

EUDICOTILEDÔNEAS (ou TRICOLPADAS)

As eudicotiledôneas têm como principal sinapomorfia o pólen tricolpado (ou condições derivadas deste tipo polínico). Formam o maior grupo de angiospermas, abrangendo cerca de 3/4 das espécies e seu monofiletismo é fortemente sustentado por dados moleculares baseados em seqüências de nucleotídeos de genes como *rbcL*, *atpB* e 18S rDNA (e.g. Chase et al. 1993, Soltis et al. 1997, 1998).

Além do pólen tricolpado, outra característica morfológica comum nas eudicotiledôneas é o perianto diferenciado em sépalas e pétalas na maioria dos grupos. Perianto de tépalas não diferenciadas é um caráter comum nos grupos que primeiro divergiram na evolução das angiospermas (exceto em Nymphaeales) e em monocotiledôneas (exceto nas comelinóides). Esta diferenciação do perianto parece ser um caráter unificador das eudicotiledôneas, apesar de ter aparecido independentemente em alguns outros grupos de angiospermas. Os estames apresentam filetes delgados e bem diferenciados das anteras. Além disso, a maioria dos grupos de eudicotiledôneas possui plastídios dos elementos de tubo crivado com grãos de amido (tipo-S) e elementos de vaso com placas de perfuração simples, mas ainda é duvidoso que estes caracteres sejam sinapomorfias do grupo.

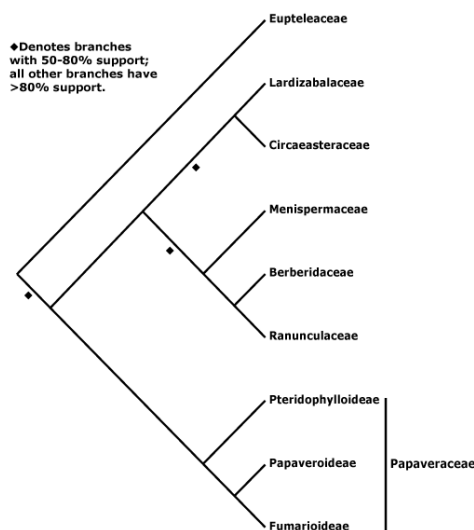
A diversificação nas eudicotiledôneas mostra a irradiação de uma série de famílias e grupos de famílias no início da linhagem principal. A grande maioria delas está incluída em um grande clado, denominado eudicotiledôneas nucleares, definidas pelas flores predominantemente pentâmeras. Dentro deste grupo, há três grandes clados que reúnem a maioria das espécies: as Caryophyllidae, as Rosidae e as Asteridae.

RANUNCULALES

A presença dos venenosos alcalóides benzilisoquinolínicos, um grupo de compostos encontrados também nas Magnoliales e Laurales e alguns caracteres florais presumivelmente plesiomórficos, como estames e carpelos numerosos e livres, às vezes dispostos espiraladamente, levaram alguns autores (e.g. Cronquist 1968, 1981, Dahlgreen 1983, Takhtajan 1969, 1980, Thorne 1974, 1992) a posicionarem Ranunculales em uma subclasse junto com os grupos de magnolióides e outros grupos que teriam divergido logo após a origem das angiospermas, e que portanto não estariam

incluídos nas eudicotiledôneas. Essa hipótese, no entanto, foi refutada por inúmeros estudos filogenéticos baseados tanto em dados morfológicos quanto em dados moleculares, os quais apoiaram seu relacionamento com as demais eudicotiledôneas (Donoghue & Doyle 1989, Chase et al. 1993, Doyle et al. 1994, Drinnan et al. 1994, Hoot & Crane 1995).

A ordem é composta principalmente por ervas ricas em alcalóides benzilisoquinolínicos especialmente berberina, cujo caule jovem possui feixes vasculares separados. As folhas são freqüentemente lobadas, dissectas a compostas e as flores hipóginas com elementos geralmente distintos e livres; são numerosos estames e numerosos carpelos, geralmente livres entre si. Os frutos são carnosos e as sementes possuem embrião delgado e endosperma copioso. Incluem sete famílias e cerca de 3.500 espécies, estando distribuídas principalmente em regiões de clima temperado no hemisfério norte. Sua origem única é sustentada por dados morfológicos (Donoghue & Doyle 1989, Doyle et al. 1994) e por seqüências de *rbcL*, *atpB* e 18S rDNA (ref.).

