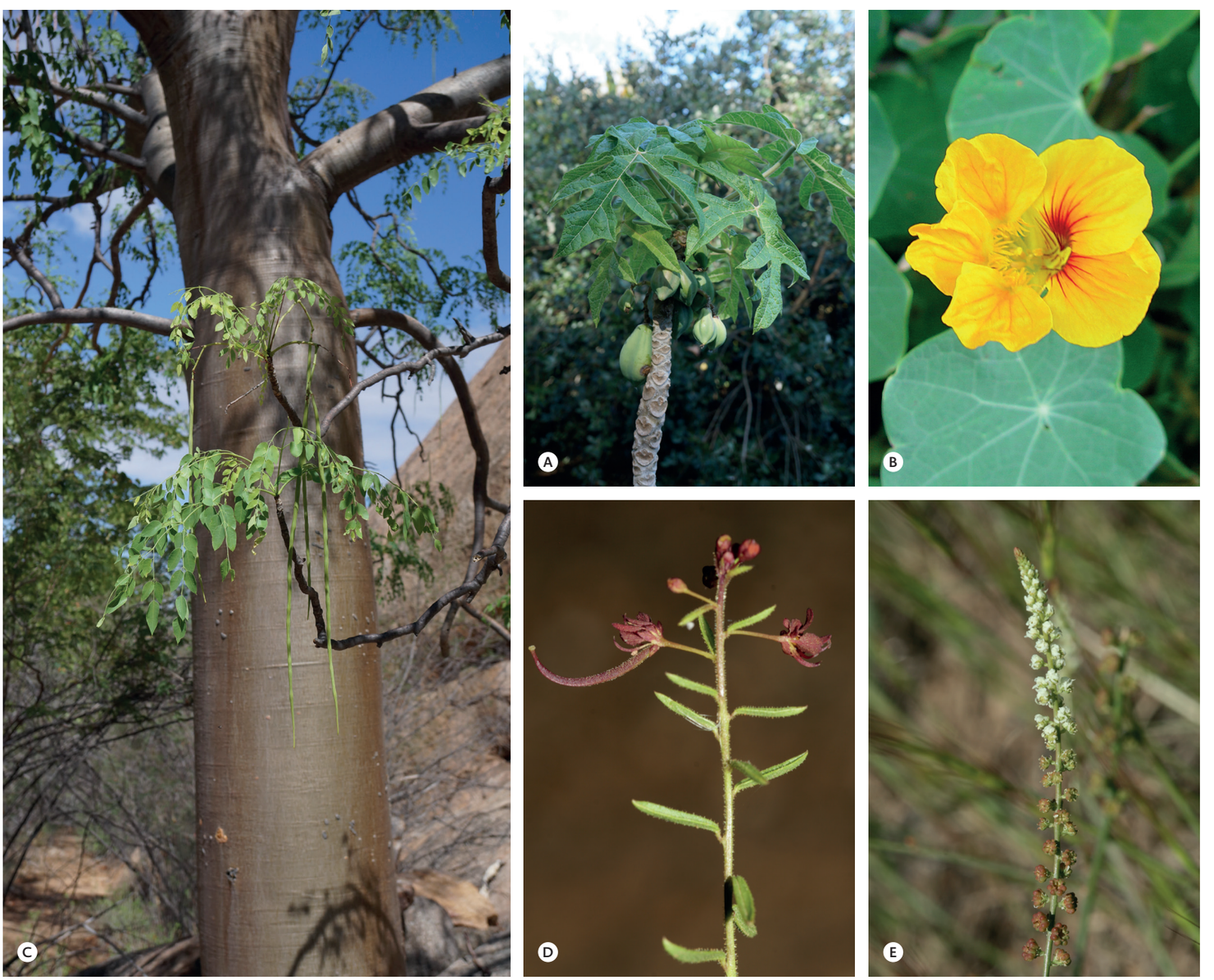


FIGURA 139

paleodunas do centro e Sul (*Halimium calycinum* e *H. halimifolium*), às montanhas graníticas do eixo de culminação ibérico (*H. lasianthum* subsp. *alyssoides*), passando pelos afloramentos xistosos do interior (*e.g.*, *Cistus ladanifer*) e pelas elevações calcárias (*C. albidus*) (Figura 138).

Observações taxonómicas. Grupo evolutivamente próximo das dipterocarpáceas. As relações filogenéticas entre os membros das cistáceas e entre eles e as dipterocarpáceas não estão fechadas, por isso foi já admitida a inclusão das cistáceas nas dipterocarpáceas (Christenhusz *et al.*, 2015).

Usos. Do *Cistus ladanifer* e do *C. creticus* extrai-se o *labdanum*, uma resina com aplicações em perfumaria. Interesse ornamental moderado; *e.g.*, *Cistus albidus*, «esteva-álbida», *C. monspeliensis* e espécies de *Helianthemum*. A *Tuberaria lignosa*, «alcária», é, talvez, a erva medicinal indígena mais considerada no NE de Portugal.

Brassicales

As famílias de Brassicales partilham a produção de glucosinolatos, um grupo de substâncias químicas que confere aquele sabor característico, picante, das mostardas. Muitas Brassicales têm inflorescências racemosas, flores tetrâmeras, pétalas providas de unha, ginóforo (entrenó alongado entre o androceu e o gineceu), ovário súpero, placentas diferenciadum falsos septos, e embriões curvados na semente.

A ordem agrega 17 famílias, três delas representadas na flora portuguesa: Resedaceae, Cleomaceae e Brassicaceae. A papaeira ou mamoeiro (*Carica papaya*, Caricaceae) tem origem na América Central; produz continuamente frutos, desde que não lhe falte água no solo; vê-se cultivado no Algarve. A *Jacaratia spinosa* (Caricaceae), «mamoeiro-do-mato», e a *Carica* × *pentagona* (= *Vasconcellea* × *heilbornii*), «*babaco*», são cultivadas por curiosidade (Figura 139-A). As chagas (*Tropaeolum majus*, Tropaeolaceae) estão assilvestradas em *habitat* ruderais sob clima oceânico em Portugal; as flores são comestíveis (Figura 139-B). As Moringaceae contêm um único género (*Moringa*) com 13 espécies. A *M. oleifera* é uma árvore tropical originária da Índia; é excelente para guarnecer sebes, as folhas têm um grande valor forrageiro e na alimentação humana; das sementes extrai-se um óleo com uso cosmético; tem a vantagem de se propagar facilmente, quer por semente quer por estaca; como é próprio das plantas tropicais, sensível à geada e se cultivada em estufa é sensível a afídios e moscas-brancas (Figura 139-C). A flor da única Cleomaceae portuguesa, a *Cleome violacea*, é um pálido exemplo do género – impressiona a extravagância das *Cleome* tropicais, por exemplo, do SO de Angola (Figura 139-D). As resedáceas são plantas herbáceas representadas por dois géneros (*Reseda* e *Sesamoides*), perfazendo 11 espécies indígenas (Figura 139-E).

FIGURA 140
Brassicales. Capparaceae. *Capparis spinosa*; N. B., imediatamente por baixo da flor que domina a figura identifica-se um fruto (verde) em formação na extremidade de um longo ginóforo (vermelho). [Algarve.]

Capparaceae

Hábito. Árvores (tropicais), arbustos ou lianas.

Folha. Folhas alternas, simples ou compostas, inteiras, peninérveas (pontualmente palminérveas), frequentemente com nectários extraflorais no pecíolo, sem estípulas ou estípulas reduzidas.

Inflorescência e flor. Inflorescência racemosa. Flores por vezes nuas; regra geral, tetrâmeras actinomórficas a algo zigomórficas, com as peças do perianto livres. Pétalas com unha comprida. Seis a muitos estames longos e do mesmo comprimento. Gineceu súpero de dois carpelos, sem estilete, geralmente na extremidade de um longo ginóforo. Fruto com frequência carnudo.

Distribuição e diversidade. Família pouco diversa (9 gén. e 324 sp.), cosmopolita de ótimo tropical.

Observações taxonómicas. O conceito atual de Capparaceae é francamente mais restrito do que o pugnado pelos taxonomistas pré-ADN.

Usos. Consomem-se os gomos da *Capparis spinosa*, «alcaparras» (Figura 140).

Brassicaceae

Hábito. Plantas geralmente não micorrízicas, herbáceas anuais a perenes, raramente arbustos (*e.g.*, *Alyssum serpyllifolium* subsp. *lusitanicum* em Portugal continental e vários *Sinapidendron* no arquipélago da Madeira).

Folha. Folhas alternas, simples, com frequência profunda e irregularmente recortadas, peninérveas (pontualmente palminérveas), sem estípulas.

Inflorescência. Geralmente indefinida, por norma tipo cacho, sempre sem brácteas.

Flor. Flores geralmente actinomórficas características, com quatro sépalas livres e quatro pétalas livres, de unha comprida, dispostas em cruz (Figura 141-A). Seis estames, por norma os quatro internos longos e os dois externos mais curtos (estames tetradinâmicos). Nectários na base dos estames. Gineceu súpero de dois carpelos separados por um falso septo (diferenciando-se dois lóculos), com um a numerosos primórdios seminais dispostos em quatro fiadas (duas por lóculo na margem das suturas carpelares). Polinização entomófila.

Fruto. Fruto seco capsular (síliqua ou silícula), geralmente deiscente (indeiscente, *e.g.*, em *Cakile*).

Distribuição e diversidade. Fam. muito grande (343 gén. e ca. 3600 sp.), cosmopolita; muito diversa na bacia mediterrânica. As Brassicaceae são das primeiras plantas a florir no final do inverno nas regiões extratropicais.

Usos. Família de enorme importância económica. Elevado número de plantas alimentares; *e.g.*, *Brassica juncea*, «mostarda-castanha», *B. nigra*, «mostarda-preta», *B. oleracea*, «couves», *B. rapa* Grupo Rapifera, «nabo, nabiça», *B. rapa* Grupo Chinensis, «*pak choi*», *B. rapa* Grupo Japonica, «*mizuna*», *B. napus* Grupo Napobrassica, «rutabaga ou raba», *B. napus* Grupo Oleifera, «colza», *Lepidium sativum*, «mastruço», *Raphanus sativus* var. *sativus*, «rabanete», *Rorippa nasturtium-aquaticum*, «agrião», *Sinapis alba*, «mostarda-branca», e *Eruca vesicaria*, «rúcula» (Figura 141-A, B). No âmbito da *B. oleracea*, reconhecem-se numerosos grupos para acomodar a enorme variação morfológica das couves cultivadas; *e.g.*, as couves-tronchudas enquadram-se no Grupo Tronchuda, as couves-de-bruxelas no Grupo Gemmifera e os brócolos no Grupo Italica (Figura 141-C). Nas regiões extratropicais, as Brassicaceae acumulam rapidamente biomassa no outono-início do inverno e capturam eficientemente o azoto residual disponível no solo, características aproveitadas pelos sistemas tradicionais de agricultura. A partir das folhas fermentadas de *Isatis tinctoria* produzia-se um corante azul. Algumas plantas ornamentais; *e.g.*, *Erysimum cheiri*, «goiveiro», e *Lunaria annua*, «moedas-do-papa», ambas escapadas de cultura. A *Lobularia maritima*, «açafate-da-praia», é uma espécie indígena de dunas e arribas litorais muito cultivada em jardim, cuja área de distribuição foi artificialmente alargada a ambientes ruderais pela ação do Homem. A *Arabidopsis thaliana* é uma das espécies-modelo dos estudos de genética e de desenvolvimento das plantas.

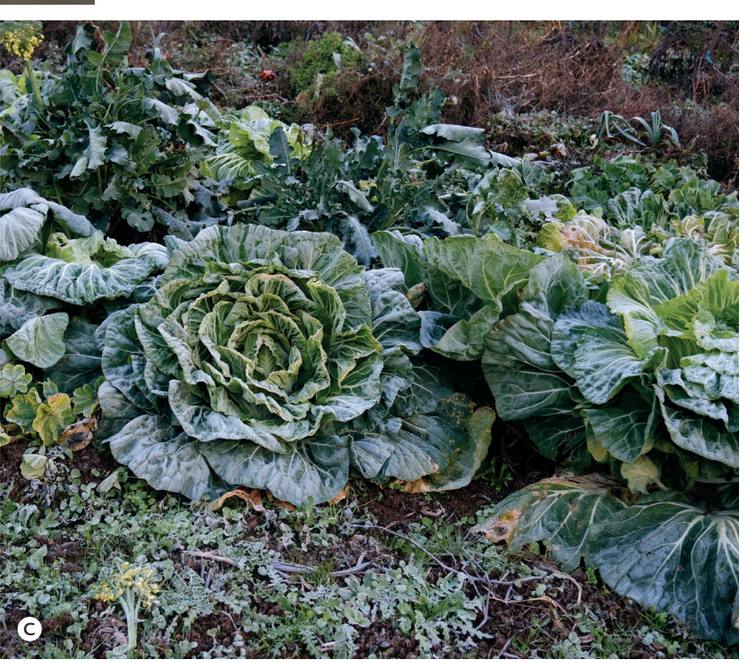


FIGURA 141
Brassicales. Brassicaceae.
A) População selvagem de *Eruca vesicaria*; N. B., flores tetrâmeras de seis estames.
B) *Brassica rapa* Grupo Rapifera (à esquerda), e *B. napus* Grupo Napobrassica (à direita).
C) Um belo exemplar de *Brassica oleracea* Grupo Tronchuda queimado pelas geadas de inverno. [Região de Bragança.]

SUPERASTERÍDEAS: ORDENS BASAIS

Santalales

Ao invés de muitas ordens de angiospérmicas, os Santalales combinam um elenco amplo de características anatómicas e morfológicas diagnóstico de que se destacam: a ausência de pelos radiculares; folhas simples, inteiras, peninérveas, com esclereídeos; inflorescências determinadas; flores pequenas, de perianto persistente no fruto, com sépalas nulas ou reduzidas e soldadas numa cúpula, estames epipétalos opostos às pétalas, gineceu sincárpico de três carpelos e estilete e estigma diminutos; fruto carnudo tipo drupa ou baga; sementes endospérmicas com um embrião muito pequeno. A maioria dos Santalales é hemiparasita, *i.e.*, são verdes, fazem fotossíntese, mas colonizam através de haustórios as raízes ou os caules dos hospedeiros de onde extraem água e nutrientes minerais e, em grau variável, fotoassimilados produzidos na canópia[3]. As plantas de algumas famílias de Santalales não têm clorofila, são holoparasitas – dependem em absoluto dos fotoassimilados produzidos pelos hospedeiros (*e.g.*, Balanophoraceae).

Das sete famílias de Santalales, somente as Santalaceae ocorrem em Portugal. As Loranthaceae dos géneros *Tapinanthus* e *Agelanthus* parasitam um sem-número de espécies arbóreas nos países africanos de língua portuguesa (Figura 142).

Santalaceae

Hábito. Árvores, arbustos ou herbáceas hemiparasitas.

Folha. Folhas alternas, simples e inteiras.

Flor. Flores pequenas, pouco vistosas, trímeras, tetrâmeras ou pentâmeras e haploclamídeas. Cálice ausente por perda evolutiva. Tem 3-6 pétalas num único verticilo, soldadas num pequeno tubo na base. Androceu de 3-6 estames opostos às pétalas e epipétalos. Gineceu ínfero ou semi-ínfero de três carpelos.

Fruto. Fruto seco (tipo noz) ou carnudo (tipo drupa).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (44 gén. e ca. 1000 sp.). Cosmopolita. Três géneros e oito espécies em Portugal continental, duas delas há muito não observadas no país: o *Arceuthobium oxycedri*, em *Juniperus* (Cupressaceae), e o *Viscum album*, uma parasita menos seletiva frequente na Europa temperada (Figura 143). O *Arceuthobium azoricum* é endémico dos Açores.

Usos. A madeira de *Santalum album*, «sândalo» – espécie com origem em Timor –, é usada no fabrico de mobiliário, como incenso ou na extração de óleos aromáticos. Outras espécies do género *Santalum*, de proveniências tropicais diversas, têm menor qualidade.

FIGURA 142
Santalales. Loranthaceae. *Tapinanthus bangwensis*. [Quinhamel, Guiné-Bissau.]

FIGURA 143
Santalales. Santalaceae. **A)** *Osyris alba*. **B)** *Viscum album*. [A) Bragança. B) Normandia, França.]

FIGURA 144
Caryophyllales. Frankeniaceae: A) *Frankenia laevis*. **Droseraceae: B)** *Drosera rotundifolia*. **Drosophyllaceae: C)** *Drosophyllum lusitanicum*. **Portulacaceae: D)** *Portulaca oleracea*. **Molluginaceae: E)** *Mollugo verticillata*. **Montiaceae: F)** *Montia fontana*. **Basellaceae: G)** *Basela alba*. **Phytolaccaceae: H)** *Phytolacca americana*. **Nyctaginaceae: I)** *Bougainvillea spectabilis*. **Nepenthaceae: J)** *Nepenthes x ventrata*.
[A) Promontório de Sagres. B), C), E), F) e H) Cortesia de Paulo Ventura Araújo. G) Wikimedia Commons. I) Lisboa. J) Jardim Botânico de Lisboa.]

Caryophyllales

As espécies de Caryophyllales partilham um bom número de propriedades morfológicas e anatómicas: são geralmente herbáceas ou lenhosas na base (sufruticosas), com caules ou folhas suculentos; iniciação sucessiva do câmbio com a produção de anéis ou feixes individualizados, concêntricos, de xilema e floema; folhas peninérveas; flores pentâmeras actinomórficas, frequentemente reduzidas ao cálice (por perda da corola) ou apétalas; presença frequente de nectários na base dos estames; um ou dois verticilos de estames livres; gineceu sincárpico com um lóculo (paracárpico), estiletes ramificados tão numerosos como os carpelos, placentação basal ou central livre; sementes endospérmicas ou, o mais das vezes, perispérmicas. Neste grupo são frequentes grupos de plantas carnudas (*e.g.*, Aizoaceae, Cactaceae e algumas Amaranthaceae), carnívoras (*e.g.*, Droseraceae, Drosophyllaceae e Nepenthaceae), assim como plantas adaptadas a ambientes extremos – *e.g.*, solos salinos, pobres em nutrientes ou ricos em metais pesados e ambientes desérticos –, com adaptações morfológicas e fisiológicas particulares; *e.g.*, metabolismo ácido das crassuláceas e suculência (Soltis *et al.*, 2005). A grande maioria dos Caryophyllales reparte-se por dois clados: as Caryophyllales centrais e um outro clado que por sua vez se subdivide num grupo com algumas famílias de carnívoras e noutro com plantas frequentemente adaptadas a solos salinos, com Frankeniaceae, Tamaricacae, Plumbaginaceae e Polygonaceae (no passado na ordem dos Polygonales).

Trinta e oito famílias compõem os Caryophyllales, doze delas indígenas de Portugal. As Frankeniaceae são pequenas plantas herbáceas a lenhosas, de folhas ericoides (similares às das *Erica*) opostas, próprias de ambientes salinos, fáceis de observar em arribas sobranceiras ao mar e nas faixas mais secas (de cota mais elevada) dos sapais. As Frankeniaceae incluem um único género – *Frankenia* – com três espécies em Portugal (Figura 144-A). As Droseraceae e as Drosophyllaceae são carnívoras. As duas *Drosera* da flora portuguesa habitam ambientes turfosos ácidos (Figura 144-B). As Drosophyllaceae são a única família de angiospérmicas endémica da região biogeográfica mediterrânica (Martín-Rodríguez *et al.*, 2020); o *Drosophyllum lusitanicum*, espécie única das Drosophyllaceae, é endémica de Portugal, Espanha e Marrocos, como frequentemente acontece nas plantas carnívoras, adaptada a solos ácidos pobres em nutrientes, porém secos e bem expostos ao sol (Figura 144-C). Ao invés de outras carnívoras, o *D. lusitanicum é* difícil de manter em cultivo. A circunscrição atual das Portulacaceae está reduzida a um género, *Portulaca*. A *Portulaca oleracea* é uma infestante de primavera-verão, de flores amarelas inconspícuas e caules e folhas gordos, muito frequente, edível, consumida em sopas e saladas; no mercado estão disponíveis vários cultivares melhorados, alguns deles entretanto escapados de cultura (Figura 144-D). Várias *Portulaca* exóticas têm interesse ornamental; *e.g.*, *P. grandiflora* e *P. umbraticola*. Popular nos jardins portugueses ou como planta de interior, a *Portulacaria afra* pertence agora às Didiereaceae. A família Molluginaceae tem apenas duas plantas indígenas de Portugal – normalmente são ervas ou pequenos arbustos com as folhas aparentemente verticiladas, uma característica bem clara na *Mollugo verticillata*, uma ruderal alóctone frequente no NO (Figura 144-E). A única espécie indígena de Montiaceae, a *Montia fontana*, «morugem», habita águas frescas de fontes, poços e remansos, sendo ordinariamente colhida e consumida em saladas (Figura 144-F). A ingestão de plantas cruas de morugem e de agrião (*Rorippa nasturtium-aquaticum*) pode causar infeções, potencialmente graves, do tremátodo parasita *Fasciola hepatica* (Platyhelminthes). Também com representantes indígenas, descrevem-se adiante as Tamaricacae, Plumbaginaceae, Polygonaceae, Caryophyllaceae, Amaranthaceae e Aizoaceae.

Entre as famílias alóctones de Caryophyllales cultivadas ou naturalizadas em Portugal, são de destacar Basellaceae, Nyctaginaceae e Nepenthaceae. As folhas da *Basella alba* (Basellaceae), «bertalha», são consumidas em fresco e há referências ao seu cultivo no país (Figura 144-G). À mesma família pertence a *Anredera* (*Boussingaultia*) *cordifolia*, uma trepadeira ornamental escapada de cultura no continente e nas ilhas. A *Phytolacca americana* (Phytolaccaceae) provém da América do Norte – tem hábitos ruderais e está em expansão – e foi usada para dar cor ao vinho, uma prática deplorável, para mais que os frutos são tóxicos (Figura 144-H). A *Bougainvillea glabra*, a *B. spectabilis* e respetivos híbridos (Nyctaginaceae), com os característicos dicásios involucrados por grandes brácteas petaloides coloridas, são trepadeiras frequentes nos nossos jardins (Figura 144-I). A *Mirabilis jalapa* é outra Nyctaginaceae comum em jardim. A *Boerhaavia diffusa* e a *B. erecta* são duas infestantes da família Nyctaginaceae, tão comuns como agressivas em África. As Nepenthaceae aparecem em coleções de plantas carnívoras (Figura 144-J).

Tamaricaceae

Morfologia. Pequenas árvores ou grandes arbustos. Folhas pequenas, escamiformes e alternas. Flores pequenas, vistosas, actinomórficas, solitárias ou em

FIGURA 145
Caryophyllales. Tamaricaceae. *Tamarix africana*. [Vila Nova de Gaia, praia do Cabedelo.]

espigas densas (*e.g.*, *Tamarix*). Tem 4-5 sépalas e 4-5 pétalas, livres. Androceu de 5-10 estames inseridos num disco nectarífero carnudo. Ovário súpero de 2-5 carpelos. Fruto seco (cápsula). Sementes revestidas de pelos.

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (4 gén. e ca. 78 sp.). Dispersa por África e pela Eurásia. Grande número de espécies halófilas e de espécies adaptadas a zonas áridas e desérticas.

Usos. As excreções açucaradas de uma cochonilha parasita da *T. mannifera* são o maná do deserto do Antigo Testamento. A *T. africana* é usada como árvore ornamental e na revegetação de zonas costeiras (Figura 145). A *T. tetrandra* abunda nos jardins portugueses.

Plumbaginaceae

Hábito. Arbustos ou plantas herbáceas.

Folha. Folhas simples, inteiras, alternas, de pecíolo curto e alargado na base (na inserção do caule).

Inflorescência. Flores agrupadas em inflorescências alargadas (em *Limonium* e *Limoniastrum*) ou densas (em *Armeria*).

Flor. Flores actinomórficas. Cinco sépalas, por vezes coloridas, soldadas num tubo longo, lóbulos frequentemente de extremidades membranosas. Cinco pétalas, soldadas na base ou num tubo longo. Cinco estames livres ou soldados, na base, às pétalas. Ovário súpero, de cinco carpelos e um primórdio seminal inserido na base do ovário (placentação basal).

Fruto. Fruto seco (aquénio).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (28 gén. e ca. 70 sp.). Cosmopolita. Muitas espécies adaptadas a *habitat* litorais; *e.g.*, *Limonium* e *Limoniastrum* (Figura 146-A). Também várias espécies adaptadas a solos ricos em metais pesados como a *Armeria eriophylla* nas rochas ultramáficas do NE de Portugal e a *A. linkiana* nos chapéus de ferro do Alentejo. Uma parte significativa das plantas com flor endémicas (exclusivas) de Portugal continental ou da Península Ibérica pertence aos géneros *Armeria* e *Limonium* (Figura 146-B).

Usos. Entre outras espécies, cultivam-se como ornamentais *Ameria maritima*, «arméria», *Limonium sinuatum*, «*statice*», e *Plumbago auriculata*, «plumbago». O *L. sinuatum* escapa-se de cultura.

Polygonaceae

Hábito. Herbáceas ou trepadeiras, raramente arbustos, de nós intumescidos.

Folha. Folhas alternas, simples, inteiras e peninérveas. O limbo de forma triangular ou de base truncada é frequente na família. Estípulas soldadas num tubo que envolve e adere aos caules por cima da inserção da folha (ócrea).

Flor. Flores hermafroditas ou unissexuais, normalmente pequenas, haploclamídeas (perianto de um verticilo, *e.g.*, *Fagopyrum*, *Polygonum*), homoclamídeas (dois verticilos de peças iguais, *e.g.*, *Rheum* spp.) ou heteroclamídeas (perianto diferenciado em cálice e corola, *e.g.*, *Rumex*), com

FIGURA 146
Caryophyllales. Plumbaginaceae.
A) *Limoniastrum monopetalum*, um belo arbusto em Portugal exclusivo das salinas e dos sapais do Algarve. **B)** *Armeria pubigera*, um endemismo das costas rochosas do NO peninsular. [A) Sapal de Lagos. B) Cabo do Mundo, Matosinhos.]

duas a seis peças, muitas vezes persistentes e acrescentes aquando da maturação do fruto (Fgirua 147-B). Ovário súpero com um primórdio seminal.

Fruto. Fruto seco, anguloso, do tipo aquénio, por vezes alado, frequentemente associado a tépalas membranosas ou carnudas (Figura 147-B).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (50 gén. e ca. 1200 sp.). Cosmopolita com um máximo de diversidade no hemisfério norte. Cerca de 30 espécies indígenas ou naturalizadas em Portugal continental, maioritariamente herbáceas.

Usos. Muitas Polygonaceae (*e.g.*, *Rumex* e *Polygonum*) são infestantes ou plantas ruderais (Figura 147). O *Fagopyrum esculentum*, «trigo-sarraceno», tal como a chia ou a quinoa, é um pseudocereal: não sendo uma gramínea, tem um uso similar aos cereais. Também é semeado para atrair insetos auxiliares e está escapado de cultura nos Açores. Consomem-se os pecíolos do *Rheum* × *hybridum*, «ruibarbo». Várias invasoras, como a trepadeira tropical *Antigonon leptopus*, frequentes em Angola.

FIGURA 147
Caryophyllales. Polygonaceae.
A) *Polygonum aviculare*. **B)** Frutos de Rumex crispus, envolvidos pelas três tépalas do verticilo interno do perianto (com um pequeno tubérculo no dorso), acrescentes depois da polinização. [Bragança.]

Caryophyllaceae

Hábito. Plantas herbáceas anuais ou perenes, raramente lenhosas na base, de caules intumescidos nos nós.

Folha. Folhas oposto-cruzadas, simples e inteiras. Estípulas presentes (subfam. Paronychioideae) ou ausentes (subfam. Silenoideae e Alsinoideae).

