

MEMÓRIAS
DA
ACADEMIA DAS CIÊNCIAS
DE
LISBOA

CLASSE DE CIÊNCIAS

TOMO XLV

Darwin e a evolução das
angiospérmicas

JOÃO PAIS



ACADEMIA DAS CIÊNCIAS
DE LISBOA

LISBOA • 2018

Darwin e a evolução das angiospérmicas¹

JOÃO PAIST†

ACADEMIA DAS CIÊNCIAS DE LISBOA. CICEGE, DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS DA TERRA, FACULDADE DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIA, UNIVERSIDADE NOVA DE LISBOA, CAMPUS DE CAPARICA, 2829-516 CAPARICA.

Resumo

Expõem-se as preocupações de Darwin relativamente ao aparecimento das angiospérmicas, naquilo que designou como *abominable mystery*. Fala-se de cartas trocadas entre Darwin, Hooker, Ball e Saporta, que consideraram que o registo das angiospérmicas iniciais estava incompleto e previram que devia ter havido um período de diversificação anterior a meados do Cretácico num local remoto e desconhecido. Lembra-se que em 1860 e 1870, se admitia que a Terra teria apenas dezenas ou centenas de milhões de anos e o desenvolvimento das angiospérmicas parecia rápido demais. Todavia, levando em conta que só o Cretácico inferior durou cerca de 55 milhões, não sabemos se Darwin consideraria a evolução e diversificação das angiospérmicas a partir dos meados do Cretácico como particularmente perturbadora para o gradualismo filético que defendia.

Faz-se, depois, análise sumária da informação atual relativamente ao aparecimento e desenvolvimento das angiospérmicas ao longo do Cretácico inferior e sua evolução ulterior.

Abstract

Darwin's concerns regarding the appearance of angiosperms, in what he designated an abominable mystery are exposed. Letters between Darwin, Hooker, Ball and Saporta are presented, considering that the recording of early angiosperms was incomplete and predicted that there must have been a previous period of diversification during the mid-Cretaceous in a remote and unknown region. In 1860 and 1870, it was assumed that the Earth would had only tens or hundreds of millions of years and the development of angiosperms was too fast. However, taking into account that only the Lower Cretaceous lasted about 55 million years, we do not know if Darwin consider the evolution and diversification of angiosperms from the mid-Cretaceous as particularly disturbing to phyletic gradualism which he advocated.

A summary analysis of the current information regarding the onset and development of angiosperms along the Early Cretaceous and its further development is presented.

FLORA DO MESOZOICO

No Triásico (há cerca de 245 milhões de anos) a vida retomou o seu percurso após as significativas extinções do final do Paleozoico. As plantas foram povoando as imensas áreas continentais

¹ Comunicação apresentada em 5 de Março de 2009 em sessão dedicada às comemorações do bicentenário de Darwin – Darwin duzentos anos depois

semidesérticas do continente de Gondwana em fragmentação, a partir das proximidades de áreas lacustres e ou pantanosas. No Jurássico (entre cerca de 200 e 145 milhões de anos), as coníferas dominaram a vegetação arbórea. Algumas extinguíram-se no final do Mesozoico (Cheirolepidiáceas – *Frenelopsis* spp, por exemplo) e estavam bem adaptadas a viverem sob stresse de humidade; tinham características xeromórficas bem marcadas, com folhas reduzidas, cutículas espessas e estomas profundos e reforçados. As plantas de porte mais reduzido estavam representadas por pré-espermatófitas como Cycadales, com plantas afins das cicas atuais e outras, com morfologia semelhante, mas que produziram as primeiras inflorescências, as Bennettitales. Os fetos abundavam.

No Cretácico inferior deu-se a última das grandes etapas da evolução das plantas – o desenvolvimento das angiospérmicas (plantas com flor). Num relativamente curto intervalo de tempo as angiospérmicas substituíram a maior parte dos elementos da flora contemporânea, ocupando parte significativa dos ecossistemas terrestres. No Cretácico superior tornaram-se no grupo dominante da vegetação, papel que ocupam na flora actual. As extinções relacionadas com o aparecimento e desenvolvimento das angiospérmicas afetou, sobretudo, os grupos de plantas com elas filogeneticamente relacionados, tais como as Cycadales, Caytoniales, Bennettitales e Gnetales.