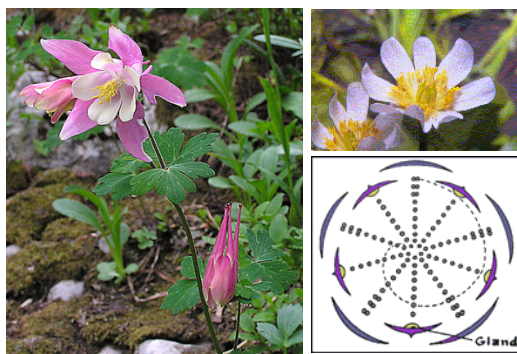


Ranunculaceae

Ervas ou subarbustos, ocasionalmente trepadeiras (*Clematis*). Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, às vezes rosuladas na base, raramente opostas (*Clematis*), simples, lobadas, dissectas a compostas, denteadas, serreadas a crenadas, peninérveas, ocasionalmente palminérveas. Inflorescências geralmente cimosas, ocasionalmente em racemos, espigas ou panículas terminais. **Flores** bissexuadas, raramente unissexuadas, geralmente actinomorfas, hipóginas, com receptáculo

geralmente alongado. Perianto não diferenciado, 4-∞ tépalas livres, ou perianto diclamídeo. Sépalas 5-8(-∞), livres, imbricadas, freqüentemente petalóides (especialmente nos gêneros apétalos). Pétalas 5-∞, livres, imbricadas, com base nectarífera. **Estames** 5 a numerosos, livres, espiralados ao longo do receptáculo; anteras rimosas. **Ovário** uni a multicarpelar, apocárpico, cada carpelo com seu estilete; estigmas puntiformes ou excurrentes lateralmente no estilete; placentação geralmente marginal, 1 a muitos óvulos por carpelo. **Fruto** geralmente um agregado de folículos, aquênios ou bagas; sementes numerosas em folículos e bagas. X = 6-10, 13.

Inclui cerca de 60 gêneros e 2.500 espécies, possuindo distribuição predominantemente temperada, no hemisfério norte; menos de 100 espécies ocorrem nos neotrópicos. No Brasil, espécies do gênero *Clematis* ocorrem como trepadeiras na mata atlântica e espécies de *Anemone*, *Delphinium* e *Helleborus* são cultivadas como ervas ornamentais, principalmente no sul do país. Ranunculaceae é sustentada como monofilética em análises com dados morfológicos e moleculares. A presença de vasos com placas de perfuração simples, flores 4-5-meras, receptáculo alongado e frutos secos podem ser sinapomorfias da família ou de um grande grupo dentro da família com a exclusão de *Hydrastis*. A família apresenta diversas plesiomorfias e por isso era tradicionalmente classificada entre grupos considerados basais nessas classificações (e.g. Magnoliidae, Cronquist 1981).



Ranunculaceae: *Aquilegia* (à esquerda) e *Ranunculus* (à direita), diagrama floral de *Ranunculus* (note as glândulas na base das pétalas e o número de estames com maturação centrípeta).

A maioria das Ranunculaceae é extremamente venenosa devido à presença de alcalóides como a berberina, de glicosídeos cardiotóxicos como a ranunculina (uma lactona)

e de saponinas. De modo geral, são polinizadas por insetos em busca de néctar e dispersadas pelo vento. De espécies europeias do gênero *Acimitum* se extrai a aconitina, de uso medicinal. Muitas espécies com flores vistosas são usadas como ornamentais.

Papaveraceae

Ervas ou arbustos de lenho macio; látex espesso, branco, amarelo a vermelho, ou mucilaginoso e translúcido, em laticíferos alongados ou idioblastos. Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, freqüentemente lobadas ou dissectas, com margem denteada a espinescente, menos freqüentemente inteiras, penínérveas. **Flores** geralmente solitárias, menos freqüentemente em inflorescências cimosas ou umbeliformes; bissexuadas, geralmente grandes e conspícuas, dímeras ou trímeras, actinomorfas ou zigomorfas, hipóginas. Sépalas 2-3, imbricadas. Pétalas bicíclicas, 2+2 ou 3+3, livres, imbricadas, as externas freqüentemente diferenciadas das internas. **Estames** numerosos e livres a 6 conados em dois grupos de 3. **Ovário** bi a multicarpelar, sincárpico, unilocular, estilete presente ou ausente, estigmas freqüentemente discóides, lobados ou capitados; placentação parietal, geralmente intrusiva, numerosos óvulos, às vezes reduzidos a 1 ou 2. **Fruto** cápsula, deiscente por poros, valvas ou fendas longitudinais; sementes ariladas ou não. X = 6-11.



