

MEMÓRIAS
DA
ACADEMIA DAS CIÊNCIAS
DE
LISBOA

CLASSE DE CIÊNCIAS

TOMO XLVI

**Plantas do Cretácico Inferior da
Bacia Lusitaniana**

Primeiras etapas de
desenvolvimento das
angiospérmicas

J. JOÃO PAIST, MÁRIO MIGUEL MENDES



ACADEMIA DAS CIÊNCIAS
DE LISBOA

LISBOA • 2019

Plantas do Cretácico Inferior da Bacia Lusitaniana

Primeiras etapas de desenvolvimento das angiospérmicas

João Pais^{†(1,2)}, Mário Miguel Mendes^(3,4)

RESUMO

No Cretácico Inferior desenvolveram-se as angiospérmicas (plantas com flor), que dominam atualmente a vegetação terrestre, representando mais de 85% das espécies vegetais vivas e ocupando praticamente todos os ecossistemas. A boa representatividade dos andares do Cretácico no nosso país, e as características sedimentares, permitem acompanhar a evolução florística desde o Cretácico Inferior, com predomínio das gimnospérmicas e das pteridófitas, até ao Cretácico Superior onde passam a dominar as angiospérmicas que rapidamente se expandiram e colonizaram praticamente todos os ecossistemas terrestres. Os macrofósseis (folhas, caules e troncos), os mesofósseis (estruturas reprodutivas de angiospérmicas, tais como, flores, frutos e sementes) e microfósseis (pólenes e esporos) recolhidos em unidades fluviais siliciclásticas do Cretácico Inferior (Berriasiano-Albiano inferior) da Bacia Lusitaniana, (litoral Centro-Oeste de Portugal), são particularmente significativos para a compreensão das primeiras etapas do desenvolvimento das angiospérmicas. Encontram-se representadas no registo fóssil angiospérmicas da Família Chloanthaceae, angiospérmicas basais relacionadas com o grupo ANITA (*Amborellaceae*, Nymphaeales, Austrobaileyales), eudicotiledóneas da Ordem Ranunculales e monocotiledóneas da Família *Araaceae*. Recentemente foi reconhecida em Portugal, e pela primeira vez na Europa, a flor fóssil *Kajanthus lusitanicus*, do grupo das eudicotiledóneas, atribuível à família Lardizabalaceae. Também muito recentemente foram descritas três novas espécies do novo género *Canrightiopsis* (Chloranthaceae) de frutos com pólenes de tipo *Clavatipollenites* que corresponde a género em posição evolutiva intermédia entre o género fóssil *Canrighthia* e os géneros actuais *Ascarina*, *Sarcandra* e *Chloranthus*. No Cretácico Inferior desenvolveu-se, ainda, um grupo de gimnospérmicas com afinidades com as angiospérmicas, constituído pelas Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales (complexo BEG).

Palavras-chave: Angiospérmicas, Paleobotânica, Cretácico Inferior, Fóssil, Bacia Lusitaniana.

¹ Academia das Ciências de Lisboa.

² GeoBioTec, FCT/UNL.

³ MARE/Universidade de Coimbra.

⁴ CIMA/Universidade do Algarve.

ABSTRACT

Angiosperms (flowering plants) have been developed in the Early Cretaceous and currently dominate the terrestrial vegetation, representing more than 85% of extant plant species and occupying nearly almost all ecosystems. The good representation of different stratigraphic levels in the Portuguese Cretaceous, and the sedimentary characteristics, allows the monitoring of the floristic evolution since the Early Cretaceous, with a predominance of gymnosperms and ferns, until the Late Cretaceous dominated by angiosperms that quickly expanded and colonized almost all terrestrial ecosystems. The macrofossils (leaves, stems and trunks), the mesofossils (reproductive structures of angiosperms, such as flowers, fruits and seeds) and microfossils (pollen and spores) collected in fluvial siliciclastic units of the Lower Cretaceous (Berriasian – lower Albian) from the Lusitanian Basin (Midwest coast of Portugal), are particularly important to understanding the early stages of angiosperms radiation and diversification. Chloranthaceae, basal angiosperms related to ANITA lineages (Amborellaceae, Nymphaeales, Austrobaileyales), Ranunculales and monocots related to Araceae are very-well documented in the plant fossil record. Recently, it has been described from the Early Cretaceous of Portugal, and for the first time in Europe, a new fossil flower *Kajanthus lusitanicus* assigned to Lardizabalaceae (basal eudicot). Furthermore, recently three new species ascribed to the new genus *Canrightiopsis* (Chlorantaceae) with *Clavatipollenites*-type pollen have been described from different localities in the Early Cretaceous of Portugal. The new genus *Canrightiopsis* corresponding to a bridge between the extinct genus *Canrightia* and the extant genera *Ascarina*, *Sarcandra* and *Chloranthus*. In the Early Cretaceous developed also a group of gymnosperms with affinities to angiosperms, comprising the Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales (BEG complex).

Keywords: Angiosperms, Palaeobotany, Early Cretaceous, Fossil, Lusitanian Basin.

INTRODUÇÃO

O Cretácico português é rico de jazidas de macro, meso e microfósseis de plantas que, desde cedo, despertaram o interesse de estudiosos de vegetais fósseis.

O primeiro estudo sobre macrofloras mesozóicas foi realizado por Gaston de Saporta em 1894, onde refere angiospérmicas do Cercal, Buarcos-Tavarede e Nazaré. Na mesma época, outros trabalhos foram desenvolvidos por Fontaine (1889) em macrofloras do Cretácico Inferior do Grupo de Potomac, nos Estados Unidos da América. Estes trabalhos influenciaram as primeiras discussões sobre a origem e diversificação das angiospérmicas. Ulteriormente, Carlos Teixeira fez a revisão das floras descritas por Saporta (Teixeira, 1945, 1946, 1947, 1948, 1950, 1952).

Estes trabalhos pioneiros permitiram obter visão geral da vegetação de Portugal no Cretácico, evidenciando mudança drástica entre as floras do Cretácico Inferior, em que predominavam fetos e gimnospérmicas, e as do Cretácico Superior, largamente dominadas pelas angiospérmicas (Fig. 1).

Atendendo ao estado de preservação dos fósseis – impressões e compressões – a informação que se pode obter dessas ocorrências é limitada.

A palinologia permitiu obter novos dados sobre a vegetação e complementar a informação fornecida pelos macrofósseis, apesar de não ser simples estabelecer afinidades botânicas dos pólenes e esporos dispersos no sedimento. Além disso, nos pólenes e esporos, em regra, a resolução taxonômica nem sempre é possível abaixo da Ordem ou da Família. A composição das palinofloras corresponde a vegetação regional, largamente dependente da produtividade polínica e da dispersão pelo vento.

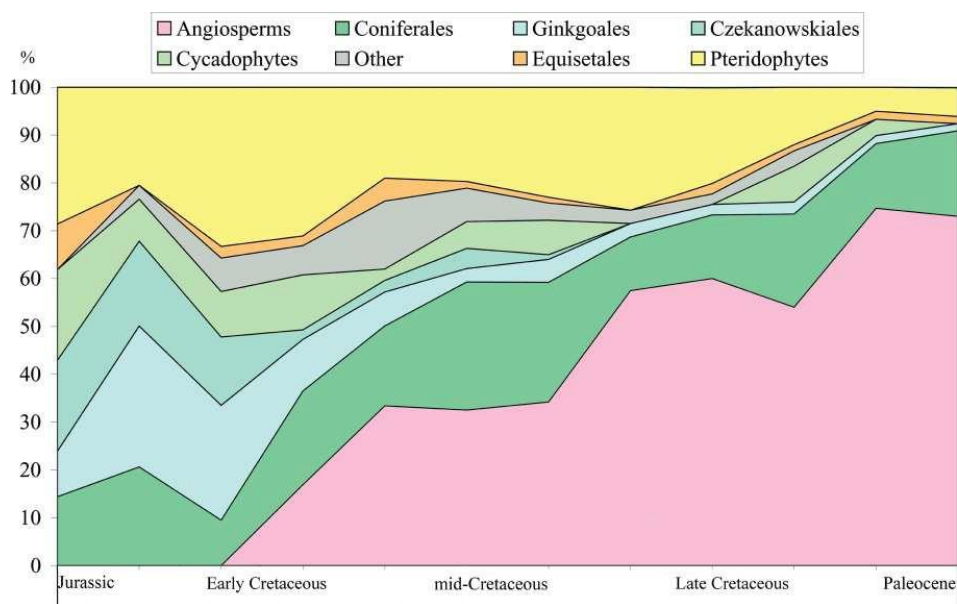


Figura 1
Evolução da vegetação durante o Cretáceo (Friis *et al.*, 2006).

As publicações respeitantes aos estudos palinológicos do Cretáceo Inferior são diversas: Groot & Groot (1962), Medus & Berthou (1980), Hasenboehler (1981), Pais & Reyre (1981), Trincão (1985, 1990), Heimhofer *et al.* (2005, 2007, 2012) e Mendes *et al.* (2011, 2014a).

Quanto ao Cretáceo Superior, os estudos foram essencialmente desenvolvidos por: Diniz (1967), Kedves & Diniz (1967), Diniz *et al.* (1974), Kedves & Hegedüs (1975), Lauverjat & Pons (1978), Kedves & Pittau (1979), Medus & Berthou (1980), Medus *et al.* (1980), Medus (1981), Kedves & Diniz (1981, 1983), Pais & Trincão (1983), Batten (1986), Batten & Morrison (1987) e Trincão *et al.* (1990).

