

TAXONOMIA DAS MAGNOLIOPHYTA

Comparação entre os sistemas de classificação

Os sistemas serão utilizados no curso para o conhecimento da taxonomia das angiospermas: o sistema de Engler¹ (1893), o de Cronquist² (1981) e Judd. et al.^{3,4} (1999, 2003).

Engler propõe a divisão das Angiospermas em duas classes: Dicotyledoneae e Monocotyledoneae. A primeira classe compreende duas subclasses: Archiclamideae (flores dialipétalas, monoclamídeas ou aclamídeas) e as Metaclamideae (flores gamopétalas). Este sistema é empregado, com adaptações, em chaves de identificação taxonômica (Agarez, Pereira e Rizzini, 1994) e também na publicação de Joly (1985).

O sistema de Cronquist (1981) apresenta a divisão Magnoliophyta abrangendo duas classes: Magnoliopsida (dicotiledôneas) e Liliopsida (monocotiledôneas), sendo utilizado por Barroso et al. (1978, 1986, 1991). E, até o momento, consistiu no sistema mais difundido no Brasil.

As Magnoliopsida são plantas que apresentam dois cotilédones, nervação foliar reticulada, raiz com sistema axial pivotante, presença de câmbio, feixes do caule dispostos em anéis (eustélicos) - exceção para ordens primitas (Ex. Nymphaeales). Flores 2-4 ou pentâmeras, pólen com aberturas na zona equatorial ou em toda a sua superfície. Nectários geralmente situados no receptáculo floral, podendo ser intra ou extra-estaminal. Correspondem às dicotiledôneas arquiclamídeas e metaclamídeas de Engler.

As Liliopsida são plantas com um cotilédone, nervação foliar paralela, raiz fasciculada, folhas predominantemente paralelinérveas (pinadas e flambeliformes em Arecidae, campilódruma em Dioscoriaceae), ausência de câmbio e de crescimento secundário, ou com ele anômalo (espessamento secundário). Flores trímeras e, quando existem nectários, estes estão localizados na parede do ovário apocárpico ou nos septos dos sincárpicos (septais) – exceção para algumas Liliales e Eriocaulales, nas quais estes situam-se na face interna das tépalas. Correspondem às monocotiledôneas de Engler.

Mais recentemente, Judd. et al. (1999, 2003) afirmam que a análise cladística baseada na morfologia e no sequenciamento de *rRNA*, *rbcL* e *atpB* não mantém a tradicional divisão em monocotiledôneas e dicotiledôneas.

Embora as dicotiledôneas aparentemente sejam monofiléticas, um amplo número de espécies forma um grupo bem definido: as plantas com pólen tricolpado ou eudicotiledôneas. Além do pólen tricolpado (e formas derivadas) o grupo é definido também em termos de sequenciamento de nucleotídeos (*rbcL*, *atpB*, 18S rDNA).

Por outro lado, as relações entre as plantas dicotiledôneas e sem o pólen tricolpado (as que não são consideradas eudicotiledoneas) são pouco entendidas. Estas são tratadas por Cronquist (1981) na subclasse Magnoliidae, possuindo pólen monosulcado.

Judd (1999) dividiu as Magnoliidae em dois grupos: um grupo arbóreo “magnoliano” e as paleoervas. O grupo magnolídeo incluem as Magnoliales, Laurales e Illiciales. São árvores com folhas alternas ou opostas, usualmente com nervação reticulada, folhas coriáceas e estômatos paracíticos. As flores possuem tipicamente com arranjo espiralado com abundância de peças florais, estames geralmente laminares, com filamento pouco diferenciado e conectivo bem desenvolvido. Gãos de pólen sem columela.

As paleoervas incluíam as Aristolochiales, Piperales, Nymphaeales e Ceratophyllales. São ervas com filotaxia alterna, folhas com venação mais ou menos palmada, membranáceas, com estômatos anomocíticos. Flores com poucas partes, antera com filamento bem diferenciado e pólen com columela. Consistem no grupo mais estreitamente associado com as Monocotiledôneas.

Porém, o representantes do grupo das paleoervas posteriormente (Judd et al. 2003) foram segregados em clados diferenciados, estando as Nymphaeaceae situadas em posição evolutiva

¹ Engler, A. 1983. Das Pflanzenreich. [Utilizado em Chaves de Identificação Taxonômica.]