Inflorescência. Inflorescências cimosas tipo monocásio ou dicásio de complexidade variável, com ou sem brácteas, raramente flores solitárias.

Flor. Flores geralmente pequenas, pentâmeras ou tetrâmeras, heteroclamídeas (apétalas em *Scleranthus*), dialipétalas, actinomórficas e hermafroditas. Sépalas livres ou quase (subfam. Alsinoideae e Paronychioideae) ou soldadas num tubo (subfam. Silenoideae). Por regra 8-10 estames em dois verticilos. Ovário súpero de placentação axilar ou central livre.

Fruto. Tipo cápsula (um aquénio em *Paronychia* e uma baga em *Cucubalus*). Semente sem endosperma e com perisperma.

FIGURA 148
Caryophyllales. Caryophyllaceae.
A) *Silene boryi* subsp. *duriensis*, um endemismo do canhão do rio Douro Internacional. **B)** *Stellaria media*. [A) Arribas do Douro, Mogadouro. B) Ruderal em Bragança.]

Distribuição e diversidade. Fam. grande (91 gén. e ca. 2600 sp.). Cosmopolita, particularmente diversa na região mediterrânica, bem representada em Portugal e com alguns endemismos, a maioria dos géneros *Dianthus* e *Silene* (Figura 148-A).

Usos. Escassas plantas de interesse económico; *e.g.*, *Dianthus caryophyllus*, «craveiro», *D. barbatus* e *Gypsophila paniculata*. As folhas das *Stellaria media*, «morugem», uma das ervas daninhas mais frequentes do país, são comestíveis (Figura 148-B). A *Ortegia hispanica* é uma conhecida planta tóxica para ruminantes.

Amaranthaceae

Hábito. Plantas herbáceas ou arbustos lenhosos ou suculentos, raramente de grande dimensão (*e.g.*, *Atriplex*). Nós dos caules com frequência intumescidos. Presença frequente de adaptações fisiológicas a solos com elevado teor de sais.

Folha. Folhas alternas, espiraladas ou opostas, simples, normalmente inteiras, por vezes suculentas, peninérveas com nervuras pouco visíveis e sem estípulas.

Inflorescência. Inflorescências muito densas, terminais ou axilares.

Flor. Flores muito pequenas, haploclamídeas, actinomórficas. Cada flor é axilada por uma bráctea e duas bractéolas. Três a cinco tépalas de cores mortas, frequentemente secas e quebradiças, persistentes na frutificação. Presença frequente de flores estéreis reduzidas a espinhos, escamas ou pelos. Estames e tépalas em número igual; filetes livres ou soldados num tubo (monadelfos). Ovário tricarpelar, súpero, unilocular. Primórdios seminais inseridos na base do ovário (placentação basal).

Fruto. Fruto seco, envolvido por tépalas e brácteas ± suculentas, de abertura transversal (pixídio) ou não deiscente (aquénio ou utrículo).

Distribuição e diversidade. Fam. grande (170 gén. e ca. 2000 sp.). Cosmopolita. Cerca de 70 espécies indígenas ou naturalizadas em Portugal continental, muitas delas frequentes como infestantes de primavera-verão (*e.g.*, *Chenopodium* spp. e *Amaranthus* spp.) ou na vegetação de áreas litorais com solos enriquecidos em cloreto de sódio (*e.g.*, gén. *Arthrocnemum*, *Salicornia*, *Sarcocornia* e *Salsola*) (Figura 149).

Observações taxonómicas. Os géneros *Atriplex*, *Chenopodium*, *Salicornia*, *Sarcocornia* e *Salsola*, entre outros, eram tradicionalmente incluídos na família Chenopodiaceae.

Usos. A *Beta vulgaris* subsp. *vulgaris* é cultivada pelas suas folhas (acelga; Gupo Cicla e Grupo Flavescens), pelos tubérculos/raízes tuberosas para açúcar (beterraba-açucareira; Grupo Altissima) ou para consumo humano (beterraba; Grupo Conditiva) e animal (beterraba-forrageira; Grupo Crassa). O ancestral da beterraba, a *B. vulgaris* subsp. *maritima*, ocorre no litoral português. A *Spinacea oleracea*, «espinafre», o *Chenopodium hortensis*, o *Amaranthus tricolor*, o *A. caudatus*, «crista-de-galo», e o *C. quinoa*, «quinoa», são plantas alimentares cultivadas em Portugal, as três primeiras pelas folhas, as outras pela semente. As folhas de *C. ambrosioides*, uma planta ruderal alóctone comum em Portugal, são comestíveis. Na região andina cultivam-se outros domesticados de *Amaranthus* e *Chenopodium* para semente, possivelmente já introduzidos em Portugal, como será o caso do *A. cruentus* e do *A. hypochondriacus*. A *Gomphrena globosa*, «perpétua», é uma importante planta medicinal. O *Amaranthus caudatus*, a *G. globosa* e a *Celosia cristata*, por exemplo, têm uso ornamental.

Aizoaceae

Morfologia. Folhas carnudas, simples e opostas. Flores actinomórficas, com hipanto e apétalas (só com sépalas, ainda que coloridas). Androceu de grande complexidade, por vezes com um grande número de estames (subfam. Mesembryanthemoideae). Estaminódios frequentes, por vezes petaloides. Gineceu súpero ou ínfero, sincárpico, geralmente com 2-5 carpelos de placentação axilar.

Distribuição e diversidade. Família grande (113 gén. e ca. 1900 sp.). Embora escassamente representada em Portugal continental (duas espécies indígenas), as aizoáceas têm uma distribuição lata – estão ausentes dos territórios boreais, do interior da Ásia e das florestas tropicais das Américas –, com um pico de diversidade nos territórios áridos com a chuva concentrada na estação fria (clima mediterrânico) do SO de África.

FIGURA 149
Caryophyllales. Amaranthaceae.
A) *Arthrocnemum macrostachyum*.
B) *Amaranthus retroflexus*. [A) Aljezur. B) Bragança.]

Usos. Várias plantas de interesse ornamental resistentes à secura. O *Carpobrotus edulis*, «chorão», é, simultaneamente, uma ornamental e uma perigosa invasora no litoral mediterrânico – com origem na África do Sul. Na mesma senda, a *Aptenia cordifolia*, o *Drosanthemum floribundum*, o *Lampranthus multiradiatus*, o *Mesembryanthemum crystallinum* e o *M. nodiflorum* são ornamentais frequentes e estão escapados de cultura no país (Figura 150). O interior mucilaginoso dos frutos do chorão pode ser ingerido em fresco ou processado em compotas. Há quem consuma em saladas as folhas de *M. crystallinum*. A *Tetragonia tetragonoides*, «espinafre-da-nova-zelândia», é uma planta alimentar popular, fácil de cultivar, frequentemente confundida com o espinafre (*Spinacea oleracea*, Amaranthaceae).

Cactaceae

Hábito. Herbáceas ou arbustos, espinhosos. Geralmente terrestres, raras vezes epífitas (*e.g.*, *Rhipsalis* e *Phyllocactus*). Caules suculentos, verdes (regra geral), de forma cilíndrica, cónica, globosa ou espalmada (cladódios). Folhas geralmente reduzidas a espinhos (bem desenvolvidas na tribo Pereskieae). Grupos de espinhos e/ou pelos inseridos em pequenas estruturas em forma de almofada – aréolas – dispersas pelos caules.

Flor. Flores solitárias, geralmente grandes. Tépalas muito numerosas, dispostas em espiral. Estames muito numerosos. Gineceu semi-ínfero a ínfero com um número variável de carpelos.

Fruto. Fruto carnudo e espinhoso tipo baga.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (94 gén. e ca. 1150 sp.). Todas as Américas; um género em África e no Sri Lanka (*Rhipsalis*); ausente da Europa. Várias *Opuntia* e *Cylindropuntia* estão naturalizadas nas áreas mais quentes e secas de Portugal continental e Madeira, sendo as mais frequentes *O. dilenii*, *O. elata*, *O. ficus-indica* (Figura 151-A).

Usos. Os frutos de vários catos são comestíveis; *e.g.*, a figueira-da-índia (*O. ficus-indica*) e as pitaias (sobretudo *Hylocereus undatus*) têm significado comercial. Certamente por influência da imigração brasileira, começa a ser cultivada em Portugal a *Pereskia aculeata*, «ora-pro-nóbis, rosa-madeira»: consomem-se as folhas em pratos vários depois de secas e moídas. O peiote (*Lophophora williamsii*) e outras Cactaceae têm mescalina, uma substância alucinogénica. O interesse ornamental das Cactaceae é sobejamente conhecido; cultivam-se em Portugal inúmeros géneros, para interior ou exterior, como *Echinocereus*, *Cylindropuntia*, *Hylocereus*, *Mammillaria*, *Opuntia*, *Schlumbergera* e *Parodia* (Figura 151-B).

FIGURA 150
Caryophyllales. Aizoaceae. *Mesembryanthemum nodiflorum*. [Arribas litorais, Lagos.]

FIGURA 151
Caryophyllales. Cactaceae. **A)** *Opuntia elata*. **B)** *Cylindropuntia subulata*. [A) Foz Tua, Carrazeda de Ansiães. B) Torre de Moncorvo.]

ASTERÍDEAS: ORDENS BASAIS

Cornales

A ordem dos Cornales agrega sete famílias; a nível morfológico une-as as sépalas diminutas, o ovário ínfero ou semi-ínfero, a presença de um nectário persistente e discoidal no topo do gineceu e frutos carnudos tipo drupa. Ao invés dos restantes asterales, muitos Cornales têm pétalas livres.

FIGURA 152
Cornales. Hydrangeaceae. *Hydrange macrophylla*, cultivada em Bragança.

FIGURA 153
Cornales. Cornaceae. *Cornus sanguinea*. [Bragança.]

Da família Hydrangeaceae, são frequentes em jardim o *Philadelphus coronarius*, espécies e híbridos de *Deutzia* e várias *Hydrangia* «hidrângeas ou hortênsias» (Figura 152). Neste último género é popular a *H. macrophylla*, uma planta perene caducifólia, de origem asiática (península da Coreia e sul do Japão), facilmente propagada por estaca que se revelou uma invasora agressiva nos Açores (com especial gravidade na ilha das Flores).

Cornaceae

Morfologia. Árvores ou arbustos de folhas opostas, simples, inteiras e com nervuras curvadas em direção à extremidade da folha. Inflorescências frequentemente envolvidas por brácteas semelhantes a pétalas (brácteas petaloides). Flores pequenas com quatro (5) pétalas livres, alternadas com as sépalas e estames. Gineceu ínfero coroado por um nectário em forma de disco. Frutos carnudos (pseudodrupa) por vezes compactados em grandes infrutescências.

Distribuição e diversidade. Fam. pequena (2 gén. e 86 sp.). Grande área de distribuição, ausente da América do Sul. Representada na flora de Portugal continental pelo *Cornus sanguinea* (Figura 153).

Usos. Várias espécies de *Cornus* são cultivadas como arbustos ornamentais. O *C. capitata* produz frutos edíveis e está disponível em viveiros especializados.

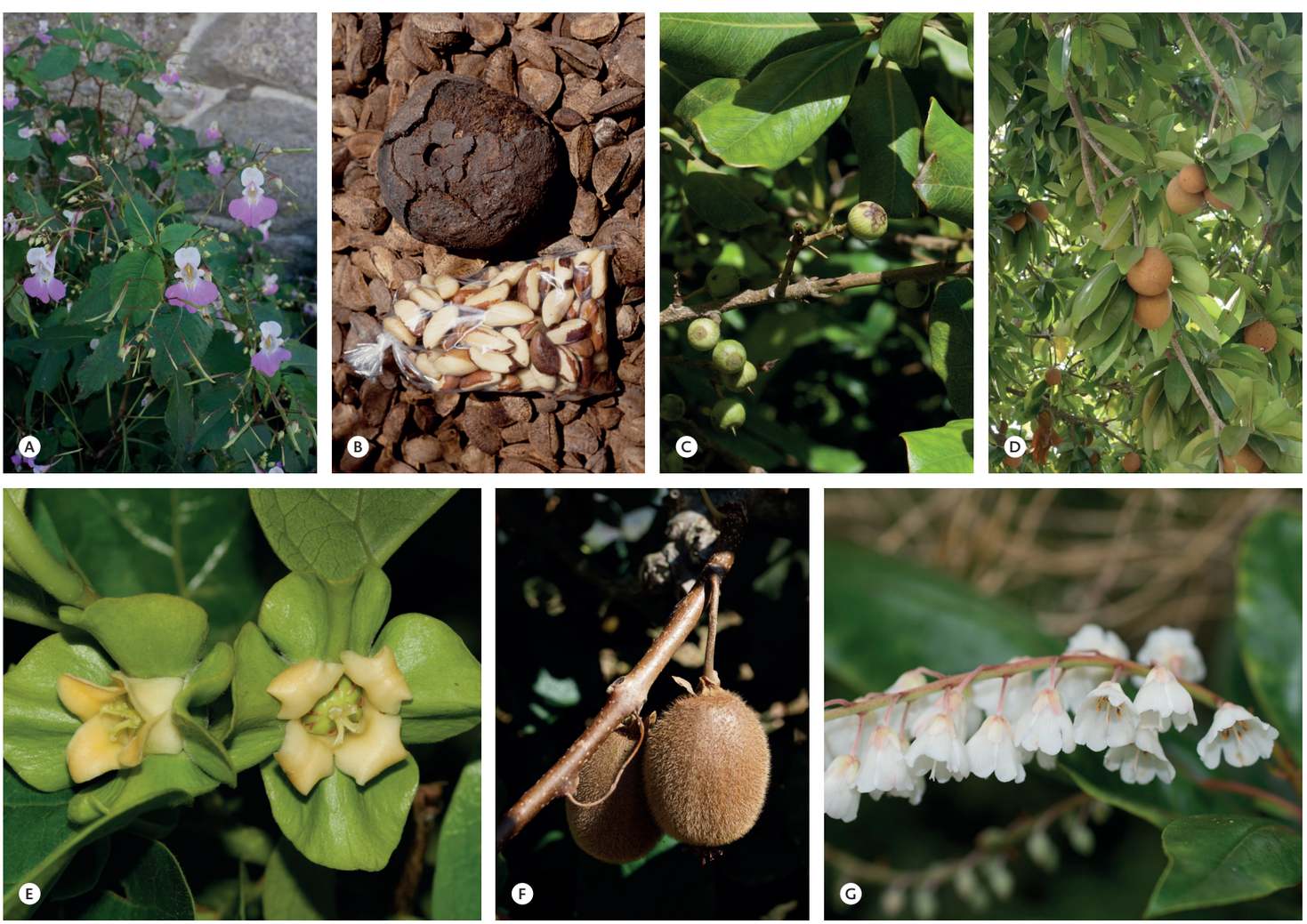
Ericales

Constituem 6% das espécies conhecidas de plantas. Grupo de distribuição maioritariamente extratropical, sendo as Ericaceae a família mais diversa. Ainda assim, algumas famílias têm enorme importância nos ecossistemas tropicais, como é o caso das Lecythidaceae e das Sapotaceae.

Das 22 famílias de Ericales, apenas cinco estão presentes em Portugal – Ericaceae, Primulaceae, Pentaphylacaceae, Sapotaceae e Clethraceae –, as três últimas com uma espécie cada na ilha da Madeira (*v.i.*). As características não moleculares dos Ericales são escassas: estames em número duplo de pétalas (com exceções), alguns pormenores na estrutura da placenta, e pouco mais. Ao contrário das famílias de lamiídeas e campanulídeas, *i.e.*, das euasterídeas, a simpetalia nos Ericales não é universal. Admite-se que a simpetalia evoluiu por mais de uma vez nos Ericales (Schönenberger *et al.*, 2005).

As Balsaminaceae são uma família de plantas herbáceas de flores vistosas com um esporão calicinal e um sistema de dispersão autocórica explosivo, com alguma expressão em territórios temperados e tropicais (menor nos mediterrânicos). Cultivam-se várias espécies ornamentais de *Impatiens*; no NE de Portugal está escapado de cultura em ambientes ruderais o *I. balfourii* (Figura 154-A). Várias Lecythidaceae sul-americanas produzem sementes edíveis, entre as quais sobressaem a *Bertollethia excelsa*, «castanha-do-maranhão», e vários *Lecythis*; outras são importantes madeiras exóticas (*e.g.*, *Couratari* spp., «*tauari*»). As Lecythidaceae têm uma distribuição pantropical (Figura 154-B). A *Visnea mocanera* é espécie única de um género endémico da Madeira e das Canárias, pertencente a uma pequena família, as Pentaphylacaceae, que terá sido comum na Europa no Terciário e hoje extinta em grande parte da Eurásia. As Sapotaceae incluem frutos de interesse local ensaiados em Portugal; *e.g.*, *Manilkara zapota*, «sapota», *Pouteria campechiana*, «sapota-amarela ou canistel», e *Pouteria lucuma*, «lucuma» (Figura 154-D). Antes de se usarem borrachas sintéticas nas pastilhas elásticas, mascava-se látex de *Manilkara chicle* «chicle». A *Argania spinosa*, «argânia», tem inúmeros usos nas zonas semidesérticas a norte do Sara; *e.g.*, extração de óleo dos frutos para uso cosmético e em aromaterapia, consumo das folhas pelos animais domésticos e madeira e lenhas. O *Sideroxylon mirmulans*, uma árvore endémica dos arquipélagos da Madeira e das Canárias, é a única espécie indígena da família na Europa (Figura 154-C). O *Diospyrus kaki*, «diospireiro», é uma fruteira de origem chinesa da família Ebenaceae; geralmente é enxertado em *D. lotus* ou *D. virginiana*, duas espécies de frutos edíveis, a primeira de origem oriental e a segunda norte-americana (Figura 154-E). Cultiva-se ainda por curiosidade o *Diospyros digyna*, «sapota-negra». O ébano é uma madeira nobre, pesada e negra, de grande procura, extraída de várias espécies africanas, indianas e indonésias de *Diospyrus*. Várias *Manilkara*, conhecidas na indústria por maçarandubas, produzem madeiras nobres. As Sarraceniaceae são plantas carnívoras, algumas cultivadas em estufa e como plantas interior em Portugal (Figura 154-E). A *Actinidia deliciosa* (= *A. sinensis*), «quivi», (Actinidiaceae) é uma trepadeira perene, dioica e caducifólia, originária da China e domesticada na Nova Zelândia, muito cultivada pelos seus frutos carnudos de polpa verde, por vezes usada para revestir sebes (Figura 154-F). A *Clethra arborea* (Clethraceae) é endémica da Madeira (extinta nas Canárias); foi introduzida nos Açores, tendo aí adquirido um comportamento invasor (Figura 154-G).

FIGURA 154
Ericales. Balsaminaceae: **A)** *Impatiens balfourii*. **Lecythidaceae:** **B)** Fruto e sementes de *Bertollethia excelsa*. **Sapotaceae:** **C)** *Sideroxylon mirmulans*; **D)** *Manilkara zapota*. **Ebenaceae:** **E)** *Diospyrus kaki*. **Actinidiaceae:** **F)** *Actinidia deliciosa*. **Clethraceae:** **G)** *Clethra arborea*. [A) e E) Bragança. B) Jardim Botânico Emílio Goeldi, Manaus, Brasil. C) Ilha de Porto Santo. D) Cartagena, Colômbia. F) Escola Profissional Agrícola Conde São Bento, Santo Tirso. G) Graminhais, São Miguel, Açores.]



Primulaceae

Morfologia. Desde plantas herbáceas a árvores (espécies extraeuropeias). Folhas geralmente simples e alternas, nas plantas herbáceas eventualmente concentradas numa roseta basal (*e.g.*, *Primula*). Flores hermafroditas ou unissexuais, actinomórficas, geralmente pentâmeras; cálice sinsépalo campanulado; corola simpétala. Um verticilo de estames opostos às pétalas. Gineceu geralmente súpero, pentacarpelar sincárpico, com um lóculo de placentação central livre. Frutos de vários tipos.

Distribuição e diversidade. A família tem distribuição cosmopolita e inclui aproximadamente 53 géneros e 2790 espécies. Representada em Portugal pelos géneros *Anagallis*, *Asterolinon*, *Glaux*, *Lysimachia*, *Myrsine*, *Heberdenia*, *Primula* e *Samolus* (Figura 20).

Observações taxonómicas. A circunscrição das Primulaceae pugnada pelo APG é substancialmente mais lata que a dos sistemas de classificação pré-ADN (Figura 20). Foi proposto que *Anagallis*, *Asterolinon* e *Glaux* transitem para *Lysimachia* (Manns & Anderberg, 2009).

Usos. Várias ornamentais; *e.g.*, espécies de *Cyclamen* e de *Primula*.

FIGURA 155
Ericales. Theaceae. *Camellia sinensis*. [Plantações de chá da Gorreana, São Miguel, Açores.]

Theaceae

Morfologia. Árvores ou arbustos de folhas persistentes. Folhas alternas, muitas vezes dispostas no mesmo plano, simples, dentadas, peninérveas e coriáceas. Presença frequente de pequenas folhas modificadas (bractéolas) imediatamente abaixo do cálice. Flores médias a grandes e actinomórficas. Com frequência, bractéolas, sépalas e pétalas de inserção alterna em espiral, sem descontinuidades morfológicas claras. Cinco sépalas e cinco pétalas, livres ou ligeiramente soldadas na base. Estames numerosos, livres ou monadelfos, por vezes epipétalos. Ovário súpero de 3-5 carpelos e um a poucos primórdios seminais por lóculo.

Distribuição e diversidade. Fam. de pequena dimensão (ca. 200 sp.). Américas e SO asiático. Ausente de Portugal.

Usos. Pertencem ao género *Camellia* as cameleiras (*C. japonica*) e a planta do chá (*C. sinensis*) (Figura 155). As cameleiras são um elemento estruturante dos jardins históricos do NO de Portugal. O chá verde é constituído por folhas secas jovens da planta do chá; no chá preto, as folhas são sujeitas a um processo de fermentação antes da secagem. O chá é um estimulante: a expansão do seu consumo coincide com a Revolução Industrial – os teares e outros trabalhos precisos e suscetíveis a acidentes exigiam operários atentos (Macfarlane & Macfarlane, 2006). As plantações de chá da Gorreana são um local de visitação obrigatória na ilha de São Miguel (Açores).

Ericaceae

Hábito. Pequenos a grandes arbustos, árvores ou plantas herbáceas, raramente caducifólios (*Vaccinium myrtillus*). Algumas ericáceas, como a *Monotropa hypopitys*, não têm clorofila – no passado admitiu-se que se alimentavam de matéria orgânica em decomposição (saprofitia); foi, porém, provado que parasitam fungos saprófitas (mico-heterotrofia) (Bidartondo, 2005).

Folha. Folhas alternas, opostas (*Calluna*) ou verticiladas (3-6 por nó; *e.g.*, *Erica*), simples, inteiras ou serradas, por vezes de margens ciliadas (*e.g.*, *Erica tetralix* e *E. ciliaris*), largas (*e.g.*, *Rhododendron* e *Arbutus*) ou muito estreitas, de margens enroladas para a página inferior (folhas ericoides em *Erica*, *Calluna* e *Corema*), eventualmente agrupadas na extremidade dos ramos.

Inflorescência. Flores solitárias, em pequenos fascículos, cachos, panículas ou umbelas.

Flor. Flores geralmente hermafroditas, actinomórficas a ligeiramente zigomórficas, heteroclamídeas (com cálice e corola) e frequentemente pêndulas, com 4-5 sépalas livres (muito reduzidas em *Rhododendron*) a ligeiramente concrescentes na base, e 4-5 pétalas (*e.g.*, quatro em *Erica* e cinco em *Rhododendron*) soldadas num tubo muito maior do que os segmentos da corola (exceto *Rhododendron*

e *Calluna*), campanulado, cilíndrico ou contraído no ápice (corola gomilosa). Estames em número duplo das pétalas, livres ou ocasionalmente soldados à corola (epipétalos), com presença habitual de dois apêndices na base das anteras ou conetivo saliente na extremidade. Em *Corema*, as flores são unissexuais com três sépalas, três pétalas (muito reduzidas nas flores masculinas) e três estames. Por norma, ovário súpero (ínfero em *Vaccinium*) de 4-5 carpelos. Um nectário em torno do ovário. Polinização entomófila (anemófila em *Corema*).

Fruto. Fruto seco tipo cápsula ou carnudo tipo drupa (*e.g.*, *Corema album*), baga (*e.g.*, *Arbutus unedo*) ou pseudobaga (*Vaccinium*).

Distribuição e diversidade. Fam. muito grande (ca. de 126 gén. e 4250 sp.). Cosmopolita, com picos de diversidade nos Himalaias, Nova Guiné, Andes e África do Sul. Grande importância ecológica nas áreas mais chuvosas de Portugal continental. Quatro endemismos nos Açores, *Corema azorica*, *Daboecia azorica*, *Erica azorica* e *Vaccinium cylindraceum*; outros três na Madeira, *Erica maderensis*, E. *platycodon* subsp. *maderincola* e *Vaccinium padifolium* (Figura 156-A, B). Várias *Erica* e a *Calluna vulgaris* são dominantes na vegetação arbustiva baixa nas áreas mais húmidas e/ou de maior altitude de Portugal continental (Figura 155-C). Também em Portugal continental, o A. *unedo* enxameia os bosques secundarizados de sobreiro e os matagais que os substituem.

Observações taxonómicas. O APG IV (2016) integrou nas Ericaceae as Empetraceae e Monotropaceae segregadas pelos sistemas morfológicos de classificação.

Usos. Têm grande valor comercial os frutos de *Vaccinium corymbosum* e híbridos, «mirtilo». O *Arbutus unedo*, «medronheiro», é uma fruteira indígena com importância económica crescente, para consumo em fresco, e na produção de doces e destilados. Cultivam-se em Portugal, sem interesse comercial, o *Arctostaphylos uva-ursi*, «uva-ursina», a *Gaultheria procumbens*, o *Vaccinium virgatum* (= *V. ashei*) e o *V. macrocarpon*, «arando». Os medicamentos à base de extratos de *V. macrocarpon* são essenciais no tratamento e prevenção de infeções do trato urinário. Com interesse mais local, referem-se duas plantas indígenas frutícolas, o *V. myrtillus*, «mirtilo-bravo», e a *Corema album*, «camarinha». Muitas plantas de valia ornamental; *e.g.*, *Calluna vulgaris*, várias *Erica*, «urzes», em particular a *Erica* × *darleyensis*, espécies e híbridos de *Rhododendron*, «azálias e rododendros», assim como os cruzamentos de *R. kaempferi* × *R. kiusianum*, e *Pieris japonica*, «andrómeda».

FIGURA 156
Ericales. Ericaceae.
A) *Vaccinium padifolium*.
B) *Daboecia azorica*.
C) *Erica umbellata*.
[A) Levada do Norte, Madeira. B) Caldeira do Faial. C) Serra de Montesinho.]

ASTERÍDEAS: LAMIÍDEAS

Gentianales

Ordem com cinco famílias, representada na flora portuguesa pelas famílias Rubiaceae, Gentianaceae e Apocynaceae. As Rubiaceae são irmãs das restantes Gentianales. Os Gentianales são um grupo bem estabelecido pela morfologia externa, pela anatomia e pelo ADN. A nível morfológico, têm folhas opostas decussadas conectadas entre si por uma estrutura linear exteriormente visível no nó, estípulas presentes e geralmente interpeciolares (localizadas entre a inserção dos pecíolos nos nós) com pelos glandulosos, corola simpétala, geralmente actinomórfica, e uma estrutura muito variada do gineceu, por vezes de grande complexidade (*e.g.*, muitas Apocynaceae), com ovário súpero ou ínfero, bicarpelar, por vezes de carpelos livres (gineceu apocárpico).