A partir de 1990, a descoberta de mesofloras constituídas por estruturas reprodutoras de angiospérmicas, tais como, flores, estames, frutos e sementes, em excelente estado de preservação, permitiu obter informações detalhadas sobre as primeiras angiospérmicas do Cretáceo (Friis *et al.*, 1992, 1994, 1997, 1999, 2000a, 2000b, 2003, 2004, 2006, 2009b, 2010, 2015; von Balthazar *et al.*, 2005; Pedersen *et al.*, 2007; Friis *et al.*, 2011; Mendes *et al.*, 2014a, 2014b). Recentemente, foram identificadas estruturas reprodutoras de gimnospérmicas extintas em diversas floras do Cretáceo Inferior de Portugal. Estas plantas pertencentes ao grupo das Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales (BEG Group, estabelecido por Friis *et al.*, 2007) (Est. I) terão sido contemporâneas das primeiras angiospérmicas e, ao que tudo indica, terão tido papel importante no seio da vegetação no início do Cretáceo (Mendes *et al.*, 2008, 2010; Friis *et al.*, 2009a).

As mesofloras portuguesas são conhecidas do Berriasiano ao Campaniano-Maastrichtiano. As primeiras angiospérmicas, bem caracterizadas, ocorrem no Barremiano superior-Aptiano inferior (≈ 125 Ma). A excelente preservação destas mesofloras permite comparações detalhadas com plantas da flora moderna, possibilitando estudos taxonómicos, estabelecer relações filogenéticas e conhecer a biologia reprodutora das angiospérmicas do Cretácico, incluindo a evolução da flor e das suas funções e modos de dispersão polínica.

GEOLOGIA

O Cretácico está bem representado nas Bacias Lusitaniana (litoral Centro-Oeste) e Algarvia. Rey *et al.* (2006) apresentaram uma síntese detalhada que contribuiu para o conhecimento da estratigrafia e ambientes deposicionais do Cretácico português, bem como, para a interpretação dos processos envolvidos na dinâmica das Bacias Lusitaniana e Algarvia.

No Algarve, a maior parte dos depósitos são marinhos e correspondem ao Berriasiano-Cenomaniano. Não são conhecidos macrofósseis, apenas algumas associações palinológicas com angiospérmicas descritas por Heimhofer *et al.* (2007).

A Bacia Lusitaniana expõe flutuações de linhas de costa cretácicas. Inclui depósitos marinhos, litorais, salobros e continentais, desde o Berriasiano ao Albiano correspondentes ao enchimento progressivo da Bacia entre a Arrábida e a Nazaré, e entre o Turoniano e o Maastrichtiano numa vasta área litoral entre Nazaré e Aveiro. O Cenomaniano está largamente representado desde Lisboa até um pouco a Sul de Aveiro.

Apesar do conhecimento detalhado da litostratigrafia, a datação das fácies continentais tem, muitas vezes, resolução baixa. É difícil conhecer, com rigor, as idades de algumas ocorrências, sobretudo quando não é fácil estabelecer correlações com as unidades marinhas bem datadas (Fig. 2).

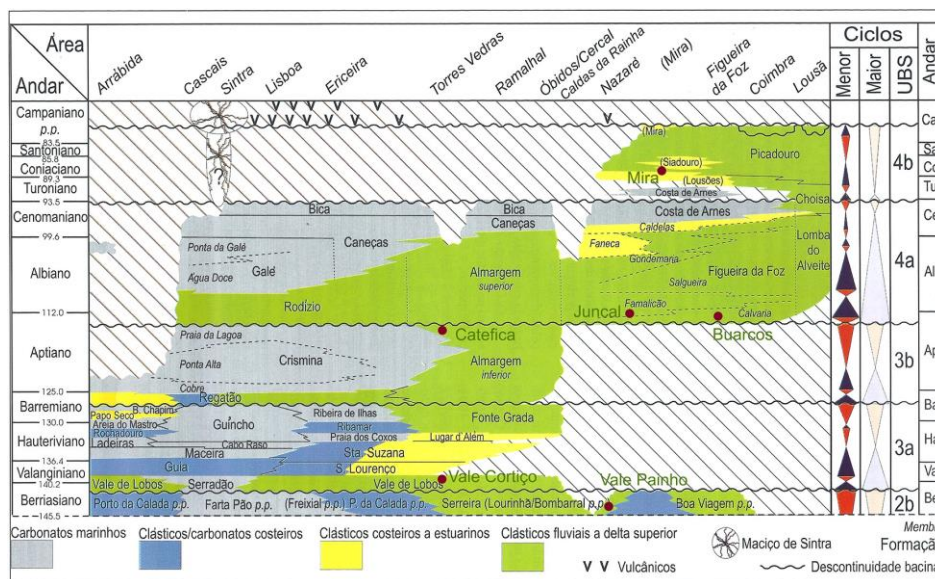


Figura 2
Posição estratigráfica de algumas ocorrências (modif. de Rey *et al.*, 2006).

JAZIDAS FOSSILÍFERAS

A idade de algumas jazidas fossilíferas é atribuída a intervalos relativamente alargados. Grande parte corresponde a pequenas ocorrências locais sem continuidade lateral expressiva.

As jazidas fossilíferas da Bacia Lusitaniana são numerosas, incluindo macrofloras, mesofloras e palinofloras (Figs. 2, 3):

Campaniano superior – Maastrichtiano – Mira, Presa, Aveiro, Esgueira

Turoniano – Tentúgal, Carrajão, Requeixo

Cenomaniano – Vila Flor, Vila Verde, Tentúgal

Albiano superior – Nazaré

Albiano inferior (?) – Cercal

Aptiano superior – Albiano inferior – Juncal (Chicalhão, Carregueira, Nossa Senhora da Luz), Vale de Água (Vale Farelo), Catefica, Buarcos

Barremiano – Casal do Borracho (Torres Vedras)

Hauteriviano – Vale Cortiço (Torres Vedras)

Berriasiano – Vale Painho (Juncal)

Os restos mais antigos relacionados com angiospérmicas correspondem a pólenes dispersos no sedimento e provêm do Valanginiano de Porto da Calada (Ericeira) – *Clavatipollenites hughesii* Couper 1958 (Trincão, 1990).

Só a partir do Barremiano-Aptiano voltam a ser encontrados pólenes e mesofósseis. Destacam-se as jazidas de Torres Vedras, e um pouco mais tarde (Aptiano-Albiano), as de Catefica e de Juncal, também as de Buarcos e Nazaré que parecem ser um pouco mais recentes.

BARREMIANO SUPERIOR-APTIANO INFERIOR (≈ 125 MA)

JAZIDA DE TORRES VEDRAS

Jazida situada na Formação de Almargem, a NE do Forte da Forca (Torres Vedras), rica e diversificada. É a jazida com mesofósseis de angiospérmicas mais antigas de Portugal. Abundam fragmentos de Marchantiales (hepáticas), muitos megasporos relacionados com *Isoetes* L. e *Selaginella* Beauvois, bem como fetos representados por megasporos de *Arcellites* Miner (Marsileaceae, feto aquático). Há sementes e fragmentos de ramos de coníferas. Ali, foram identificados representantes do grupo BEG, nomeadamente, *Ephedrispermum* Rydin, Pedersen, Crane & Friis (Friis *et al.*, 2010; Mendes *et al.*, 2012). Recentemente foi identificada rica palinoflora com espécimes atribuíveis, nomeadamente, a algas, fetos aquáticos, licófitas, coníferas e angiospérmicas (Mendes, trabalho em curso).

Os mesofósseis de angiospérmicas correspondem a cerca de 50 formas diferentes. A associação é diferente de outras do Cretácico Inferior português embora tenha algumas formas comuns com as das jazidas de Catefica, Buarcos, Famalicão e Vale de Água.

Flores completas são raras em Torres Vedras. Ocorrem flores unissexuais muito semelhantes às do género actual *Hedysmum* Swartz. As flores são simples, com um carpelo e três tépalas no topo do ovário. Há flores uni-estaminadas, normalmente reunidas em fragmentos de inflorescências ou isoladas. Os pólenes identificados *in situ* são semelhantes aos de tipo *Asteropollis* Hedlund & Norris reconhecidos

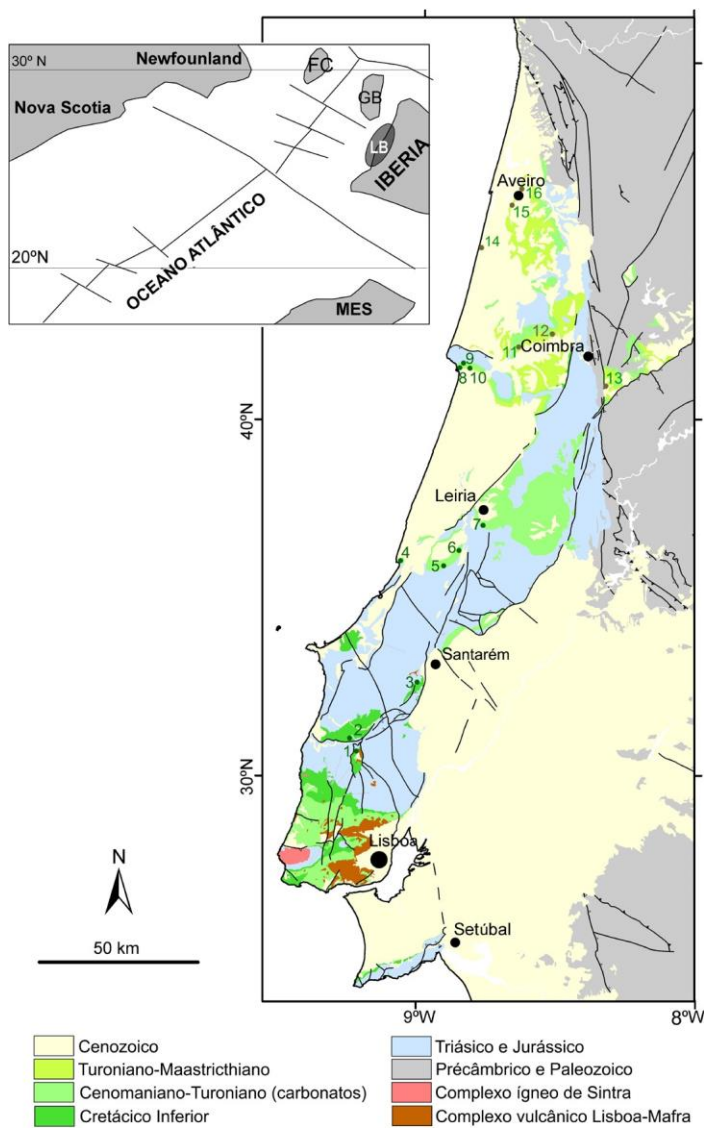


Figura 3
Localização geográfica das principais jazidas de fossilíferas.

dispersos no sedimento. Estas flores são indubitavelmente atribuíveis à família Chloranthaceae (Friis *et al.*, 2010).