² Cronquist, A. 1981. Na integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press., New York.

³ Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A. & Stevens, P.F. 1999. Plant systematic: a phylogenetic approach. Sunderland, Sinauer.

⁴ Judd. et al. 2003. Na update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. APGII. Bot. J. Linn. Soc. 141(4): 399-436.

inferior às Piperales e Aristolochiades, as quais permaneceram num grupo monofilético “Magnolídeo”. Cloranthaceae e Ceratophyllales aparecem como grupos relacionados às demais Angiospermas (Eudicotiledôneas, Monotiledônias, grupo magnolídeo), porém formando uma politomia.

Classe Magnoliopsida (Cronquist 1981)

Dicotiledôneas Arquiclamídeas e Metaclamídeas (Engler 1892). Grupo de plantas com pólen monocolpado (Magnoliano, Paleoervas) e tricolpado (grupos Rosidae e Asteridae) de Judd et al (1999, 2003)

Pelo sistema de Cronquist, constitui-se pelas seguintes subclasses: Magnoliidae, Hamamelidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae e Asteridae.

As Magnoliidae apresentam o maior número de caracteres primitivos, constituindo-se no grupo basal, isto é, aquele que, direta ou indiretamente origina os demais.

As Hamamelidae caracterizam-se pelas flores reduzidas, geralmente unissexuadas e anemófilas (amentilhos).

Em Caryophyllidae encontram-se plantas de pequeno porte, muitas vezes suculentas, que produzem betalaninas. A placentação característica é central-livre ou basal e os estames diferenciam-se centrifugamente.

Dilleniidae, Rosidae e Asteridae caracterizam-se pelo perianto desenvolvido e grande diversidade de mecanismos de atração de polinizadores. Sendo que as Asteridae possuem o maior número de caracteres avançados, com flores gamopétalas, zigomorfas e estames oligostemonos ou isostemonos e alternipétalos.

Subclasse Magnoliidae - Cronquist (1981);

Plantas Arquiclamídeas (Engler 1892); Grupo Magnolídeo (Magnoliales, Laurales, Illiciales e Piperales) e Angiospermas Basais: Nymphaeales, Ceratophyllales, Amborellaceae (Judd et al 2003)

Embora seja claro que as Magnoliidae reúnem o maior conjunto de caracteres primitivos, não há um conjunto simples de atributos que possa ser usado para definir a subclasse. Qualquer caráter que se escolha para circunscrever as Magnoliidae esbarra na dificuldade de encontrar-se importantes exceções dentro do grupo, ou seja, sempre haverá famílias numerosas que não apresentam estes específicos caracteres.

Em geral, as Magnoliidae se caracterizam pelos seguintes atributos:

1. Perianto bem desenvolvido, muitas vezes sem diferenciação em cálice e corola e peças carnosas
2. Cantarofilia
3. Polistemia e estames de desenvolvimento centrípeto
4. Embrião pequeno e abundante endosperma
5. Células oleíferas esféricas.

Os caracteres acima são considerados primitivos, assim como as flores cíclicas ou hemicíclicas, apresentando ovário com carpelos sem soldadura em suas margens e ausência de elementos de vaso (Nymphaeales).

Subclasses Hamamelidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae e Asteridae (Cronquist 1988)

**Angiospermas Arquiclamídeas e Metaclamídeas (Engler 1898);
Angiospermas com pólen tricolpado (tricolpadas) ou Eudicotiledôneas
(Judd et al 2003)**

As subclasses Hamamelidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae e Asteridae (Cronquist 1988) e algumas famílias das Arquiclamídeas e Metaclamídeas (Engler 1898) foram reunidas num clado monofilético, das Eudicotiledôneas ou tricolpadas (Judd et al 2003). Este possui ordens basais e as “Core Eudicotiledôneas”.

Angiospermae

(Adaptado de: Soltis, P, Soltis, D. e Edwards, C. 2005. Angiosperms. In: Tree of life web project. <<http://tolweb.org>>).

As Angiospermas representam o maior grupo de espermatófitas com ca. 260.000 espécies classificadas em 453 famílias. As Angiospermas ocupam diversos habitats em regiões áridas, florestas tropicais pluviais, campos de altitudes e em ambientes aquáticos continentais ou oceânicos.