Atualmente, as angiospérmicas representam mais de 400 000 espécies. Esta enorme diversidade traduz o resultado do enorme sucesso adaptativo, resultantes das inovações evolutivas do grupo.

Há cerca de 140 milhões de anos (Cretácico inferior) desenvolviam-se plantas afins das Gnetales atuais (*Welwitschia* e *Gnetum*), algumas extintas, como as Erdtmanithecales. Uma e outras tidas como relacionadas com as primeiras angiospérmicas, as plantas com flor que hoje dominam todos os ambientes terrestres.

A partir do Cretácico inferior (≈135 Ma) os espermatófitos que produzem sementes encerradas num fruto (angiospérmicas) apareceram discretamente. Os progressos conseguidos por estas plantas foram espetaculares.

DARWIN E O APARECIMENTO DAS ANGIOSPÉRMICAS

O aparecimento aparentemente súbito destas plantas no Cretácico inferior sempre intrigou os cientistas, nomeadamente Charles Darwin que o considerou como *the abominable mystery*. Em 22 de Julho de 1879 Joseph Hooker recebeu carta de Darwin onde este manifestava que “*the rapid development as far as we can judge of all the higher plants within recent geological times is an abominable mystery ...Saporta believes that there was an astonishingly rapid development of the high plants, as flower-frequenting insects were developed and favoured intercrossing. I shd like to see this whole problem solved. I have fancied that perhaps there was during long ages a small isolated continent in the S. hemisphere which served as birthplace of the higher plants – but this is a wretchedly poor conjecture.*”²

A 8 de Março de 1875, Darwin escreveu a O. Heer dizendo: “*plants of this great division must have been largely developed in some isolated area, whence owing to geographical changes, they at last succeed in escaping, and spread quickly over the world...*” (Friedman, 2009).

A 6 de Agosto de 1881, Darwin voltou a escrever a Hooker dizendo “*Nothing is more extraordinary in the history of the Vegetable Kingdom, as it seems to me, than the apparently very sudden or abrupt development*

² De carta de Darwin a Joseph D. Hooker, Director dos Jardins Reais de Kew, 22 Julho, 1879 (Cambridge University Library DAR 95: 485–488).

of the higher plants. I have sometimes speculated whether there did not exist somewhere during long ages an extremely isolated continent, perhaps near the South Pole.” (Friedman, 2009).

Darwin utilizou o termo “apparently” reconhecendo que o registo fóssil era muito incompleto e manifestando o seu cepticismo relativamente a que a radiação evolutiva com a importância da verificada com o aparecimento e desenvolvimento das angiospérmicas nos meados do Cretácico pudesse ter sido tão abrupta. De facto, as plantas com flor não eram conhecidas, então, no registo fóssil até meados do Cretácico.

Um dos estímulos para estas ideias foi o trabalho de John Ball, botânico irlandês, “On the origin of the flora of the European Alps”, apresentado na Royal Geographical Society a 9 junho de 1879. Dizia Ball:

“The appearance of the higher type of exogenous [dicotyledonous] plants is not disclosed by direct evidence until about the middle of the Cretaceous period. Then all at once, in deposits widely spread over the northern hemisphere, we encounter a crowd of species, belonging to very different types, but for the most part so nearly resembling living plants, that palæontologists do not hesitate to refer many of them to existing genera... But if, at the commencement of the earliest chapter of the history accessible to us, the evolution of the flowering plants, and especially of the exogens, had already proceeded so far, where, I would ask, must we look for the earlier forms, the ancestral types from which our present groups have sprung? And where again for the much more remote forms which served to bridge over the interval, so perplexing to the botanist, between the endogens [monocots] and the exogens?”

Ball expunha um dilema semelhante ao de Darwin: “there is no alternative between abandoning the doctrine of evolution and admitting that the origin of the existing types of flowering plants is enormously more remote than the period as to which we have direct evidence. The difficulty to be got over is the utter absence of such evidence.”