Foram, também, reconhecidas flores bissexuadas. As mais completas são trímeras com perianto distinto. Os pólenes observados *in situ* são monocolpados, reticulados, semitectados, semelhantes aos de tipo *Retimonocolpites*. A organização trímera destas flores e a morfologia dos grãos de pólen sugere tratar-se prováveis monocotiledóneas sem posição sistemática estabelecida (Friis *et al.*, 2010).

Na mesoflora de Torres Vedras, também, foi reconhecida uma possível flor bissexual, multicarpelar, com restos de tépalas e de estames a rodear os carpelos. Os grãos de pólen observados na superfície da flor são de tipo *Retimonocolpites* e o fóssil lembra algumas Schisandraceae mas, as inflorescências têm semelhanças com Araceae (monocotiledóneas) (Friis *et al.*, 2010).

A maior parte das estruturas frutíferas da mesoflora de Torres Vedras são pequenas e unicarpelares. Tipicamente, estas estruturas têm uma única semente, embora, também, ocorram frutos com várias

sementes. Há frutos com espinhos monocarpelares de *Appomattoxia* Friis, Pedersen & Crane, para além de outros que lembram este género. Os grãos de pólen observados *in situ* na área estigmática são semelhantes aos pólenes dos géneros *Tucannopollis* Regali e *Transitoripollis* Góczán & Juhász. As características do fruto associadas e as semelhanças entre os pólenes observados com os géneros *Tucannopollis* e *Transitoripollis* suportam possíveis afinidades com as Piperales (Friis *et al.*, 2010).

Ocorrem, ainda, anteras com pólenes *in situ* monocolpados, tectados, com colpo bem marcado, com uma membrana, são atribuíveis, também a Piperales. A superfície do tecto é ornamentada por estrias finas e pequenas orbículas. Pólenes semelhantes ocorrem em *Gymnotheca* Decaisne (Saururaceae, Piperales) actual embora sejam muito mais pequenos do que os fósseis (Friis *et al.*, 2010).

Uma das características da rica mesoflora de Torres Vedras é a presença de sementes cujas paredes anticlinais apresentam células tipicamente onduladas muito semelhantes às observadas nas Nymphaeales da flora moderna; foram identificadas, pelo menos, seis tipos diferentes. Algumas apresentam um opérculo na área micropilar. Sementes análogas foram identificadas em Drewry's Bluff (Barremiano superior-Aptiano inferior), no Grupo Potomac (Estados Unidos da América).

Ocorrem fragmentos de anteras com pólenes *in situ* e coprólitos com pólenes de um único ou diferentes tipos. A grande maioria dos pólenes é monoaperturado e afim de Chloranthaceae e de monocotiledóneas, e talvez, de eumagnolídeas, tais como Piperales. Ocorrem outras plantas relacionadas com o grupo ANITA (*Amborella*, Nymphaeaceae, *Illicium*, Trimeniaceae e Austrobaileyaceae *sensu* Qiu, 1999). Apenas são conhecidos dois tipos de pólenes tricolpados que evidenciam a presença de eudicotiledóneas na mesoflora de Torres Vedras.

Os géneros *Asteropollis* Hedlund & Norris, *Clavatipollenites* Couper e *Pennipollis* Friis, Pedersen & Crane (coprólitos) estão bem representados quer em Torres Vedras, quer noutras jazidas do Cretácico Inferior.

Muitos dos pólenes de angiospérmicas observados *in situ* não ocorrem dispersos no sedimento. Talvez sejam de plantas polinizadas por insectos, com baixa produção polínica, com distribuição limitada.

Foram reconhecidos muitos pólenes dispersos no sedimento atribuíveis a dois tipos de *Retimonocolpites*. São frequentes a partir do Hauteriviano e eram produzidos por diferentes tipos de plantas. As afinidades sistemáticas de muitos destes pólenes permanecem incertas. No entanto, alguns eram produzidos, provavelmente, por monocotiledóneas e foram documentados em inflorescências de aráceas. Outros, incluindo *Pennipollis*, podem ter sido produzidos por eumagnolídeas.

Entre as monocotiledóneas da flora de Torres Vedras destaca-se o género *Mayoa* Friis, Pedersen & Crane atribuído à Família Araceae e um outro pólen monocolpado, caracterizado por possuir um colpo curto e um tecto contínuo, muito semelhante aos pólenes do actual género *Acorus* L. (Acoraceae) (Friis *et al.*, 2010).

O conjunto da flora de Torres Vedras traduz especialização clara da polinização.

Os vários táxones atribuíveis a Chloranthaceae, incluindo plantas semelhantes a *Hedyosmum*, muito abundantes na mesoflora de Torres Vedras, também, estão representados pelos pólenes dispersos no sedimento, nomeadamente, por *Asteropollis*, que podem corresponder a plantas polinizadas pelo vento.

A ocorrência de coprólitos ricos de pólenes, incluindo *Clavatipollenites* (Couper), sugere que algumas plantas do Barremiano superior-Aptiano inferior eram visitadas por insectos (Friis *et al.*, 2010).

A diversidade da associação florística de Torres Vedras é relativamente alta mas, não tanto como outras, nomeadamente, como a mesoflora de Famalicão, um pouco mais recente.

APTIANO SUPERIOR-ALBIANO INFERIOR (≈ 110 MA) JAZIDAS DE FAMALICÃO, CATEFICA, JUNCAL, VALE DE ÁGUA, VILA VERDE

Estas mesofloras são ricas de mesofósseis de angiospérmicas: flores, frutos, sementes, inflorescências e estames dispersos no sedimento. Há Chloranthaceae, monocotiledóneas (Araceae), flores bissexuais isoladas e em inflorescências densas.

As floras são mais diversificadas e com sementes maiores do que as de Torres Vedras. Os frutos são monocarpelares com uma única semente: *Anacostia* Friis, Pedersen & Crane (Est. II). Há outros frutos com várias sementes, como *Monetianthus mirus* Friis, Pedersen, von Balthazar, Grimm & Crane (Nymphaeaceae) e outros táxones atribuíveis a Buxales de entre os grupos divergentes iniciais de eudicotiledóneas (Friis *et al.*, 2009b).

Na palinoflora de Nossa Senhora da Luz (Juncal), as plantas produtoras de pólenes monoaperturados são largamente dominantes. Foram reconhecidos diversos pólenes dispersos no sedimento atribuíveis a *Stellatopollis barghoornii* Doyle (Est. III. São pólenes monocolpados com ornamentação crotonóide, produzidos, possivelmente, por monocotiledóneas (Mendes, trabalho em curso).

As Chloranthaceae e estruturas estaminais de tipo *Hedyosmum* e outras com pólenes de tipo *Clavatipollenites* talvez, também, relacionadas com as Chloranthaceae, continuam a ser importantes do Aptiano superior-Albiano inferior. Recentemente, Friis *et al.* (2015) descreveram três novas espécies do novo género *Canrighiopsis* Friis, Grimm, Mendes & Pedersen de frutos com pólenes de tipo *Clavatipollenites*. Corresponde a género em posição evolutiva intermédia entre o género fóssil *Canrighia* Friis & Pedersen e os géneros actuais *Ascarina* Frost & Frost, *Sarcandra* Swartz e *Chloranthus* Swartz (Friis *et al.*, 2015) (Est. IV, V).

As Nymphaeales estão bem representadas até por macrofósseis como *Braseniopsis venulosa* Saporta. Há flores tipo *Amborella* Baillon com pólenes tricotomosulcados e frutos de *Anacostia* (Est. II).

Estruturas estaminais com *Retimonocolpites* são abundantes. Só é conhecido um fruto com pólenes tipo *Retimonocolpites* (Eumagnolídeas?).

As eudicotiledóneas continuam raras mas a diversidade aumentou.

Recentemente foi identificada no Juncal e descrita, pela primeira vez na Europa, uma flor da família Lardizabalaceae (Ranunculales) – *Kajanthus lusitanicus* Mendes, Grimm, Pais & Friis (Mendes *et al.*, 2014b) (Est. VI, VII). Trata-se de flor bissexual, actinomórfica, com pólenes tricolpados *in situ*, próxima de *Sinofranchetia* (Diels) Hemsley endémica na China.