Papaverales: flor e hábito de *Papaver rhoeas* (à esquerda), cápsula de *Papaver somniferum* (à direita, acima) e *Dicentra spectabilis* (Fumarioideae; abaixo, à direita).

Inclui cerca de 44 gêneros e 700 espécies, possuindo distribuição predominantemente temperada e subtropical, no hemisfério norte, mas também na África do Sul (Fumarioideae). Na circunscrição atual,

Papaveraceae inclui as Fumariaceae, tratadas como uma subfamília (Fumarioideae). A presença de látex, o ovário sincárpico com placentação parietal e a semente com arilo são prováveis sinapomorfias da família. No Brasil, não ocorrem espécies nativas, mas *Argemone mexicana* (cardo-santo) cresce espontaneamente em todo o país e algumas espécies de *Fumaria* são encontradas na Região Sul.

A maioria das Papaveraceae apresenta flores actinomorfas relativamente abertas e oferecem pólen como principal recompensa, sendo polinizadas por abelhas coletoras de pólen, moscas ou besouros. As Fumarioideae possuem flores zigomorfas e mais ou menos tubulosas, com néctar sendo produzido na base dos filetes dos seis estames; a polinização, neste caso, é feita por abelhas. A dispersão pode ser promovida pelo vento ou por aves ou mesmo formigas no caso de sementes ariladas.

A família tem no ópio e seus derivados (morfina, heroína e codeína) os principais produtos econômicos. O ópio é produzido a partir do látex seco exsudado de cortes na cápsula da papoula (*Papaver somniferum*). As sementes da papoula, no entanto, não são venenosas e são usadas como condimentos. Além disso, muitas espécies de flores vistosas são usadas como ornamentais.

Menispermaceae

Lianas, menos freqüentemente arbustos ou subarbustos, geralmente muito venenosas devido à presença de sesquiterpenóides e diterpenóides; caule em geral fortemente achatado com crescimento secundário anômalo pela formação de um ou mais câmbios extrafasciculares; laticíferos ausentes. Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, simples, inteiras, raramente lobadas, freqüentemente com base cordada e com inserção do pecíolo peltada, palminérveas. Inflorescências cimosas ou panículas cimosas, axilares, supra-axilares ou caulifloras. **Flores** unissexuadas (plantas dióicas), inconspícuas, trímeras, geralmente actinomorfas, hipóginas. Sépala 3-12, geralmente 6, em 2 séries, livres, imbricadas ou valvares, as da série interna relativamente petalóides, às vezes em maior ou menor número. Pétalas geralmente 6 (raramente 1 ou ausentes), em duas séries, livres, imbricadas, geralmente mais curtas do que as sépala internas, às vezes em maior ou menor número ou mesmo ausentes. **Flores masculinas** geralmente com 6 estames, às vezes 2 ou até 40, livres ou concrecidos em sínandrio. **Flores femininas** com 3(-6) carpelos

livres (1 em *Cissampelos*), geralmente sobre um ginóforo, estigma sésil ou estilete muito curto; placentação apical, 1 óvulo por carpelo. **Fruto** uma polidrupa com mericarpos freqüentemente assimétricos; semente 1 por mericarpo, freqüentemente em forma de ferradura. X = 11-13, 19, 25.



Menispermaceae: folhagem (à esquerda) e sementes (à direita; note a forma de ferradura)



Menispermaceae: flor masculina (à esquerda) e feminina (à direita) de *Cocculus*.

A família inclui cerca de 70 gêneros e 500 espécies, estando distribuída nos trópicos e subtropicais. Seis gêneros reúnem quase a metade das espécies: *Stephania* (ca. 40 spp.), *Tinospora* (35), *Abuta* (30), *Cissampelos* (30), *Tiliacora* (30) e *Cyclea* (25). No Brasil, ocorrem 12 gêneros e cerca de 110 espécies, a grande maioria na região amazônica, com um centro secundário de diversidade na mata atlântica. Estudos filogenéticos indicam que os gêneros *Heteropyxis* e *Psiloxylon* foram os primeiros a divergirem e por isso às vezes são classificados em famílias distintas, Heteropyxidaceae e Psiloxylaceae. É diagnosticada pelo hábito lenhoso, volúvel, com crescimento anômalo, as flores pequenas, unissexuadas, com perianto em ciclos de 3 e ovário apocárpico.

São polinizadas por insetos e dispersadas por aves e pequenos mamíferos. Muitas espécies de Menispermaceae são extremamente venenosas devido à presença de alcalóides como a tubocurarina, que competem de maneira antagônica com a acetilcolina pelos

receptores nicotínicos, provocando a paralisia dos músculos estriados. Os índios sul-americanos utilizam espécies de *Chondodendron* para a preparação do curare, um veneno paralisante usado nas pontas das flechas para caçar e matar inimigos e que leva a morte por asfixia quando em contato com o sangue.