Ball (1879) pensava que as angiospérmicas teriam evoluído inicialmente nos Alpes: “a long pre-Cretaceous history of angiosperms was entirely absent from the fossil record until flowering plants later descended to lower elevations (where fossilization would be common)”. Apoiava-se nos níveis de CO₂, excessivamente altos no Carbonífero (20 vezes mais elevados do que na atualidade) e o seu declínio ulterior (acumulação dos depósitos de carvão). Especulava, ainda, que os níveis de CO₂ desciam com a altitude. Conjeturava que as plantas com flor eram incapazes de suportar níveis elevados de CO₂ ao contrário de outros grupos de plantas. Concluía que um largo intervalo de tempo da evolução das angiospérmicas teria decorrido nas áreas alpinas até os níveis de CO₂ descerem significativamente.

Ball (1879) tinha argumentação semelhante à apresentada nas cartas de Darwin:

- o aparecimento súbito das angiospérmicas era ilusório;
- havia um longo intervalo de evolução antes do aparecimento das formas conhecidas nos meados do Cretácico;
- não havia registo fóssil anterior ao Cretácico correspondente a diversificação progressiva das angiospérmicas.

A diferença entre Darwin e Ball é este último assumir uma longa história das angiospérmicas que nunca teria ficado registada nos fósseis e Darwin admitia que houvesse registo geológico numa ilha ou continente remotos que teriam desaparecido.

G. de Saporta, eminente paleobotânico francês, que estudou fósseis do Mesozoico português, também estava surpreendido quanto à rápida diversificação das angiospérmicas considerando-o “un phénomène des plus curieux”. Na *Paléontologie Française, Plantes Jurassiques*, Saporta (1873) argumentava que havia

interdependência entre animais e plantas e descreveu mecanismo de coevolução. Considerava que a ausência de angiospérmicas no Jurássico tornara impossível a evolução de numerosos animais fitófagos. Saporta foi, assim, o primeiro a sugerir a contribuição dos insectos para a emergência e diversificação das angiospérmicas.

Saporta escreveu a Darwin em 16 de Dezembro de 1877³ sobre coevolução (Frieman, 2009):

“The role that you attribute to insects in fertilization, coupled with the need for crossing, explains everything: the earlier poverty of the plant kingdom, reduced for so long in the absence of certain categories of insects, to anemophilous plants alone, whose number and diversity were never able to exceed a certain limit, and in which nutritive and succulent substances were never very abundant nor well diversified.”

Insects and plants have therefore been simultaneously cause and effect through their connection with each other, plants not being able to diversify without insects and the latter not being able to provide many pollen and nectar feeders so long as the plant kingdom remained poor in arrangements and was composed almost exclusively of anemophilous plants.”

Em 24 de Dezembro de 1877 Darwin respondeu a Saporta dizendo (Conry, 1972): *“your idea that dicotyledonous plants were not developed in force until sucking insects had been evolved seems to me a splendid one. I am surprised that the idea never occurred to me.”*

Esta parece ter sido a única explicação aceite por Darwin quanto à “súbita” expansão das plantas com flor:

Hooker acreditava que as Gnetales (*Welwitschia*, em particular) podiam ser vistas como intermediárias entre gimnospérmicas e angiospérmicas. Mas, Darwin não estava tão interessado em procurar ancestrais das angiospérmicas mas sim explicar o seu desenvolvimento tão rápido.

De facto, a origem das angiospérmicas a partir de outras plantas com semente ainda permanece algo problemática; homologias, transformações de caracteres, reconhecimento dos ancestrais e das formas mais próximas não eram os problemas centrais de Darwin; centrava-se na história evolutiva dentro do grupo.

A concluir as edições da *Origin of Species*, Darwin escreveu: *“As natural selection acts solely by accumulating slight, successive, favourable variations, it can produce no great or sudden modification; it can act only by very short and slow steps. Hence, the canon of Natura non facit saltum, which every fresh addition to our knowledge tends to make more strictly correct...”* (Darwin, 1859, 1.^a edição; semelhante em 1872, 6.^a edição).

O aparecimento, aparentemente brusco, das angiospérmicas no registo fóssil constituiu para Darwin a evidência mais contraditória para a perspectiva gradualista da macroevolução. Mas, as angiospérmicas não foram o 1.º grupo a confrontar Darwin com a ausência de dados paleontológicos de diversificação gradual anterior a uma radiação morfológica e biogeográfica aparentemente abrupta.