Nas jazidas fossilíferas de Vale de Água foi recolhida uma flor unissexual e estaminada atribuída a *Teixeiraea lusitanica* von Balthazar, Pedersen & Friis relacionada com Ranunculales. Foram ainda identificadas flores estaminadas de *Lusistemon striatus* Pedersen, von Balthazar, Crane & Friis e flores pistiladas de *Lusicarpus planatus* Pedersen, von Balthazar, Crane & Friis nas quais se observaram pólenes estriados *in situ*. Estas flores relacionam-se com as actuais Buxaceae. Outras três estruturas reprodutoras, com ou sem pólenes tricolpados, incluem *Aguacarpus hirsutus* Pedersen, von Balthazar, Crane & Friis, *Silucarpus camptostylus* Pedersen, von Balthazar, Crane & Friis e *Valecarpus pedicellatus* Pedersen, von Balthazar, Crane & Friis também relacionadas com as Buxaceae.

MACROFLORAS DE ANGIOSPÉRMICAS

Em jazidas fossilíferas do Cretácico da Bacia Lusitaniana surgem restos foliares atribuíveis, de forma inequívoca, a angiospérmicas – Buarcos/Tavarede (Saporta 1894; Teixeira 1948). Há, também, fetos e coníferas com características xeromórficas (folhas muito pequenas e espessas).

As angiospérmicas parecem pertencer a linhagens que divergiram próximo da base do grupo, especialmente Nymphaeales (*Braseniopsis venulosa* Saporta) e talvez Ranunculales (*Cissites sinuosus* Saporta, *Cissites obtusilobus* Saporta).

A flora de Cercal é muito diferente da conhecida flora de Buarcos/Tavarede e de outras ocorrências portuguesas. Muitos restos fossilíferos ali recolhidos apontam para hábitos aquáticos e fossilização quase *in situ*.

São poucos os restos inequívocos de angiospérmicas. A espécie *Protorrhapis choffatii* descrita por Saporta (1894) foi comparada a Nymphaeales por Teixeira (1948) e transferida para o género *Nymphaeites* Sternberg.

Estudos recentes atribuíram-na a *Klitzschphyllites* Legal Nicol, sugerindo afinidade com monocotiledóneas ou Ranunculales (Mohr *et al.*, 2006). Friis *et al.* (2010) contestam a atribuição ao grupo das angiospérmicas. Porém, nenhum do material atribuído a *Klitzschphyllites choffatii* (Saporta *sensei* Teixeira) provinha do Cercal mas sim de Arnal (Leiria). Os fósseis foram considerados idênticos por Teixeira. No entanto, Friis *et al.* (2010) consideram que os restos do Cercal são diferentes pela textura e morfologia. *Protorrhapis choffatii* sugere hábito aquático. As folhas recolhidas no Cercal têm venação reticulada diferente das angiospérmicas por não haver vénulas livres. Apresentam pequenas cicatrizes redondas no limbo que podem corresponder a esporângios sobre as nervuras. Existem marcas, interpretadas como glândulas nas margens dos dentes da lâmina, que podem corresponder a rebentos vegetativos. Esta planta pode ser comparável com um feto relacionado com *Ceratopteris cornuta* Beauvois e *Ceratopteris pteridoides* (Hooker) Hieronymus, com esporângios dispersos sobre as nervuras da lâmina foliar e com pontos vegetativos na margem das folhas.

Uma outra planta descrita por Saporta (1894), ulteriormente revista por Teixeira (1947, 1948) e interpretada como angiospérmica é *Choffatia francheti* Saporta. Trata-se de planta pequena, aquática, com um caule fino de onde saem filamentos longos que parecem radículas. As folhas são filiformes, semi-erectas. Existem pequenas estruturas circulares em forma de taça, com bordo lobado, com corpos esféricos de parede filamentosa que podem corresponder a órgãos de reprodução. Saporta (1894) comparou-a com *Phyllanthus fluitans* Benthham ex Müller argoviensis (Lemnaceae) e Teixeira (1947, 1948) com *Marcgravia* L., eudicotiledónea da ordem das Ericales, embora considerando que as semelhanças eram apenas aparentes. Refere as semelhanças com feto aquático afim de Salviniaceae, acabando por colocar em dúvida a atribuição a dicotiledónea. Efectivamente, apesar de não ter sido possível observar detalhes morfológicos, esporos ou pólenes, toda a estrutura dos fósseis faz lembrar fetos aquáticos como *Salvinia* Séguier e *Azolla* Lam. Desta opinião era também T. Harris, eminente paleobotânico inglês, que a observou em 1975 durante estágio que J. Pais efectuou na Universidade de Reading (UK).

CONCLUSÕES

Os fósseis de plantas de Portugal e de Espanha documentam, inequivocamente, a presença angiospérmicas na Península Ibérica no Barremiano superior a Aptiano inferior.

Estudos sistemáticos, e comparações com plantas da flora moderna, apontam para que as primeiras formas fossem angiospérmicas de porte herbáceo, ou pequenos arbustos, constituindo sub-bosque e a cobertura do solo em diferentes tipos de ambientes.

O hábito aquático foi estabelecido desde cedo em toda a Ibéria; em Portugal, as primeiras formas estão relacionadas com Nymphaeales e em Espanha, *Ranunculus ferreri* (Teixeira) Blanc-Louvel e *Montsechia vidalii* (Zeiller) Teixeira também podem ser de angiospérmicas aquáticas do Berriasiano-Valanginiano. No início formavam tufos com elevada diversidade.

No Barremiano superior-Aptiano inferior de Torres Vedras são conhecidas mais de 50 estruturas reprodutoras de angiospérmicas; no Aptiano superior-Albiano inferior de Famalicão há mais de 110 tipos diferentes de angiospérmicas. Nestas jazidas, a diversidade é muito superior à registada nas macrofloras e nos pólenes dispersos no sedimento, o que pode ser explicado pelo baixo potencial de fossilização das folhas de plantas herbáceas e de pólenes de plantas polinizadas por insectos. A baixa produção polínica, e a pequena altura dos tufos de vegetação, reduzia a probabilidade dos pólenes atingirem bacias de sedimentação. Tal pode ser comprovado por muitos dos tipos de pólen encontrado *in situ* e em coprólitos não ser conhecido disperso no sedimento (Est. VIII).

Apesar da diversidade das primeiras formas do Cretácico Inferior, a diferenciação em termos de linhagens actuais era restricta a grupos que divergiram cedo na filogenia.

As angiospérmicas iniciais incluíam táxones atribuíveis a Chloranthaceae; as monocotiledóneas também eram abundantes no Cretácico Inferior, como é confirmado em Portugal por inflorescências, flores e estames dispersos com pólen atribuível a Araceae.

As primeiras eudicotiledóneas são reportadas do Barremiano superior-Aptiano inferior. Muito rapidamente, no Aptiano superior-Albiano inferior, diversificaram-se, ainda que estejam subordinadas na vegetação.

É de referir a ocorrência de plantas herbáceas ou arbustivas de Buxales e de Ranunculales.

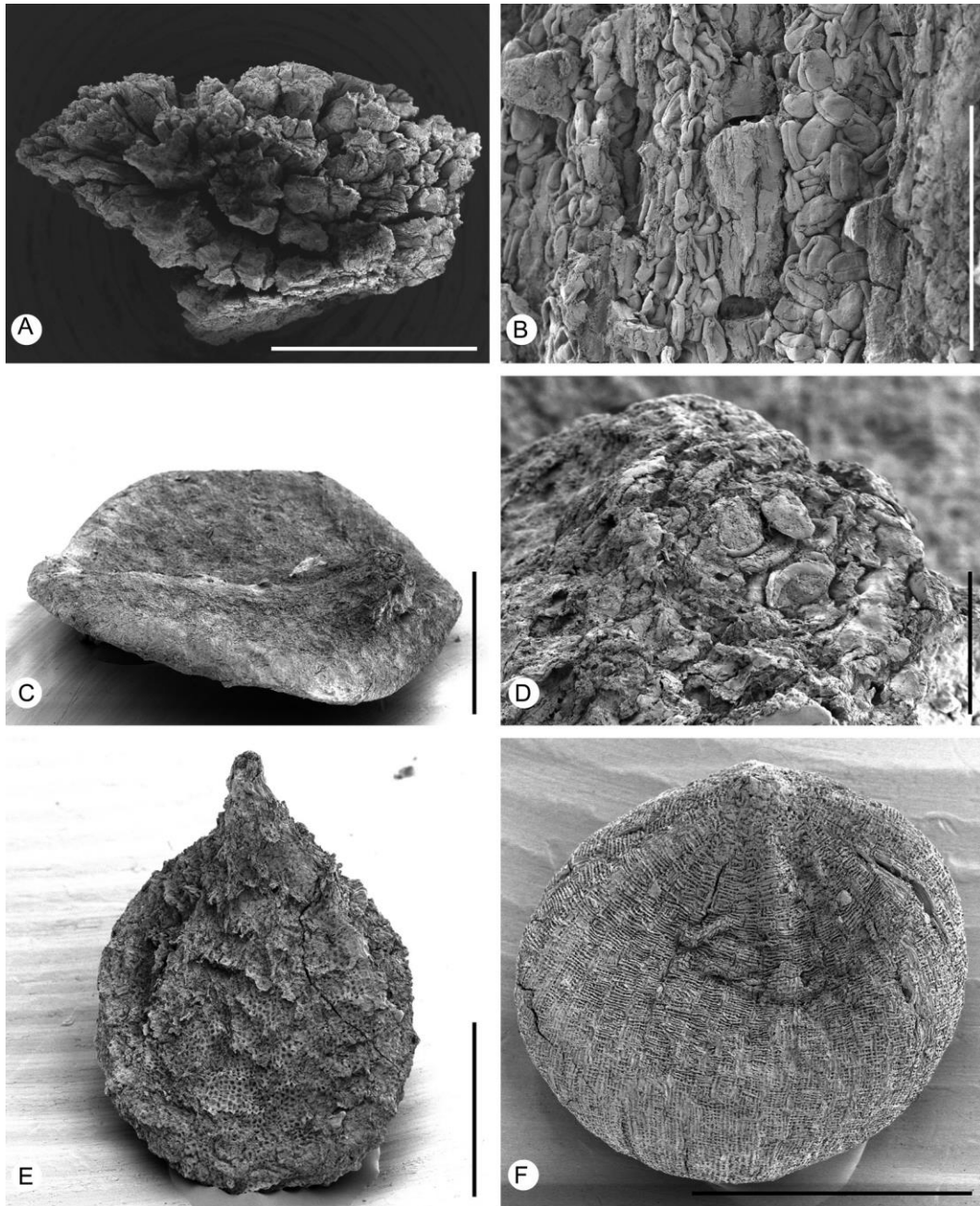
As floras do Cretácico Superior são caracterizadas pela rápida diversificação das eudicotiledóneas nucleares que passam a dominar a partir do Cenomaniano. Os Normapolles (Fagales) são particularmente abundantes e característicos das floras ibéricas. Foram descritas flores com Normapolles associados nas mesofloras de Mira e de Esgueira, embora os táxones de Normapolles não sejam dominantes. As plantas produtoras de Normapolles têm características (morfologia, dimensões) que mostram que eram polinizadas pelo vento. Deviam ser pequenas árvores, crescendo em espaços abertos, num ambiente com frequentes fogos florestais sob clima sazonalmente seco.