Apesar de sua alta diversidade, as angiospermas podem ser reconhecidas devido às seguintes sinapomorfias (características compartilhadas):

1. Óvulos envolvidos por carpelo, formando o ovário;
2. Dupla fecundação, levando à formação do endosperma triplóide;
3. Estames com dois pares de sacos polínicos;
4. Gametófito formado por oito células, circundados por 1 ou 2 tegumentos;
5. Floema composto por elemento de tubo crivado e células companheiras.

Amborella e o enraizamento da árvore evolutiva das Angiospermas

Recentes análises situam a monotípica família Amborellaceae (Fig. 1 a-b) como grupo irmão e todas as demais Angiospermas. *Amborella trichopoda* Baill. (1869) é uma espécie endêmica de florestas úmidas da Nova Caledônia e sempre esteve classificada entre os grupos de angiospermas primitivas (Subclasse Magnoliidae pelo sistema de Cronquist 1988). O ovário é formado por carpelos que fecham-se devido à substâncias secretadas, não havendo uma completa fusão entre os tecidos (Endress and Igersheim 2000). O sistema vascular é formado por traqueídes e os grãos-de-pólen apresentam exina com tectum granuloso e ausência de columela, além de não possuírem tecidos capazes de síntese de óleos essenciais, esta última característica é comumente encontrada entre as demais angiospermas basais. Desta forma, Amborellaceae possui caracteres considerados plesiomórficos (ancestrais) para as demais Angiospermas.

Árvore evolutiva das Angiospermas



[1] Os caracteres sinapomórficos das Angiospermas, excluindo-se Amborellaceae, consistem no sistema vascular com elementos de vaso (Judd et al., 2002; Feild et al., 2000; Doyle and Endress, 2001) e pólen apresentando exina com tectum reticulado (Doyle and Endress, 2001).

[2] Sinapomorfias das demais angiospermas exceto *Amborella* e Nymphaeaceae (sensu APG II, 2003) incluem células produtoras de óleos essenciais e pólen com exina columelada (Doyle and Endress, 2001)



a



b



c



d



e



f

Fig. 1. Angiospermas Basais. (a, b) Flor e hábito de *Amborella trichopoda*; (c, d) Flor e prancha ilustrativa de *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae); (d, e) Estames e carpelos e hábito de de *Sarcandra chloranthoides* (Chloranthaceae).

Angiospermas Basais, Monocotiledôneas e Eudicotiledôneas

As Angiospermas Basais incluem: Amborellaceae, Nymphaeaceae (sensu APG II, 2003), Austrobaileyales, Ceratophyllaceae (Fig. 1 c-d), Chloranthaceae (Fig. 1 e-f) e o grupo supra-ordinal “Magnolídeo”.

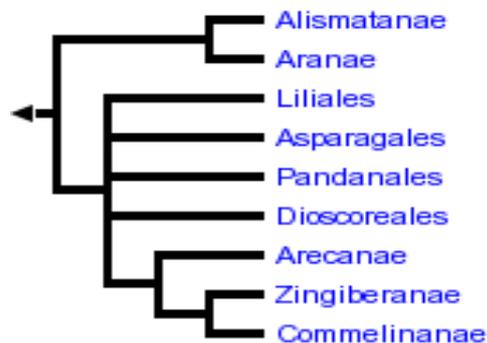
Os dados que evidenciam uma direta relação filogenética entre as Ceratophyllaceae, Monocotiledôneas, as Chloranthaceae, o grupo Magnolídeo e as Eudicotiledôneas não são significativos. As evidências taxonômicas baseadas em registro fóssil e em dados biomoleculares identificam linhagens independentes entre estes grupos e, desta forma, não se pode classificar as Angiospermas em Monocotiledôneas (Subclasse Liliopsida) e Dicotiledôneas (Subclasse Magnoliopsida) como sugerido pelos sistemas tradicionais de classificação gradista de Cronquist (1988) e Taktajan (1997). Desta forma, linhagens evolutivas múltiplas desenvolveram-se para a totalidade de plantas que tradicionalmente foram reconhecidos como “dicotiledôneas”, sendo este conceito atualmente abandonado em favor do termo Eudicotiledôneas.