As Gentianaceae são frequentes em solos temporariamente encharcados em Portugal e em muitas partes do mundo, trópicos incluídos (*e.g.*, géneros *Cicendia*, *Exaculum* e vários *Centaurium*). O *Centaurium grandiflorum*, «fel-da-terra», e a *Gentiana lutea*, «genciana-amarela», são valorizados como plantas medicinais, uma das causas pelas quais esta última corre risco de extinção em Portugal (Carapeto *et al.*, 2020) (Figura 157-A). As Loganiaceae são uma família pantropical de lianas, arbustos ou pequenas árvores com folhas simples e opostas (Figura 157-B). O fruto do *Strychnos spinosa*, «maboque ou massala», é comercializado e consumido no Sul de África. Certas espécies do género *Strychnos* produzem frutos edíveis, outros são mortais. A estricnina, um veneno poderoso, é extraído da *S. nux-vomica*, uma árvore caducifólia do SE asiático.

Rubiaceae

Hábito. Árvores e arbustos tropicais, trepadeiras e herbáceas.

Folha. Folhas opostas ou (aparentemente) verticiladas, inteiras, peninérveas; estípulas presentes, grandes (semelhantes às folhas em *Rubia* e *Galium*), geralmente interpeciolares.

Inflorescência e flor. Inflorescências cimosas muito variadas, frequentemente enriquecidas com brácteas vistosas com a função de atrair polinizadores. Flores actinomórficas. Cálice pequeno ou nulo. Quatro ou cinco pétalas concrescentes num tubo; corola em forma de salva ou, caso mais frequente, tubulosa e longa. Androceu de 4-5 estames epipétalos, alternos com as pétalas; anteras por vezes soldadas num tubo atravessado pelo estilete (estames sinantéricos). Gineceu geralmente ínfero de dois carpelos e dois primórdios seminais (um por lóculo).

Fruto. Fruto muito variável.

Distribuição e diversidade. Fam. muito grande (ca. 593 gén. e mais de 13 500 sp.) (Figura 158-A). Cosmopolita, muito diversa e de grande dificuldade taxonómica nos

FIGURA 157
Gentianales. Gentianaceae: **A)** *Centaurium grandiflorum* subsp. *majus*. **Loganiaceae:** **B)** *Strychnos cocculoides*; N. B., folhas com a nervação característica da família. [A) Bragança. B) Cortesia de António Antunes Martins. Angola.]

trópicos. No sub-bosque das florestas tropicais africanas abundam arbustos desta família, frequentemente de difícil identificação. O *Galium aparine* é uma infestante comum nas hortas europeias. A *Phyllis nobla* é uma erva comum na laurissilva madeirense e canarina.

Usos. São rubiáceas a *Coffea arabica*, «cafeeiro-arábica», a *C. canephora*, «cafeeiro-robusta». Na ilha de São Jorge, Açores, cultiva-se o cafeeiro para consumo local (Figura 158-B). Os frutos de *Cordiera sessilis*, «marmelo-do-campo», e da *Genipa americana*, «jenipapeiro», pontuais nos viveiros portugueses, são comestíveis. Circulam sementes de *Morinda citrifolia*, «noni», uma fruteira muito cultivada na Polinésia, louvada pelo poder antioxidante. De espécies do género *Cinchona* extrai-se o quinino, um medicamento antimalárico. O *Galium verum* era usado para coalhar o leite, uma etapa da produção do queijo. Várias ornamentais, como a *Coprosma repens*, «arbusto-espelho», e as *Gardenia*, gardénias. Importa-se de África a madeira da *Nauclea diderrichii*, «badi».

Apocynaceae

Hábito. Árvores, arbustos, lianas e herbáceas anuais ou perenes, frequentemente produtoras de látex.

Folha. Folhas opostas, raramente alternas ou verticiladas (*e.g.*, em *Nerium*), inteiras, peninérveas (nervação pouco evidente), estípulas minúsculas ou ausentes.

Flor. Flores actinomórficas, por vezes de estrutura muito sofisticada. Cinco sépalas soldadas de segmentos mais compridos que o tubo. Cinco pétalas soldadas num tubo; corola em forma de salva, sino, funil ou tubulosa; presença habitual de apêndices inseridos no interior do tubo da corola. Cinco estames epipétalos, alternos com as pétalas; muito modificados, muitas vezes soldados pelas anteras ou anteras soldadas ao estilete (formando uma coroa estaminal). Gineceu súpero ou semi-ínfero de dois carpelos apenas unidos pelo estilete (parcialmente) e pelo estigma, com menos frequência vários carpelos concrescentes.

Fruto. Fruto seco constituído por um (*e.g.*, *Araujia sericifera*) ou dois folículos longos (*e.g.*, *Nerium oleander*), menos comum um fruto carnudo (baga).

Distribuição e diversidade. Fam. muito grande (ca. 322 gén. e 4300 sp.). Cosmopolita de ótimo tropical, particularmente diversa no Sul de África. Escassamente representada em Portugal continental, com quatro géneros: *Cynanchum*, *Nerium*, *Vinca* e *Vincetoxicum* (Figura 159-A); some-se a este grupo restrito *Periploca* (*P. laevigata*), que habita o arquipélago das Selvagens.

Observações taxonómicas. As Floras clássicas segregam Asclepiadaceae de Apocynaceae.

FIGURA 158
Gentianales. Rubiaceae.
A) *Cruciata laevipes* no carvalhal da serra de Nogueira.
B) *Coffea arabica*, cultivada na Fajã dos Vimes, São Jorge, Açores.

Usos. Vários frutos tropicais, geralmente de consumo local, como a *Hanconia speciosa*, «mangaba», muito apreciada nas regiões do Brasil com estação seca, ou as trepadeiras *Landolphia heudelotii*, «fole-pequeno», e *Saba comorensis*, «fole-elefante», de grande expressão na Guiné-Bissau (Martins *et al.*, 2000). Com frutos comestíveis cultiva-se em Portugal a *Carissa macrocarpa*. A exploração do látex das *Landolphia*, e outras Apocynaceae, para a produção de borracha no antigo Congo Belga, no final do século XIX – início do século XX, é uma das histórias mais dramáticas do colonialismo europeu em África. Família conhecida pela abundância de espécies tóxicas, como é o caso do *Strophanthus sarmentosus*, usado para fabricar setas envenenadas no NO de África, e da indiana *Cerbera odollam*, a «árvore-do-suicídio». Também importantes plantas medicinais, como o *Catharanthus roseus*, «pervinca-de-madagáscar», que, além de ser uma ornamental (e planta tóxica) frequente, produz alcaloides antileucémicos (Figura 159-B). Muitas ornamentais, entre as quais o *Nerium oleander*, «loendro», e a *Plumeria rubra*,

FIGURA 159
Gentianales. Apocynaceae.
A) *Vinca major*, naturalizada em Trás-os-Montes.
B) *Catharanthus roseus* num jardim em Bissau (Guiné-Bissau).
C) *Calotropis procera* nas ruas de Bissau.

«frangipana», a primeira muito cultivada na bacia mediterrânica (e indígena de Portugal) e a segunda vulgaríssima como árvore de arruamento ou em jardim nas regiões tropicais e subtropicais. Algumas espécies naturalizadas com comportamento invasor, como a *Araujia sericifera* e o *Gomphocarpus fruticosus*. Nos trópicos, o *Calotropis procera* está por todo o lado em ambientes ruderais (Figura 159-C).

Solanales

Em termos morfológicos, os Solanales têm em comum folhas simples, alternas e sem estípulas, inflorescências determinadas, flores actinomórficas, pentâmeras, cálice simpétalo e persistente, frequentemente acrescente no fruto (continua a crescer depois da polinização até à diferenciação do fruto), corola simpétala, estames epipétalos, tantos quantos os lóbulos da corola, e ovário súpero bicarpelar. Cinco famílias de fácil caracterização morfológica, duas delas presentes em Portugal: Convolvulaceae e Solanaceae.

Convolvulaceae

Hábito. Trepadeiras de caules volúveis produtoras de látex, por vezes plantas parasitas (*e.g.*, *Cuscuta*) ou herbáceas perenes (*e.g.*, *Cressa*).

Folha. Folhas alternas, simples, inteiras ou profundamente recortadas, menos vezes compostas, sem estípulas. Limbo frequentemente cordado, hastado ou sagitado na base. Nervação penada, palmada ou tipos intermédios.

Flor. Flores geralmente grandes e actinomórficas. Cinco sépalas livres e persistentes. Cinco pétalas concrescentes numa corola afunilada praticamente não dividida (exceto em *Cressa* e *Cuscuta*). Estames cinco, epipétalos, opostos aos lóbulos da corola. Ovário súpero de dois carpelos, dois lóculos e quatro primórdios seminais (dois por lóculo).

Fruto. Fruto seco (cápsula), eventualmente carnudo (drupa).

FIGURA 160
Solanales. Convolvulaceae.
A) Arranca da batata-doce (*Ipomoea batatas*) na Guiné-Bissau.
B) *Convolvulus arvensis* em Setúbal.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (ca. 57 gén. e 1600 sp.). Cosmopolita; ausente dos territórios mais frios. Apenas quatro géneros indígenas de Portugal: *Convolvulus*, *Calystegia*, *Cuscuta* e *Cressa*.

Usos. Uma planta alimentar, a *Ipomoea batatas*, «batata-doce», com origem na América Central, fácil de propagar por estaca herbácea, de grande importância económica nos trópicos, hoje muito cultivada em hortas urbanas de norte a sul de Portugal (Figura 160-A). Várias espécies ornamentais, algumas das quais escapadas de cultura e com carácter invasor; *e.g.*, *Ipomoea indica*. O *Convolvulus arvensis*, «corriola», é uma infestante de primavera-verão frequente e de difícil controlo (Figura 160-B).

Solanaceae

Hábito. Arbustos, trepadeiras, herbáceas, raramente árvores, recobertos de pelos glandulosos (e viscosos ao tato), geralmente de odor desagradável (plantas fétidas). Nesta família, a inserção das folhas, ramos e flores, geralmente, não parece seguir uma sequência regular.

Folha. Folhas alternas, simples, eventualmente penaticompostas, inteiras, serradas ou profundamente recortadas, peninérveas e sem estípulas.

Inflorescências. Inflorescências cimosas com brácteas.

Flor. Flores actinomórficas (raramente zigomórficas). Cinco sépalas soldadas, persistentes e frequentemente acrescentes no fruto. Cinco pétalas soldadas num tubo; corola rodada, assalveada, campanulada ou tubulosa. Cinco estames epipétalos, nem sempre do mesmo comprimento, alternos com as pétalas, muitas vezes coniventes (estreitamente encostados) no ápice. Ovário súpero, de dois a cinco carpelos, e numerosos primórdios seminais. Placentação axilar.

Fruto e semente. Fruto seco (cápsula) ou carnudo (baga). Sementes espalmadas.

Distribuição e diversidade. Fam. grande (ca. 100 gén. e 2600 sp.); metade das espécies (mais de 1200) pertencem ao género *Solanum* (Figura 161-A). Cosmopolita.

Usos. Um impressionante número de plantas alimentares, sendo o *Solanum tuberosum*, «batateira», e a *S. lycopersicum*, «tomateiro», as espécies mais cultivadas, a primeira de origem andina e a segunda do México. Igualmente relevantes são o *Capsicum annuum* e o *Solanum melongena*, «beringela». As seleções de *C. annuum*, que se distinguem frente às outras espécies do género por terem apenas uma raramente mais flores por nó, são organizadas em cinco grupos, entre os quais se destacam o Grupo Longum, «chilis, pimenteiros-padrón, pimenteiros-de-caiena», e o Grupo Grossum, «pimenteiros-comuns» (Ravindran, 2018). De menor importância económica e cultivados pelos frutos edíveis em Portugal, acrescente-se, por exemplo, *Acnistus arborescens*, «fruta-do-sabiá», *Capsicum baccatum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, «malaguetas, piripíri», *Lycium chinense*, «góji», *Physalis peruviana*, «fisális», *Solanum abutiloides*, «tamarilho-anão», *S. aethiopicum*, com um fruto similar ao tomate muito cultivado no NO de África, *S. betaceum*, «tamarilho», *S. quitoense*, «lulo», *Solanum sisymbriifolium*, «tomate-líchia», e *S. muricatum*, «pera-melão». Vejamos outras plantas relevantes (Figura 161-B). Estimulantes: *Nicotiana tabacum*, «tabaco»; as moléculas dos modernos insecticidas neonicotinoides são similares à da nicotina, uma substância aditiva presente no tabaco. Ornamentais: *e.g.*, *Brugmansia* × *candida*, *Cestrum* spp., e *Petunia* × *atkinsiana*, «petúnias». Infestantes: *e.g.*, *S. nigrum*, «erva-moira», e *Datura stramonium*, «figueira-do-inferno» (Figura 161-C). Muitas espécies venenosas: *e.g.*, *D. stramonium*. Medicinais: *e.g.*, *Atropa belladonna*. Invasoras: *e.g.*, *Nicotiana glauca* e *Salpichroa origanifolia*, nas regiões de clima oceânico de Portugal continental e nas ilhas, e *Solanum mauritianum*, nos Açores e na Madeira. O tomateiro está escapado de cultura na ilha da Madeira porque pereniza e propaga-se facilmente por semente em ambientes ruderais, nos territórios tropicais e subtropicais com uma estação da chuvas curta, pouco propícios a geadas e doenças criptogâmicas. A *Physalis peruviana* dá sinais de que vai pelo mesmo caminho no NO do país.

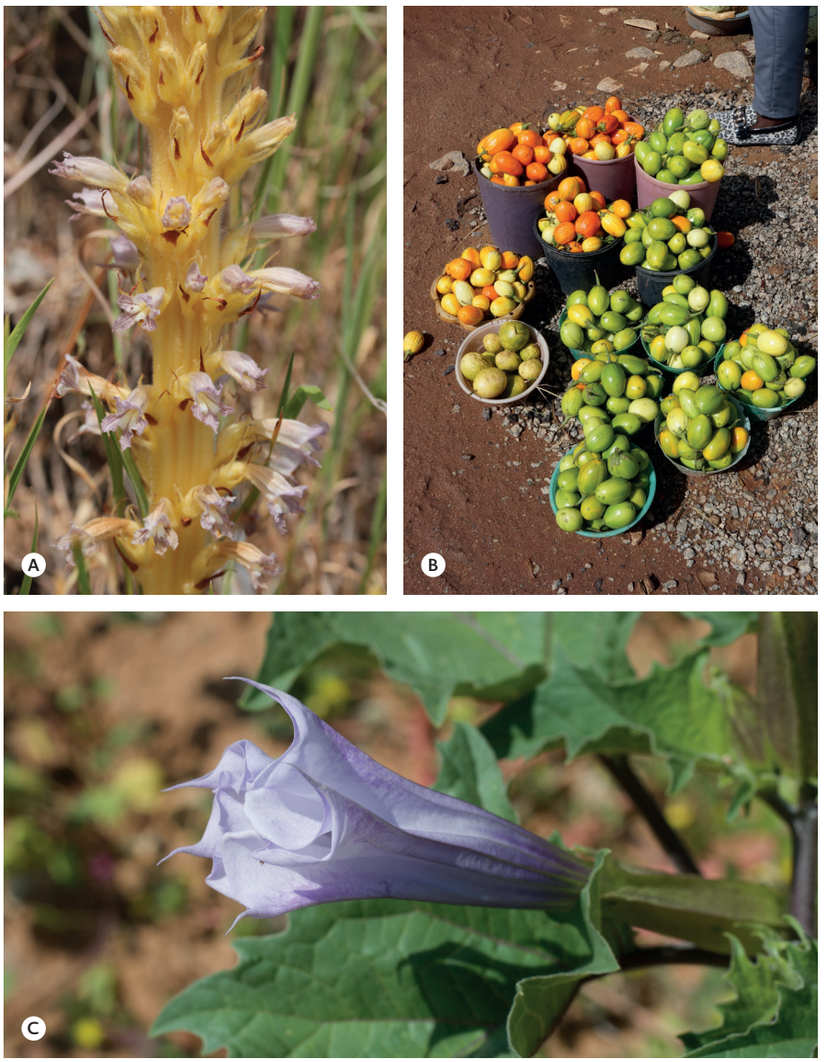


FIGURA 161
Solanales. Solanaceae.
A) *Solanum dulcamara*, uma trepadeira frequente nas linhas de água de Portugal continental; N. B., estames coniventes deiscentes por poros (na extremidade distal da antera).
B) Frutos de *Solanum aethiopicum* num mercado de rua no Huambo, Angola.
C) *Datura stramonium* num pousio em Bragança.

Boraginales

Os Boraginales foram o último grande grupo com as relações de parentesco resolvidas pelos métodos de filogenia molecular. Os Boraginales foram colocados nas lamiídeas pelo APG III (2009) sem que estivessem esclarecidas ainda as suas afinidades evolutivas dentro do grupo e circunscrita a família Boraginaceae, a única da ordem.

Boraginaceae

Hábito. Plantas herbáceas, lianas, arbustos a arbóreas, frequentemente revestidos por um indumento de pelos rígidos; caules de secção circular. As espécies portuguesas são todas herbáceas, ainda que lenhosas na base do caule (plantas sufruticosas).

Inflorescência. Inflorescências definidas (cimosas), geralmente bracteadas e escorpioides.

Folha. Folhas alternas (raras vezes opostas na base das plantas), sem estípulas, inteiras, de recorte marginal, por vezes de recorte profundo ou compostas. Folhas frequentemente ásperas com pelos rígidos, por vezes irritantes, com uma base branca a sobressair do limbo.

Flor. Flores pentâmeras (merismo superior em *Cordia*) simpétalas, actinomórficas, menos vezes zigomórficas (*e.g.*, *Echium*), tubulosas ou rodadas, frequentemente azuis, lilacíneas ou purpúreas, com a fauce (entrada do tubo) muitas vezes preenchida com cinco escamas ou pelos. Estames cinco, epipétalos, alternos com as pétalas (alternipétalos). Ovário súpero de dois carpelos (raramente mais), profundamente divididos em quatro lóbulos, cada um com um primórdio seminal, estilete ginobásico. Polinização entomófila.

Fruto. Fruto seco, esquizocárpico, com quatro frutículos, frequentemente ornamentados; por vezes carnudo (*e.g.*, *Cordia*).

Distribuição e diversidade. Fam. de grande dimensão (ca. 135 gén. e 2500 sp.). Cosmopolita. O género *Echium* inclui algumas infestantes importantes – *e.g.*, *E. plantagineum*, «soagem» – e um número assinalável de espécies endémicas nos arquipélagos oceânicos de Cabo Verde, Canárias e Madeira (Figura 162-A).

Observações taxonómicas. O ovário profundamente partido e estilete ginobásico das Boraginaceae e Lamiaceae é um caso de paralelismo, não é herdado de um ancestral comum. O APG IV optou por um conceito lato de Boraginaceae, que inclui a Hydrophyllaceae e outras famílias segregadas pelos sistemas pré-ADN (APG, 2016).

Usos. Várias espécies ornamentais; *e.g.*, *Anchusa*, *Cerinthe* e *Myosotis*. O endemismo madeirense *Echium candicans* é usado como ornamental nas zonas mais oceânicas de Portugal continental. Nos trópicos vê-se muito a *Cordia sebestena* na condição de árvore de arruamento (Figura 162-B). O *Borago officinalis*, «borragem», é uma conhecida planta medicinal. A *Phacelia tanacetifolia*, à semelhança do nabo e de outras crucíferas, usa-se como *catch crop* (para capturar azoto biodisponível no solo) em sistemas de agricultura de conservação; está pontualmente escapada de cultura no país. O *Heliotropium europaeum* causa intoxicações em herbívoros domésticos na bacia mediterrânica (Quintas *et al.*, 2014).

FIGURA 162
Borraginales. Boraginaceae.
A) *Echium plantagineum*.
B) *Cordia sebestena*.
[A) Bragança.
B) Cartagena, Colômbia.]

Lamiales

Características frequentes nos Lamiales: folhas opostas; cálice grande e sinsépalo; corola zigomórfica bilabiada (com reversões comuns à corola actinomórfica), em que o lábio superior resulta da fusão de duas pétalas e o inferior de três; quatro estames, frequentemente dois longos e dois curtos, por vezes apenas dois (*e.g.*, Oleaceae e *Salvia*) ou um (*e.g.*, *Callitriche*); ovário súpero com dois carpelos. Os Lamiales partilham pelos glandulosos característicos.

Grupo muito vasto, com 24 famílias, oito delas indígenas de Portugal continental: Lamiaceae, Lentibulariaceae, Linderniaceae, Oleaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Orobanchaceae e Verbenaceae.

Foi demonstrado que as famílias de Lamiales circunscritas com base em caracteres morfológicos pelos sistemas de classificação pré-ADN não são monofiléticas. Os métodos moleculares e a aplicação estrita do princípio da monofilia alteraram o conceito de Acanthaceae, Scrophulariaceae, Plantaginaceae, Orobanchaceae, Gesneriaceae e de outras famílias, mas reduziram a sua diagnosticabilidade. Consequentemente, as diagnoses morfológicas das famílias de Lamiales são particularmente inconsistentes (Christenhusz *et al.*, 2018b). É expectável que a taxonomia das famílias de Lamiales venha a modificar-se nos próximos anos.

A violeta-africana (*Streptocarpus* [*Saintpaulia*] *ionanthus*), uma planta de interior indefectível na casa portuguesa

FIGURA 163
Lamiales.
Pedaliaceae:
A) *Sesamum indicum*.
Bignoniaceae:
B) *Spathodea campanulata*.
Lentibulariaceae:
C) *Pinguicula lusitanica*.
Paulowniaceae:
D) *Paulownia tomentosa*.
[A) Guiné-Bissau.
B) Lubango, Angola.
C) Cortesia de Paulo Ventura Araújo.
D) Wikimedia Commons.]

(para mais que se propaga facilmente por estaca foliar), é uma Gesneriaceae. As Linderniaceae têm alguma expressão em comunidades herbáceas nos trópicos, sobretudo na Ásia; admite-se que o único representante da família em Portugal esteja extinto em toda a Península (Rico, 2009). A área de distribuição das Pedaliaceae concentra-se em África; o sésamo (*Sesamum indicum*) é uma das mais antigas plantas cultivadas, as suas sementes são usadas em culinária e na extração de um óleo (Figura 163-A). Quanto às Bignoniaceae, a catalpa (*Catalpa bignonioides*) é uma árvore de arruamento comum em Portugal; o jacarandá (*Jacaranda mimosifolia*) e a *Spathodea campanulata* desempenham a mesma função em zonas de clima de forte oceanicidade; as espécies e híbridos de *Campsis* e a *Tecoma stans* são trepadeiras frequentes nos nossos jardins (Figura 163-B). Algumas conhecidas madeiras nobres pertencem às Bignoniaceae; *e.g.*, *Tabebuia*, «ipês», e a *Spathodea campanulata*, «tulipeira», cada vez mais usada em carpintaria de interiores e marcenaria. As Lentibulariaceae possuem flores bilabiadas com apenas dois estames; incluem dois géneros de plantas carnívoras da flora portuguesa: *Pinguicula* e *Utricularia*. A página superior das folhas das *Pinguicula* é pegajosa, funciona de forma análoga ao papel mata-moscas; as *Utricularia* capturam em pequenas vesículas (utrículos) sobretudo fitoplâncton e, por isso, talvez fosse mais apropriado considerá-las como plantas herbívoras (Peroutka *et al.*, 2008) (Figura 163-C). A *Paulownia tomentosa* (Paulowniaceae), de origem chinesa e coreana, aparece em alguns jardins nacionais, mas a sua disseminação está proibida (Figura 163-D). Vai um grande entusiasmo no país com a plantação para a produção de lenho de *P. elongata* e do híbrido *P. elongata* × *P. fortunei* – crescem rapidamente e parece não terem o comportamento invasor da *P. tomentosa*.

FIGURA 164
Lamiales. Oleaceae.
A) *Olea europaea*; N. B., flores tetrâmeras com dois estames curtos com anteras de grande dimensão.
B) *Ligustrum vulgare*; N. B., folhas oposto-cruzadas e fruto carnudo derivado de um ovário súpero. [Macedo de Cavaleiros.]

Oleaceae

Hábito. Árvores, arbustos ou trepadeiras. Caules frequentemente com dois ou mais gomos sobrepostos.

Folha. Folhas opostas (com raras exceções), simples, penaticompostas (*e.g.*, *Fraxinus*) ou trifolioladas (alguns *Jasminum*), inteiras ou serradas, peninérveas, e sem estípulas.

Inflorescência e flor. Inflorescências cimosas (*e.g.*, *Olea*) ou terminais. Flores actinomórficas, com raríssimas exceções tetrâmeras, nuas em alguns freixos (*Fraxinus*). Quatro sépalas pequenas e concrescentes. Quatro pétalas (cinco ou mais em alguns *Jasminum*) soldadas num tubo livre. Dois estames epipétalos; anteras por vezes de tamanho desproporcional (*e.g.*, *Olea*). Nectários, se presentes, na forma de anel em torno do ovário. Ovário súpero de dois carpelos e quatro primórdios seminais (dois por lóculo).

Fruto. Fruto seco tipo cápsula (*e.g.*, *Syringa*) ou sâmara (*e.g.*, *Fraxinus*), ou carnudo tipo baga (*e.g.*, *Ligustrum*) ou drupa (*e.g.*, *Olea*).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (ca. 24 gén. e 790 sp.). Cosmopolita. Seis espécies indígenas de Portugal continental dos géneros *Olea*, *Jasminum*, *Phillyrea*, *Ligustrum* e *Fraxinus*; uma espécie endémica nos Açores (*Picconia azorica*) e duas na Madeira (*Olea maderensis* e *Jasminum azoricum*); a *Picconia excelsa* e o *J. odoratissimum* são exclusivos da Madeira e das Canárias (Figura 164).

Usos. A oliveira (*Olea europaea*) define o Mediterrâneo: o fruto consome-se depois de processado (*e.g.*, britadas ou retalhadas e em seguida mergulhadas em água fria que se substitui diariamente) ou dele se extrai o azeite; a madeira é muito densa, servindo, entre outros fins, para fabricar utensílios de cozinha e tacos; a oliveira está na moda como árvore decorativa e de arruamento. O freixo-de-folhas-estreitas (*Fraxinus angustifolia*) desempenhava múltiplas funções na economia rural do interior do país: a madeira,

densa, resistente e fácil de trabalhar, era usada nos eixos dos carros de bois e noutras peças sujeitas a esforço ou abrasão; as folhas eram consumidas pelos animais no pico do verão, quando escasseava a forragem; as raízes capturam nutrientes do solo, reduzindo as perdas de fertilidade por lixiviação. Além desta espécie, na indústria de madeiras usam-se outros *Fraxinus* de origem norte-americana. Na lista dos arbustos mais cultivados nos jardins portugueses contam-se o lilaseiro (*Syringa vulgaris*), os ligustros (*Ligustrum lucidum* e *L. vulgare*) e híbridos de *Forsythia* (Figura 164-B). Os jasmineiros (*Jasminum* spp.), além de decorativos, são matéria-prima para a indústria da perfumaria.

Plantaginaceae

Fisionomia. Nos sistemas de classificação de base morfológica, as Plantaginaceae eram uma família de plantas herbáceas. A circunscrição pugnada pelo APG reúne plantas herbáceas, aquáticas ou terrestres, trepadeiras, arbustos e árvores (APG, 2016).

Folha. Folhas de inserção variável, peninérveas ou palminérveas (paralelinérveas em *Plantago*), inteiras ou com recorte marginal.

Inflorescência e flor. Inflorescências diversas. Flores tetrâmeras (*e.g.*, *Veronica*) ou pentâmeras (condição mais frequente). Corola simpétala, zigomórfica, secundariamente actinomórfica em alguns géneros (reversão para a actinomorfia a partir de um ancestral de flor zigomórfica; *e.g.*, *Plantago*). Flor muito reduzida em *Callitriche*. Cálice sinsépalo. Corola simpétala, geralmente campanulada, afunilada ou bilabiada, por vezes com um esporão (*e.g.*, *Anarrhinum* e *Linaria*) ou uma giba (*e.g.*, *Antirrhinum* e *Misopates*) a acumular néctar (Figura 165-A). Com muitas exceções, quatro estames didinâmicos (dois longos e dois curtos), epipétalos. Ovário geralmente súpero, bicarpelar, com dois lóculos. Placentação geralmente axilar.