Mesofloras ricas com angiospérmicas do Cretácico Inferior só são conhecidas no Grupo de Potomac (costa atlântica, Estados Unidos da América).

Mesofósseis são abundantes no Cretácico Superior de muitas outras regiões, com floras ricas nos Estados Unidos da América, na Europa, no centro e Este da Ásia e na Antártida.

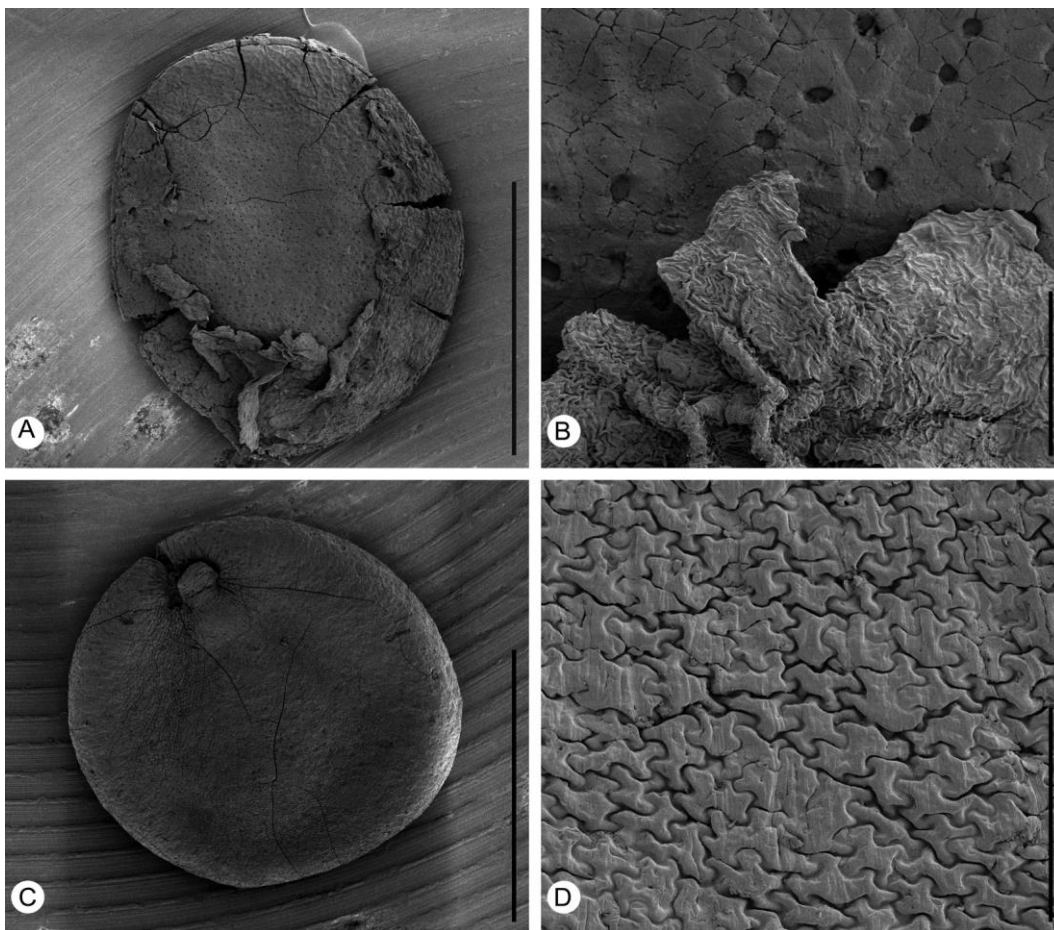
A sucessão das mesofloras do Cretácico Inferior do Grupo de Potomac e do Cretácico Superior de outras regiões têm padrão semelhante ao das associações portuguesas. Há táxones comuns no Cretácico Inferior de Portugal e dos Estados Unidos da América. Todavia, no Cretácico Superior, parece haver divergência na composição das floras de cada lado do Atlântico, o que reflete a diferenciação geográfica que prosseguiu no Cenozóico.

Existem, também, diferenças significativas entre as floras portuguesas e as do Centro e Norte da Europa de acordo com o registo dos conjuntos polínicos e provavelmente dos ambientes e zonação climática.



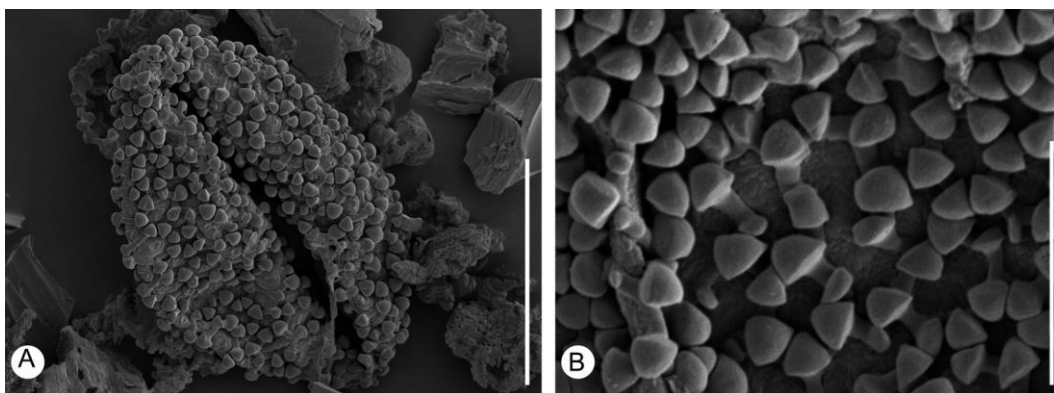
Estampa I

Imagens de microscopia electrónica de varrimento de estruturas reprodutoras de plantas do grupo das Bennettitales-Erdtmanithecaceae-Gnetales (grupo BEG), do Cretácico Inferior de Portugal. **A.** Estrutura masculina de *Erdtmanitheca portucalensis* produtora de grãos de pólen de tipo *Eucommiidites* (espécime P0185, Vale de Água). **B.** Grãos de pólen de tipo *Eucommiidites* observados *in situ* no espécime P0185. **C.** Semente de *Raunsgaardispermum lusitanicum* (espécime P0027, Juncal). **D.** Grãos de pólen observados *in situ* no micrópilo da semente de *Raunsgaardispermum lusitanicum*. **E.** Semente de *Erdtmanispermum juncalense* (espécime P0030, Juncal). **F.** Semente de *Ephedrispermum lusitanicum* (espécime P0250, Torres Vedras). Escala: A – 1 mm; B – 100 μ m; C – 500 μ m; D – 50 μ m; E, F – 500 μ m.