Monocotiledôneas

As monocotiledôneas possuem as seguintes sinapomorfias:

1. Cotilédone único;
2. Nervação paralelinérvea;
3. Corpos protéicos cristalizados com formas cuneadas nos plastídios dos elementos de tubo crivado;
4. Sistema vascular caulinar atactostélico;
5. Raízes com sistema adventício;
6. Endosperma helobial.

Clado das Monocotiledôneas



Clado Alismatanae

Neste grupo estão incluídas plantas herbáceas hidrófitas ou macrófitas aquáticas, de ambientes continentais e marinhos. Estas exibem grande número de caracteres comuns com demais angiospermas aquáticas, sendo predominante o aerênquima como tecido de preenchimento dos órgãos vegetativos. As sinapomorfias deste clado incluem a presença de tricomas ou escamas entre as bainhas foliares e ausência de endosperma.

Clado Aranae

As Aráceas são predominantemente plantas tropicais herbáceas terrestres, lianas ou epífitas. Algumas espécies são ornamentais (antúrios, *Anthurium*; filodendros, *Philodendron*), comestíveis

(taiovas, *Colocasia*; inhame, *Alocasia*; conhaco *Asterostigma*) e outras venenosas. A superordem contém 2 famílias, 110 gêneros e ca. 2.500 espécies.

As aráceas se distinguem pelas folhas dísticas, estômatos paracíticos, carpelos pluriovulados e sementes com endosperma. A inflorescência é um espádice, protegido por uma espata. Evidências biomoleculares indicam uma relação estreita entre as Aráceae entre as Alismatales APG (2003).

Clado Arecane

As palmeiras são os representantes deste clado, consistindo no grupo terrestre das monocotiledôneas mais facilmente distinguíveis e exibem grande diversidade morfológica. Típicas das regiões tropicais e subtropicais possuem importância ecológica (fonte de alimentos para a fauna, estabilizadora de solos) e econômica (frutos, ceras, óleos).

A superordem inclui uma família, 200 gêneros e cerca de 2000 espécies. As palmeiras são identificadas pelos estipes (caules com nós e entre-nós definidos e rigidez devido aos tecidos esclerequimáticos) e pelas folhas plicadas e/ou dobradas de suas espécies.

Clado Zingiberanae

Os gengibres, banadas e helicônias formam um grupo com linhagem bem definida entre as monocotiledôneas e estão representados por 8 famílias, 88 gêneros e ca. 2000 espécies. Os caracteres sinapomórficos incluem: raízes com células isomórficas, presença de corpos silicosos nas células, flores epígenas, grãos-de-pólen sem perfurações distintas e exina pouco espessa, endosperma nuclear e sementes com arilo.

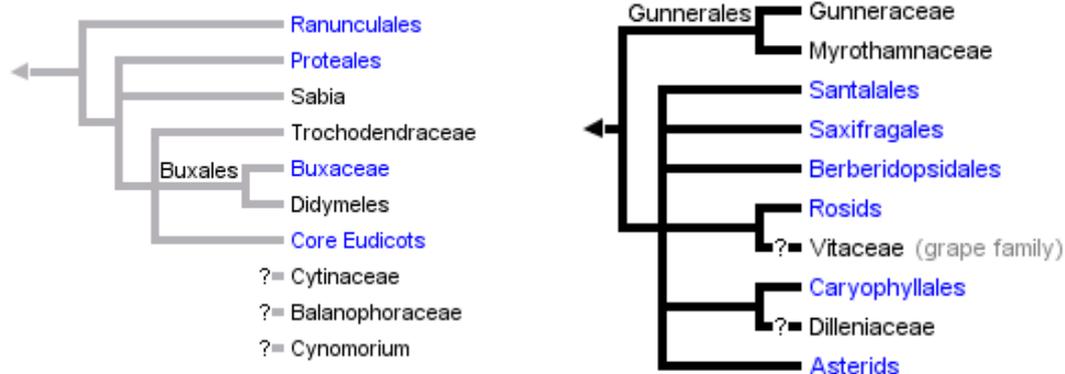
Clado Commelinanae

Bromélias, capins e aguapés estão incluídos nesta superordem que está representada por 25 famílias, 1075 gêneros e 24000 espécies. Os caracteres sinapomórficos são: óvulos ortótropos, placentação apical; grãos-de-pólen com superfície escabrosa com perfurações operculadas-aneladas (Fig. 3b); anteras com endotécio espessado em forma de cintas.