“We continually over-rate the perfection of the geological record, and falsely infer, because certain genera or families have not been found beneath a certain stage, that they did not exist before that stage. We continually forget how large the world is, compared with the area over which our geological formations have been carefully examined; we forget that groups of species may elsewhere have long existed and have slowly multiplied before they invaded the ancient archipelagoes of Europe and of the United States.” (Darwin, 1859, 1872).

³ Cambridge University Library, DAR 177: 34

Darwin chegou ao *abominable mystery* por as angiospérmicas constituírem o maior desafio aos seus pontos de vista sobre as etapas da inovação e o reconhecimento de que o registo fóssil é muito incompleto. *Abominable mystery* – como explicar os intervalos de diversificação, aparentemente abruptos, associados à origem das angiospérmicas? Darwin não aceitava que o ritmo das inovações evolutivas pudessem ser tão rápidas.

Só nos últimos anos tem vindo a ser decifrado o *abominable mystery*. Não se resume às angiospérmicas. É antes sobre a constatação de que a evolução pudesse ser rápida e potencialmente por saltação. Representava, para Darwin, a preocupação de que o aparecimento brusco e bem diferenciado de um grupo de organismos pudesse dar suporte às teorias criacionistas (Friedman, 2009). Revela reflexões sobre as limitações que Darwin, e outros evolucionistas, enfrentavam quando tentavam ler o registo fóssil incompleto.

Actualmente sabe-se que as fases iniciais de diversificação das angiospérmicas representam um intervalo relativamente longo, bem organizado, anterior a meados do Cretácico.

O registo do Cretácico inferior, com floras dominadas por espécies com flores pequenas e sem pétalas, era desconhecido de Darwin. O aparecimento das angiospérmicas é muito menos abrupto do que era assumido por Heer, Ball e Saporta nos anos de 1870 e 1880.

É notável que Darwin e Ball tenham concluído, correctamente, que o registo das angiospérmicas iniciais estava incompleto. Previram que devia ter havido um período de diversificação anterior aos meados do Cretácico.

Em 1860 e 1870, admitia-se que a Terra teria dezenas ou centenas de milhões de anos. Todavia, levando em conta que só o Cretácico inferior durou cerca de 55 milhões de anos, não sabemos se Darwin consideraria a evolução e diversificação das angiospérmicas a partir dos meados do Cretácico como particularmente perturbadora para o gradualismo, e que motivou a correspondência com Hooker, Ball, Heer e Saporta (Friedman, 2009).

EVOLUÇÃO DAS ANGIOSPÉRMICAS

A diversidade específica das angiospérmicas combina com a estrutural. Vão desde pequenas plantas aquáticas a imponentes árvores de floresta. As flores vão desde muito pequenas (*Hedyosmum*) a gigantes (*Rafflesia*, *Amorphophallus*) e as sementes são minúsculas nas orquídeas ou gigantes nos coqueiros. Dominam a vegetação da maioria dos ecossistemas terrestres.

A maioria das plantas terrestres actuais tem história fóssil pelo menos desde o Triásico; as primeiras evidências de angiospérmicas incontestáveis datam do Cretácico inferior.

As angiospérmicas são muito diversificadas (cerca de 420 000 espécies actuais); há mais formas de angiospérmicas do que da totalidade das restantes plantas terrestres.

Os dados moleculares indicam relações filogenéticas entre as plantas com semente (Friis *et al.*, 2006). As angiospérmicas e as Gnetales, em conjunto com as extintas Bennettitales e Pentoxylales, são colocadas no grupo Antófitas, baseado na agregação dos óvulos e dos órgãos produtores de pólen numa estrutura floral.

As estruturas semelhantes a flores ocorrem em grupos de não-angiospérmicas: Bennettitales, Gnetales (*Welwitschia*, *Gnetum*), e já tinham evoluído entre as Bennettitales no Jurássico médio (175 Ma).

Aspetos chave da biologia reprodutora associados com as flores das angiospérmicas, como polinização entomófila e modificação de órgãos para protecção e atracção, apareceram antes, e talvez independentemente, noutros grupos.