Fruto. Seco tipo cápsula, com variados sistemas de abertura; raramente um fruto carnudo.

Distribuição e diversidade. Com 99 gén. e ca. 1900 sp. Família cosmopolita de distribuição maioritariamente holártica. Tem 16 géneros em Portugal, sendo *Veronica* o mais diverso (Figura 165-B). Vários endemismos continentais (*e.g.*, *Digitalis purpurea* subsp. *amandiana* e *Plantago almogravensis*), madeirenses (*e.g.*, *Digitalis* [*Isoplexis*] *sceptrum*, *Plantago malato-belizii* e *Sibthorpia peregrina*), das Selvagens (*Misopates salvagense*) e açorianos (*Veronica dabneyi*) (Figura 165-C).

Observações taxonómicas. Vários comentários em seguida a respeito da família Scrophulariaceae. O conceito atual de Plantaginaceae abarca as antigas Globulariaceae e as aquáticas Callitrichaceae, Hippuridaceae e Littorellaceae, quatro grupos com representantes na flora portuguesa. A morfologia dos grupos de zonas húmidas está profundamente modificada pela adaptação ao meio aquático (Figura 165-D). As *Hebe* foram transferidas para *Veronica* (Albach *et al.*, 2004).

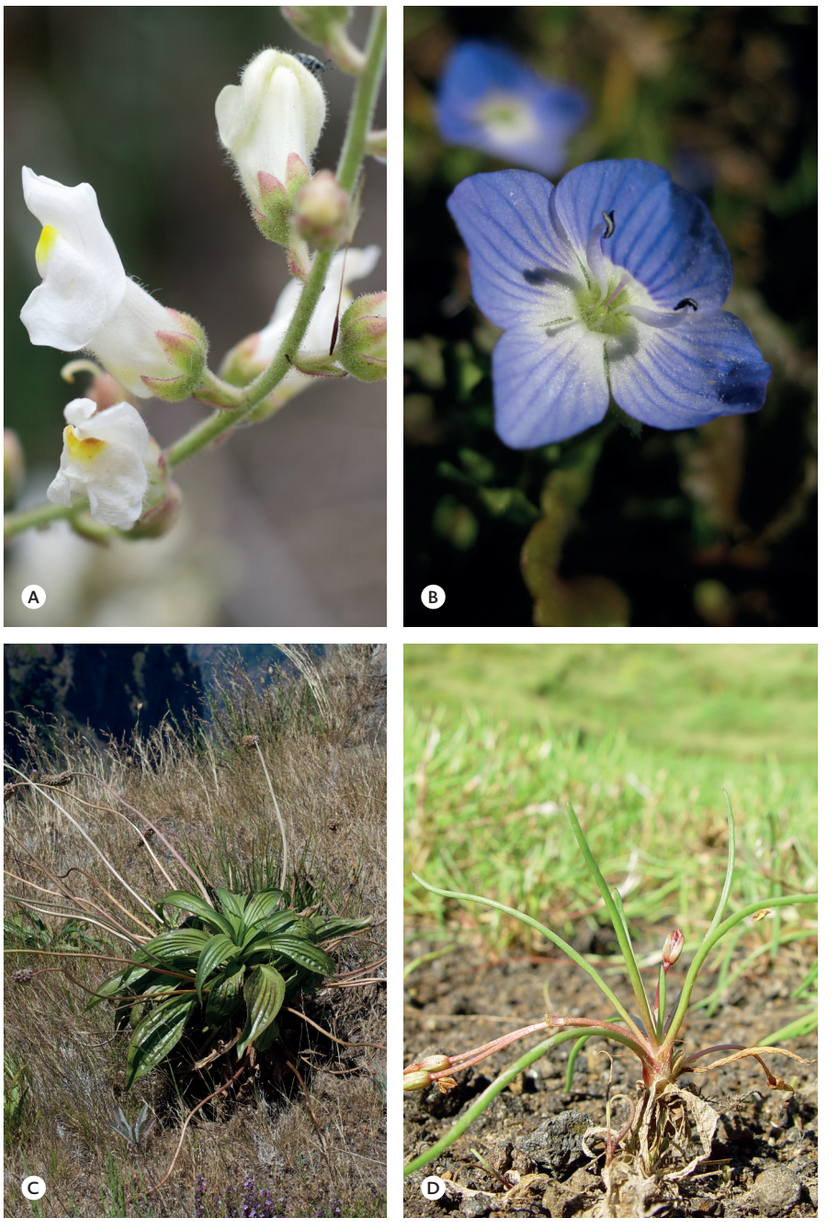


FIGURA 165
Lamiales. Plantaginaceae.
A) *Anarrhinum graniticum*.
B) *Veronica arvensis*.
C) *Plantago malato-belizii*.
D) *Littorella uniflora*.
[A) e B) Bragança. C) Ilha da Madeira. D) Ilha Terceira, Açores.]

Usos. Várias espécies medicinais; *e.g.*, *Digitalis*. O *Plantago lanceolata* é uma planta de interesse forrageiro, semeada no NO de Portugal continental. Inúmeras plantas com interesse ornamental; *e.g.*, bocas-de-lobo (espécies, sobretudo *A. majus*, e híbridos de *Antirrhinum*), *hebes* (espécies e híbridos de *Hebe*) ou a flor-de-coral (*Russelia equisetiformis*), nas regiões de clima mais ameno.

Scrophulariaceae

Hábito. Plantas herbáceas anuais ou perenes, e arbustos.

Folha. Folhas alternas ou opostas (em *Buddleja*), simples, inteiras a profundamente recortadas, com (*Myoporum*) ou sem pontuações translúcidas, peninérveas ou palminérveas. Pecíolos frequentemente alados (espalmados).

Inflorescência e flor. Inflorescências cimosas, terminais ou axilares. Flores zigomórficas (*e.g.*, *Scrophularia*) ou quase actinomórficas (*e.g.*, *Verbascum* e alguns *Myoporum*). Com 4-5 sépalas concrescentes. Corola de quatro (*Buddleja*) ou cinco pétalas soldadas, geralmente zigomórfica; corola campanulada, afunilada ou tubulosa, com lóbulos parcialmente sobrepostos, ou, ainda, corola bilabiada de tubo comprido, raramente com esporão ou giba (característico de muitas Plantaginaceae). Quatro ou cinco estames epipétalos, por vezes um a três estéreis (estaminódios; *e.g.*, um estame estéril em *Scrophularia* e em alguns *Myoporum*); se quatro estames, então geralmente didinâmicos, *i.e.*, dois longos e dois mais curtos. Ovário súpero de dois carpelos com dois lóculos.

FIGURA 166
Lamiales. Scrophulariaceae. *Verbascum sinuatum*. [Torre de Moncorvo.]

Fruto. Fruto seco tipo cápsula; menos frequente o esquizocarpo (fragmentando-se na maturação) ou um fruto carnudo (*Myoporum*).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (59 gén. e ca. 1800 sp.). Cosmopolita. Três géneros indígenas de Portugal continental: *Limosella*, *Verbascum* e *Scrophularia* (Figura 166). Só na Madeira ocorrem três endémicas do gén. *Scrophularia*: *S. hirta*, *S. lowei* e *S. racemosa* A *S. grandiflora* é um belíssimo endemismo CO de Portugal continental.

Observações taxonómicas. O conceito de Scrophulariaceae foi substancialmente restringido nos últimos anos: os géneros hemiparasitas (*e.g.*, *Pedicularis*, *Euphrasia*, *Bartsia* e *Rhinanthus*) foram transferidos para as Orobanchaceae; *Antirrhinum*, *Cymbalaria*, *Digitalis*, *Linaria* e *Veronica*, e outros, passaram para as Plantaginaceae; as Linderniaceae foram autonomizadas; outros géneros, sem representantes nacionais foram transferidos para as Gesneriaceae (Olmstead *et al.*, 2001). Em contrapartida, as antigas Buddlejaceae e Myoporaceae foram absorvidas pelas Scrophulariaceae.

Usos. Escasso interesse económico; algumas espécies ornamentais ou usadas para fazer sebes; *e.g.*, *Myoporum laetum* e *Buddleja davidii*, ambas escapadas de cultura em Portugal continental e insular.

Acanthaceae

Morfologia. Plantas herbáceas anuais e perenes, lianoides e arbustivas; as *Avicennia* são árvores. A maioria das espécies com nós caulinares proeminentes. Folhas opostas, simples a profundamente recortadas, sem estípulas, peninérveas. Brácteas grandes, vistosas, por vezes espinhosas (ausentes em *Thunbergia* e espécies afins). Flores zigomórficas, pentâmeras. Sépalas livres ou concrescentes, geralmente pequenas. Corola simpétala, por vezes curvada. Com 2-4 estames, epipétalos. Ovário

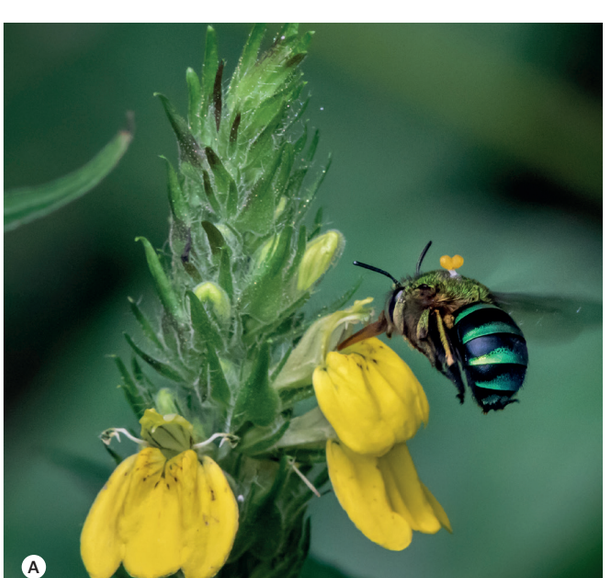


FIGURA 167
Lamiales. Acanthaceae. **A)** *Justicia flava*, visitada por uma abelha de probóscide longo do género *Amegilla*; a abelha transporta no dorso uma polinídia (de orquidácea?). **B)** *Thunbergia alata*. [A) Cortesia de Rogério Ferreira. Angola. B) Bogotá, Colômbia.]

súpero bicarpelar. Fruto seco, capsular, com deiscência explosiva das sementes.

Distribuição e diversidade. Família muito diversa de ótimo tropical com ca. 210 gén. e 4000 sp. A diversidade das Acanthaceae em África é desconcertante (*e.g.*, géneros *Barleria* e *Blepharis*) (Figura 167). As *Avicennia* são árvores de mangal.

Observações taxonómicas. Os estudos de filogenia molecular justificam o recente alargamento das Acanthaceae às Avicenniaceae (Schwarzbach *et al.*, 2002).

Usos. Em Portugal, o *Acanthus mollis* é cultivado em jardim nas áreas de clima mais oceânico, escapando, aqui e ali, de cultura. As folhas de acanto estão sistematicamente representadas na arquitetura clássica, medieval e neoclássica europeia. A trepadeira *Thunbergia alata* é muito frequente, quer em jardim quer como ruderal nos trópicos. Igualmente frequentes em jardim são a *Barleria lupulina*, *Pachystachys lutea* e várias espécies de *Justicia*.

Verbenaceae

Hábito. Árvores tropicais, arbustos, trepadeiras ou plantas herbáceas aromáticas, com caules jovens de secção quadrangular.

Folha. Folhas oposto-cruzadas, por vezes verticiladas (*e.g.*, em *Aloysia*), simples, inteiras a profundamente recortadas (geralmente serradas), sem estípulas, com um veio saliente a conectar as folhas (opostas) no nó.

Inflorescência e flor. Inflorescências variáveis, embora geralmente tipo cacho ou capítulo. Flores ligeiramente zigomórficas, pontualmente actinomórficas, por norma pentâmeras. Cinco pétalas concrescentes num tubo, duas das quais por vezes soldadas em todo o seu comprimento. Quatro estames epipétalos, dois curtos e dois longos (estames didinâmicos), por vezes um dos estames estéril (estaminódio), inclusos (não saem para o exterior). Nectário em forma de disco por debaixo do ovário. Ovário súpero, geralmente de dois carpelos, não lobado a ligeiramente dividido em quatro lóbulos, cada um com um primórdio seminal; estilete terminal; estigma evidente, simples ou bilobado, ao contrário das Lamiaceae com segmentos não agudos.

Fruto. Fruto carnudo (drupa) ou um esquizocarpo que se fragmenta na maturação em quatro frutículos (mericarpos), cada um com uma semente.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (29 gén. e ca. 1000 sp.) (Figura 168-A). Cosmopolita. Duas espécie indígenas de Portugal: *Verbena officinalis* e *V. supina*.

Usos. A *Lantana camara* é uma ornamental muito frequente, apesar de ser uma das invasoras mais agressivas do mundo e de estar naturalizada em Portugal continental e nos arquipélagos da Madeira e dos Açores. A *Verbena* × *hybrida* é frequente em vaso e em jardim. A *Aloysia triphylla*, «limonete», é muito cultivada como planta aromática e medicinal (Figura 168-B). A *Verbena incompta* está escapada de cultura nas regiões de clima mais benigno do país (*e.g.*, Noroeste).

Lamiaceae

Hábito. Árvores tropicais, arbustos ou plantas herbáceas aromáticas, de caules jovens com secção quadrangular.

Folha. Folhas oposto-cruzadas, simples, raramente compostas, inteiras, dentadas ou, por vezes, profundamente recortadas, peni ou palminérveas, frequentemente rígidas e com pelos glandulosos.

Inflorescência. Inflorescências cimosas bracteoladas muito variadas, frequentemente terminais, constituídas por nós com uma a várias flores, dispostas regularmente

FIGURA 168
Lamiales. Verbenaceae.
A) *Stachytarpheta indica*, uma planta de origem americana frequente na África tropical.
B) *Lippia triphylla*.
[A) Bissau, Guiné-Bissau. B) Cultivada em Bragança.]

ao longo de um eixo (verticilastros). Brácteas por vezes coloridas com a função de atrair polinizadores (*e.g.*, *Lavandula*) (Figura 169-C).

Flor. Flores zigomórficas, raramente actinomórficas (*e.g.*, *Mentha*), geralmente pentâmeras. Cinco sépalas, desiguais, soldadas num tubo, persistentes, mais tarde encerrando o fruto. Cinco pétalas soldadas num tubo; corola geralmente com dois lábios (apenas um lábio, o inferior, em *Teucrium* e *Ajuga*), lábio inferior de três lóbulos e o superior de dois (normalmente pequenos) (Figura 169-A, B). Quatro estames epipétalos, dois curtos e dois longos (dois estames em *Salvia*), frequentemente coniventes (bem encostados) ou mesmo concrescentes. Ovário súpero, de dois carpelos, profundamente dividido em quatro lóbulos, cada lóbulo com um primórdio seminal; um estilete ginobásico encimado por um estigma bífido, com dois segmentos agudos.

Fruto. Fruto seco, geralmente fragmentando-se na maturação (esquizocarpo) em quatro frutículos (mericarpos) com uma semente inclusa.

Distribuição e diversidade. Fam. muito grande (ca. 240 gén. e 7000 sp.). Cosmopolita. Grande diversidade em matos baixos, sobretudo sobre substratos calcários, e nas dunas secundárias da bacia mediterrânica.

Observações taxonómicas. Aguardam-se grandes alterações nas circunscrições dos géneros com a aplicação do princípio da monofilia.

Usos. O uso alimentar das sementes de chia (*Salvia hispanica*) é recente em Portugal. Quatro espécies de *Callicarpa* têm interesse económico; em Portugal cultiva-se, pelo menos, a *Callicarpa bodinieri*. Numerosas plantas cultivadas e utilizadas como condimentares, em tisanas

FIGURA 169
Lamiales. Lamiaceae.
A) *Lamium maculatum*; N. B., corola simpétala bilabiada, com estames ocultos no lábio superior.
B) *Teucrium scorodonia*, uma espécie característica de orla de bosque, de corola com apenas um lábio.
C) *Lavandula stoechas*, em matos baixos mediterrânicos.
D) Banca de venda de plantas aromáticas com várias espécies de lamiáceas.
E) *Rotheca myricoides*.
[A) e B) Bragança; C) Turim, Itália; D) Sumbe, Angola.]

ou em preparados medicinais; *e.g.*, cidreira (*Melissa officinalis*), hortelã (*Mentha spicata*), hortelã-pimenta (M. × *piperita*), hissopo (*Hyssopus officinalis*), manjericão (*Ocimum basilicum*), sálvia-ananás (*Salvia elegans*), sálvia-comum (*S. officinalis*), segurelha (*Satureja montana*), tomilho-limão (*Thymus citriodorus*) e tomilho-vulgar (*Thymus vulgaris*), e as espécies indígenas alecrim (*Salvia rosmarinus*, = *Rosmarinus officinalis*), carvalhinha (*Teucrium chamaedrys*), betónica (*Stachys officinalis*), catária (*Nepeta cataria*), hortelã-de-água (*Mentha aquatica*), hortelã-da-ribeira (M. *cervina*), nêveda (*Calamintha nepeta* subp. *nepeta*) e orégãos (*Origanum vulgare*) (Figura 169-D). Tanto o *Thymus mastichina* como o *T. zygis* subspp. são colhidos no campo para aromatizar as azeitonas durante a curtimenta, sendo ambas, por isso, localmente conhecidas por ervadas azeitonas. Dada a riqueza em óleos essenciais, as lamiáceas são da maior importância para a indústria da perfumaria: *e.g.*, espécies de *Lavandula*, *Mentha*, *Monarda*, *Ocimum*, *Origanum*, *Pogostemon*, *Salvia* e *Thymus*. Planta-se o alecrim por estaca nos apiários para alimentar as abelhas logo no início da primavera. Os cálices da *Ballota pseudodictamnus* servem de pavios nas lamparinas de azeite. A *Salvia divinorum* e o *Leonotis leonurus* são psicotrópicos. Também muitas ornamentais; *e.g.*, alfazema (*Lavandula angustifolia*), *Salvia* spp., *Glechoma hederacea*, o manjerico (*Ocimum minimum*), alecrim, *Teucrium fruticans*, *Vitex agnus-castus* ou, nos trópicos, *Rotheca myricoides* e espécies de *Clerodendrum*) (Figura 169-E). A *Tectona grandis*, «*teca*», é uma importante madeira nobre nativa do Sudeste asiático, plantada comercialmente em regiões tropicais húmidas.

Orobanchaceae

Hábito. Plantas herbáceas hemiparasitas (desempenham a função clorofilina, *e.g.*, *Striga* e *Rhinanthus*) ou holoparasitas (sem clorofila, *e.g.*, *Orobanche* e *Cistanche*), colonizando através de haustórios as raízes dos hospedeiros (Figura 170-A, B). Frequentemente escurecidas quando secas (*e.g.*, plantas de herbário).

Folha. Folhas alternas ou opostas, reduzidas a escamas nas espécies holoparasitas, de recorte marginal ou profundo; peninérveas e sem estípulas.

Inflorescência. Tipo cacho.

Flor. Flores geralmente pentâmeras. Cálice sinsépalo. Corola zigomórfica, simpétala, assalveada ou campanulada, geralmente com dois lábios, persistente na frutificação; lóbulo superior da corola por dentro do lóbulo inferior nas flores por abrir (em botão). Estames cinco, epipétalos e didinâmicos. Gineceu súpero, bicarpelar; estigma geralmente capitado ou clavado.

Fruto. Capsular.

Distribuição e diversidade. Família cosmopolita com ca. 104 gén. e 2000 sp. Várias espécies parasitas de grande impacte económico; *e.g.*, *Orobanche crenata* em faveira e ervilheira na bacia do Mediterrânico, *Rhinanthus minor* nos prados seminaturais do Norte e do Centro de Portugal, *Rhamphicarpa fistulosa* em arroz de alagamento na África subsariana ou *Striga* sp.pl., sobretudo *S. hermonthica*, em numerosas culturas nas regiões tropicais com estação seca (*e.g.*, *Sorghum* spp., *Panicum miliaceum* e *Vigna unguiculata*) e em arroz de altitude.

Observações taxonómicas. Vd. «Scrophulariaceae».

Usos. Na Europa temperada semeia-se *Rhinanthus minor* para, através da depressão das plantas mais competitivas pelo parasitismo, incrementar a diversidade das comunidades pratenses (Pywell *et al.*, 2004).

FIGURA 170
Lamiales. Orobanchaceae.
A) *Orobanche schultzii*, uma espécie holoparasita.
B) *Bartsia trixago*, uma planta hemiparasita.
[A) Algarve; cortesia de Nelson Fonseca. B) Bragança.]

ASTERÍDEAS: CAMPANULÍDEAS

Aquifoliales

Cinco famílias, uma única nativa de Portugal: Aquifoliaceae. As relações de parentesco entre elas não haviam sido detetadas pelos taxonomistas pré-ADN. Os Aquifoliales têm folhas serradas com estípulas (característica rara nas asterídeas), flores unissexuais, ovário súpero ou ínfero com 2-6 carpelos, um a dois primórdios por carpelo, estigma alargado e frutos carnudos (Cole *et al.*, 2019).

Aquifoliaceae

Hábito. Árvores ou arbustos dioicos, de folha caduca ou perene.

Folha. Folhas alternas, simples, inteiras ou serradas, por vezes espinhosas na margem, peninérveas, estípulas pequenas e negras.

Inflorescência e flor. Cimeiras axilares ou flores solitárias. Flores unissexuais, actinomórficas, com 4-8 sépalas concrescentes e 4-8 pétalas ligeiramente soldadas na base. Flores ♂ com 4-8 estames alternos com as pétalas com os filetes inseridos na base da corola; presença de um ovário estéril (pistilódio). Flores ♀ de ovário súpero, com 4-8 carpelos e lóculos em igual número, estilete quase inexistente, estigma capitado persistente no fruto; presença de estames estéreis (estaminódios); sem nectários.

Fruto. Fruto carnudo (drupa) colorido.

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (ca. 400 sp., todas do género *Ilex*). Distribuição quase cosmopolita. O *I. aquifolium* é indígena de Portugal continental, o *I. perado* endémico dos Açores e da Madeira (subsp. *perado* na Madeira e subsp. *azorica* nos Açores) e o *I. canariensis* é endémico da Madeira e das Canárias (Figura 171).

Usos. Das folhas de *I. paraguariensis* faz-se o chá-mate, a bebida tradicional da Argentina, Uruguai e SE do Brasil. O *I. aquifolium*, «azevinho», e os seus híbridos são arbustos ou árvores ornamentais correntes em Portugal. Ouvem-se queixas frequentes ao facto de algumas árvores não produzirem frutos – os indivíduos ♂ não frutificam e os ♀ têm de ter polinizadores ♂ por perto.

Asterales

As flores dos Asterales são pentâmeras, de corola actinomórfica ou zigomórfica, se zigomórfica, ao contrário dos Lamiales, profundamente fendida de um dos lados (*e.g.*, corola ligulada das asteráceas); os estames são epipétalos, livres ou unidos pelo filete (monadelfos) e/ou pelas anteras (sinantéricos); o gineceu, semi-ínfero ou ínfero, com um estilete longo (Ronse De Craene, 2010). Os Asterales possuem, frequentemente, um sistema de apresentação secundário do pólen: nas asteráceas, o estilete recolhe pólen ao atravessar o tubo das anteras (estames sinantéricos), já deiscentes, que em seguida expõe ao exterior.

FIGURA 171
Aquifoliales. Aquifoliaceae. *Ilex perado* subsp. *azorica*; N. B., planta feminina por vezes com estames não funcionais (estaminódios). [Ilha Terceira, Açores.]

FIGURA 172
Asterales. Menyanthaceae. *Nymphoides peltata*. [Cortesia de Paulo Ventura Araújo.]

Onze famílias; três presentes em Portugal: Campanulaceae, Menyanthaceae e Asteraceae. As Campanulaceae são irmãs das restantes famílias de Asterales. As Menyanthaceae são herbáceas aquáticas com pétalas fimbriadas (com as margens recortadas em fímbrias), com duas espécies indígenas ameaçadas de extinção: *Menyanthes trifoliata* e *Nymphoides peltata* (Carapeto *et al.*, 2020) (Figura 172). Das Goodeniaceae, vê-se cultivada em floreiras a *Scaevola aemula*, de origem australiana.

Campanulaceae

Hábito. Desde herbáceas anuais a pequenas árvores; também trepadeiras. Geralmente laticíferas.

Folha. Folhas delgadas (com excepções), alternas, por vezes em roseta basal, simples ou compostas, de inteiras a profundamente recortadas, sem estípulas.

Inflorescência. Inflorescências bracteadas, indefinidas (*e.g.*, cachos, umbelas e capítulos) ou flores solitárias.

Flor. Flores actinomórficas ou zigomórficas, pentâmeras. Cálice sinsépalo. Presença de hipanto. Corola simpétala em extensão variável, campanulada ou bilabiada. Cinco estames epipétalos, alternos com as pétalas, livres ou parcialmente soldados pelo filete ou pelas anteras (androceu sinantérico). Ovário ínfero de 2-3 carpelos, estilete piloso na extremidade com estigmas e carpelos em igual número. As Campanulaceae detêm sistemas complexos de apresentação do pólen aos polinizadores, que envolvem, em algumas espécies, os pelos do estilete e a forçagem dos estigmas através do tubo formado pelas anteras concrescentes.

Fruto. Fruto capsular, raramente carnudo.

Distribuição e diversidade. As Campanulaceae são uma grande família cosmopolita, com 84 géneros e mais de 2000 espécies. Inclui os géneros *Azorina* (com uma espécie, *A. vidalii*) e *Musschia* (com três espécies), endémicos, respetivamente, dos arquipélagos dos Açores e da Madeira. A sua presença em Portugal continental é relativamente modesta: sete géneros perfazendo 16 espécies (Figura 173-A). Estudos filogenéticos recentes mostram que o género *Azorina* deve ser assimilado a *Campanula* (Menezes *et al.*, 2017) (Figura 173-B).

Usos. Muitas espécies ornamentais, *e.g.*, dos géneros *Campanula*, *Lobelia* e *Trachelium*. Parece que no passado se cultivou pelas suas raízes tuberosas a *C. rapunculus*, a *Campanula* mais frequente em Portugal continental.

Asteraceae

Hábito. Plantas herbáceas ou arbustos, menos comuns trepadeiras ou árvores (espécies não europeias), por vezes aromáticos. A maioria das espécies portuguesas é herbácea ou apenas lenhosa na base (plantas sufruticosas); a *Staehelina dubia* é arbustiva, assim como algumas *Santolina*, *Artemisia* ou *Argyranthemum* (na Madeira). Nas Américas ocorrem vários géneros arbóreos; *e.g.*, *Baccharis* e *Montanoa*.

FIGURA 173 Asterales. Campanulaceae. **A)** *Campanula herminii*, um endemismo ibérico em Portugal exclusivo da serra da Estrela. **B)** *Campanula* (*Azorina*) *vidalii*. [A) Serra da Estrela. B) Ilha Terceira, Açores.]

Folha. Folhas alternas, menos vezes opostas (*e.g.*, *Phalacrocarpum*) ou verticiladas, simples, inteiras a profundamente recortadas, pecíolos frequentemente decorrentes no caule, sem estípulas.