Eudicotiledôneas

São plantas com pólen tricolpado e seus tipos derivados. O grupo é composto por ordens basais, grupos não relacionados filogeneticamente e pelas Eudicotiledôneas monofiléticas (Core Eudicotiledôneas), possuindo esta monofilia baseada em caracteres moleculares (DNA). Apesar de não poder generalizar características morfológicas, pode-se observar que os verticilos florais possuem número estável de partes (flores pentâmeras ou com verticilos em múltiplos de cinco, diferenciação entre cálice e corola e estames diplostêmones).

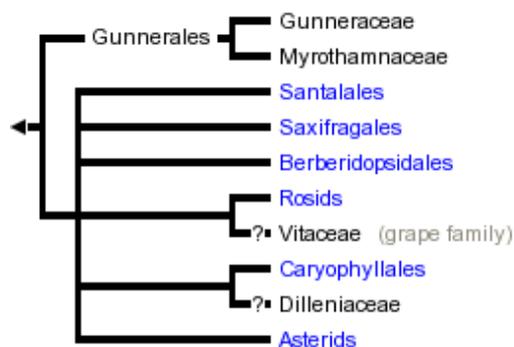
“Core” Eudicotiledôneas



Grupos não relacionados:

- Balanophoraceae (plantas parasitas de raízes em florestas tropicais);
- Eudicotiledôneas basais: Ranunculales (Papaveraceae, *Argemone* na região semi-árida);
- Proteales (Nelumbonaceae, “flor de lótus”).

Eudicotiledôneas *sensu strictu*



Grupos Basais das Eudicotiledôneas:

- Gunnerales (ocorrência apenas no sul do Brasil)
- Ordem Santalales: Representantes com hábito parasita de caules aéreos. Loranthaceae (flores tetrâmeras com ovário ínfero, fruto baga).
- Ordem Saxifragales: representantes comuns na flora paisagística: Crassulaceae (plantas suculentas) e Begoniaceae (ervas típicas de ambientes frios e úmidos).

- d. Grupos com maior diversidade de Eudicotiledôneas e mais comuns na flora brasileira e do Ceará:

Rosídeas

Consiste num grupo heterogêneo morfológicamente, cujas famílias Cronquist (1988) classificou nas subclasses Rosidae, Dilleniidae e Hamamelidae. Apresenta dois grandes cladogramas, identificados por Eurosidae I e Eurosidae II.

Flores diclamídeas coripétalas (=dialipétalas), raro aclamídeas ou monoclamídeas. Sinapomorfia micromorfológicas: pólen com exina reticulada. Quimiotaxonomia: tanino, látex, resinas, mucilagens e óleos essenciais, Ácidos elágicos (Antioxidantes responsáveis pela morte natural das células). Endosperma nuclear. Androceu com dois ou mais verticilos de estames.

Caryophyllideas

Quimiotaxonomicamente definida pela presença de Betalainas. Morfológicamente: semente com perisperma (tecido originário da nucela), embrião encurvado, placentação central livre/basal/parietal, Ectexina espinulosa ou pontoada.

As Caryophyllales possuem representantes predominantemente herbáceos, podendo ser secundariamente lenhosos. Admite-se que o grupo originou-se de ancestrais herbáceos. A ausência de conexões fósseis conhecidas permite supor que o ancestral comum das Caryophyllidae foi uma erva com flores hipóginas e carpelos separados e sem pétalas bem desenvolvidas.

A ordem é bastante natural, sendo possível reunir seus representantes através de um grande número de caracteres:

1. Estames de desenvolvimento centrífugo
2. Placentação central livre ou basal
3. Embrião periférico ao endosperma
4. Polen trinucleado
5. Mecanismo fotossintético C₄ ou CAM
6. Pigmentos betalaínicos, em lugar da antocianínicos
7. Crescimento secundário anômalo
8. Flores monoclamídeas muito frequentes

Um grande número dos seus representantes apresenta evidentes adaptações a ambientes com baixa disponibilidade hídrica, como regiões áridas e halofíticas, sendo o hábito carnoso frequentemente observado nessas plantas (Cactaceae). Há autores que admitem que o grupo originou-se em regiões áridas. Além do hábito carnoso, outras adaptações ao ambiente seco são os mecanismos fotossintéticos.