Análises filogenéticas (sequências moleculares) levam a considerar *Amborella* como irmã de todas as angiospérmicas, com as Nymphaeaceae *s. l.* e as Austrobaileyales como os dois ramos seguintes (Friis *et al.*, 2006). Estas linhagens basais constituem o clado ANITA – *Amborella*, Nymphaeales, Illiciaceae, Trimeniaceae e Austrobaileyales. Terão divergido num estado inicial da linha principal de evolução das angiospérmicas antes da divergência dos 3 maiores grupos de angiospérmicas: magnolídeas *s.s.*, monocotiledóneas e eudicotiledóneas.

As monocotiledóneas são cerca de 22 % das angiospérmicas actuais. As eudicotiledóneas constituem cerca de 75%.

O estabelecimento da primeira aparição de angiospérmicas requer um quadro estratigráfico de elevada resolução e caracteres pelos quais os vários órgãos das angiospérmicas possam ser reconhecidos.

A flor das angiospérmicas é característica, com carpelos e estames muitas vezes rodeados pelo perianto. Os carpelos apenas ocorrem nas angiospérmicas. Os estames também são únicos e bastante uniformes.

Os pólenes das eudicotiledóneas têm 3 ou mais aberturas (tricolpados, triporados, tricolporados). Há formas com poros no equador ou distribuídos pelo grão (único nas plantas com semente); a maioria das não-eudicotiledóneas têm pólenes com apenas uma abertura. Entre as não-angiospérmicas com sementes há pólenes monoaperturados em *Ginkgo* e *Cycas*; têm parede lisa o que dificulta o reconhecimento de pólenes monoaperturados de angiospérmicas em microscopia óptica. Pólenes com 3 sulcos (um principal), arranjo semelhante ao das angiospérmicas com trisulcadas, são os de *Eucomiidites*, inicialmente atribuídos a angiospérmicas. Pólenes tipo *Eucomiidites*, encontrados *in situ* nos micrópilos das sementes de *Erdtmanispermum* do Cretácico inferior de Juncal (Portugal) e de Bornholm (Dinamarca) são semelhantes aos de angiospérmicas. Contudo, as aberturas em *Eucomiidites* não são simétricas nem estão colocadas perpendicularmente ao equador como nos tricolpados das angiospérmicas. A endexina é espessa, laminar e distribuída por todo o grão, como é típico das não-angiospérmicas com sementes (Mendes *et al.*, 2008, 2010).

Não são conhecidas angiospérmicas do início do Cretácico ou mais antigas. *Archaeofructus liaoningensis* e *Sinocarpus* do NE da China (Formação de Yixian) foram descritas como angiospérmicas jurássicas. Datações radiométricas recentes sugerem o limite Barremiano-Aptiano (Cretácico inferior) (Friis *et al.*, 2006).

As primeiras folhas de angiospérmicas datam do limite Barremiano-Aptiano (cerca de 125 Ma), do E dos EUA e da China. As mais antigas flores de angiospérmicas, carpelos, estames e sementes dispersas são da mesma idade e provêm de Portugal e dos EUA. Algumas floras (Torres Vedras) são pré-albianas (Barremiano tardio a Aptiano inicial) enquanto as de Juncal, Vale de Água, Catefica e Buarcos podem ser um pouco mais recentes (Friis *et al.*, 2006; Rey *et al.*, 2006; Mendes *et al.*, 2010).

Pólenes tricolpados do Barremiano superior-Aptiano mostram que as eudicotiledóneas se estabeleceram cedo em áreas geográficas alargadas.

As angiospérmicas estão documentadas desde a transição Barremiano-Aptiano. Antes disso, as evidências são pólenes monoaperturados do Hauteriviano que lembram os de angiospérmicas por pormenores da estrutura da parede. Não há outros fósseis, para além de pólenes, atribuíveis a angiospérmicas de rochas antebarremianas.

A 1.^a diferenciação maior das angiospérmicas ocorreu num intervalo de tempo relativamente curto (menos de 50 Ma), ao longo do Cretácico inferior.

Os dados paleobotânicos indicam que o clado ANITA, as Chloranthaceae, as magnolídeas *s. s.*, eudicotiledóneas e monocotiledóneas iniciais, estavam representadas no Barremiano superior-Aptiano (125 Ma). Neste intervalo, as angiospérmicas não dominavam a vegetação cretácica mas a diversificação filogenética estava em curso. Muitas das linhagens de angiospérmicas do Barremiano-Aptiano estão extintas (Friis *et al.*, 2006).