Inflorescência. Flores compactadas em capítulos, côncavos, planos ou convexos, revestidos no exterior por brácteas involucrais. Capítulos com uma a numerosas, flores sésseis ou quase sésseis, por vezes na axila de pequenas brácteas (brácteas florais). Capítulos solitários (*e.g.*, *Bellis*, «margaridas»); também reunidos em sinflorescências (inflorescências de inflorescências) racemosas (cachos ou corimbos mais ou menos complexos de capítulos; *e.g.*, *Crepis* e *Lactuca*) ou em capítulos de capítulos (*e.g.*, *Evax*, *Logfia* ou o orófito centro-europeu *Leontopodium alpinum*, «*edelweiss*»). Capítulos de abertura centrípeta: a ântese inicia-se nas flores marginais e progride em direção às flores do centro, como é próprio das inflorescências indefinidas. Os capítulos das asteráceas com flores liguladas nas margens e tubulosas no centro dizem-se radiados, designando-se por disco a parte central do capítulo constituída pelas flores de corola tubulosa; *e.g.*, a maioria das Asteroideae.

Flor. Flores estéreis, unissexuais ou hermafroditas, actinomórficas ou zigomórficas. Sépalas ausentes ou reduzidas a um papilho, *i.e.*, a uma coroa de escamas, membranosa, ou de pelos (rígidos ou flexuosos). Corola simpétala de três ou cinco pétalas, concrescentes num tubo ± comprido, de três tipos:

- Corola bilabiada – zigomórfica, com dois lábios (espécies não europeias);

- Corola ligulada – zigomórfica, com um lábio de três ou cinco dentes (cada dente corresponde a uma pétala);
- Corola tubulosa – actinomórfica, com cinco segmentos livres e iguais.

Cinco estames epipétalos (inseridos no tubo da corola) e sinantéricos (formando um tubo); tubo das anteras atravessado pelo estigma; anteras basifixas. Gineceu ínfero paracárpico (unilocular), de dois carpelos e um primórdio seminal. Um estilete terminal com um nectário na base, encimado por um estigma ramificado em dois braços (correspondentes aos dois carpelos). Na ântese, o estilete é empurrado através do tubo das anteras, fazendo-se a apresentação do pólen pelo estigma. Polinização entomófila por insetos generalistas, pontualmente anemófila (*e.g.*, *Ambrosia*).

Fruto. Uma cipsela, frequentemente rematada por uma coroa de pelos (papilho). A dispersão anemocórica é a mais frequente; algumas espécies desenvolveram espinhos ou ganchos nas cipselas ou nos capítulos como adaptação à dispersão zoocórica (*e.g.*, *Calendula*).

Distribuição e diversidade. Maior ou segunda maior (depois das orquidáceas) família de angiospérmicas com cerca de 1600 géneros e 24 500 espécies. Só o género *Centaurea* tem mais de 700 espécies . Cosmopolita. Maior família de plantas com flor de Portugal continental (cerca de 112 géneros).

Observações taxonómicas. As Asteraceae são atualmente repartidas por 12 subfamílias (Funk *et al.*, 2009). Em função das características das flores que compõem o capítulo, reconhecem-se três subfamílias na Europa e em Portugal:

- Subfam. Carduoideae (Figura 174-A) – sem látex; folhas geralmente recortadas e espinhosas; capítulos só com flores tubulosas, de segmentos compridos; *e.g.*, *Centaurea* e *Carduus*;
- Subfam. Cichorioideae (Figura 174-B) – com látex, capítulos só com flores liguladas de cinco dentes; *e.g.*, *Lactuca* e *Leontodon*;
- Subfam. Asteroideae (Figura 174-C) – sem látex; com uma fiada exterior de flores liguladas envolvendo um número variável de flores tubulosas no

FIGURA 174
Asterales. Asteraceae. Carduoideae: capítulos com flores tubulosas de **A)** *Centaurea cyanus* e **B)** *Cynara cardunculus*. **Cichorioideae: C)** Capítulo de flores liguladas de *Cichorium intybus*. **Asteroideae: D)** Capítulo com flores liguladas e tubulosas de *Bellis perennis*; **E)** Capítulos de *Ageratina adenophora*, apenas com flores tubulosas; **F)** *Acmella oleracea*. [A), B), C) e D) Trás-os-Montes. E) Porto. F) Mercado de Lagos.]

centro, secundariamente só com flores tubulosas (*e.g.*, *Santolina* e *Ageratina*); flores liguladas com três dentes; *e.g.*, *Aster*, *Anthemis* e *Helianthus*.

A taxonomia das asteráceas a nível genérico encontra-se numa fase de transição, com alterações profundas de circunscrição e nomenclatura.

Usos. Número reduzido (não proporcional ao número de espécies) de plantas com interesse alimentar. Cultivam-se em Portugal: *Acmella oleracea*, «jambu», *Artemisia dracunculus*, «estragão», *Carthamus tinctorius*, «cártamo», *Cynara scolymus*, «alcachofra», *Cichorium endivia*, «escarola e endívia», *C. intybus*, «almeirão e chicória», *Lactuca sativa*, «alface», *Helianthus annuus*, «girassol», *Helianthus tuberosus*, «topinambo», *Stevia reubaudiana*, «estévia», *Tanacetum vulgare*, «atanásia», e *Tragopogon porrifolius*, «salsifi» (Figura 174-D). As folhas do estragão e da atanásia são condimentares; da alcachofra ingerem-se a base das brácteas mais internas e o recetáculo do capítulo; as flores secas de *Carthamus tinctorius* substituem o açafrão e das sementes extrai-se um óleo alimentar; o jambu, as endívidas, o almeirão, a chicória e a alface têm folhas edíveis; as raízes torradas de *C. intybus* são um substituto do café; as semente do girassol servem de aperitivo e delas extrai-se um óleo alimentar, a torta resultante tem interesse na alimentação animal; o topinambo produz rizomas comestíveis ricos em inulina (uma vez introduzido numa horta pode ser difícil de eliminar); no salsifi têm interesse alimentar a raiz e das folhas e caules jovens; da estévia extrai-se um adoçante alternativo à sacarose. Admite-se que a alface foi domesticada a partir da *Lactuca serriola*, uma planta ruderal indígena. É moda consumir os capítulos de *Calendula officinalis*, «calêndula, maravilhas». O absinto (*Artemisia absinthium*), uma planta rara em Portugal com uma população conhecida no canhão do Douro Internacional, é cultivado para aromatizar bebidas alcoólicas mas, sendo uma planta psicotrópica, o seu consumo continuado envolve sérios riscos para a saúde mental. O *Helichrysum italicum*, «erva-do-caril», outra planta indígena, é cultivado como condimentar. Várias asteráceas indígenas não cultivadas são edíveis; *e.g.*, as folhas em fresco de *Taraxacum* spp.; consomem-se os rebentos e as folhas de *Chrysanthemum coronarium* depois de cozidos.

Os estiletes das flores de *Cynara cardunculus*, «cardo-do-coalho», servem para coalhar o leite no fabrico do queijo da serra e outros queijos tradicionais (Figura 174-E). Grande número de plantas medicinais, vejamos três exemplos: o *Chamaemelum nobile*, «macela», muito usada em tisanas, é frequente em lameiros ou como ruderal; a *Matricaria chamomilla* (= *Chamomilla recutita*), «camomila», é uma das mais consideradas plantas medicinais europeias; a farmacologista chinesa Tu Youyou [1930-] foi galardoada com Prémio Nobel da Medicina em 2015 pela descoberta da artemisina na *Artemisia annua*, uma molécula de primeira linha no combate à malária. O *Tanacetum cinerariifolium*, «píretro», contém substâncias inseticidas (piretrinas); os piretroides de síntese, um dos grupos mais importantes de inseticidas de uso agrícola, veterinário e doméstico, emulam as piretrinas naturais. Também numerosas plantas ornamentais; *e.g.*, *Argyranthemum frutescens*, *Calendula officinalis*, *Cosmus bipinnatus* (frequente escapado de cultura), *Dahlia* × *pinnata*, *Echinacea* spp., *Gerbera* × *hybrida*, híbridos de *Osteospermum*, *Tagetes erecta*, vários *Senecio* de folhas carnudas, e *Zinnia elegans*. Um bom número de invasoras, entre as quais se destacam a *Ageratina adenophora*, o *Erigeron karvinskianus* e a *Delairea odorata* (= *Senecio mikanioides*) nas regiões continentais e insulares de clima benigno, a mal-afamada *Baccharis halimifolia*, um arbusto alto com origem no SE da América do Norte entretanto já detetado no Norte de Espanha, a recém-chegada *B. spicata* e as *Conyza*, em particular a *C. sumatrensis*, ervas ruderais e infestantes de grande impacte económico e difícil controlo (Figura 174-F).

Dipsacales

Duas famílias, Adoxaceae e Caprifoliaceae. A reconfiguração destas duas famílias pelo APG conduziu à sinonimização de famílias clássicas, como as Dipsacaceae e as Valerianaceae (APG, 2016). Os Dipsacales partilham folhas opostas decussadas, inflorescências terminais, flores tendencialmente zigomórficas e um gineceu ínfero ou semi-ínfero, com 3-5 carpelos (com exceções).

Adoxaceae

Hábito. Árvores, arbustos altos ou herbáceas perenes (espécies extraeuropeias).

Folha. Folhas caducas ou persistentes, opostas, simples (*Viburnum*) ou penaticompostas (*Sambucus*), inteiras, dentadas ou serradas, palminérveas ou peninérveas, longamente pecioladas.

Inflorescência. Inflorescências grandes, de variados tipos, por vezes com as flores no mesmo plano.

Flor. Flores pequenas, pentâmeras e actinomórficas. Cálice muito pequeno. Cinco pétalas soldadas num tubo muito curto. Cinco estames epipétalos, inseridos na base

FIGURA 175
Dipsacales. Adoxaceae. *Viburnum opulus*. [Falda norte da serra de Nogueira, Bragança.]

da corola, alternantes com os segmentos da corola. Ovário ínfero ou semi-ínfero de 2-5 carpelos, estiletes muito curtos e 3-5 estigmas.

Fruto. Fruto carnudo, brilhante, do tipo baga ou drupa.

Distribuição e diversidade. Fam. de pequena dimensão (3 gén. e 225 sp.). Cosmopolita, pontual em África. Cinco espécies indígenas de Portugal continental, das quais uma endémica da Madeira (*Sambucus lanceolata*) e outra dos Açores (*Viburnum trealeasi*). O *Viburnum lantana*, apesar de frequente Europa fora, é o arbusto mais raro e ameaçado de Portugal (Carapeto *et al.*, 2020). A descoberta de populações indígenas desta espécie e do *V. opulus* é igualmente recente (Figura 175).

Observações taxonómicas e nomenclaturais. Tradicionalmente, os géneros *Viburnum* e *Sambucus* eram colocados na fam. Caprifoliaceae (*e.g.*, *Flora Europaea* e *Flora Iberica*). De acordo com Reveal (2008), o nome Viburnaceae é prioritário frente a Adoxaceae quando se agregam na mesma família *Viburnum*, *Sambucus* e restantes Adoxaceae. Manteve-se, porém, o nome Adoxaceae porque é o adotado pelo APG IV (v. Reveal, 2008; POWO, 2020; APG, 2016).

Usos. O *Viburnum tinus*, «folhado», e o *V. opulus*, «noveleiro», têm grande interesse ornamental, e as bagas de *Sambucus nigra*, «sabugueiro», valor económico.

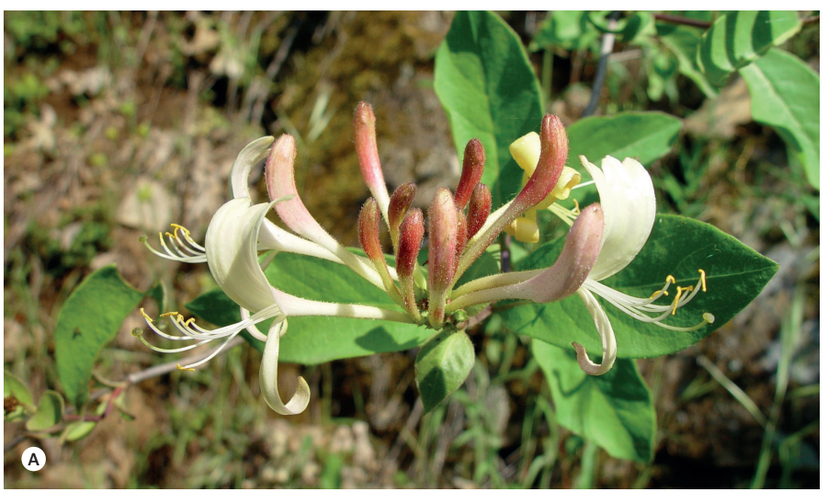


FIGURA 176
Dipsacales. Caprifoliaceae.
A) *Lonicera hispanica*.
B) *Scabiosa columbaria*.
C) *Valerianella coronata*.
[Região de Bragança.]

Caprifoliaceae

Hábito. Árvores, arbustos, trepadeiras de caules volúveis ou plantas herbáceas.

Folha. Folhas caducas ou persistentes, opostas, simples, inteiras ou dentadas, por vezes profundamente recortadas (algumas *Leycesteria*), também compostas, sem estípulas (exceto *Leycesteria*) e peninérveas. Folhas dos ramos férteis (com flores) e estéreis frequentemente distintas.

Inflorescência. Flores solitárias ou organizadas em inflorescências diversas, bracteadas.

Flor. Flores vistosas (pequenas em *Symphoricarpos*), tetrâmeras ou pentâmeras, por norma zigomórficas e fragrantes. Cálice de 4-5 sépalas concrescentes e persistentes no fruto. Corola de 4-5 pétalas soldadas num tubo, por vezes com um esporão na base; corola em forma de campânula, funil ou tubulosa, com dois lábios evidentes (*e.g.*, maioria das *Lonicera*) ou não. Androceu de 1-5 estames inseridos na base da corola (epipétalos), alternos com as pétalas. Ovário ínfero geralmente de cinco carpelos; estilete longo e um a cinco estigmas.

Fruto. Fruto seco, tipo cápsula ou aquénio (*e.g.*, *Abelia*), ou um fruto carnudo, tipo drupa (*e.g.*, *Symphoricarpos*) ou baga (*e.g.*, *Lonicera*).

Distribuição e diversidade. Fam. de pequena dimensão (ca. 28 gén. e 800 sp.). Grande área de distribuição, ótimo temperado, ausente da maior parte de África e América do Sul.

Observações taxonómicas. Hoje em dia, as Caprifoliaceae, além das *Lonicera* e outros géneros tradicionais de Caprifoliaceae (Figura 176-A), incluem as Dipsacaceae (Figura 176-B) e Valerianaceae (Figura 176-C), grupos bem representados na flora de Portugal continental.

Usos. A *Lonicera caerulea* (inc. L. *kamtschatica*) produz um fruto edível conhecido por «fruto-de-maio». Os canónigos

(*Valerianella locusta*) consomem-se em salada, pese embora aquele «cheiro a gato» característico das plantas do género. O rizoma da *Valeriana officinalis* tem um uso milenar como antidepressivo e relaxante. Algumas plantas ornamentais; *e.g.*, espécies dos géneros *Abelia*, *Leycesteria*, *Lonicera*, «madressilvas», *Symphoricarpos* e *Weigelia*. A *Leycesteria formosa*, «madressilva-dos-himalaias», além de ornamental, é uma invasora perigosa nos Açores.

Apiales

Os Apiales têm uma morfologia muito própria: combinam canais secretórios de tipos diversos na raiz, caule e/ou folhas; folhas alternas e embainhantes; inflorescências determinadas; flores pentâmeras com cálice e corola, actinomórficas (ou quase), pequenas, de peças livres ou concrescentes na base; estames livres inseridos no recetáculo (não epipétalos); ovário ínfero (exceto em Pittosporaceae) com 2-5 carpelos, estiletes frequentemente recurvados e engrossados na base diferenciando um nectário discoidal (no topo do gineceu), 1-2 primórdios por carpelo, se dois apenas um deles fértil, e um fruto tipo drupa ou esquizocarpo. Observa-se uma tendência para redução ou desaparecimento das sépalas (Ronse De Craene, 2010). As flores organizadas em umbelas caracterizam muitos dos membros da ordem. Repartem-se por sete famílias, três delas indígenas de Portugal: Apiaceae, Araliaceae e Pittosporaceae.

Pittosporaceae

Hábito. Árvores, arbustos ou trepadeiras aromáticos (depois de esmagados).

Folha. Folhas persistentes, coriáceas, inteiras ou de margens onduladas a serradas, simples, alternas e sem estípulas.

Flor. Flores pentâmeras, vistosas e actinomórficas. Cinco sépalas caducas, livres ou ligeiramente concrescentes na base. Cinco sépalas livres ou ligeiramente concrescentes na base, com uma unha. Cinco estames livres, alternos com as pétalas. Ovário súpero de dois carpelos e numerosos primórdios seminais inseridos nas paredes do ovário (placentação parietal).

Fruto e semente. Fruto seco (cápsula) ou carnudo (baga). Sementes frequentemente resinosas e/ou mucilaginosas.

Distribuição e diversidade. Fam. de pequena dimensão (7 gén. e 245 sp.) distribuída pela África, SW asiático e Austrália. O *Pittosporum coriaceum* é endémico da Madeira e o único representante da família na Europa.

Usos. O *Pittosporum tobira* e o *P. undulatum* são arbustos ornamentais ou de sebe frequentes, sendo a última espécie uma invasora devastadora nos Açores, localmente designada por incenso (Figura 177).

FIGURA 177
Apiales. Pittosporaceae. *Pittosporum tobira*: fruto capsular maduro (já aberto) e sementes. [Jardim de Serralves, Porto.]

Araliaceae

Hábito. Árvores tropicais ou trepadeiras, raramente plantas herbáceas (*e.g.*, *Hydrocotyle*), aromáticas. Cicatrizes folheares muito nítidas nos caules após a queda das folhas.

Folha. Folhas largas, pecíolo longo e alargado na base, alternas, simples ou compostas (espécies não europeias), inteiras a profundamente recortadas, estipuladas, peninérveas ou palminérveas.

Inflorescência. Inflorescências grandes, tipo umbela ou umbela composta.

Flor. Flores actinomórficas. Cinco sépalas normalmente muito reduzidas, concrescentes num anel. Cinco ou dez pétalas livres a escassamente concrescentes. Estames alternos com as pétalas. Presença de um disco nectarífero. Gineceu ínfero de dois a dez carpelos, um ou dois estiletes alargados na base num disco nectarífero (estilopódio) e dois primórdios seminais (um primórdio por carpelo).

Fruto. Fruto carnudo, tipo drupa ou baga, ou seco esquizocárpico (*e.g.*, *Hydrocotyle*).

Distribuição e diversidade. Fam. de média dimensão (ca. 40 gén. e 1500 sp.). Cosmopolita de ótimo tropical. Dois géneros em Portugal: *Hedera* e *Hydrocotyle* (Figura 178-A).

Observações taxonómicas. Os *Hydrocotyle* transitaram das Apiaceae para as Araliaceae (v. Plunkett *et al.*, 1997).

Usos. O *Panax ginseng*, «*ginseng*», é uma conhecida planta medicinal. Várias *Hedera*, «heras», são cultivadas como trepadeiras ornamentais. A *Schefflera arboricola* é frequente como planta de interior e a *Fatsia japonica* em jardins exteriores. A *Hydrocotyle bonariensis* é uma exótica frequente nas praias do Norte e Centro (Figura 178-B).

FIGURA 178
Apiales. Araliaceae.
A) *Hedera* cf. *helix* visitada por *Episyrphus balteatus* (Diptera, Syrphidae).
B) *Hydrocotyle bonariensis*.
[A) Bragança.
B) Praia da Memória, Matosinhos.]

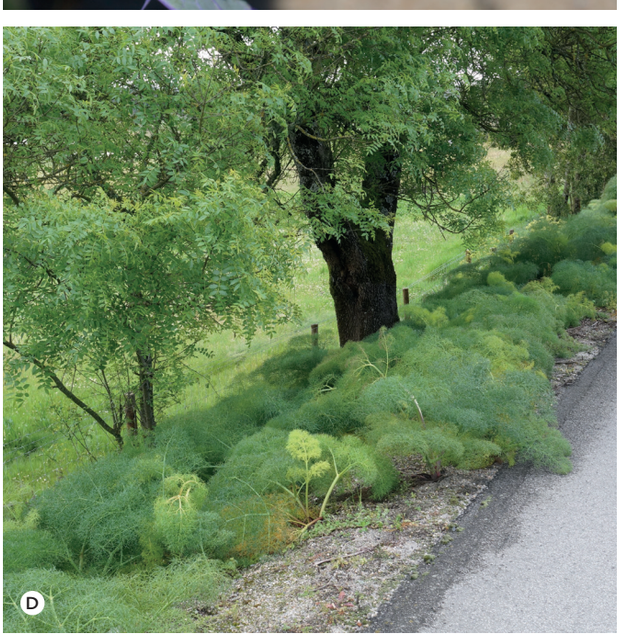


FIGURA 179
Apiales. Apiaceae.
A) Umbelas compostas de *Conium maculatum*.
B) *Eryngium maritimum* com umbelas contraídas num capítulo.
C) *Coriandrum sativum*.
D) *Ferula communis*, positivamente selecionada pela aplicação de herbicidas.
[A) e C) Bragança.
B) Grândola, Troia.
D) Portalegre.]

Apiaceae

Hábito. Plantas herbáceas, raramente arbustos, aromáticas.

Folha. Folhas completas (com bainha, pecíolo e limbo), profundamente recortadas, por vezes inteiras (*e.g.*, *Bupleurum* e *Sanicula*), geralmente alternas e sem estípulas. Nervação por norma peninérvea (palminérveas em *Sanicula* e outras espécies).

Inflorescência. Inflorescências bracteadas, comummente uma umbela composta contraída num capítulo em *Eryngium* (Figura 179-A, B).

Flor. Flores pequenas e actinomórficas a levemente zigomórficas. Cinco sépalas muito reduzidas ou ausentes, livres ou concrescentes. Cinco pétalas com unha, livres. Cinco estames alternos com as pétalas. Gineceu ínfero de dois carpelos (um carpelo em *Lagoecia*), dois estiletes alargados na base num disco nectarífero (estilopódio) e dois primórdios seminais (um primórdio por carpelo).

Fruto. Fruto seco (cremocarpo) fragmentando-se na maturação (fruto esquizocárpico) em dois frutículos (mericarpos), frequentemente ornados com espinhos, pelos, asas, etc.

Distribuição e diversidade. Família grande (ca. 443 gén. e 3500 sp.). Cosmopolita. Muito diversa em Portugal continental (107 sp.), porém apenas uma espécie de fisionomia arbustiva (*Bupleurum fruticosum*).

Usos. Várias espécies com interesse alimentar cultivadas em Portugal: *Apium graveolens*, «aipo», *Daucus carota* subsp. *sativus*, «cenoura», *Foeniculum vulgare*, «funcho», e *Pastinaca sativa*, «cherovia, pastinaca». E muitas outras usadas como condimentares: *Coriandrum sativum*, «coentros», *Cuminum cyminum*, «cominhos», *Pimpinella anisum*, «anis», e *Petroselinum crispum*, «salsa» (Figura 179-C). O funcho é uma planta indígena; mais nos Açores do que no continente, colhem-se as folhas no campo para consumo em fresco ou em sopas. O ancestral da cenoura é indígena e frequente no país: *Daucus carota* subsp. *carota*. São igualmente frequentes populações selvagens de aipo ao longo do litoral. Sócrates ter-se-á suicidado com uma infusão de *Conium maculatum*, «cicuta». O *C. maculatum*, o *Oenanthe crocata*, «embude», e a *Ferula communis*, «canafrecha», são responsáveis pela maior parte dos acidentes mortais de herbívoros domésticos com plantas tóxicas em Portugal (Quintas *et al.*, 2014) (Figura 179-D). Muitas apiáceas são morfologicamente similares e tóxicas, pelo que se desaconselha a colheita de plantas selvagens para uso alimentar. Algumas plantas ornamentais (*e.g.*, espécies de *Astrantia*) e outras de interesse medicinal, como o funcho. Embora passe despercebida, a salsa está escapada de cultura, tanto no continente como nas ilhas.

NOTAS

1 As glumas e as flores repetem o modelo de inserção das folhas nos caules: alternam num mesmo plano uma gluma ou uma flor por nó, formando duas fiadas ao longo da ráquila. Nos nós da ráquila providos de uma flor inserem-se duas estruturas: a gluma inferior e o eixo da flor por ela axilado.