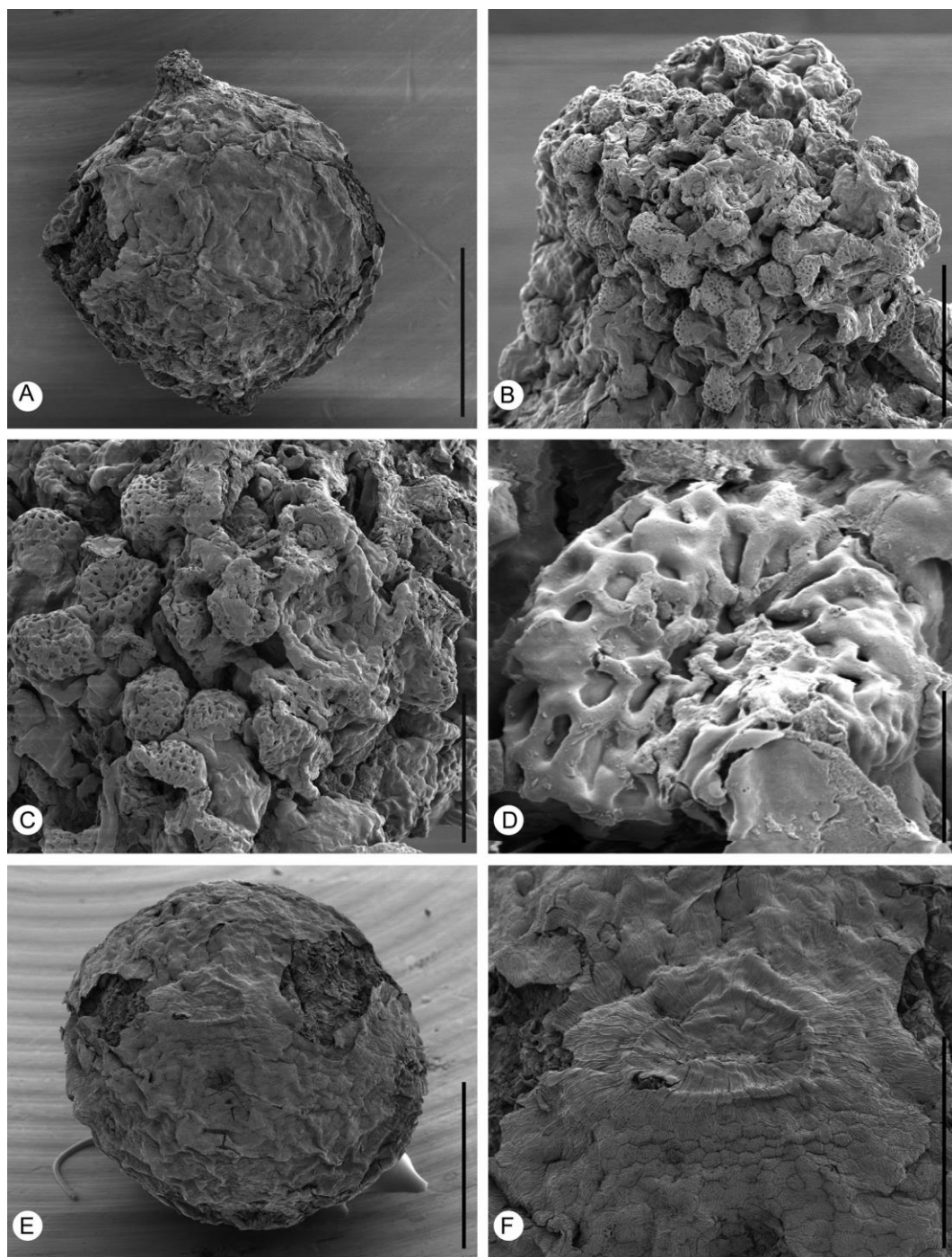
Estampa II

Imagens de microscopia electrónica de varrimento de sementes de angiospérmicas, do Cretácico Inferior de Vale de Água, Portugal. **A.** Semente de *Anacostia* sp. com restos do fruto (espécime P0188). **B.** Pormenor do espécime P0188 em que se observa a superfície externa da semente. **C.** Semente de angiospérmica relacionada com as Nymphaeales (espécime P0190). **D.** Pormenor da superfície externa do espécime P0190 em que se observam as células com paredes onduladas típicas das Nymphaeales. Escala: A, C – 1 mm; B, D – 50 µm.



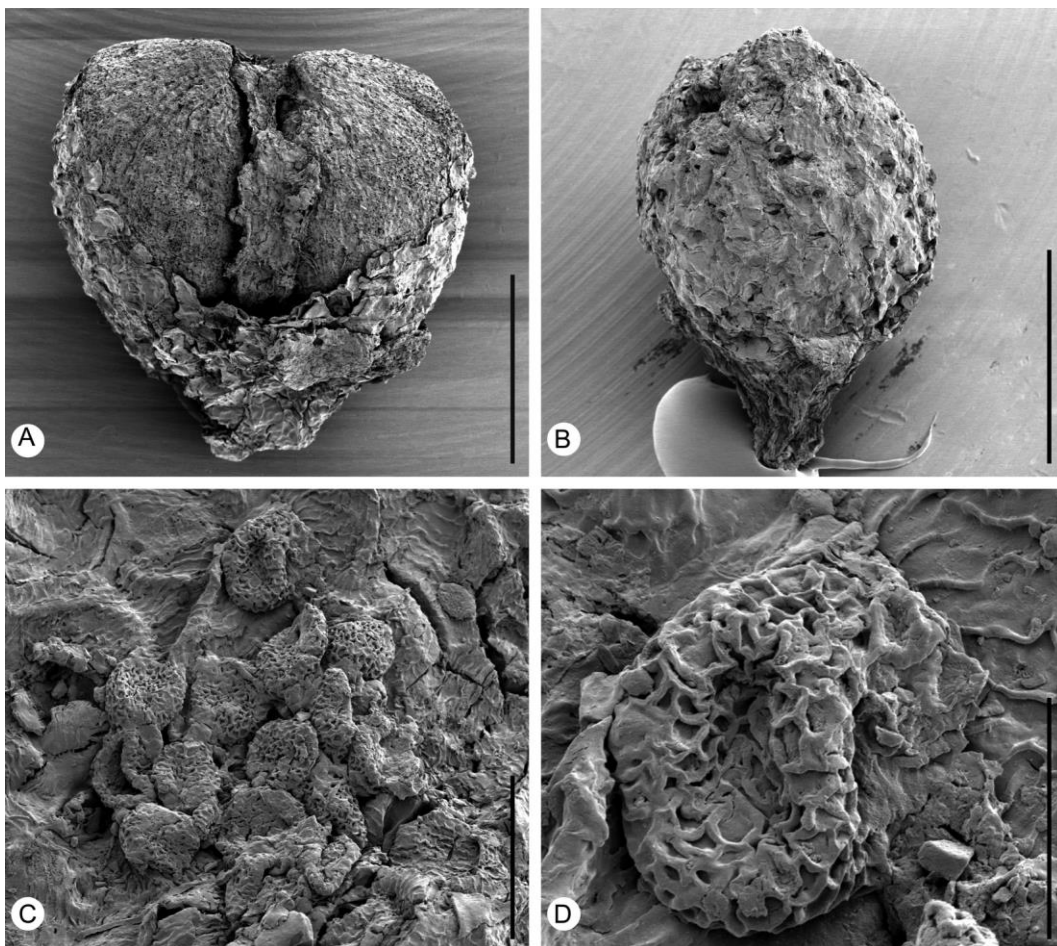
Estampa III

Imagens de microscopia electrónica de varrimento de *Stellatopollis barghoornii*, provenientes do Cretácico Inferior de Juncal. **A.** Pólen monocolpado. **B.** Pormenor da ornamentação de tipo crotonoide observada no espécime da imagem A. Escala: A – 50 µm; B – 10 µm.



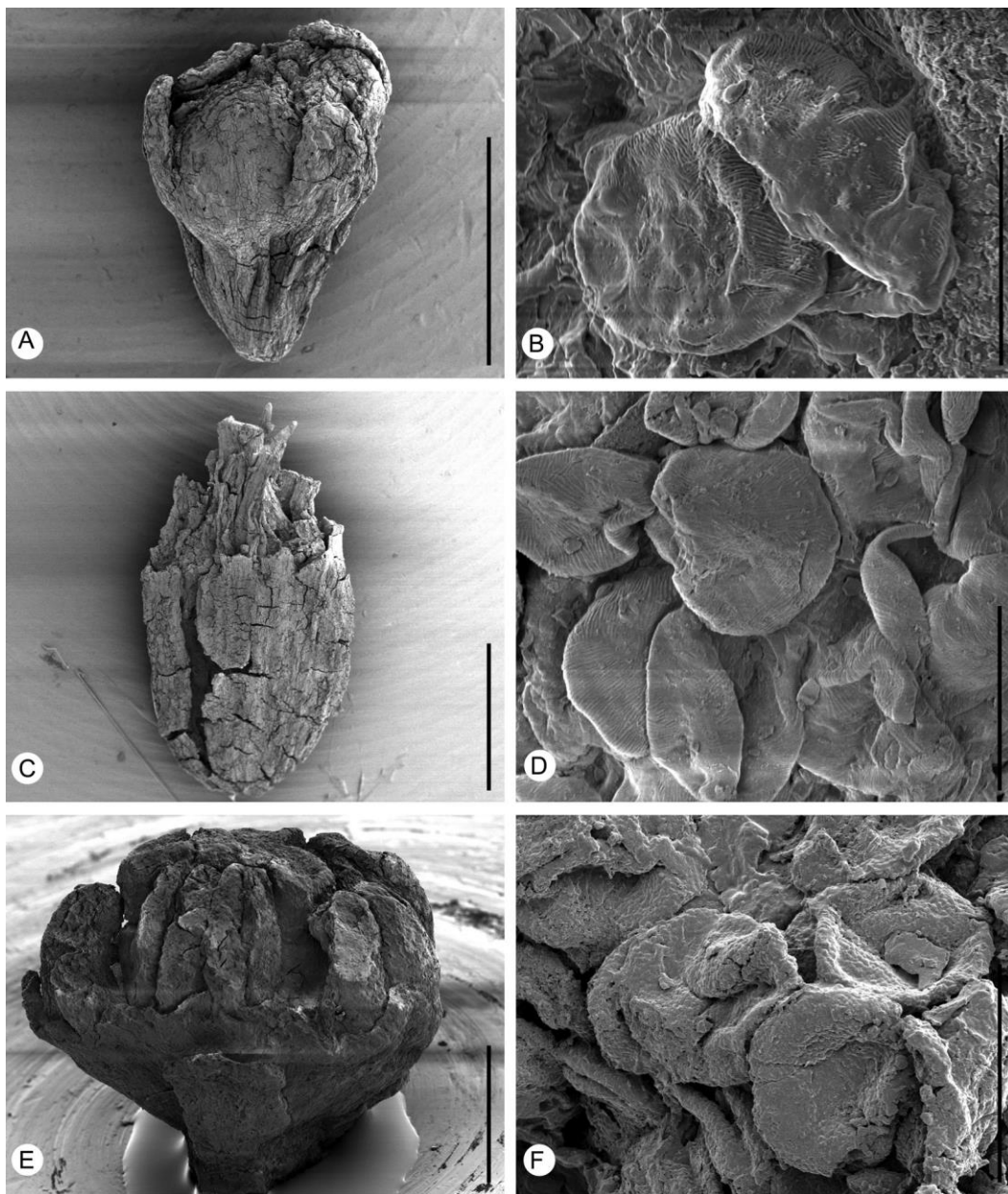
Estampa IV

Imagens de microscopia electrónica de varrimento de *Canrightiopsis dinisii*. Frutos do Cretáceo Inferior da jazida de Chicalhão (Juncal). **A.** Fruto com área estigmática pronunciada e circular (holótipo, P0311). **B.** Área estigmática com grãos de pólen envolvidos em substância amorfa. **C-D.** Pormenor dos grãos de pólen monocolpados na área estigmática em que se observa o tecto reticulado e a ornamentação supratectal. **E-F.** Fruto com cicatriz muito desenvolvida (parátipo, P0312). Escala: A – 500 μm ; B – 50 μm ; C – 25 μm ; D – 5 μm ; E – 500 μm ; F – 250 μm .