Berberidaceae

Arbustos geralmente espinhosos, menos freqüentemente ervas perenes, geralmente glabros. Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, simples, ocasionalmente lobadas, dissectas ou compostas, inteiras, denteadas, serreadas a espinescentes, penínérveas ou palminérveas (em *Berberis*, as folhas são articuladas, provavelmente unifolioladas). Inflorescências racemos, espigas cimeiras ou flores isoladas. **Flores** bissexuadas, geralmente pequenas, trímeras a tetrâmeras, actinomorfas, hipóginas. Sépalas 4-6, bicíclicas (às vezes interpretadas como brácteas), livres, imbricadas. Pétalas bi ou tricíclicas, livres, imbricadas, nectaríferas na base; as externas 4-6, às vezes ausentes; as internas 6 (possivelmente estaminódios), com base nectarífera, geralmente vistosas, às vezes vestigiais ou ausentes. **Estames** geralmente 6, às vezes 4 ou numerosos, livres, opositipétalos; anteras com deiscência valvar. **Ovário** unicarpelar, unilocular, estigma capitado ou trilobado; placentação marginal ou basal, 1(2) a muitos óvulos. **Fruto** baga ou folículo; sementes ariladas. X = 6-8, 10, 14.

Berberidaceae inclui 15 gêneros e 650 espécies, das quais mais de 500 pertencem ao gênero *Berberis*. No Brasil, ocorrem apenas cerca de sete espécies de *Berberis*, especialmente nas florestas de altitude e subtropicais, de São Paulo ao Rio Grande do Sul. Espécies brasileiras de *Berberis* podem ser identificadas pela presença de ramos espinescentes e anteras valvares. Nesse gênero, os estames são sensitivos e, quando tocados por uma abelha, curvam-se em direção ao centro da flor, depositando pólen sobre o visitante. Muitas das Berberidaceae são venenosas devido à presença de berberina. Esse alcalóide, no entanto, é usado para tratamento de infecções oftálmicas. A família tem pequena importância econômica, à parte algumas poucas espécies cultivadas como ornamentais. No Brasil, destaca-se o cultivo de *Nandina* na Região Sul.

PROTEALES

Proteales é sustentada principalmente em análises moleculares de seqüências de *rbcL* e

18S rDNA. Entre suas possíveis sinapomorfias, estão as estípulas amplexicaules, os óvulos ortótopos e as cêras epicuticulares com túbulos. No entanto, a ordem é morfológicamente muito heterogênea e, em sistemas tradicionais de classificação, algumas famílias foram posicionadas em subclasses distintas. Por exemplo, no sistema de Cronquist (1981), as Proteaceae estavam classificadas entre as Rosidae, as Platanaceae entre as Hamamelidae pelas flores reduzidas, adaptadas à anemofilia, e as aquáticas Nelumbonaceae, com seu hábito semelhante ao de espécies de *Nymphaea*, na ordem Nymphaeales da subclasse Magnoliidae.

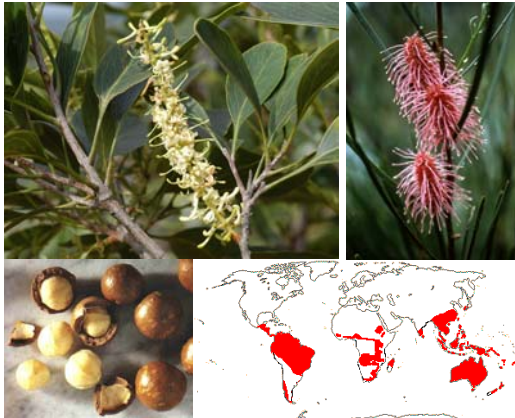
Das três famílias de Proteales, apenas as Proteaceae apresentam representantes brasileiros. Algumas espécies de *Platanus* (Platanaceae) são usadas em urbanização no Sul do Brasil, e podem ser reconhecida pelas folhas palmatilobadas e inflorescências globosas.