A diferenciação maior das 3 linhas das angiospérmicas (magnolídeas *s.s.*, monocotiledóneas e eudicotiledóneas) deu-se no Cretácico superior.

A produção de óvulos por flor era reduzida na maioria das angiospérmicas do Cretácico inferior. Em muitas flores, o gineceu tinha um único carpelo ou tinha 3 carpelos livres. A região estigmática dos carpelos era reduzida e pouco elaborada. Muitas flores eram, provavelmente, polinizadas por insectos. Cada polinização apenas criava condições para fertilização limitada dos óvulos e para a produção de poucas sementes. Os carpelos das angiospérmicas do Cretácico inferior têm um ou poucos óvulos. Contudo, *Archaeofructus* e *Sinocarpus* têm vários óvulos por carpelo; mostram que o aumento no número de óvulos se deu em estádios iniciais de algumas linhagens de angiospérmicas (Friis *et al.*, 2006).

A organização dos carpelos de *Sinocarpus* e da flor de monocotiledónea trimera do Cretácico inferior de Portugal mostra que, pelo Barremiano tardio-Aptiano inicial havia fusão dos carpelos (sincarpia). Isto permitiu fertilizações múltiplas a partir de uma só polinização e pode ter sido uma das inovações iniciais mais importantes nas monocotiledóneas e eudicotiledóneas. A sincarpia é o modelo de organização dominante do gineceu nas angiospérmicas do Cretácico superior (Friis *et al.*, 2006).

A produção de pólenes por estame parece ter sido baixa no Cretácico inferior. Os sacos polínicos são pequenos e estéreis em muitos estames. O potencial de dispersão polínica pode ter sido baixo devido à estatura das angiospérmicas primitivas. Frequentemente, os estames têm deiscência valvar, característica que, nas angiospérmicas actuais, está restrita a plantas polinizadas por insectos (Friis *et al.*, 2006).

No Cretácico inferior há dois tipos principais de flores: nuas, sem perianto, como as de tipo *Hedyosmum* e *Archaeofructus*, e com perianto, com tépalas indiferenciadas, como *Endressinia* e *Virginianthus* (magnolídeas *s. s.*). O perianto de *Teixeiraea* (Ranunculales) do Aptiano superior-Albiano inferior de Vale de Água também é indiferenciado mas apresenta já transição de mais sépalas para mais pétalas. Onde faltava o perianto, a proteção era feita por brácteas florais à semelhança das plantas actuais, como *Hedyosmum*. As primeiras flores com cálice e corola diferenciadas são conhecidas a partir do início do Cretácico superior e representam as eudicotiledóneas nucleares. Nestas flores, o cálice tem o papel protetor mais importante; a corola está muitas vezes modificada para a atração de polinizadores (Friis *et al.*, 2006).

Em muitas flores do Cretácico inferior os estames também parecem ter funcionado como proteção e atração. O primeiro aparecimento de flores com pétalas claramente diferenciadas deu-se no Cenomaniano inferior (cerca 100 Ma).

As angiospérmicas estavam diversificadas a nível específico em meados do Cretácico inferior, mas a diversidade dos 3 principais grupos era baixa. Preponderavam *taxa* actualmente extintos. Apenas são reconhecidas algumas linhagens actuais.

As angiospérmicas primitivas eram maioritariamente herbáceas ou pequenos arbustos. A meio do Cretácico inferior podem não ter tido um papel ecológico importante e deviam viver dispersas.

A polinização pelos insectos parece ter sido comum nas angiospérmicas do Cretácico inferior: morfologia dos estames e ocorrência de pólen em coprólitos.

Estas interpretações são consistentes com a discrepância entre a diversidade dos mesofósseis e as associações de pólenes dispersos das mesmas camadas. Em Buarcos (Aptiano superior a Albiano inferior) há conjunto rico de mesofósseis (mais de 100 *taxa*) mas os pólenes dispersos apenas incluem *Clavatipollenites* e *Asteropollis*, de plantas provavelmente polinizadas pelo vento.

A partir do Albiano os fósseis de angiospérmicas são associados mais facilmente a famílias atuais, são mais frequentes nas floras fósseis e estão mais distribuídas geograficamente: expansão filogenética e ecológica durante os meados do Cretácico, depois do estabelecimento inicial das principais linhas evolutivas.