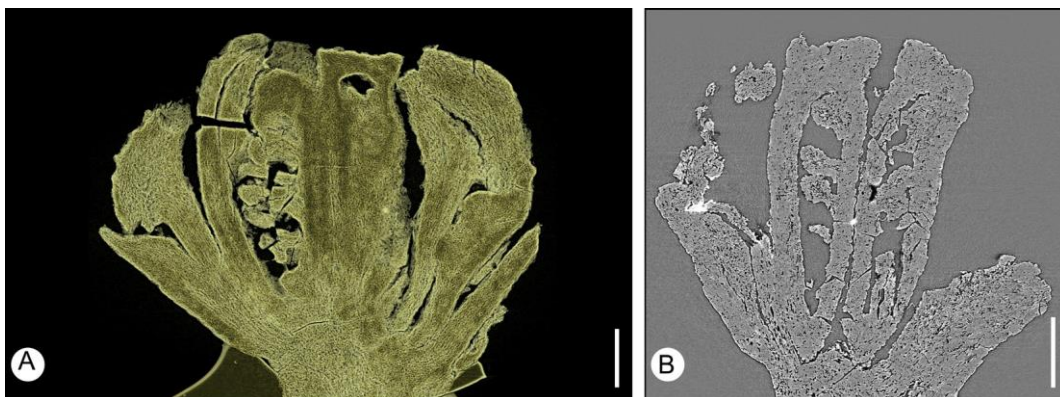
Estampa V

Imagens de microscopia electrónica de varrimento de frutos de *Canrightia resinifera* do Cretácico Inferior da jazida de Chicalhão (Juncal). **A.** Fruto com duas sementes (espécime P0298). **B.** Fruto em que se podem observar cicatrizes dos estames (espécime P0299). **C-D.** Pormenor dos grãos de pólen de tipo *Retimonocolpites* que se observam *in situ* na parte superior do espécime P0299. Escala: A, B – 500 μm ; C – 25 μm ; D – 10 μm .

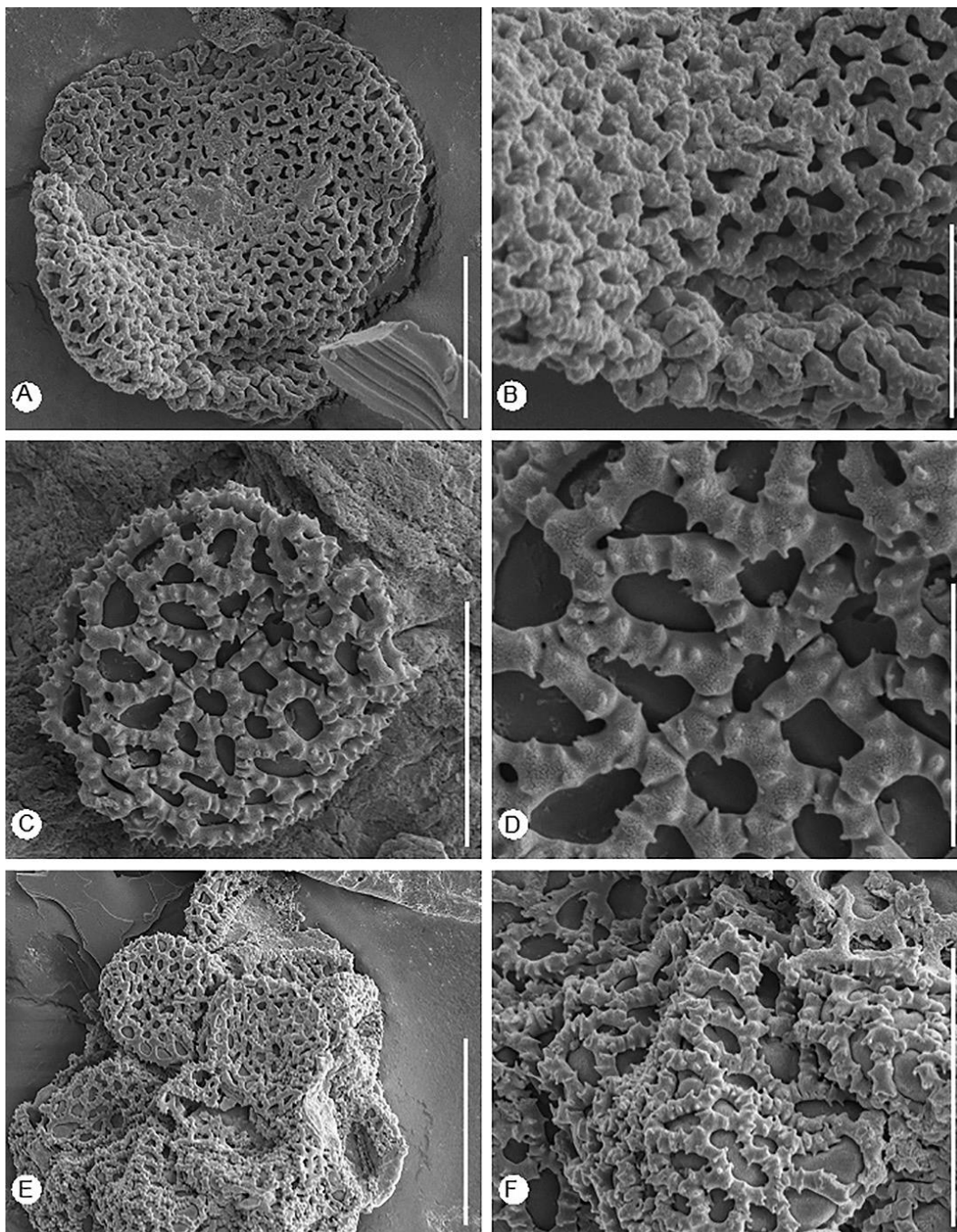


Estampa VI

Imagens de microscopia electrónica de varrimento de flores de angiospérmicas do Cretáceo Inferior de Portugal. **A.** Flor de monocotiledónea com perianto indiferenciado (espécime P0270, Catefica). **B.** Pólenes estriados observados *in situ* no espécime P0270. **C.** Flor epígina (espécime P0084, Juncal). **D.** Pormenor dos grãos de pólen monoleteados observados *in situ* no espécime P0084. **E.** Flor de *Kajanthus lusitanicus* em que se observam restos do perianto, estames e carpelos (espécime P0093, Juncal). **F.** Pólenes tricolpados observados *in situ* no espécime P0093. Escala: A, C – 1 mm; B, D – 10 μ m; E – 250 μ m; F – 20 μ m.

**Estampa VII**

Flor de *Kajanthus lusitanicus* (espécime P0093), do Cretácico Inferior do Juncal, Portugal. Reconstruções através de micro-tomografia de raios-X por radiação de sincrotrão. **A.** Corte longitudinal através da parte central da flor. Observam-se dois ou três carpelos ao centro e lateralmente dois estames com sacos polínicos fortemente projectados. **B.** Secção longitudinal através de dois carpelos permitindo a observação de óvulos encurvados. Escala: A, B – 100 μm



Estampa VIII

Imagens de microscopia electrónica de varrimento de pólenes de angiospérmicas, provenientes do Cretácico Inferior de Torres Vedras. **A-B.** Pólen de angiospérmica – *tipo 1*. **C-D.** Pólen de angiospérmica – *tipo 2*. **E-F.** Cluster de pólenes de angiospérmicas – *tipo 3*. Escala: A, C, F – 10 μm ; B, D – 5 μm ; E – 20 μm .