Proteaceae

Árvores ou arbustos, geralmente apresentando tricomas tricelulares característicos, com parede espessa. Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, simples, inteiras a serreadas, ou pinatífidas a compostas, então pinadas a bipinadas, penínérveas a palminérveas. Inflorescência racemos ou pseudo-racemos terminais, neste caso com flores aos pares na axila de uma bráctea, às vezes extremamente congestas formando capítulos involucrados (*Protea*). **Flores** bissexuadas, protândricas, zigomorfas, menos freqüentemente actinomorfas, hipóginas ou períginas. Perianto monoclamídeo, às vezes interpretado como diclamídeo com as pétalas reduzidas, transformadas em 4 nectários. Tépalas (ou sépalas) 4, petalóides, valvares, geralmente conadas em um perianto tubuloso, profundamente fendido lateralmente, ou 3 soldadas e 1 livre. **Estames** 4, opositipétalos, geralmente com filetes largos, epitépalos; anteras com deiscência longitudinal e conectivo prolongado em apêndice distal. **Ovário** unicarpelar, unilocular, estipitado, estilete longo, estigma globoso a alongado; placentação marginal, 1 a muitos óvulos. **Fruto** folículo, aquênio, drupa ou sâmara; sementes 1 a muitas, freqüentemente aladas em frutos deiscentes, sem endosperma. X = 7 (cromossomos geralmente grandes).

Inclui cerca de 75 gêneros e 1.500 espécies, estando distribuída principalmente nas regiões tropicais dos continentes austrais, particularmente na Austrália e na África do Sul, onde ocorrem naturalmente os maiores gêneros,

Grevillea (ca. 200 spp.), *Hakea* (110) e *Protea* (110). No Brasil, estão representados *Roupala* (50), *Euplassa* (20) e *Panopsis* (11), incluindo cerca de 35 espécies, geralmente ocorrendo em florestas úmidas e de altitude. Proteaceae é uma família monofilética, destacando-se entre as prováveis sinapomorfias a redução do perianto para 4 tépalas petalóides valvares, do androceu para 4 estames e do gineceu para apenas um carpelo.



Proteaceae: *Roupala montana* (acima, à esquerda) amplamente distribuída no Brasil e *Hakea bacculenta* (acima, à direita), espécie australiana. Nozes de macadamia (abaixo, à esquerda) e distribuição geográfica (abaixo, à direita).

As flores apresentam muitas vezes cores brilhantes, agrupadas em inflorescências conspícuas. Em alguns grupos, o estigma está envolvido em mecanismos de apresentação secundária do pólen. Em *Grevillea*, por exemplo, o estilete pode estar dobrado e o estigma ligado às anteras no botão; na antese, o estilete torna-se ereto e o estigma leva, então, o pólen bem acima das anteras. A polinização é efetuada por insetos, pássaros e mamíferos, incluindo morcegos, marsupiais e pequenos roedores, e a dispersão pelo vento quando os frutos são deiscentes e as sementes aladas ou por animais no caso de frutos carnosos. As espécies brasileiras em geral apresentam flores esbranquiçadas e menos conspícuas, mas espécies da exótica *Grevillea* são cultivadas como ornamentais pela beleza de suas inflorescências. Economicamente, destacam-se as espécies australianas de macadamia, especialmente *Macadamia integrifolia* e *M. tetraphylla*, graças à suas nozes comestíveis.

Nelumbonaceae

Ervas aquáticas com rizoma e túberas submersos e folhas flutuantes; ao longo do

rizoma encontram-se estípulas e folhas alternas ladeadas por 2 catáfilos. Estípulas coniventes, semelhantes a uma ócrea. **Folhas** longamente pecioladas, lâmina orbicular, peltada, palmatinérvia, algumas folhas submersas lanceoladas e paralelinérveas. **Flores** isoladas, longamente pediceladas, axilares, bissexuadas, actinomorfas, hipóginas. Tépalas 20-30, duas externas sepalóides, as demais se tornando progressivamente petalóides para o interior. **Estames** 200-400, livres; estaminódios ausentes. **Ovário** bi a multicarpelar, apocárpico, imerso no receptáculo dilatado, esponjoso e obcônico, estigma sésil; placentação apical, 1 óvulo por carpelo. **Fruto** um agregado de nozes livres ou quase, no interior de cavidades do receptáculo acrescente. $X = 8$.