2 Muitos autores simplificam e qualificam estas folhas como simples.

3 A heterotrofia nas relações hemiparasitas é muito variável e está mal estudada (Tešitel *et al.*, 2010).

REFERÊNCIAS
ÍNDICE REMISSIVO

REFERÊNCIAS

- Aguiar, C., 2020, «Sistemática, Morfologia, Fenologia e Biologia da Reprodução», in *Manual de Boas Práticas do Castanheiro*, eds. A. Bento, A. Castro Ribeiro, pp. 29-68, Bragança: Comunidade Intermunicipal das Terras de Trás-os-Montes.
- Aguiar, C.; Esteves, A.; Penas, A., 1999, «As Comunidades de Buxus sempervirens do Sector Lusitano-Duriense», *Quercetea*, 1:177-85.
- ALFA, 2004, Tipos de Habitat Naturais e Seminaturais do Anexo I da Directiva 92/43/CEE (Portugal continental): Fichas de Caracterização Ecológica e de Gestão para o Plano Sectorial da Rede Natura 2000, ALFA – Associação Lusitana de Fitossociologia, Lisboa.
- Anderson, J.; Anderson, H.; Cleal, C., 2007, «Brief history of the gymnosperms, *Strelitzia*, 20.
- Armstrong, J., 2014, *How the Earth Turned Green. A Brief 3.8-Billion-Year History of Plants*, Chicago: The University of Chicago Press.
- Backlund, A.; Bremer, K., 1998, «To be or not to be – principles of classification and monotypic plant families», *Taxon*, 47(2):391-400.
- Barkman, T. J.; McNeal, J. R.; Lim, S. H.; Coat, G.; Croom, H. B., *et al.*, 2007, «Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants», *BMC Evolutionary Biology*, 7:248.
- Barraclough, T. G.; Humphreys, A. M., 2015, «The evolutionary reality of species and higher taxa in plants: A survey of post-modern opinion and evidence», *New Phytologist*, 207:291-96.
- Bayer, C., 1999, «The bicolor unit – Homology and transformation of an inflorescence structure unique to core Malvales», *Plant Systematics and Evolution*, 214:187-98.
- Bailey, L. H., 1923, «Various cultigens, and transfers in nomenclature», *Gentes Herb.*, 1:113-136.
- Bidartondo, M. I., 2005, «The evolutionary ecology of myco-heterotrophy», *New Phytologist*, 167:335-52.
- Bingre, P.; Aguiar, C.; Espírito-Santo, D.; Arsénio, P.; Monteiro-Henriques, T., 2007, *Guia de Árvores e Arbustos de Portugal Continental*, vol. 9, Lisboa: jornal *Público*/ /Fundação Luso-Americana para o Desenvolvimento/ /Liga para a Protecção da Natureza.
- Blunt, W., 2001, *Linnaeus: The Compleat Naturalist*, Princeton and Oxford: Princeton University Press.
- Brickell, C.; Alexander, C.; David, J.; Hetterscheid, W.; Leslie, A., *et al.*, 2009, *International Code of Nomenclature for Cultivated Plants* (ICNCP or Cultivated Plant Code), *Scr. Hortic.*,10:1-184.
- Bridson, D.; Forman, L., 2000, *The Herbarium Handbook*, 3rd ed., Kew: Royal Botanic Gardens.
- Brown, T.; Jones, M.; Powell, W.; Allaby, R., 2009, «The complex origins of domesticated crops in the Fertile Crescent», *Trends Ecol. Evol.*, 24(2):103-9.
- Carapeto, A.; Francisco, A.; Pereira, P.; Porto, M. (eds.), 2020, *Lista Vermelha da Flora Vascular de Portugal Continental*, Lisboa: Sociedade Portuguesa de Botânica, Associação Portuguesa de Ciência da Vegetação – PHYTOS e Instituto da Conservação da Natureza e das Florestas.
- Castroviejo, S. (coord. gen.), 1986, *Flora Iberica*, Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Chanderbali, A. S.; Berger, B. A.; Howarth, D. G.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S., 2017, «Evolution of floral diversity: Genomics, genes and gamma», *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372:20150509.
- Chase, M. W.; Reveal, J. L., 2009, «A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III», *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(2):122-27.
- Chase, M. W.; Christenhusz, M. J. M.; Fay, M. F.; Byng, J. W.; Judd, W. S., *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.
- Chase, M. W.; Cameron, K. M.; Freudenstein, J. V.; Pridgeon, A. M.; Salazar, G., *et al.*, 2015, «An updated classification of Orchidaceae», *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177:151-174.
- Chase, M. W.; Reveal, J. L.; Fay, M. F., 2009, «A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae», *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161:132-36.
- Chase, M. W.; Soltis, D. E.; Olmstead, R. G.; Morgan, D.; Les, D. H., *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.
- Christenhusz, M. J. M., & Chase, M. W., 2014, «Trends and concepts in fern classification», *Annals of Botany*, 113:571-594.
- Christenhusz, M. J. M.; Chase, M. W., 2018a, «PPG recognises too many fern genera», *Taxon*, 67:481-487.
- Christenhusz, M.; Fay, M.; Chase, M. W., 2018b, *Plants of the World: An Illustrated Encyclopedia of Vascular Plant Families*, Chicago: Richmond & Chicago University Press.
- 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.; Vorontsova, M. S.; Fay, M. F.; Chase, M. W., 2015, «Results from an online survey of family delimitation in angiosperms and ferns: Recommendations to the Angiosperm Phylogeny Group for thorny problems in plant classification», *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178:501-528.
- Cole, T. C. H.; Hilger, H. H.; Stevens, P., 2019, Angiosperm phylogeny poster (APP) – Flowering plant systematics, 2019, PeerJ Prepr. 2320v6.
- Coyne, J., 2010, *Why Evolution Is True*, Oxford and New York: Oxford University Press.
- Crepet, W., 2008, «The Fossil Record of Angiosperms: Requiem or Renaissance?», *Ann. Missouri Bot. Gard* 95:3-33.
- Crisci, J., 1982, «Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription?», *Journal of Theoretical Biology*, 97:35-41.
- Cronquist, A., 1981, *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*, New York: Columbia University Press.
- Cronquist, A., 1987, «A botanical critique of cladism», *Botanical Review*, 53:1-52.
- Cronquist, A., 1988, *The Evolution and Classification of Flowering Plants*, 2nd ed., Bronx, NY, USA: New York Botanical Garden.
- Dahlgren, R. M. T.; Clifford, H. T.; Yeo, P. F., 1985, *The Families of the Monocotyledons: Structure, Evolution and Taxonomy*, Berlin: Springer Verlag.
- Damerval, C.; Nadot, S., 2007, «Evolution of perianth and stamen characteristics with respect to floral symmetry in Ranunculales», *Annals of Botany*, 100:641-640.
- Davis, C. C.; Xi, Z., 2015, «Horizontal gene transfer in parasitic plants», Curr. Opin. *Plant Biol.*, 26:14-19.
- De La Torre, A. R.; Li, Z.; Van De Peer, Y.; Ingvarsson, P. K., 2017, «Contrasting rates of molecular evolution and patterns of selection among gymnosperms and flowering plants», *Molecular Biology and Evolution*, 34:1363–1377.
- De Queiroz, K.; Cantino, P. D., 2020, *International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode)*, Boca Raton: CRC Press.
- Dong, W.; Cheng, T.; Li, C.; Xu, C.; Long, P., *et al.*, 2014, «Discriminating plants using the DNA barcode rbcLb: an appraisal based on a large data set», *Molecular Ecology Resources*, 14(2):336-43.
- Doyle, J., 2013, «Phylogenetic Analyses and Morphological Innovations in Land Plants», in *The Evolution of Plant Form*, eds. B. Ambrose, M. Purugganan, pp. 1-50, Chichester: John Wiley & Sons, Ltd.
- Doyle, J. A.; Donoghue, M. J., 1992, «Fossils and seed plant phylogeny reanalyzed», *Brittonia*, 44:141-67.
- Endress, P.; Igersheim, A., 2000, «Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms», *International Journal of Plant Sciences*, 161:211-23.
- Endress, P. K., 2001, «The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers», *International Journal of Plant Sciences*, 162:1111-40.
- Endress, P. K., 1987, «Floral phyllotaxis and floral evolution», *Botanische Jahrbücher fur Systematik*, 108:417-438.
- Endress, P. K.; Doyle, J. A., 2015, «Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms», *Taxon*, 64:1093-1116.
- Erbar, C.; Leins, P., 1996, «Distribution of the character states "early sympetaly" and "late sympetaly" within the "sympetalae tetracyclicae" and presumably allied groups», *Plant Biology*, 109:427-40.
- 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.
- Fernandes, M.; Bento, J.; Devy-Vareta, N., 2015, «Aspetos Biogeográficos e Paleoambientais de Uma População Finícola de Pinus sylvestris L. na Serra do Gerês (NW Portugal)», *Revista de Geografia e Ordenamento do Território*, 7:159-81.

- Fernando, D. D.; Quinn, C. R.; Brenner, E. D.; Owens, J. N., 2010, «Male gametophyte development and evolution in extant gymnosperms», *The International Journal of Plant Developmente Biology*, 4:47-63.
- Flora of North America Editorial Committee, *Flora of North America*, New York: Oxford University Press.
- Flora-On: Flora de Portugal Interactiva, 2014, Flora-On: Flora de Portugal Interactiva.
- Franco, J. do A., 1971-1984, *Nova Flora de Portugal (Continente e Açores)*, vols. 1, 2, Lisboa: Ed. do autor.
- Franco, J. do A.; Rocha Afonso, M. L., 1994-2003, *Nova Flora de Portugal (Continente e Açores)*, vol. 3, Lisboa: Escolar Editora.
- Friedman, W. E., 2015, «Development and evolution of the female gametophyte and fertilization process in Welwitschia mirabilis (Welwitschiaceae)», *American Journal of Botany*, 102(2):312-324.
- Funk, V. A.; Susanna, A.; Stuessy, T. F.; Robinson, H., 2009, «Classification of Compositae», in *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*, eds. V. A. Funk, A. Susanna, T. F. Stuessy, R. J. Bayer, pp. 171-89, Vienna: International Association for Plant Taxonomy.
- Global Carex Group, 2015, «Making Carex monophyletic (Cyperaceae, tribe Cariceae): a new broader circumscription», *Botanical Journal of the Linnean Society*, 179(1):1-42.
- Grass Phylogeny Working Group, 2001, «Phylogeny and Subfamilial Classification of the Grasses (Poaceae)», *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 88:373-457.
- Harari, Y. N., 2014, *Sapiens. A Brief History of Humankind*, London: Penguin Random House.
- Haston, E.; Richardson, J. E.; Stevens, P. F.; Chase M. W.; Harris, D. J., 2009, «The Linear Angiosperm Phylogeny Group (LAPG) III: A linear sequence of the families in APG III», *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161:128-31.
- Hebert, P.; Gregory, T., 2005, «The promise of DNA barcoding for taxonomy», *Systematic Biology*, 54(5):852-59.
- Heywood, V. H., 1993, *Flowering Plants of the World*, New York: Oxford University Press.
- Ickert-Bond, S.; Renner, S., 2016, «The Gnetales: recent insights on their morphology, reproductive biology, chromosome numbers, biogeography, and divergence times», *Journal of Systematics and Evolution*, 54:1-16.
- Izco, J., 2004, «Nomenclatura de plantas y de comunidades vegetales», in *Botánica*, 2.ª ed. eds. J. Izco, E. Barreno, M. Brugués, M. Costa, J. Devesa, *et al.*, Madrid: McGraw-Hill Interamericana.
- Ji, Yunheng, J.; Changkun Liu, C.; Zhenyan Yang, Z.; Lifang Yang, L.; Zhengshan He, Z.; Hengchang Wang, H.; Junbo Yang, H.; Tingshuang Yi. T., 2019, «Testing and using complete plastomes and ribosomal DNA sequences as the Next Generation DNA Barcodes in Panax (Araliaceae)», *Molecular Ecology Resources*, 19:1333-45.
- Jones, S. B.; Luchsinger, A. E., 1987, *Plant Systematics*, 2nd ed., New York: McGraw-Hill Book Company.
- Judd, W.; Campbell, C.; Kellog, E.; Stevens, P.; Donoghue M., 2007, *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*, 3rd ed., Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Kitazawa, M. S.; Fujimoto, K., 2020, «Perianth Phyllotaxis Is Polymorphic in the Basal Eudicot Anemone and Eranthis Species», *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8:70.
- Kamatou, G. P. P.; Vermaak, I.; Viljoen, A. M., 2011, «An updated review of Adansonia digitata: A commercially important African tree», *South African Journal of Botany*, 77:908-919.
- Kane, N.; Sveinsson, S.; Dempewolf, H.; Yang, J. Y.; Zhang, D.; Engels, J.; Cronk, Q., 2012, «Ultra-barcoding in cacao (Theobroma spp.; Malvaceae) using whole chloroplast genomes and nuclear ribosomal DNA», *American Journal of Botany*, 99:320-329.
- Kitching, I.; Forey, P.; Humhries, C.; Williams, D., 1998, *Cladistics: Theory and Practice*, Oxford: Oxford University Press.
- Kubitzki, K., 1990, «General Traits of the Gnetales», in *The Families and Genera of Vascular Plants. Pteridophytes and Gymnosperms, vol.* I, eds. K. U. Kramer, P. S. Green, pp. 378-379. Berlin: Springer-Verlag.
- Levin, D., 1993, «Local speciation in plants - the rule not the exception», *Systematic Botany*, 18(2):197-208.
- Lewin, H. A.; Robinson, G. E.; Kress, W. J.; Baker, W. J.; Coddington, J., *et al.*, 2018, «Earth BioGenome Project: Sequencing life for the future of life», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 115:4325-4333.
- Li, Z.; De La Torre, A. R.; Sterck, L.; Cánovas, F. M.; Avila, C., *et al.*, 2017, «Single-copy genes as molecularmarkers for phylogenomic studies in seed plants», *Genome Biology and Evolution*, 9(5):1130-47.
- Linné, C. von, 1753, *Species Plantarum, Exhibentes Plantas Rite Cognitas, Ad Genera Relatas, Cum Differentiis Specificis, Nominibus Trivialibus, Synonymis Selectis, Locis Natalibus, Secundum Systema Sexuale Digestas*, Holmiae: Impensis Laurentii Salvii.
- Mabberley, D. J., 2017, *Mabberley's Plant-Book: A Portable Dictionary of Plants, Their Classification and Uses*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Maděra, P.; Forrest, A.; Hanáček, P.; Vahalík, P.; Gebauer, R.; Plichta, R., *et al.*, 2020, «What We Know and What We Do Not Know about Dragon Trees?», *Forests*, 11(2):236.
- Magallón, S.; Sanderson, M. J., 2001, «Absolute diversification rates in angiosperm clades», *Evolution* (N. Y), 55(9):1762-80.
- Manns, U.; Anderberg, A. A., 2009, «New combinations and names in Lysimachia (Myrsinaceae) for species of Anagallis, Pelletiera and Trientalis», *Willdenowia*, 39:49-54.
- Martín-Rodríguez, I.; Vargas, P.; Ojeda, F.; Fernández--Mazuecos, M., 2020, «An enigmatic carnivorous plant: ancient divergence of Drosophyllaceae but recent differentiation of Drosophyllum lusitanicum across the Strait of Gibraltar», *Systematics and Biodiversity*, 18:525-37.
- Martins, L.; Oberprieler. C.; Hellwig, F. H., 2003, «A phylogenetic analysis of Primulaceae s.l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data», *Plant Systematics and Evolution*, 237:75-85.
- Mayr, E., 1982, *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*, Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.
- McDade, L. A.; Daniel, T. F.; Kiel, C. A., 2008, «Toward a comprehensive understanding of phylogenetic relationships among lineages of Acanthaceae s.l. (Lamiales)», *American Journal of Botany*, 95:1136-52.
- Menezes, T.; Romeiras, M. M.; De Sequeira, M. M.; Moura, M., 2018, «Phylogenetic relationships and phylogeography of relevant lineages within the complex Campanulaceae family in Macaronesia», *Ecology and Evolution*, 8:88-108.
- Moore, J. P.; Lindsey, G. G.; Farrant, J. M.; Brandt, W. F., 2007, «An overview of the biology of the desiccation--tolerant resurrection plant Myrothamnus flabelifólia», *Annals of Botany*, 99:211-17.
- Olmstead, R. G.; Depamphilis, C. W.; Wolfe, A. D.; Young, N. D.; Elisons, W. J.; Reeves, P. A., 2001, «Disintegration of the scrophulariaceae», *American Journal of Botany*, 88:348-61.
- Owen, R., 2008, *Oldest Living Tree Found in Sweden*, National Geographic News. National Geographic.
- Parks, J. C.; Werth, C. R., 1993, «A study of spatial features of clones in a population of bracken fern, *Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiaceae)», *American Journal of Botany*, 80:537-544.
- Peroutka, M.; Adlassnig, W.; Volgger, M.; Lendl, T.; Lichtscheidl, I. K.; Url, W. G., 2008, «Utricularia: a vegetarian carnivorous plant?», *Plant Ecology*, 199:153-162.
- Plunkett, G. M.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S., 1997, «Clarification of the relationship between Apiaceae and Araliaceae based on matK and rbcL sequence data», *American Journal of Botany*, 84:565-580.
- POWO, 2020, *Plants of the World Online*, disponibilizado pelos Royal Botanic Gardens, Kew. http://www.plantsoftheworldonline.org/.
- PPG I, 2016, «A community-derived classification for extant lycophytes and ferns», *Journal of Systematics and Evolution*, 54:563-603.
- Pywell, R. F.; Bullock, J. M.; Walker, K. J.; Coulson, S. J.; Gregory, S. J.; Stevenson, M. J., 2004, «Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant Rhinanthus minor», *Journal of Applied Ecology*, 41:880-87.
- Quine, W. V., 1987, *Quiddities: An Intermittently Philosophical Dictionary*, Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.
- Quintas, H.; Cordeiro, A.; Aguiar, C., 2014, *Plantas Tóxicas para Ruminantes*, Lisboa: Publicações Ciência e Vida, Lda.
- Ramil-Rego, P.; Muñoz-Sobrino, C.; Rodríguez-Guitián, M.; Gómez-Orellana, L., 1998, «Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years», *Plant Ecology*, 138:41-62.
- Ran, J. H.; Shen, T. T.; Wang, M. M.; Wang, X. Q., 2018, «Phylogenomics resolves the deep phylogeny of seed plants and indicates partial convergent or homoplastic evolution between Gnetales and angiosperms», *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285:20181012.
- Ravindran, P. N., 2018, *The Encyclopedia of Herbs and Spices*, Wallingford, Boston: CABI.
- RBG Kew, 2016, *The State of the World's Plants Report – 2016*, Kew: Royal Botanic Gardens.
- Reveal, J. L., 2008, «(1800-1802) Proposals to conserve the name Viburnaceae (Magnoliophyta), the name Adoxaceae against Viburnaceae, a "superconservation" proposal, and, as an alternative, the name Sambucaceae», *Taxon*, 57:303.
- Rico, E., 2009, «Lindernia All», in *Flora Iberica*, vol. XIII, eds. C. Benedí, E. Rico, J. Güemes, A. Herrero, pp. 331-334, Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC.
- Rogers, P. C.; McAvoy, D. J., 2018, «Mule deer impede Pando's recovery: Implications for aspen resilience from a single-genotype forest», *PLoS ONE*, 13:e0203619.
- Ronse De Craene, L. P., 2010, *Floral Diagrams: An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution*, Cambridge, New York: Cambridge University Press.
- Rose, J. P.; Kleist, T. J.; Löfstrand, S. D.; Drew, B. T.; Schönenberger, J.; Sytsma, K. J., 2018, «Phylogeny, historical biogeography, and diversification of angiosperm order Ericales suggest ancient Neotropical and East Asian connections», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 122:59-79.
- Roskov, Y.; Ower, G.; Orrell, T.; Nicolson, D.; Bailly, N., *et al.*, 2019, Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Digital resource at at www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019. Species2000: 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», *American Journal of Botany*, 102:1089-1107.
- 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 Evolutionary Biology*, 14(1):23.
- Sato, S., 1999, «Complete structure of the chloroplast genome of Arabidopsis thaliana», DNA Res. 6:283-90.
- Schönenberger, J.; Anderberg, A. A.; Sytsma, K. J., 2005, «Molecular phylogenetics and patterns of floral evolution in the ericales», *International Journal of Plant Sciences*, 166(2):265-88.
- Schwarzbach, A. E.; McDade, L. A., 2002, «Phylogenetic relationships of the mangrove family Avicenniaceae based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences», *Systematic Botany*, 27:84-98.
- Shenkin, A.; Chandler, C. J.; Boyd, D. S.; Jackson, T.; Disney, M.; Majalap, N.; ... Malhi, Y., 2019, «The World's Tallest Tropical Tree in Three Dimensions», *Frontiers in Forests and Global Change*, 2:32.
- Sillett, S. C.; Van Pelt, R.; Koch, G. W.; Ambrose, A. R.; Carroll, A. L.; Antoine, M. E.; Mifsud, B. M., 2010, «Increasing wood production through old age in tall trees», *Forest Ecology and Management*, 259:976-994.
- Singh, G., 2010, *Plant Systematics: An Integrated Approach*, Boca Raton: Taylor & Francis.
- Sites, J.; Marshall, J., 2003, «Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology», *Trends Ecol. Evol.*, 18(9):462-70.
- Sokal, R.; Sneath, P., 1963, *Principles of Numerical Taxonomy*, San Francisco: W. H. Freeman.
- Soltis, D.; Soltis, P.; Endress, P.; Chase, M.; Manchester, S., *et al.*, 2018, *Phylogeny and Evolution of the Angiosperms*, 2nd ed., Chicago: University of Chicago Press.
- Soltis, P. S.; Folk, R. A.; Soltis, D. E., 2019, «Darwin review: angiosperm phylogeny and evolutionary radiations», *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286:20190099.
- Spooner, D. M., 2009, «DNA barcoding will frequently fail in complicated groups: An example in wild potatoes», *American Journal of Botany*, 96(6):1177-89.
- Stace, C., 1991, *Plant Taxonomy and Biosystematics*, 2nd ed., Cambridge: Cambridge University Press.
- Stevens, P., Angiosperm Phylogeny Website, Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]: http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/.
- Stuessy, T.; Funkz, V., 2013, «New trends in plant systematics-Introduction»., *Taxon*, 62(5):873-75.
- Sudianto, E.; Chaw, S. M.; Renner, S., 2019, «Two Independent Plastid accD Transfers to the Nuclear Genome of Gnetum and Other Insights on Acetyl--CoA Carboxylase Evolution in Gymnosperms», *Genome Biology and Evolution*, 11:1691-1705.
- Sun, M.; Folk, R. A.; Gitzendanner, M. A.; Smith, S. A.; Germain-Aubrey, C., *et al.*, 2019, «Exploring the phylogeny of rosids with a five-locus supermatrix from GenBank», bioRxiv. 694950.
- Sun, M.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S.; Zhu, X.; Burleigh, J. G.; Chen, Z., 2015, «Deep phylogenetic incongruence in the angiosperm clade Rosidae», *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 83:156-66.
- Takhtajan, A. L., 1980, «Outline of the classification of flowering plants (magnoliophyta)», *Botanical Review*, 46:225-359.
- Těšitel, J.; Plavcová, L.; Cameron, D. D., 2010, «Interactions between hemiparasitic plants and their hosts», *Plant Signaling and Behavior*, 5:1072-76.
- Thorne, R. F., 1992, «Classification and geography of the flowering plants», *Botanical Review*, 58:225-348.
- Toon, A.; Terry, I.; Tang, W.; Walter, G.; Cook, L., 2020, «Insect pollination of cycads», *Austral Ecology*, 9.
- Turland, N.; Wiersema, J.; Barrie, F. R.; Greuter, W.; Hawksworth, D. L., *et al.*, 2018, *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Shenzhen Code)*, Adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017, Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- Tutin, T. G.; Heywood, V. H.; Burges, N. A.; Moore, D. M.; Valentine, D. H., *et al.*, *Flora Europaea*, New York: Cambridge University Press.
- Verloove, F.; Alves, P., 2016, «Novidades Corológicas de Plantas Vasculares na Parte Ocidental da Península Ibérica (Portugal e Espanha)», *Fol. Bot. Extremadurensis*, 10:5-23.
- Vincent, M. A., 1997, «Illiciaceae (DC.) A.C.Smith», in *North America North of Mexico*, vol. 3: *Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae*, New York and Oxford: Flora of North America Editorial Committee.
- Vogt, L.; Bartolomaeus, T.; Giribet, G., 2010, «The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data», *Cladistics*, 26(3):301-25.
- Wickett, N.; Mirarab, S.; Nguyen, N.; Warnow, T.; Carpenter, E., *et al.*, 2014, «Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 111(45):E4859-68.
- Wiley, E.; Lieberman, B., 2011, *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*, Hoboken: Wiley--Blackwell.
- Wikipedia, 2020, *Squoiadendron giganteum*, consultado em 26 de dezembro de 2020
- Wu, C. S.; Chaw, S. M., 2016, «Large-scale comparative analysis reveals the mechanisms driving plastomic compaction, reduction, and inversions in conifers II (cupressophytes)», *Genome Biology and Evolution*, 8:3740-3750.
- Young, A. D.; Gillung, J. P., 2020, «Phylogenomics – principles, opportunities and pitfalls of big-data phylogenetics», *Systematic Entomolgy*, 45:225-247.
- Zeng, L.; Zhang, Q.; Sun, R.; Kong, H.; Zhang, N.; Ma, H., 2014, «Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes and estimates of early divergence times», *Nature Communications*, 5:4956.
- Zhang, S. D.; Jin, J. J.; Chen, S. Y.; Chase, M. W.; Soltis, D. E., *et al.*, 2017, «Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics», *New Phytologist*, 214:1355-67.
- Zhong, B.; Sun, L.; Penny, D., 2015, «The origin of land plants: a phylogenomic perspective», *Evolutionary Bioinformatics. Online*, 11:137-41.

ÍNDICE REMISSIVO

A
Abelia (Caprifoliaceae) 169
Abies alba (Pinaceae) 76
Acacia (Fabaceae)
Acacia dealbata 111
Acacia longifolia 111
Acacia melanoxylon 111
Acacia retinoides 111
Acanthaceae 160
Acanthus mollis (Acanthaceae) 161
Acca sellowiana (Myrtaceae) 131
Aceraceae 133
Acer (Sapindaceae) 133
Acer monspessulanum 133
Acer negundum 133
Acer pseudoplatanus 133
Acer saccharum 133
Acnistus arborescens (Solanaceae) 155
Acoraceae 42
Acorales 45
Acorus calamus (Acoraceae) 42
acrogimnospérmicas 32
Actinidiaceae 149
Actinidia deliciosa (Actinidiaceae) 149
Adansonia digitata (Malvaceae) 136
Adanson, Michel 12
Adenocarpus (Fabaceae) 111
Adiantum (Pteridaceae) 63
ADN 18,19,28,41,44,51,53,124
Adoxaceae 167
Aeonium (Crassulaceae) 109
Aesculus (Sapindaceae) 133
Afrocarpus (Podocarpaceae) 35
Agapanthoideae (Amaryllidaceae) 92
Agapanthus africanus (Amaryllidaceae) 92
Agathis (Araucariaceae) 35
Agave (Asparagaceae) 93
Agavoideae (Asparagaceae) 93
Agelanthus (Loranthaceae) 141
Agrostis (Poaceae) 102
Aichryson santamariensis (Crassulaceae) 108
Ailanthus altissima (Simaroubaceae) 132
Aizoaceae 146
Ajuga (Lamiaceae) 162
Akebia quinata (Lardizabalaceae) 104
Albizia julibrissin (Fabaceae) 113
Alisma lanceolatum (Alismataceae) 85
Alismataceae 85
Alismatales 45,85
Allioideae (Amaryllidaceae) 92
Allium (Amaryllidaceae)
Allium ampeloprasum 92
Allium cepa 92
Allium sativum 92
Allium schoenoprasum 92
Alnus lusitanica (Betulaceae) 121
Alocasia macrorrhizos (Araceae) 86
Aloe (Asparagaceae)
Aloe arborescens 92
Aloe vera 92
Aloysia triphylla (Verbenaceae) 161
Alsinoideae (Caryophyllaceae) 145
Althaea (Malvaceae) 137
Altingiaceae 108
Alyssum serpyllifolium subsp. *lusitanicum* (Brassicaceae) 139
Amaranthaceae 146
Amaranthus caudatus (Amaranthaceae) 146
Amaryllidaceae 88,92
Amaryllidoideae (Amaryllidaceae) 92
Amaryllis belladonna (Amaryllidaceae) 92
Amborellaceae 43,80
Amborella trichopoda (Amborellaceae) 43, 80
Ammannia (Lythraceae) 131
Amomum (Zingiberaceae)
Amomum villosum 103
Amomum subulatum 103
Amygdaleae (Rosaceae) 115
Amygdaloideae (Rosaceae) 115
Anacardiaceae 132
Anacardium occidentale (Anacardiaceae) 132
Anagallis (Primulaceae) 150
analogia 13
Ananas commosum (Bromeliaceae) 97
ancestral comum 9
Anchusa (Boraginaceae) 156
Andropogon (Poaceae) 101
Andropogon gayanus (Poaceae) 101
Andropogon gerardi (Poaceae) 101
angiospérmicas basais 43,80
Angiosperm Phylogeny Group (APG) 37
Angiosperm Phylogeny Website 176
Anisophyllea boehmii (Anisophylleaceae) 122
Anisophylleaceae 122
Annona (Annonaceae)
Annona cherimola 82
Annona crassifolia 82
Annona dolabripetala 82
Annona muricata 82
Annona squamosa 82
Annonaceae 82
Anogramma 63
Anredera cordifolia (Basellaceae) 143
Anthemis (Asteraceae) 167
Anthericum liliago (Asparagaceae) 94
Anthoxanthum (Poaceae) 99
Anthurium (Araceae) 86
Antidesma (Phyllanthaceae) 124
Antirrhinum (Plantaginaceae) 159
Aphyllanthes monspeliensis (Asparagaceae) 93
Apiaceae 13,171
Apiales 169
Apium graveolens (Apiaceae) 171
Apocynaceae 152
Apollonias barbujana (Lauraceae) 84
apomorfia (cladística) 15
Apostasioideae (Orchidaceae) 90
Aquifoliaceae 164
Aquifoliales 164
Aquilegia (Ranunculaceae) 106
Arabidopsis thaliana (Brassicaceae) 139
Araceae 86
Arachis (Fabaceae) 110
Araliaceae 14,169
Araucaria (Araucariaceae)
Araucaria angustifolia 72
Araucaria araucana 72
Araucaria heterophylla 72
Araucariaceae 35,72
Araucariales 35
Araujia sericifera (Apocynaceae) 153
Arbutus unedo (Ericaceae) 151
Arceuthobium azoricum (Santalaceae) 141
Archaeopteryx 16
Archontophoenix (Arecaceae) 95
Arecaceae 45,95
Arecales 95
Argania spinosa (Sapotaceae) 149
Argyranthemum (Asteraceae) 165
Argyranthemum frutescens (Asteraceae) 167
arista 99
Aristolochia (Aristolochiaceae) 81
Aristolochiaceae 43,81
Armeria (Plumbaginaceae) 144
Aronia (Rosaceae) 115
Arrhenatherum (Poaceae) 102
Arrhenatherum elatius subsp. *bulbosum* 103
Artemisia (Asteraceae) 167
Artemisia absinthium 167
Artemisia annua 169
Artocarpus (Moraceae)
Artocarpus altilis 119
Artocarpus heterophyllus 119
Arundinoideae (Poaceae) 100
Arundo donax (Poaceae) 102
árvore evolutiva 15
árvore filogenética 15
Asclepiadaceae 153. Vd. Apocynaceae
Asimina triloba (Annonaceae) 83
Asparagaceae 88,93
Asparagales 45,93
Asparagoideae (Asparagaceae) 93
Asparagus (Asparagaceae) 93
Asparagus officinalis 93
Asphodelaceae 88,91
Asphodeloideae (Asphodelaceae) 91
Asphodelus (Asphodelaceae) 91
Aspleniaceae 63
Asteraceae 175
Asterales 165
Aster (Asteraceae) 167
asterídeas 148
Asteroideae (Asteraceae) 166
Asterolinon (Primulaceae) 150
Astrantia (Apiaceae) 171
Athyriaceae 64
Athyrium filix-femina (Athyriaceae) 64
atração de ramos longos 19
Atriplex (Amaranthaceae) 146
Atropa belladonna (Solanaceae) 155
Austrobaileyales 43
autapomorfia (cladística) 15
Avena (Poaceae)
Avena byzantina 101
Avena sativa 101
Avena strigosa 101
Averrhoa carambola (Oxalidaceae) 124
Avicennia (Acanthaceae) 161
Azadirachta indica (Meliaceae) 135
Azolla (Salviniaceae) 60
Azorina vidalii (Campanulaceae) 165