A diferenciação das 3 linhas maiores das angiospérmicas atuais (magnolídeas *s. s.*, monocotiledóneas e dicotiledóneas) deu-se no início do Cretácico superior, há cerca de 100 milhões de anos. As primeiras flores, com cálice e corola diferenciados, datam do início do Cretácico Superior e representam as dicotiledóneas nucleares. Nas flores destas plantas, o cálice tem o papel protector mais importante. A corola está muitas vezes modificada para a atração de polinizadores.

As angiospérmicas primitivas eram maioritariamente herbáceas ou pequenos arbustos. A meio do Cretácico inferior podem não ter tido um papel ecológico significativo; deviam viver dispersas em matas dominadas por coníferas com destaque para as cheirolepidiáceas, como, por exemplo, *Frenelopsis* spp. No Cretácico superior já dominavam muitos ambientes à escala global. Muitas das sobreviventes da vegetação mais antiga estavam em extinção. Só no Paleogénico as angiospérmicas parece terem atingido importância ecológica semelhante à atual.

A partir do meio do Cretácico (≈ 100 Ma) até o final do Eocénico (≈ 34 Ma) a evolução das angiospérmicas coincidiu com a das aves, dos mamíferos e dos insectos (himnópteros e lepidópteros). Esta coevolução teve efeitos notáveis. Evoluindo em conjunto, os parceiros animais e vegetais encontraram vantagens mútuas, com transformações coordenadas de órgãos ou de comportamento. O animal beneficiou dos alimentos energéticos contidos na flor, nos frutos e nas sementes. As plantas beneficiaram da visita dos animais que disseminaram as sementes e o pólen assegurando o cruzamento genético. É sinal desta coevolução a adaptação espetacular entre a forma de algumas flores e as peças bucais dos animais que se alimentam de néctar e de pólen

Só no Paleogénico as angiospérmicas parecem ter atingido importância ecológica semelhante à atual. A partir daqui a vegetação evoluiu respondendo essencialmente às alterações climáticas e às condições ambientais. As áreas de povoamento das diferentes associações florestais modificaram-se profundamente devido às oscilações climáticas dos diferentes territórios, em parte devidas à deriva das áreas continentais.

BIBLIOGRAFIA

- Ball, J. (1879) – On the origin of the flora of the European Alps. *Proceed. of the Royal Geographic Society and Monthly Record of Geography*, 1: 564 – 589.
- Conry, Y. (1972) – *Correspondance entre Charles Darwin et Gaston de Saporta*. Presses Universitaires de France, Paris, 151 p.
- Darwin, C. (1859) – *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, 1st ed. John Murray, London, 440 p.
- Darwin, C. (1872) – *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, 6th ed. John Murray, London, 423 p.
- Friedman, W. E. (2009) – The meaning of Darwin's abominable mystery. *Amer. Jour. Botany* 96(1): 5-21.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R. & Crane, P. R. (2006) – Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeog., Palaeoclim., Palaeoc.*, 232: 251-293.
- Mendes, M. M., Friis, E. M. & Pais, J. (2008) – *Erdtmanispermum juncalense* sp. nov., a new species of the extinct Erdtmanithecales from the Early Cretaceous of Portugal. *Rev. Palaeob. Palynology*, 149: 50-56.
- Mendes, M., Friis, E., Pedersen, R. & Pais, J. (2010) – *Erdtmanitheca portucalensis*, a new pollen organ from the Early Cretaceous (Aptian-Albian) of Portugal with *Eucommiidites*-type pollen. *Grana*, 49: 26-36.
- Rey, J., Dinis, J. L., Callapez, P. & Cunha, P. P. (2006) – *Da rotura continental à margem passiva. Composição e evolução do Cretácico de Portugal*. Cadernos de Geologia de Portugal. INETI, 75 p.
- Saporta, Le Conte J. G. de (1873) – *Paléontologie française ou description des fossiles de la France 2^e Série – Végétaux. Plantes Jurassiques*, T. 1. G. Masson, Éditeur, Paris, France. 521 p.

(COMUNICAÇÃO APRESENTADA À CLASSE DE CIÊNCIAS
NA SESSÃO 5 DE MARÇO DE 2009)