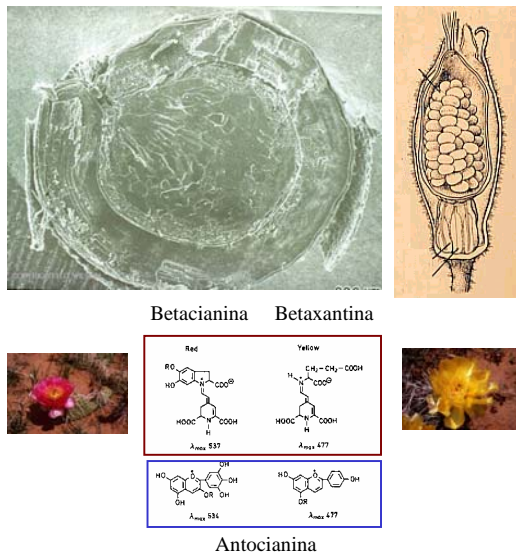
A pequena família inclui apenas o gênero *Nelumbo*, com duas espécies: *N. nuccifera*, na Ásia e Austrália tropicais e subtropicais, e *N. lutea*, no leste dos Estados Unidos. Nelumbonaceae era tradicionalmente incluída em Nymphaeales devido a semelhança observada no hábito e no aspecto geral das flores, com muitas tépalas, estames e carpelos. A similaridade em relação ao hábito parece ser uma convergência adaptativa devido ao hábito aquático, enquanto aquelas em relação a flor podem ser resultado de seleção à cantarofilia, característica nas duas famílias. A presença de pólen tricolpado em Nelumbonaceae, no entanto, atestam sua filiação com as eudicotiledôneas. *Nelumbo nuccifera*, o lótus-sagrado, é cultivado no Brasil pelas colônias japonesas, sendo famosa pela longevidade de suas sementes, que podem alcançar 3.000 anos. Seus rizomas e sementes são comestíveis.

CARYOPHYLLIDAE

Eichler (1876) incluiu Nyctaginaceae, Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Phytolaccaceae, Portulacaceae, Aizoaceae, Cactaceae, Polygonaceae e Caryophyllaceae em um grupo natural denominado Centrospermae por causa da placentação central-livre (óvulos inseridos ao redor de um eixo que não atinge o ápice do ovário) na maioria das famílias. O embrião nesse grupo é tipicamente curvo, ao redor do perisperma (tecido nutritivo diplóide derivado do nucelo vs. endosperma triplóide derivado da dupla fecundação comum na maioria das angiospermas).

Na década de 1960, descobriu-se que essas famílias também eram caracterizadas por betalainas, pigmento nitrogenado derivado de

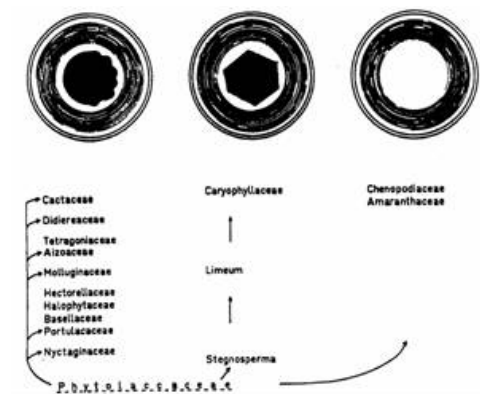
tirosina exclusivo do grupo, em substituição às antocianinas características das demais angiospermas. Essas betalainas podem ser vermelhas (betacianinas) ou amarelas (betaxantinas). Apesar de terem uma estrutura química bem distinta das antocianinas, elas realizam as mesmas atividades, estando relacionadas com a exibição floral e do fruto, mas podem estar relacionadas com outras atividade, já que são encontradas em cogumelos, por exemplo. Betalainas e antocianinas nunca co-ocorrem em um mesmo indivíduo, mas a presença de antoxantina em organismos que produzem betalainas sugere que a última etapa da via que transforma antoxantina em antocianina foi eliminada nesse grupo.



Características diagnósticas de Caryophyllanae: o embrião em forma deferradura em torno do perisperma (acima, à esquerda), a placentação central-livre (acima, à direita) e a presença de betalainas em contraste à antocianina, responsáveis pelas cores vermelhas (betacianina) e amarelas (betaxantina).

Além de betalainas, essas plantas possuem proteínas filamentosas em forma de anel nos plastídeos das células de tubo crivado (plastídeos do tipo P-III), o que levou Mabry (1977) a optar pela combinação de betalainas e filamentos de proteína em anel no plastídeo como diagnóstico desse grupo, excluindo Polygonaceae, Plumbaginaceae e Frankeniaceae por não possuírem nem plastídeos P-III, nem betalainas. Ele considerou então a ordem Caryophyllales com duas subordens: Caryophyllinae, incluindo Caryophyllaceae e Molluginaceae, sem betalainas, e Chenopodiinae com betalainas, incluindo as demais famílias.