O registro fóssil indica uma origem bem mais recente do que a das Hamamelidae, cerca de 70 milhões de anos atrás. Fato este evidenciado pelo grande número de caracteres derivados.

A evolução do perianto nas Caryophyllales evidencia um ancestral de flores muito reduzidas (anemófilo?), pois, ainda hoje, este grupo apresenta flores pequenas, incóspulas, com pétalas inaparentes ou ausente. Em várias famílias, a evolução de mecanismos para a atração de polinizadores selecionou diferentes mecanismos. Em *Bougainvillea* (Nyctaginaceae), por exemplo, as flores são pequenas e monoclamídeas, mas o cálice forma um tubo com uma coloração atrativa, a flor tem na base uma bractéola relativamente grande e colorida, que exerce a atração a distância. Em Cactaceae, as peças do perigônio resultam de modificações de estames. Frequentemente, estes também são intensamente coloridos e numerosos, contribuindo para chamar a atenção de polinizadores. Nestas famílias, a evolução conduz a uma multiplicação do número de estames.

O ancestral da ordem deve ter sido um grupo com porte herbáceo, sem atividade cambial. Não deveria ter, portanto, crescimento secundário. A retomada evolutiva do crescimento secundário foi conseguida através do desenvolvimento de um mecanismo anômalo, sem o envolvimento de atividade do câmbio normal e caracterizado pela formação de anéis concêntricos de feixes

vasculares. A maioria das famílias da ordem Caryophyllales tem representantes com este tipo de crescimento anômalo.

As Caryophyllales apresentam betalaínas, enquanto as demais Angiospermas possuem antocianinas como pigmentos florais e são fortemente taníferas (apresentam ácido elágico e proantocianidinas). As betalaínas são substâncias dotadas de nitrogênio em suas moléculas. Não se conhece outro grupo de Magnoliophyta que apresente tais pigmentos. A ocorrência de betalaínas não é, porém, universal nas Caryophyllales, possuindo representantes com antocianinas (Caryophyllaceae e Molluginaceae), estas, sendo consideradas as mais evoluídas dentro do grupo.

Asterídeas

Consistem nas Metaclamídeas de Engler (1892) e nas Asteridae e algumas Rosidae e Dilleniidae de Cronquist (1988), com plantas apresentando corola gamopétala (= simpétala). Apresenta dois grandes cladogramas, identificados por Eurasteridae I e Euasteridae II.

Estabilização da fórmula floral (flores pentâmeras), Sépalas e pétalas diferenciadas, Androceu isostêmone ou oligostêmone (raro polistêmone), comum epipétalos, Gineceu bicarpelar, carpelos concrecidos, corola fusionada e simetria bilateral, óvulos tenuinucelares e unitegmáticos, endosperma celular. Compostos químicos: alcalóides, acetilenos, lactonas sesquiterpênicas e iridóides.

Bibliografia:

BARROSO, G. M. 1978. Sistemática de angiospermas do Brasil, vol.1. Livros Técnicos e Científicos, Rio de Janeiro.

BARROSO, G. M. 1984/1986. Sistemática de angiospermas do Brasil, vol. 2 e 3. UFV, Viçosa

AGAREZ, F.V., PEREIRA, C. & RIZZINI, C.M. 1994. Botânica. Taxonomia, Morfologia e Reprodução em Angiospermae. Chaves para a determinação das famílias. 2^a. Ed. Ed. Âmbito Cultural, Rio de Janeiro.

JOLY, A.B. 1975. Botânica. Chaves para identificação de famílias de plantas vasculares que ocorrem no Brasil. Ed. Nacional & EDUSP, São Paulo.

SOUZA, V.C. & LORENZI, H. 2005. Botânica sistemática. Nova Odessa, São Paulo.

Sites:

Rede de Herbários do Nordeste

<http://www.plantasdonordeste.org/herbarios/index_her.html>

Centro Nordestino de Informações sobre Plantas

<<http://www.cnip.org.br/>>

Associação Plantas do Nordeste

< <http://www.plantasdonordeste.org/>>

Angiosperm Phylogeny Website

<<http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/>>