B
Baccharis (Asteraceae) 165
Baccharis halimifolia 167
Baccharis spicata 167
Bactris gasipaes (Arecaceae) 96
Balanophoraceae 141
Balsaminaceae 149
Bambusoideae (Poaceae) 100
Banisteriopsis caapi (Malpighiaceae) 124
Barleria (Acanthaceae) 161
Barremiano (129,4-125 M. a.) 46
Bartsia (Orobanchaceae) 160
Basella alba (Basellaceae) 143
Basellaceae 143
Basiónimo (nomenclatura) 23
Begoniaceae 122
Bellis (Asteraceae) 165
Bentham, George 12
Berberidaceae 46,104
Berberidopsidales 50
Berberis maderensis (Berberidaceae) 104
Bergenia crassifolia (Saxifragaceae) 108
Bertollethia excelsa (Lecythidaceae) 149
Beta vulgaris (Amaranthaceae) 146
Betulaceae 121
Betula celtiberica (Betulaceae) 121
Bignoniaceae 157
Bixaceae 135
Bixa orellana (Bixaceae) 135
Blechnaceae 65
Blechnum (Blechnaceae) 65
Blepharis (Acanthaceae) 161
Boerhaavia (Nyctaginaceae)
Boerhaavia diffusa 143
Boerhaavia erecta 143
Bombachttps (Malvaceae) 135,137

Boraginaceae 156
Boraginales 156
Borago officinalis (Boraginaceae) 156
Borassus (Arecaceae)
  Borassus aethiopum 96
  Borassus flabellifer 96
Boswellia sacra (Burseraceae) 132
Bothriochloa (Poaceae) 100
Botrychium (Ophioglossaceae) 59
Bougainvillea (Nyctaginaceae)
  Bougainvillea glabra 143
  Bougainvillea spectabilis 143
Brachiaria (Poaceae) 102
Brachychiton (Malvaceae) 136
Brachystegia (Fabaceae) 111
Bradyrhizobium 50
Brassica (Brassicaceae)
  Brassica juncea 140
  Brassica napus 139
  Brassica nigra 139
  Brassica oleracea 140
  Brassica rapa 140
  Brasssica oleracea 139
Brassicaceae 139
Brassicales 139
Bridelia (Phyllanthaceae) 124
Bromelia (Bromeliaceae) 97
Bromeliaceae 97
Bromus (Poaceae) 102
Brugmansia × *candida* (Solanaceae) 155
Bryonia dioica (Cucurbitaceae) 123
Buddlejaceae 160
Buddleja (Scrophulariaceae) 39
  Buddleja davidii 160
Bupleurum fruticosum (Apiaceae) 171
Burseraceae 132
Butomaceae 85
Butomus umbellatus (Butomaceae) 85
Buxaceae 46,107
Buxales 46,107
Buxus sempervirens (Buxaceae) 107
Byttnerioideae (Malvaceae) 137

C

Cabombaceae 80
Cactaceae 147
Caesalpinia echinata (Fabaceae) 112
Caesalpinioideae (Fabaceae) 23,112
Cajanus cajan (Fabaceae) 112
Cakile (Brassicaceae) 140
Calamitales (Equisetidae) 30
Calamites (Equisetaceae) 58
Calamus (Arecaceae) 95
Calendula (Asteraceae) 167
Calliandra calothirsus (Fabaceae) 113
Callicarpa (Lamiaceae) 162
Callistemon (Myrtaceae) 132
Callitrichaceae 159
Callitridaceae 35
Calluna vulgaris (Ericaceae) 151
Calophyllaceae 37
Calystegia (Convolvulaceae) 155
Camelia (Theaceae)
  Camelia chinensis 150
  Camelia japonica 150
Campanula (Campanulaceae) 165
Campanulaceae 165
campanulídeas 52
Campomanesia (Myrtaceae) 131
Campsis (Bignoniaceae) 158
Cananga odorata (Annonaceae) 83
Cannabaceae 117
Cannabis sativa (Cannabaceae) 117
Cannaceae 102
Canna indica (Cannaceae) 102
Capparaceae 139
Capparis spinosa (Capparaceae) 139
Caprifoliaceae 168
Capsicum (Solanaceae)
  Capsicum annuum 155
  Capsicum frutescens 155
carácter
  arcaico 10
  carácter basal 10
  carácter derivado 10
  carácter diagnóstico 9
  carácter taxonómico 9
  estado de carácter 9
  polaridade dos caracteres 13
Carduoideae (Asteraceae) 166
Carduus (Asteraceae) 166
Caricaceae 138
Carica papaya (Caricaceae) 139
cariopse 99
carpelo
  carpelo ascidiado 42
  carpelo plicado 42
Carpobrotus edulis (Aizoacea) 147
Carya illinoensis (Juglandaceae) 121
Caryocaraceae 126
Caryocar brasiliense (Caryocaraceae) 126
Caryophyllaceae 145
Caryophyllales 143,145
Cassytha (Lauraceae) 83
Castanea sativa (Fagaceae) 119
Casuarinaceae 123
Casuarina equisetifolia (Casuarinaceae) 121
Catalpa bignonioides (Bignoniaceae) 158
catch crop 156
categoria taxonómica 9
Catharanthus roseus (Apocynaceae) 153
Cathaya (Pinaceae) 75
Cattleya (Orchidaceae) 90
Ceanothus (Rhamnaceae) 116
Cedrus atlantica (Pinaceae) 74
Ceiba pentandra (Malvaceae) 136
Celastraceae 49,123
Celastrales 49,123
Celosia cristata (Amaranthaceae) 146
Celtis australis (Cannabaceae) 117
Cenchrus americanus (= *Pennisetum glaucum*) (Poaceae) 102
Centaurea (Asteraceae) 166
Centaurium erythraea (Gentianaceae) 152
Cephalanthera (Orchidaceae) 90
Cephalotaxaceae 35
Ceratophyllaceae 39,44,46
Cerbera odollam (Apocynaceae) 153
Cercis siliquastrum (Fabaceae) 113
Cerinthe (Boraginaceae) 156
Chamaecyparis (Cupressaceae) 73
Chamaecyparis nootkatensis (Cupressaceae) 22
Chamaedorea (Arecaceae) 95
Chamaemelum nobile (Asteraceae) 167
Chamaerops humilis (Arecaceae) 94
Chamaesyce (Euphorbiaceae) 127
Cheilanthes (Pteridaceae) 63
Chelidonium majus (Papaveraceae) 104
Chenopodiaceae 146
Chenopodium quinoa (Amaranthaceae) 146
Chloranthales 44
Chloridoideae (Poaceae) 100
Choisya ternata (Rutaceae) 134
Chrysosplenium (Saxifragaceae) 108
Cicendia (Gentianaceae) 152
Cicer arietinum (Fabaceae) 112
Cichorioideae (Asteraceae) 166
Cichorium (Asteraceae)
  Cichorium endivia 167
  Cichorium intybus 167
Cinchona (Rubiaceae) 153
Cinnamomum camphora (Lauraceae) 84
Cinnamomum verum (Lauraceae) 84
Circaea (Onagraceae) 129
Cistaceae 137,138
Cistanche (Orobanchaceae) 163
Cistus (Cistaceae)
  Cistus albidus 138
  Cistus creticus 138
  Cistus ladanifer 138
  Cistus laurifolius 138
Citrullus lanatus (Cucurbitaceae) 123
Citrus (Rutaceae) 134
  Citrus japonica 134
  Citrus limetta 134
  Citrus maxima 134
  Citrus (*Poncirus*) *trifoliata* 134
  Citrus reticulata 134
  Citrus × *aurantium* 134
  Citrus × *limon* 134
  Citrus × *paradisi* 134
  Citrus × *sinensis* 134
cladística 15
clado 15
  clado COM 49
cladograma 15
  cladograma de consenso 17
classificação 9
Clematis (Ranunculaceae) 46,106
Cleomaceae 138
Cleome violacea (Cleomaceae) 139
Clerodendrum (Lamiaceae) 163
Clethra arborea (Clethraceae) 148
Clethraceae 148
Clusiaceae 37,124
cluster analysis 12
Cocos nucifera (Arecaceae) 95
Código Internacional de Nomenclatura das Plantas Cultivadas (ICNCP) 25
Coffea (Rubiaceae)
  Coffea arabica 153
  Coffea canephora 153
Cola (Malvaceae)
  Cola acuminata 137
  Cola nitida 137
Colchicaceae 88
Colchicum autumnale (Colchicaceae) 88
Colmo 99
Colocasia esculenta (Araceae) 86
Colophospermum mopane (Fabaceae) 111
combinação nova 23
Combretaceae 130
Commelinaceae 96
Commelinales 96
Commiphora (Burseraceae) 132
'coníferas' 33
Conium maculatum (Apiaceae) 171
Consolida (Ranunculaceae) 106
convariedade 25
Convolvulaceae 154
Convolvulus arvensis (Convolvulaceae) 155
Copernicia prunifera (Arecaceae) 96
Cordia sebestena (Boraginaceae) 156
Cordiera sessilis (Rubiaceae) 153
Cordyline (Asparagaceae) 94
  Cordyline australis 94
Corema (Ericaceae)
  Corema album 150
  Corema azorica 150
Coriandrum sativum (Apiaceae) 170
Cornaceae 148
Cornales 50,148
Cornus (Cornaceae)
  Cornus capitata 148
  Cornus sanguinea 148
corpos de sílica 96
Cortaderia selloana (Poaceae) 101
Corylus avellana (Betulaceae) 121
Cosmus bipinnatus (Asteraceae) 167
Cotoneaster (Rosaceae) 115
Crassulaceae 109
Crassula (Crassulaceae) 109
Crepis (Asteraceae) 165
Cressa (Convolvulaceae) 154
Crinium (Amaryllidaceae) 93
Crocosmia × *crocosmiiflora* (Iridaceae) 91
Crocus (Iridaceae) 91
  Crocus sativus (Iridaceae) 91
Cronquist, Arthur 14
Cronquist, sistema de 14
Cryptogrammaceae 63
Cryptomeria (Cupressaceae)
  Cryptomeria japonica 73
Cryptomeria (Cupressaceaee) 35
Cucubalus (Caryophyllaceae) 145
Cucumis (Cucurbitaceae)
  Cucumis melo 123
  Cucumis metuliferus 123
  Cucumis sativus 123
Cucurbitaceae 123
Cucurbita (Cucurbitaceae)
  Cucurbita ficifolia 123
  Cucurbita maxima 123
  Cucurbita moschata 123
  Cucurbita pepo 123
Cucurbitales 122
Culcita macrocarpa (Cyatheaceae) 61
cultigene 25
cultivar 25
Cupania (Sapindaceae) 134
Cupressaceae 71
Cupressales 33
Cupressus (Cupressaceae)
  Cupressus macrocarpa 22
  Cupressus × *leylandii* 22
Cuscuta (Convolvulaceae) 154
Cyatheaceae 61
Cyathea medullaris (Cyatheaceae) 61
Cycadaceae 70
Cycadidae 33
Cyclamen (Primulaceae) 150
Cydonia oblonga (Rosaceae) 115
Cymbalaria (Plantaginaceae) 160
Cymbidium (Orchidaceae) 90
Cymbopogon citratus (Poaceae) 101

Cymodoceaceae 85
Cynara (Asteraceae)
Cynara cardunculus 167
Cynara scolymus 167
Cynodon dactylon (Poaceae) 102
Cynomoriaceae 50,108
Cynomorium coccineum (Cynomoriaceae) 108
Cyperaceae 45,97
Cyperus ((Cyperaceae)
Cyperus esculentus 98
Cyperus papyrus 98
Cyperus rotundus 98
Cyphostemma currorii (Vitaceae) 109
Cypripedioideae (Orchidaceae) 89
Cytinaceae 135
Cytisus (Fabaceae) 111

D
Dactylis (Poaceae) 102
Dactylorhiza (Orchidaceae) 89
Dahlgreen, Rolph 37
Dahlia × *pinnata* (Asteraceae) 167
Daniellia oliveri (Fabaceae) 113
Danthonia decumbens (Poaceae) 101
Danthonioideae (Poaceae) 101
Daphne (Thymelaeaceae) 136
Darwin, Charles 13
Dasypogonaceae 95
Datura stramonium (Solanaceae) 155
Daucus carota (Apiaceae) 171
Davallia canariensis (Davalliaceae) 67
Davalliaceae 67
Davallodes (Davalliaceae) 67
De Candolle, Augustin 12
Delonix regia (Fabaceae) 113
Delphinium (Ranunculaceae) 106
Dendrobium (Orchidaceae) 90
Dennstaedtiaceae 62
Deutzia (Hydrangeaceae) 148
diagnose (nomenclatura) 23
Dianthus caryophyllus (Caryophyllaceae) 146
Dichanthium (Poaceae) 102
Dicksonia antarctica (Cyatheaceae) 61
'Dicotiledóneas' 44
Digitalis (Plantaginaceae) 39,159
Digitalis (*Isoplexis*) *sceptrum* 159
Digitalis purpurea subsp. *amandiana* 159
Digitaria (Poaceae) 101
Digitaria exilis 101
Dilleniales 50
Dimocarpus longan (Sapindaceae) 133
Dioscoreaceae 87
Dioscorea (Dioscoreaceae)
Dioscorea alata 87
Dioscorea bulbifera 87
Dioscorea cayennensis 87
Dioscoreales 39,45,86
Diospyrus (Ebenaceae)
Diospyrus kaki 149
Diospyrus lotus 149
Diospyrus virginiana 149
Diphasiastrum (Lycopodiaceae) 56
Dipsacaceae 167
Dipsacales 167
Dipterocarpaceae 136
Dipteryx alata (Fabaceae) 113
diversidade
diversidade taxonómica 13
Dovyalis caffra (Salicaceae) 127
Dracaena draco (Asparagaceae) 94
Droseraceae 143
Drosera (Droseraceae) 143
Drosophyllum lusitanicum (Drosophyllaceae) 143
Dryadioideae (Rosaceae) 115
Dryas (Rosaceae) 115
Dryopteridaceae 66
Dryopteris (Dryopteridaceae) 66
Drypsis (Arecaceae) 96

E
Ebenaceae 149
Ecballium elaterium (Cucurbitaceae) 123
Echinochloa (Poaceae) 101
Echium (Boraginaceae)
Echium candicans 156
Echium plantagineum 156
Egeria densa (Hydrocharitaceae) 85
Ehrhartoideae (Poaceae) 100
Eichhornia crassipes (Pontederiaceae) 96
Elaeagnaceae 114
Elaeagnus umbellata (Elaeagnaceae) 114
Elaeis guineensis (Arecaceae) 94
Elaphoglossum semicylindricum (Dryopteridaceae) 67
Eleocharis (Cyperaceae) 98
Elettaria cardamomum (Zingiberaceae) 103
Eleusine coracana (Poaceae) 101
Empetraceae 151
endosperma
endosperma primário 32
endosperma triploide 36
Engler, Adolf 13
Engler, sistema de 39
Ensete ventricosum (Musaceae) 103
Entada gigas (Fabaceae) 111
Ephedraceae 76
Ephedra (Ephedraceae) 33
Ephedra fragilis (Ephedraceae) 76
Epidendroideaea (Orchidaceae) 89
Epilobium (Onagraceae) 129
Epipactis (Orchidaceae) 90
Equisetaceae 58
Equisetum (Equisetaceae) 58
Eragrostis (Poaceae) 101
Eragrostis tef 101
Ericaceae 151
Erica (Ericaceae)
Erica azorica 151
Erica ciliaris 151
Erica maderensis 151
Erica platycodon subsp. *maderincola* 151
Erica tetralix 151
Ericales 51,148
Erodium (Geraniaceae) 129
Eryngium (Apiaceae) 170
Eryobotria japonica (Rosaceae) 115
Erysimum cheiri (Brassicaceae) 140
Erythroxylaceae 125
Erythroxylum coca (Erythroxylaceae) 125
Eschscholzia californica (Papaveraceae) 105
espata 85
espécie
espécie ancestral 15
espigueta 98
Etlingera (*Nicolaia*) *elatior* (Zingiberaceae) 103
euasterídeas 51
Eucalyptus (Myrtaceae) 132
Eucalyptus globulus 132
Eucalyptus saligna 132
Eucalyptus urophylla × *Eucalyptus grandis* 132
eudicotiledóneas 46,48
eudicotiledóneas superiores 47
Eugenia (Myrtaceae)
Eugenia pyriformis 131
Eugenia uniflora 131
Euonymus europaeus (Celastraceae) 123
Euphorbiaceae 128
Euphorbia (Euphorbiaceae)
Euphorbia oxyphylla 128
Euphorbia pulcherrima 128
Euphrasia (Scrophulariaceae) 160
Euterpe oleracea (Arecaceae) 96
Evax (Asteraceae) 165
evolução
evolução reticulada 50
inércia evolutiva 13
Exaculum (Gentianaceae) 152

F
Fabaceae 110
Fabales 110
fabídeas 49
Faboideae (Fabaceae) 22,112
Fagaceae 119
Fagales 119
Fagopyrum esculentum (Polygonaceae) 145
Fagus sylvatica (Fagaceae) 120
Fasciola hepatica (Platyhelminthes) 143
fenograma 12
Ferula communis (Apiaceae) 170
Festuca (Poaceae) 102
Fetos com semente. v. Pteridospérmicas 32
Ficus (Moraceae)
Ficus carica 118
Ficus elastica 118
Ficus pumila 118
Ficus religiosa 118
Filogenia
filogenias profundas 19
filogenias próximas 19
fitomelano 88
Flacourtiaceae 127
Flueggea tinctoria (Phyllanthaceae) 124
Foeniculum vulgare (Apiaceae) 171
Forsythia (Oleaceae) 159
Fragaria × *ananassa* (Rosaceae) 115
Francoaceae 129
Frangula azorica (Rhamnaceae) 116
Frankeniaceae 143
Frankenia (Frankeniaceae) 143
Frankia (Actinobacteria) 50,118,121
Fraxinus angustifolia (Oleaceae) 158
Freesia (Iridaceae) 91
Fritillaria (Liliaceae) 93
Fuchsia (Onagraceae) 130
Fumana (Cistaceae) 137
Fumaria (Papaveraceae) 104
Furcraea foetida (Asparagaceae) 94

G
Galium (Rubiaceae)
Galium aparine 153
Galium verum 153
Garcinia mangostana (Clusiaceae) 124
Gardenia (Rubiaceae) 153
Género 21
Genista (Fabaceae) 111
Gentianales 152
Gentiana lutea (Gentianaceae) 152
Geraniaceae 129
Geraniales 50,129
Geranium (Geraniaceae) 129
Gerbera × *hybrida* (Asteraceae) 167
Gesneriaceae 157
gimnospérmicas
grandes grupos de gimnospérmicas atuais 33
gimnospérmicas atuais. v. acrogimnospérmicas 33
Ginkgoaceae 71
Ginkgo biloba (Ginkgoaceae) 34
Ginkgoidae 33
ginostémio 89
Gladiolus (Iridaceae) 91
Glaux (Primulaceae) 150
Glechoma hederacea (Lamiaceae) 163
Gliricidia sepium (Fabaceae) 113
Globulariaceae 159
Gloriosa superba (Colchicaceae) 87
glumas 98
glumelas 99
Glycine 113
Gnetidae 35
Gnetum (Gnetaceae) 35
Gomphrena globosa (Amaranthaceae) 146
Goodeniaceae 165
Gossypium (Malvaceae)
Gossypium barbadense 137
Gossypium hysutum 137
grado 15
Grass Phylogeny Working Goup 16
Grevillea (Proteaceae) 106
Grewia (Malvaceae) 137
Grewioideae (Malvaceae) 137
Grossulariaceae 108
grupo coroa 16
grupo externo (*outgroup*) 16
grupo irmão 15
grupo monofilético 13. v. clado
grupo (na nomenclatura de plantas cultivadas) 25
grupo taxonómico 9
grupo tronco 16
Guazuma ulmifolia (Malvaceae) 137
Guiera senegalensis (Combretaceae) 130
Gunneraceae 50,107
Gunnera (Gunneraceae) 10
Gunnerales 47,107
Guttiferae 22,125
Gypsophila paniculata (Caryophyllaceae) 146

H
Hakea (Proteaceae) 106
Halimium (Cistaceae) 139
Haloragaceae 108
Hamamelididae 14
Hanconia speciosa (Apocynaceae) 153

Hedera (Araliaceae) 169
Hedychium gardnerianum (Zingiberaceae) 103
Hedysarum coronarium (Fabaceae) 113
Helianthus (Asteraceae)
Helianthus annuus 167
Helianthus tuberosus 167
Heliconiaceae 102
Heliconia (Heliconiaceae) 102
Heliotropium europaeum (Boraginaceae) 156
Helleborus (Ranunculaceae) 106
Hemerocallidoideae (Asphodelaceae) 91
Hemionitidaceae 63
hemiparasitismo 141
Hennig, Willy 10
Herbert, Paul 28
Heuchera sanguinea (Saxifragaceae) 108
Hevea brasiliensis (Euphorbiaceae) 128
Hibiscus (Malvaceae)
Hibiscus esculentus 137
Hibiscus sabdariffa 137
hibridespécies 22
himenópteros 44
Hippocastanaceae 133
Hippuridaceae 159
Holcus lanatus (Poaceae) 102
homologia 13
homónimo 23
homónimo posterior 24
homoplasia 15
Hooker, Joseph Dalton 12
Hordeum vulgare (Poaceae) 101
Humulus lupulus (Cannabaceae) 117
Huperzia (Lycopodiaceae) 56
Hyacinthoides (Asparagaceae) 93
Hydatellaceae 42, 80
Hydnora (Aristolochiaceae) 81
Hydrangeaceae 149
Hydrangia (Hydrangeaceae) 148
Hydrocharitaceae 85
Hydrocotyle (Araliaceae) 169
Hydrophyllaceae 156
Hylocereus undatus (Cactaceae) 147
Hymenaea courbaril (Fabaceae) 113
Hypericaceae 48, 49, 125
Hypericum (Hypericaceae) 48
Hypericum androsaemum 125
Hypericum calycinum 125
Hypericum perforatum 125
Hypolepis (Dennstaedtiaceae) 62

I
ICN (International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants) 25
Identificação 9
Ilex (Aquifoliaceae)
Ilex aquifolium 164
Ilex canariensis 164
Ilex perado 164
Illicium (Schisandraceae)
Illicium floridanum 43
Illicium verum 80
Impatiens balfourii (Balsaminaceae) 149
Imperata cylindrica (Poaceae) 102
indigenes 25
International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (ICN) 25
Ipomoea indica (Convolvulaceae) 155
Iridaceae 88, 90
Iris germanica (Iridaceae) 91
Isatis tinctoria (Brassicaceae) 140
Isoëtaceae 30, 57
Isoëtes (Isoëtaceae) 57

J
Jacaranda mimosifolia (Bignoniaceae) 158
Jacaratia spinosa (Caricaceae) 139
Jasminum (Oleaceae)
Jasminum azoricum 158
Jasminum odoratissimum 158
Jatropha curcas (Euphorbiaceae) 128
Juglandaceae 120
Juglans (Juglandaceae)
Juglans nigra 121
Juglans regia 121
Julbernardia (Fabaceae) 111
Juncaceae 97
Juncaginaceae 85
Juncus (Juncaceae) 97
Juniperus (Cupressaceae)
Juniperus oxycedrus 73
Juniperus brevifolia 73
Juniperus cedrus 73
Juniperus communis 73
Juniperus navicularis 73
Juniperus turbinata 73
Jussieu, Antoine de 29
Justicia (Acanthaceae) 161

K
Kalanchoe (Crassulaceae) 109
Kerria japonica (Rosaceae) 115
Kniphofia (Asphodelaceae) 92
Koelreuteria (Sapindaceae) 134

L
labelo 89
Lablab purpureus (Fabaceae) 113
Lactuca (Asteraceae)
Lactuca sativa 25, 167
Lactuca serriola 167
Lagenaria (Cucurbitaceae)
Lagenaria ciceraria 123
Lagerstroemia indica (Lythraceae) 131
Lagoecia (Apiaceae) 171
Lamiaceae 14, 161
Lamiales 157
lamiídeas 52, 157
Lamprocapnos spectabilis (Papaveraceae) 105
Landolphia heudelotii (Apocynaceae) 153
Lantana camara (Verbenaceae) 161
Lardizabalaceae 104
Lathyrus sativus (Fabaceae) 113
Lauraceae 83
Laurales 83
Laurus (Lauraceae)
Laurus azorica 83
Laurus nobilis 83
Laurus novocanariensis 83
Lavandula angustifolia (Lamiaceae) 163
Lawsonia inermis (Lythraceae) 131
lectotipificação 23
lectótipo 23
Lecythidaceae 149
Lemna (Araceae) 86
Lemnaceae 86
Lens esculenta (Fabaceae) 113
Lentibulariaceae 157
Leonotis leonurus (Lamiaceae) 163
Leontodon (Asteraceae) 166
Leontopodium alpinum (Asteraceae) 165
Lepidium sativum (Brassicaceae) 140
Lepidobotryaceae 123
Leptospermum scoparium (Myrtaceae) 132
Leucaena leucocephala (Fabaceae) 113
Leucospermum (Proteaceae) 106
Leycesteria formosa (Caprifoliaceae) 169
licófitos 30, 56
Ligustrum (Oleaceae)
Ligustrum lucidum 159
Ligustrum vulgare 159
Liliaceae 39, 88
Liliales 46, 87
Liliopsida 14, 44
Lilium (Liliaceae) 88
Limodorum (Orchidaceae) 89
Limoniastrum (Plumbaginaceae) 144
Limonium (Plumbaginaceae) 144
Limonium sinuatum 144
Limosella (Scrophulariaceae) 39
Linaria (Plantaginaceae) 39, 159
Linderniaceae 39, 157
Lindernia (Linderniaceae) 39
Linné, Carl 10
Linum (Linaceae)
Linum bienne 124
Linum usitatissimum 25, 124
Liquidambar styraciflua (Altingiaceae) 108
Liriodendron tulipifera (Magnoliaceae) 83
Litchi sinensis (Sapindaceae) 133
Littorellaceae 159
Lobelia (Campanulaceae) 165
locus 23
lodículas 99
Lodoicea maldivica (Arecaceae) 95
Loganiaceae 152
Logfia (Asteraceae) 165
Lonicera (Caprifoliaceae) 168
Lophophora williamsii (Cactaceae) 147
Loranthaceae 50, 141
Lotus (Fabaceae) 113
Ludwigia (Onagraceae) 129
Luffa (Cucurbitaceae)
Luffa aegyptica 123
Lunaria annua (Brassicaceae) 140
Lupinus (Fabaceae)
Lupinus albus 113
Lupinus luteus 113
Luzula (Juncaceae) 97
Lycium chinense (Solanaceae) 155
Lycopodiaceae 30, 56
Lycopodiella (Lycopodiaceae) 56
Lycopodium (Lycopodiaceae) 56
Lysimachia (Primulaceae) 150
Lythraceae 130
Lythrum (Lythraceae) 131