Polygonaceae e Plumbaginaceae sempre foram consideradas próximas a Caryophyllales, relação baseada na placentação basal, uniovulada, possivelmente derivada da central-livre, pelas sementes sem perisperma e acúmulo de taninos. No sistema de Cronquist (1981), elas eram associadas a Caryophyllales na subclasse Caryophyllidae, mas incluídas a parte em Polygonales e Plumbaginales. Thorne (1992), por outro lado, incluiu as duas famílias em Primulales (atualmente, Primulaceae é posicionada em Ericales - Asteridae), relação baseada na ausência de estípulas, pétalas unidas e imbricadas, estames epipétalos, em número igual e opostos aos lobos da corola, ovário súpero, unilocular, com placentação basal.



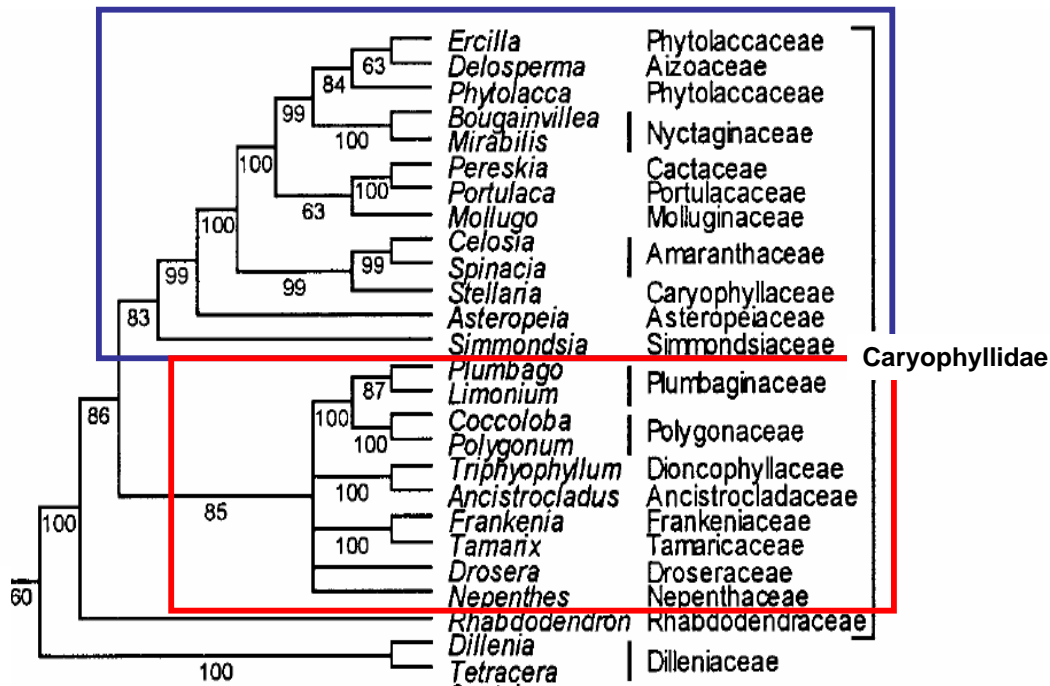
Exemplos de plastídeos das células do tubo crivado do tipo P-III, com anel de proteínas filamentosas.

Estudos moleculares com *rbcl* (Chase et al. 1993) e posteriormente com outras duas regiões do genoma (Soltis et al. 2000) mostraram que Caryophyllales é o grupo irmãos de um clado incluindo Plumbaginaceae, Polygonaceae e as carnívoras Droseraceae e Nepentheaceae. *Rabdodendron*, gênero previamente tratado em Phytollaceae, Rutaceae ou mesmo em uma família à parte incluída por Cronquist (1981) em Rosales (pela ausência de plastídeos tipo P e as flores com ovário unilocular, estilete basal e óvulo unitegumentado, sem disco nectarífero) aparece na raiz de Caryophyllidae. A relação entre Polygonales e Caryophyllales foi comprovada com a descoberta de plastídeos do tipo P em seis espécies de Polygonaceae (Behke 1999) e confirmada com análises de três regiões do DNA. A relação entre as antigas Polygonales e as plantas carnívoras foi assinalada pela presença de plumbagina em Droseraceae.

Assim delimitada, Caryophyllidae conta com 25 famílias, tendo como possíveis sinapomorfias a micrópila formada apenas pela

protrusão do integumento interno, liberação do pólen em um estado trinucleado e aspectos do

desenvolvimento da parede da antera e da anatomia do tegumento da semente.



Filogenia mostrando as relações entre os membros de Caryophyllidae. Note a presença de dois clados que podem ser reconhecidos como Caryophyllales (em azul) e Polygonales (em vermelho), com *Rhabdodendron* aparecendo como grupo irmão desse clado.