(Comunicação apresentada à Classe de Ciências
na sessão de 16 de Julho de 2015)

REFERÊNCIAS

- Batten, D.J. (1986) – The Cretaceous Normapolles pollen genus *Vancampopollenites*: occurrence, form, and function. *Palaeontology, Special Papers* 35, 21–39.
- Batten, D.J., Morrison, L. (1987) – Morphology and occurrence of the Normapolles pollen genus *Papillopollis* in the Cretaceous of Portugal. *Palynology* 11, 133–154.
- Diniz, F. (1967) – Spores a flagelles nouvelles pour le Crétacé du Portugal. *Pollen et Spores* 9, 569–577.
- Diniz, F., Kedves, M., Simoncsics, P. (1974) – Les sporomorphes principaux de sediments crétacés de Vila Flor et de Carrajão, Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 48, 161–178.
- Fontaine, W.M. (1889) – The Potomac or younger Mesozoic flora. *U.S. Geological Survey Monograph* 15, 15, Washington, D.C, 377 p.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R. (1997) – *Anacostia*, a new basal angiosperm from the Early Cretaceous of North America and Portugal with monocolpate/trichotomocolpate pollen. *Grana* 36, 225–244.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R. (2011) – Early flowers and angiosperm evolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- Friis, E.M., Crane, P.R., Pedersen, K.R., Bengtson, S., Donoghue, P.C.J., Grimm, G.W., Stampanoni, M. (2007) – Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature* 450, 549–552.
- Friis, E.M., Grimm, G.W., Mendes, M.M. & Pedersen, K.R. (2015) – *Canrightiopsis*, a new Early Cretaceous fossil with *Clavatipollenites*-type pollen bridge the gap between extinct Canrightia and extant Chloranthaceae, *Grana*, 54:3, 184–212.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (1992) – *Esgueiria* gen. nov., fossil flowers with combretaceous features from the Late Cretaceous of Portugal. *Biologiske Skrifter. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 41, 1–45.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (1994) – Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Systematics and Evolution* 8, 31–49.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (1999) – Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 259–296.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (2000a) – Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the Early Cretaceous (Barremian or Aptian) of Western Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 161 (6 Suppl.), S169–S182.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (2000b) – Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana* 39, 226–245.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (2004) – Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 101, 16565–16570.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (2006) – Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleocology* 232, 251–293.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (2009a) – Early Cretaceous mesofossils from Portugal and eastern North America related to the Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales group. *American Journal of Botany* 96, 252–283.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. (2010) – Cretaceous diversification of angiosperms in western part of the Iberia Peninsula. *Review Palaeobotany Palynology* 162(3), 341–361.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Schönenberger, J. (2003) – *Endressianthus*, a new Normapolles producing plant genus of fagalean affinity from the Late Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 164 (5 Suppl.), S201–S223.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., von Balthazar, M., Grimm, G.W., Crane, P.R. (2009b) – *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flowers from the Early Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Sciences* 170, 1086–1101.
- Groot, J.J., Groot, C.R. (1962) – Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 46, 133–176.
- Hasenboehler, B., (1981) – Étude paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cenomanien du. “Bassin occidental Portugais” au sud de l'accident de Nazaré (Province d'Estremadura, Portugal). Université Pierre et Marie Curie, Paris, 319 p.
- Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Burla, S., Dinis, J., Weissert, H. (2005) – Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change. *Geology* 33, 141–144.
- Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Burla, S., Oberli, F., Adatte, T., Dins, J., & Weissert, H. (2012) – Climate and vegetation history of western Portugal inferred from Albian near-shore deposits (Galé Formation, Lusitanian Basin). *Geol. Mag.* 149(6), 1046–1064.
- Heimhofer, U., Hochuli, P.A., Burla, S., Weissert, H., (2007) – New records of Early Cretaceous angiosperm pollen from Portuguese coastal deposits: implications for the timing of the early angiosperm radiation. *Review of Palaeobotany and Palynology* 144(1-2), 39–76

- Kedves, M., Diniz, F. (1967) – Quelques type sporomorphes de sediments crétacé d’Aveiro, Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 52, 17–26.
- Kedves, M., Diniz, F. (1981) – Probrevaxones, a new pollen group for the first Brevaxones form-genera from the Upper Cenomanian of Portugal. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* 27, 383–402.
- Kedves, M., Diniz, F. (1983) – Les Normapolles du Crétacé supérieur en Europe: Implications Paléobiogéographiques. *Geobios* 16, 329–345.
- Kedves, M., Hegedüs, M. (1975) – Pollen grains of the Interporopollenites fgen. From sediments of the Upper Cretaceous period in Portugal. *Acta Biologica Szeged* 21, 43–62.
- Kedves, M., Pittau, P. (1979) – Contribution a la connaissance des Pollens des Normapolles du du Crétacé Supérieur du Portugal. *Pollen et Spores* 21, 169–209.
- Lauverjat, J. & Pons, D. (1978) – Le gisement sénonien d’Esgueira (Portugal): stratigraphie et flore fossile. *C.R. 103e Congrès National des Sociétés Savantes*, 119–137.
- Medus, J. (1981) – Pollens Normapolles de coupes stratotypiques du Crétacé supérieur des Charentes et du Sénonien du Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 67, 19–28.
- Medus, J. & Berthou, P.Y. (1980) – Palynoflores dans la coupe de l’Albien de Foz do Falcão (Portugal). *Geobios* 13, 263–269.
- Medus, J., Boch, A., Parron, C., Lauverjat, J. & Triat, J.M. (1980) – Turonian Normapolles from Portugal and Southern France; correlations: a contribution to Project Mid- Cretaceous Events. *Review of Palaeobotany and Palynology* 31, 105–153.
- Mendes, M.M., Dinis, J. L., Balbino, A. C. & Pais, J. (2012) – Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales do Cretácico Inferior da Bacia Lusitânica (litoral Centro-Oeste de Portugal): síntese e enquadramento estratigráfico. *Comunicações Geológicas* 99(1), 11 – 18.
- Mendes, M.M., Dinis, J., Pais, J. & Friis, E.M. (2011) – Early Cretaceous flora from Vale Painho (Lusitanian Basin, western Portugal): An integrated palynological and mesofossil study. *Review of Palaeobotany and Palynology* 166(3-4), 152 – 162.
- Mendes, M.M., Dinis, J., Pais, J. & Friis, Else M. (2014a) – Vegetational composition of the Early Cretaceous Chicalhão flora (Lusitanian Basin, western Portugal) based on palynological and mesofossil assemblages. *Review of Palaeobotany and Palynology* 200(1), 65 – 81.
- Mendes, M.M., Grimm, G.W., Pais, J. & Friis, E.M. (2014b) – Fossil *Kajanthus lusitanicus* gen. et sp. nov. from Portugal: floral evidence for Early Cretaceous Lardizabalaceae (Ranunculales, basal eudicot). *Grana* 53, 4, 1 – 19.
- Mendes, M.M., Pais, J. & Friis, E.M (2008) – *Raunsgaardispermum lusitanicum* gen. et sp. nov., a new seed with in situ pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: further support for the Bennettitales–Erdtmanithecales–Gnetales link. *Grana* 47, 211–219.
- Mendes, M.M., Pais, J., Pedersen, K.R. & Friis, E.M. (2010) – *Erdtmanitheca portucalensis*, a new pollen organ with Eucommiidites Erdtman pollen type from the Early Cretaceous (Aptian–Albian). *Grana* 49, 26–36.
- Mohr, B.A.R., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Barale, G. & Ouaja, M. (2006) – Palaeogeographic distribution and ecology of *Klitzschophyllites*, an early Cretaceous angiosperm in southern Laurasia and northern Gondwana. *Cretaceous Research* 27, 464–472.
- Pais, J. & Reyre, Y. (1981) – Problèmes posés par la population sporo-pollinique d’un niveau à plantes de la série de Buarcos (Portugal). *Boletim Sociedade Geológica de Portugal* 22, 35–40.
- Pais, J., Trincão, P.R. (1983) – Contribuições para o estudo estratigráfico e paleobotânico dos “Grés Grosseiros Inferiores (Arenitos dos Carrascal). I – A jazida de Almas do Juncal. *Ciências da Terra* 7, 7, 141 – 160.
- Pedersen, K.R., von Balthazar, M., Crane, P.R. & Friis, E.M. (2007) – Early Cretaceous floral structures and in situ tricolpate-striate pollen: new early eudicots from Portugal. *Grana* 46, 176–196.
- Qiu, Y.L. (1999) – The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. *Nature* 402, 404–407.
- 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*. 1–75.
- Saporta, G.d. (1894) – *Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore Mésozoïque. Accompagnées d’une notice stratigraphique par Paul Choffat*. Imprimerie de l’Académie Royale des Sciences.
- Teixeira, C. (1945) – Nymphaeacées Fossiles du Portugal. *Memória Serviços Geológicos de Portugal*, 13 p.
- Teixeira, C., 1946) – Flora cretácica de Esgueira (Aveiro). *Portugaliae Acta Biologica*, 1, 235–242.
- Teixeira, C. (1947) – Nouvelles recherches et revision de la flore de Cercal. *Brotéria – Sér. de Ciênc. Naturais* I, 5–15.
- Teixeira, C. (1948) – Flora mesozóica portuguesa Part I. *Memória Serviços Geológicos de Portugal* Serviços Geológicos de Portugal. 119 p.
- Teixeira, C. (1950) – Flora mesozóica portuguesa. Part II. *Memória Serviços Geológicos de Portugal*. 33 p.
- Teixeira, C. (1952) – *Notes sur quelques gisements de végétaux fossiles du Crétacé des environnements de Leiria*. Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa. 2. Serie C 2, 133–154.

- Trincão, P. (1985) – *Estudo palinostratigráfico do Cretácico inferior Português ante- Albiano*. Edição do Centro de Geociências da Universidade de Coimbra (INIC). Dissertação de Mestrado, 103 p.
- Trincão, P.R.P. (1990) – *Esporos e pólenes do Cretácio inferior (Berriasiano–Aptiano) de Portugal: paleontologia e biostratigrafia*. Dissertação de doutoramento, Universidade Nova de Lisboa, 312 p.
- Trincão, P.R., Reis, R. P., Pais, J. & Cunha, P.P. (1990) – Palinomorfos ante-cenomanianos do “Grés do Buçaco. *Ciências da Terra* 10, 10, 51 – 64.
- von Balthazar, M., Pedersen, K.R., Friis, E.M. (2005) – *Teixeiraea lusitanica* gen. et sp. nov., a ranunculalean flowers from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Systematics and Evolution* 255, 55–75.