M
Macadamia integrifolia (Proteaceae) 106
Maclura tricuspidata (Moraceae) 118
Maesaceae 40
Magnoliaceae 43, 82
Magnoliales 46, 81
Magnolia (Magnoliaceae) 82
magnoliídeas 45, 46, 81
Magnoliopsida 14, 44
Mahonia (Berberidaceae) 104
Maleae (Rosaceae) 115
Maloideae (Rosaceae) 115
Malpighiaceae 124
Malpighia emarginata (Malpighiaceae) 124
Malpighiales 49, 124
Malus domestica (Rosaceae) 115
Malvaceae 136
Malvales 136
Malva sylvestris (Malvaceae) 137
malvídeas 49
Malvoideae (Malvaceae) 137
Mangifera indica (Anacardiaceae) 132
Manihot esculenta (Euphorbiaceae) 128
Manilkara (Sapotaceae)
Manilkara chicle 149
Manilkara zapota 149
Marantaceae 102
Maranta (Marantaceae) 102
Marattiidae 30
marcador genético 19
Marsileaceae 60
Marsilea (Marsileaceae) 60
Mauritia flexuosa (Arecaceae) 96
maximum likelihood 17
Mayr, Ernest 8
Maytenus umbellata (Celastraceae) 123
Melanthiaceae 87
Melastomataceae 130
Melia azedarach (Meliaceae) 135
Meliaceae 135
Melissa officinalis (Lamiaceae) 163
Melothria scabra (Cucurbitaceae) 123
Menispermaceae 104
Mentha (Lamiaceae) 162
Mentha × piperita (Lamiaceae) 163
Menyanthaceae 165
Menyanthes trifoliata (Menyanthaceae) 165
Mercurialis (Euphorbiaceae) 127
Merendera montana (Colchicaceae) 88
mesangiospérmicas 42
Mesembryanthemoideae (Aizoaceae) 147
Mesembryanthemum crystallinum (Aizoacea) 147
metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) 143
Metasequoia (Cupressaceae) 34, 73
métodos bayesianos 17
Metrosideros excelsa (Myrtaceae) 132
mico-heterotrofia 150
micoparasitismo 90
Mimosoideae (Fabaceae) 22, 110
Mirabilis jalapa (Nyctaginaceae) 143
Misopates salvagense (Plantaginaceae) 159
Molluginaceae 143
Mollugo verticillata (Molluginaceae) 143
Momordica charantia (Cucurbitaceae) 123
Monanthes (Crassulaceae) 109
Monarda (Lamiaceae) 163
monilófitos 58. v. fetos
monocarpia 93
monocotiledóneas 44, 85
mononimia 21
monossemia 21
Monotropaceae 151
Monotropa hypopitys (Ericaceae) 150
Monstera deliciosa (Araceae) 86
Montanoa (Asteraceae) 165

Montiaceae 143
Montia fontana (Montiaceae) 143
Moraceae 117
Moringaceae 139
Moringa oleifera (Moringaceae) 139
Morus (Moraceae)
  Morus alba 118
  Morus macroura 118
  Morus nigra 118
Musaceae 97
Musa (Musaceae)
  Musa acuminata 103
  Musa textilis 103
  Musa × *paradisiaca* 103
Muscari (Asparagaceae) 103
Musschia (Campanulaceae) 165
Myoporaceae 161
Myoporum (Scrophulariaceae) 39,160
  Myoporum laetum (Scrophulariaceae) 160
Myosotis (Boraginaceae) 156
Myrcianthes pungens (Myrtaceae) 131
Myricaceae 120
Myrica (Myricaceae)
  Myrica faya 120
  Myrica gale 120
Myriophyllum (Haloragaceae) 37
  Myriophyllum aquaticum 108
Myristica fragans (Myristicaceae) 82
Myrothamnaceae 107
Myrothamnus flabellifolius (Myrothamnaceae) 107
Myrsinaceae 40
Myrsine retusa (Primulaceae) 40
Myrtaceae 120
Myrtales 49,129
Myrtus communis (Myrtaceae) 131

N

Narcissus (Amaryllidaceae) 92
Nartheciaceae 87
Narthecium ossifragum (Nartheciaceae) 87
neótipo 23
Neottia nidus-avis (Orchidaceae) 89
Nepenthaceae 143
Nephelium lappaceum (Sapindaceae) 133
Nephrolepis cordifolia (Polypodiaceae) 67
Nerium oleander (Apocynaceae) 153
Nolinoideae (Asparagaceae) 94
nomenclatura 9
  nome correto 23
  nome incorreto 23-5
  nome inválido 24
  nome legítimo 24
  nomenclatura binomial 11
  nomenclatura biológica clássica 21
  nomenclatura cladística. v. Nomenclatura filogenética 25
  nomenclatura filogenética 25
  nomenclatura polinomial 11
  nomes latinos 24
nomina conservanda (nomenclatura) 25
Nothofagaceae 118
Notholaena marantae (Pteridaceae) 63
Nothotsuga (Pinaceae) 75
nototaxa 22
Nuphar (Nymphaeaceae) 80
Nyctaginaceae 142
Nymphaeaceae 42,80
Nymphaeales 80
Nymphaea (Nymphaeaceae) 80
Nymphoides peltata (Menyanthaceae) 165
Nypa fruticans (Arecaceae) 95

O

Ochroma pyramidale (Malvaceae) 137
Ocimum (Lamiaceae)
  Ocimum basilicum 163
  Ocimum minimum 163
Ocotea foetens (Lauraceae) 84
Oenanthe crocata (Apiaceae) 171
Oenothera (Onagraceae) 130
Oleaceae 158
Olea (Oleaceae)
  Olea europaea 158
  Olea maderensis 15
Onagraceae 129
Oncidium (Orchidaceae) 90
Onobrichis viciifolia (Fabaceae) 113
Ophioglossaceae 59
Ophioglossidae 30
Ophioglossum (Ophioglossaceae) 59
Ophiostoma (*Ceratocystis*) *ulmi* (Ophiostomataceae) 117
Ophrys (Orchidaceae) 89
Opuntia (Cactaceae)
  Opuntia dilenii 147
  Opuntia elata 147
  Opuntia ficus-indica 147
Orbignya phalerata (Arecaceae) 96
Orchidaceae 45,89
Orchidoideae (Orchidaceae) 90
Origanum vulgare (Lamiaceae) 163
Ornithogalum (Asparagaceae) 94
Ornithopus (Fabaceae) 111
Orobanchaceae 39,163
Orobanche crenata (Orobanchaceae) 163
ortóstico 98
Oryza
  Oryza glaberrima 101
Oryza (Poaceae)
  Oryza sativa 101
Osmundaceae 31,59
Osmunda regalis (Osmundaceae) 59
Oxalidaceae 123
Oxalidales 49,123
Oxalis (Oxalidaceae)
  Oxalis acetosella 123
  Oxalis latifolia 124
  Oxalis pes-caprae 124

P

Pachyrhizus erosus (Fabaceae) 113
Pachystachys lutea (Acanthaceae) 161
Paeoniaceae 37,108
Paeonia (Paeoniaceae)
  Paeonia broteroi 108
  Paeonia officinalis 108
Paesia (Dennstaedtiaceae) 62
Palhinhaea (Lycopodiaceae) 56
Paliurus spina-christi (Rhamnaceae) 116
Panax ginseng (Araliaceae) 169
Panicoideae (Poaceae) 101
Panicum miliaceum 101
Panicum miliaceum (Poaceae) 163
Papaveraceae 46,104
Papaver somniferum (Papaveraceae) 105
Paphiopedilum (Orchidaceae) 90
Paradisea lusitanica (Asparagaceae) 94
Parafilia (cladística) 9
Paraserianthes (*Albizia*) *falcataria* (Fabaceae) 113
Paronychia (Caryophyllaceae) 145
Paronychioideae (Caryophyllaceae) 145
Parthenocissus (Vitaceae)
  Parthenocissus quinquefolia 109
  Parthenocissus tricuspidata 109
Paspalum dilatatum (Poaceae) 102
Passifloraceae 126
Passiflora (Passifloraceae)
  Passiflora alata 126
  Passiflora edulis 126
  Passiflora tripartita 126
Passifloroideae (Passifloraceae) 126
Paullinia cupana (Sapindaceae) 133
Paulowniaceae 158
Paulownia (Paulowniaceae)
  Paulownia elongata 158
  Paulownia elongata × *P. fortunei* 158
  Paulownia tomentosa 158
Pedaliaceae 157
Pedicularis (Orobanchaceae) 39,160
Pelargonium (Geraniaceae) 129
Pellaea (Pteridaceae) 62
Pennisetum (Poaceae) 101
pentapétalas 47
Pentaphylacaceae 148
Peperomia caperata (Piperaceae) 81
Pereskia aculeata (Cactaceae) 147
Pereskieae (Cactaceae) 147
Persea (Lauraceae)
  Persea americana 84
  Persea indica 84
Petroselinum crispum (Apiaceae) 171
Petunia × *atkinsiana* (Solanaceae) 155
Phacelia tanacetifolia (Boraginaceae) 156
Phalacrocarpum (Asteraceae) 165
Phalaenopsis (Orchidaceae) 90
Phalaris canariensis (Poaceae) 101
Phaseolus (Fabaceae)
  Phaseolus coccineus 113
  Phaseolus vulgaris 113,123
Philadelphus coronarius (Hydrangeaceae) 148
Philodendron (Araceae) 86
Phoenix (Arecaceae)
  Phoenix atlantica 95
  Phoenix canariensis 95
  Phoenix dactylifera 95
  Phoenix theophrasti 95
Phormium (Asphodelaceae) 92
Photinia (Rosaceae) 115
Phragmites communis (Poaceae) 101
Phyllanthaceae 124
Phyllanthus (Euphorbiaceae) 128
Phyllocactus (Cactaceae) 147
Phyllostachys aurea (Poaceae) 102
PhyloCode 25
Physalis peruviana (Solanaceae) 155
Phytolacca americana (Phytolaccaceae) 143
Picconia (Oleaceae)
  Picconia azorica 158
  Picconia excelsa 158
Picea abies (Pinaceae) 76
Pieris (Ericaceae) 151
Pilularia (Marsileaceae) 60
Pimpinella anisum (Apiaceae) 171
Pinaceae 75
Pinales 35
Pinguicula (Lentibulariaceae) 158
Pinidae 35
Pinus (Pinaceae)
  Pinus douglasiana 75
  Pinus longaeva 75
  Pinus palustris 76
  Pinus patula 75
  Pinus pinaster 75
  Pinus roxburghii 76
  Pinus sylvestris 75
Piperales 81
Piper nigrum (Piperaceae) 81
Pistacia (Anacardiaceae)
  Pistacia lentiscus 132
  Pistacia terebinthus 132
  Pistacia vera 132
Pistia stratiotes (Araceae) 86
Pisum sativum (Fabaceae) 113
Pitcairnia (Bromeliaceae) 97
Pittosporaceae 169
  Pittosporum (Pittosporaceae)
  Pittosporum coriaceum 169
  Pittosporum tobira 169
Pittosporum undulatum 169
Plantaginaceae 39,159
Plantago (Plantaginaceae)
  Plantago almogravensis 159
  Plantago lanceolata 159
plantas de esporulação livre 30
Platanaceae 106
Platanus orientalis (Platanaceae) 106
plesiomorfia (cladística) 15
Plinia cauliflora (Myrtaceae) 131
Plumbaginaceae 144
Plumbago (Plumbaginaceae) 144
Plumeria rubra (Apocynaceae) 153
Poaceae 45,98
Poales 45,96
Poa (Poaceae) 102
Podocarpaceae 33
Podocarpus (Podocarpaceae) 34
Pogostemon (Lamiaceae) 163
polifilia 9
polinídias 89
Polygala (Polygalaceae) 110
Polygonaceae 144
Polygonales 143
Polygonatum (Asparagaceae) 94
Polygonum (Polygonaceae) 145
Polypodiaceae 66
Polystichum (Dryopteridaceae) 67
Pontederiaceae 96
Pontederia cordata (Pontederiaceae) 96
Pooideae (Poaceae) 101
Populus tremuloides (Salicaceae) 126
Portulacaceae 143
Portulaca (Portulacaceae) 37
  Portulaca grandiflora 143
  Portulaca oleracea 143
Potamogetonaceae 85
Potamogeton (Potamogetonaceae) 85
Potentilla (Rosaceae) 115
Prantl, Karl 13
Primulaceae 29,40,150
Primulales 40
Primula (Primulaceae) 150
princípio da congruência (cladística) 17

princípio da monofilia (cladística) 15
princípio da parcimónia (cladística) 17
Prosopis juliflora (Fabaceae) 113
Proteaceae 46,106
Proteales 46,106
Protea (Proteaceae) 106
protólogo (nomenclatura) 23
Prunoideae (Rosaceae) 115
Prunus (Rosaceae)
Prunus armeniaca 115
Prunus avium 115
Prunus cerasus 115
Prunus domestica 115
Prunus dulcis 115
Prunus persica 115
Prunus salicina 115
pseudocereal 145
Pseudotsuga menziesii (Pinaceae) 35,75
Pseudotsuga (Pinaceae) 75
Psidium (Myrtaceae)
Psidium cattleianum 131
Psidium guajava 131
Psidium myrtoides 131
Psilotaceae 58
Psilotum nudum (Psilotaceae) 59
Psophocarpus tetragonolobus (Fabaceae) 113
Pteridaceae 63
Pteridium aquilinum (Dennstaedtiaceae) 62
Pteris (Pteridaceae) 63
Pterocarpus erinaceus (Fabaceae) 113
Pterospartum tridentatum (Fabaceae) 111
publicação efetiva (nomenclatura) 24
Puccinia graminis (Pucciniaceae 104
Punicaceae 131
Punica granatum (Lythraceae) 131
Pyrancantha (Rosaceae) 115

Q

Quercus (Fagaceae) 119
Quercus canariensis 22
Quercus coccifera 119
Quercus faginea 119
Quercus lusitanica 119
Quercus pyrenaica 119
Quercus robur 22,119
Quercus rotundifolia 119
Quercus suber 24,119
Quercus × *henriquesii* 24
Quercus marianica 24

R

Rafflesia (Rafflesiaceae) 36
Ranunculaceae 105
Ranunculales 46,105
Raphanus sativus var. *sativus* (Brassicaceae) 140
Raphia farinifera (Arecaceae) 96
ráquila 171
regra da prioridade (nomenclatura) 24
Resedaceae 139
Reseda (Resedaceae) 139
restrições evolutivas 41
restritivo ou epíteto específico 21
retináculo 89
Rhamnaceae 115
Rhamnus (Rhamnaceae) 115
Rhamphicarpa fistulosa (Orobanchaceae) 163
Rheum × *hybridum* (Polygonaceae) 144
Rhinanthus (Orobanchaceae) 39
Rhinanthus (Scrophulariaceae) 159
Rhinanthus minor 163
Rhipsalis (Cactaceae) 147
Rhizobium 50
Rhizophoraceae (Rhizophoraceae) 125
Rhizophora mangle (Rhizophoraceae) 125
Rhododendron (Ericaceae) 150
Rhus coriaria (Anacardiaceae) 133
Ribes (Grossulariaceae)
Ribes nigrum 108
Ribes rubrum 108
Ricinus communis (Euphorbiaceae) 127
Robinia pseudoacacia (Fabaceae) 111
Rollinia (Annonaceae) 83
Rorippa nasturtium-aquaticum (Brassicaceae) 140,143
Rosaceae 114
Rosales 114
Rosa (Rosaceae) 114
rosídeas 48
Rosmarinus officinalis (Lamiaceae). v. *Salvia rosmarinus* 163
Rosoideae (Rosaceae) 115
Rotala (Lythraceae) 131
Rotheca myricoides (Lamiaceae) 163
Roystonea regia (Arecaceae) 95
Rubiaceae 152
Rubus (Rosaceae)
Rubus fruticosus 115
Rubus idaeus 115
Rubus ulmifolius 115
Rumex (Polygonaceae) 145
Ruppiaceae 85
Rupppia (Ruppiaceae) 85
Ruscaceae 88,93
Ruscus (Asparagaceae)
Ruscus aculeatus 94
Ruscus hypophyllum 94
Ruscus streptophyllus 94
Rutaceae 134

S

Saba comorensis (Apocynaceae) 153
Saccharum officinale (Poaceae) 101
Saccharum officinarum (Poaceae) 101
Salicaceae 49,124
Salicornia (Amaranthaceae) 146
Salix (Salicaceae)
Salix purpurea 126
Salix × *spulcralis* 127
Salpichroa origanifolia (Solanaceae) 155
Salsola (Amaranthaceae) 146
Salvia (Lamiaceae)
Salvia divinorum 163
Salvia hispanica 163
Salvia officinalis 163
Salvia rosmarinus 163
Salviniaceae 60
Salvinia (Salviniaceae) 60
Sambucus (Adoxaceae)
Sambucus lanceolata 168
Sambucus nigra 168
Samolus (Primulaceae) 150
Sanicula (Apiaceae) 171
Santalaceae 50,141
Santalales 141
Santalum album (Santalaceae) 141
Santolina (Asteraceae) 165
Sapindaceae 133
Sapindales 132
Sapotaceae 148
Sarcocornia (Amaranthaceae) 146
Saxifragaceae 108
Saxifragales 48,108
Saxifraga (Saxifragaceae) 108
Scaevola aemula (Goodeniaceae) 165
Scheelea phalerata (Arecaceae) 96
Schefflera arboricola (Araliaceae) 169
Schisandraceae 43
Schisandra chinensis (Schisandraceae) 80
Schizachyrium scoparium (Poaceae) 101
Schizolobium (Fabaceae) 111
Sciadopityaceae 35
Sciadopitys verticillata (Sciadopityaceae) 35
Scilla (Asparagaceae) 94
Scilloideae (Asparagaceae) 94
Scirpoides (Cyperaceae) 98
Scleranthus (Caryophyllaceae) 145
Sclerocarya birrea (Anacardiaceae) 133
Scrophulariaceae 29,39,160
Scrophularia (Scrophulariaceae) 39
Scrophularia hirta 160
Scrophularia lowei 160
Scrophularia racemosa 160
Secale cereale (Poaceae) 99
Sedum (Crassulaceae) 109
Selaginellaceae 30,56
Selaginella (Selaginellaceae)
Selaginella denticulata 57
Selaginella kraussiana 57
Semele androgyna (Asparagaceae) 93
semente
calo da semente 99
Senna alexandrina (Fabaceae) 113
Sequoiadendron giganteum (Cupressaceae) 73
Sequoia sempervirens (Cupressaceae) 73
Serenoa repens (Arecaceae) 96
Sesamoides (Resedaceae) 139
Sesamum indicum (Pedaliaceae) 158
Sesbania grandiflora (Fabaceae) 113
Setaria italica (Poaceae) 101
Sibthorpia peregrina (Plantaginaceae) 159
Sicana odorifera (Cucurbitaceae) 123
Sicyos (*Sechium*) *edule* (Cucurbitaceae) 123
Sideroxylon mirmulans (Sapotaceae) 149
Silenoideae (Caryophyllaceae) 145
Simaroubaceae 132
Simethis (Asphodelaceae) 92
simpetalia
simpetalia precoce 51
simpetalia tardia 51
simplesiomorfia (cladística) 15
Sinapidendron (Brassicaceae) 139
Sinapis alba (Brassicaceae) 140
sinapomorfia (cladística) 15,16
sinónimos (nomenclatura)
sinónimos homotípicos nomenclaturais 24
sinónimos taxonómicos ou heterotípicos 24
Sinopteridaceae 63
síntipo (nomenclatura) 23
sistemas de classificação
sistema de Armen Takhtajan 14
sistema de Cronquist 14,37
sistema de Engler e Prantl 13
sistema de G. L. Stebbins 14
sistemas de classificação artificiais 11
sistemas de classificação evolutivos 13
sistemas de classificação fenéticos 11
sistemas naturais de classificação 11
sistemas pré-ADN 13
Smilacaceae 45,87,88
Smilax (Smilacaceae)
Smilax aspera 88
Smilax azorica 88
Smilax canariensis 88
Solanaceae 155
Solanales 154
Solanum (Solanaceae)
Solanum betaceum 155
Solanum lycopersicum 155
Solanum mauritianum 155
Solanum melongena 155
Solanum sisymbriifolium 155
Solanum tuberosum 155
Soleirolia soleirolii (Urticaceae) 114
Sorghum (Poaceae) 163
Sorghum bicolor 101
Sorghum halepense 101
Sparganium (Typhaceae) 97
Spartina (Poaceae) 101
Spathodea campanulata (Bignoniaceae) 158
Sphaeropteris cooperi (Cyatheaceae) 61
Sphenophyllum (Equisetidae) 30
Spinacea oleracea (Amaranthaceae) 146, 147
Spiraea (Rosaceae) 115
Spiraeoideae (Rosaceae) 115
Spondias dulcis (Anacardiaceae) 133
Staehelina dubia (Asteraceae) 165
Stegnogramma pozoi (Thelypteridaceae) 65
Stellaria media (Caryophyllaceae) 146
Sterculia (Malvaceae) 136
Sterculioideae (Malvaceae) 136
Stevia reubaudiana (Asteraceae) 167
Strelitziaceae 102
Strelitzia (Strelitziaceae) 102
Streptocarpus (*Saintpaulia*) *ionanthus* (Gesneriaceae) 157
Striga hermonthica (Orobanchaceae) 163
Strophanthus sarmentosus (Apocynaceae) 153
Strychnos (Loganiaceae)
Strychnos nux-vomica 152
Strychnos spinosa 152
Syagrus oleracea (Arecaceae) 96
Symphoricarpos (Caprifoliaceae) 168
Syringa vulgaris (Oleaceae) 158
Syzygium jambos (Myrtaceae) 131

T

Tabebuia (Bignoniaceae) 158
Takhtajan, Armen 14
Tamaricaceae 143
Tamarindus indica (Fabaceae) 113
Tamarix (Tamaricaceae)
Tamarix africana 144
Tamarix tetrandra 144
Tamarix mannifera 144
Tamarix parviflora 144
Tamus (Dioscoreaceae)
Tamus communis 87
Tamus edulis 87
Tanacetum cinerariifolium (Asteraceae) 167

Tapinanthus (Loranthaceae) 141
Taraxacum (Asteraceae) 167
tautónimo (nomenclatura) 23
Taxaceae 33,73
Taxodiaceae 33
Taxodium (Cupressaceae) 34,73
taxon 10
  taxon basal 10
  taxon derivado 10
  taxon natural 10
taxonomia 8
Taxus baccata (Taxaceae) 74
Taxus (Taxaceae) 35
Terminalia (Combretaceae)
  Terminalia catappa 130
  Terminalia mantaly 130
Tetraclinis (Cupressaceaee) 35
Tetragonia tetragonoides (Aizoacea) 147
Teucrium (Lamiaceae) 162
Theaceae 150
Thelypteridaceae 64
Thelypteris palustris (Thelypteridaceae) 65
Themeda triandra (Poaceae) 101
Theobroma cacao (Malvaceae) 137
Theophrastaceae 37
Thunbergia alata (Acanthaceae) 160
Thymelaeaceae 135
Thymelaea (Thymelaeaceae) 135
Thymus vulgaris (Lamiaceae) 163
Tibouchina (Melastomataceae) 130
Tilia (Malvaceae) 136
Tilioideae (Malvaceae) 136
Tillandsia (Bromeliaceae) 97
tipo nomenclatural 23
Tmesipteris (Psilotaceae) 59
Torreya (Taxaceae) 74
Trachelium (Campanulaceae) 165
Trachycarpus fortunei (Arecaceae) 95
Tradescantia fluminensis (Commelinaceae) 96
transferência horizontal (nomenclatura) 23
transferência vertical (nomenclatura) 23
Trapa natans (Lythraceae) 131
Tribulus terrestris (Zygophyllaceae) 110
Trifolium (Fabaceae) 111
Triticum (Poaceae)
  Triticum aestivum 25,101
  Triticum diccocum 101
  Triticum durum 101
  Triticum spelta 101
Triumfetta (Malvaceae) 137
Trochodendrales 47
Tropaeolaceae 138
Tropaeolum majus (Tropaeolaceae 139
Tsuga (Pinaceae) 75
Tuberaria (Cistaceae) 139
Tulipa (Liliaceae) 88
Typhaceae 97
Typha (Typhaceae) 97

U
Ulex europaeus (Fabaceae) 111
Ulex minor (Fabaceae) 111
Ulmaceae 116
Ulmus (Ulmaceae)
  Ulmus glabra 117
  Ulmus minor 117
unidade taxonómica operacional (OTU) 12
Urginea (Asparagaceae) 94
Urticaceae 114
Urtica (Urticaceae) 114
Utricularia (Lentibulariaceae) 157
Uvaria (Annonaceae) 83

V
Vaccinium (Ericaceae)
  Vaccinium corymbosum 151
  Vaccinium macrocarpon 151
  Vaccinium myrtillus 151
Valerianaceae 168
Valeriana officinalis (Caprifoliaceae) 169
Valerianella locusta (Caprifoliaceae) 169
Vallisneria spiralis (Hydrocharitaceae) 85
Vanilla planifolia (Orchidaceae) 90
Vanilloideae (Orchidaceae) 90
variedade 25
Veratrum album (Melanthiaceae) 88
Verbascum (Scrophulariaceae) 39
Verbenaceae 13,161
Verbena (Verbenaceae)
  Verbena officinalis 161
  Verbena supina 161
  Verbena × *hybrida* 161
Veronica (Plantaginaceae) 159
  Veronica dabneyi 159
Viburnaceae 168
Viburnum (Adoxaceae)
  Viburnum tinus 168
  Viburnum trealeasi 168
Vicia (Fabaceae) 113
  Vicia faba 25,113
Victoria amazonica (Nymphaeaceae) 81
Vigna unguiculata (Poaceae) 163
Violaceae 49,125
Viola (Violaceae)
Viola odorata 126
Viola × *wittrockiana* 126
Viscum album (Santalaceae) 141
Visnea mocanera (Pentaphylacaceae) 149
Vitaceae 109
Vitis (Vitaceae)
  Vitis berlandieri 109
  Vitis riparia 109
  Vitis rupestris 109
  Vitis vinifera 109
  Vitis × *instabilis* 109
  Vitis × *labrusca* 109
Vochysiaceae 130

W
Washingtonia filifera (Arecaceae) 96
Welwitschiaceae 77
Welwitschia (Welwitschiaceae) 32,35
Welwitschia mirabilis (Welwitschiaceae) 77
Widdringtoniaceae 35
Wolffia arrhiza (Araceae) 86
Woodwardia radicans (Blechnaceae) 65

X
Xanthorrhoea (Asphodelaceae) 92
Xanthorrhoeoideae (Asphodelaceae) 92
Xanthosoma (Araceae) 86
x *Cupressocyparis leylandii* (Cupressaceae) 22,73
x *Triticosecale* (Poaceae) 101

Z
Zamia (Cycadaceae) 33
Zantedeschia aethiopica (Araceae) 86
Zanthoxylum simulans (Rutaceae) 134
Zea mays (Poaceae) 99
Zelkova (Ulmaceae) 117
Zingiberaceae 45,102,103
Zingiberales 45,102
Zizania aquatica (Poaceae) 101
Zosteraceae 85
Zostera (Zosteraceae) 85
Zygophyllaceae 110
Zygophyllales 110