CARYOPHYLLALES

Caryophyllales inclui 15 famílias e cerca de 8.600 espécies. Elas formam um grupo natural reconhecido por várias sinapomorfias, embora exceções possam ser encontradas. Possuem caule com anéis concêntricos de xilema e floema ou de feixes vasculares, folhas inteiras, plastídios tipo-P (i.e. com elementos de tubo crivado com filamentos protéicos periféricos e, freqüentemente, também com um cristal protéico central; nas demais eudicotiledôneas o corpo protéico costuma ser de amido) e betalaínas como pigmentos vacuolares. O perianto é monoclamídeo, mas em alguns casos existe um ciclo de estaminódios petalóides que simula uma corola (Caryophyllaceae). Em outros o pedicelo floral é reduzido, de modo que as brácteas ficam adjacentes ao perianto, simulando um cálice em volta do perianto (algumas Nyctaginaceae) ou ainda existem casos de tépalas numerosas e espiraladas que vão mudando gradualmente de sepalóides a petalóides em direção ao interior (Cactaceae). As anteras possuem células parietais externas desenvolvendo-se diretamente no endotécio e o grão de pólen em várias famílias é caracteristicamente pantocolpado e/ou

pantoporado. O gineceu é constituído por mais de um carpelo, formado, em geral, por um ovário sincárpico, unilocular, com placentação que vai de central-livre a basal, quando o número de óvulos é reduzido. A semente possui perisperma, i.e. tecido nutritivo diplóide derivado diretamente do megasporângio, sendo o endosperma reduzido ou ausente e o embrião alongado, curvo, ocupando a região periférica da semente. Além das características morfológicas, a perda do íntron *rp12* é uma sinapomorfia genética estrutural do cloroplasto no grupo.

Molluginaceae está inserida em Chenopodiinae, sugerindo que a presença de antocianina na família seja uma reversão. Chenopodiinae, definida pela presença de betalaínas, no entanto, não é sustentada e uma topologia que a confirmasse seria muito menos parcimoniosa. Portulacaceae é polifilética e existe um clado de plantas suculentas contendo Cactaceae, Basellaceae, Didiereaceae e Portulacaceae, caracterizadas pelo pólen pantoporado que deve ter aparecido diversas vezes no grupo.

Grande parte do grupo nuclear de Caryophyllales possui fotossíntese via C_4

(síndrome Kranz, nas dicotiledôneas, conhecida apenas em Boraginaceae, Compositae, Euphorbiaceae e Zygophyllaceae). Phytollaceae possui apenas via C₃, e por isso foi considerada uma família basal. A presença de C₄ está diretamente associada à irradiação da ordem em ambientes áridos, com alta luminosidade, sugerindo que exista uma pré-adaptação facilitadora do aparecimento dessa síndrome de maneira independente em alguns grupos. Em Cactaceae e Aizoaceae, a fotossíntese ocorre via metabolismo do ácido crassuláceo (CAM) e para tanto utilizam enzimas da síndrome Kranz. Apesar da fotossíntese via CAM ser menos eficiente, ela é mais eficaz na conservação de água, já que os estômatos abrem-se apenas à noite. Essas vias também se adequam a ambientes salinos.

Caryophyllaceae

Ervas, raramente subarbustos com ramificação geralmente dicotômica; caule espessado nos nós, produzindo antocianinas. Estípulas geralmente ausentes (presentes em Paronychioideae). **Folhas** opostas, às vezes soldadas na base, simples, inteiras, geralmente estreitas, penínervas. Inflorescências terminais, cimosas, geralmente dicasiais, às vezes reduzidas a apenas uma flor. **Flores** geralmente bissexuadas, protândricas, falsamente diclamídeas, geralmente pentâmeras, actinomorfas, hipóginas, apresentando um androginóforo (às vezes também denominado de antóforo) entre o perianto (“cálice”) e os estaminódios (“corola”). Tépalas sepalóides (4)5, imbricadas, livres (conadas em tubo nas Silenoideae); “pétalas” (estaminódios petalóides) (4)5, unguiculados, geralmente bilobados, articulados (às vezes ausentes em algumas Paronychioideae). **Estames** 4-10, livres a conados em tubo na base, então freqüentemente adnatos às “pétalas”; base dos estames externos geralmente nectarífera. **Ovário** 2-5-carpelar, sincárpico, unilocular, estiletos geralmente distintos; placentação central-livre ou basal, 1 a numerosos óvulos. **Fruto** cápsula loculicida, deiscente por valvas ou dentes apicais, raramente um utrículo. X = 5-19.

As Caryophyllaceae têm sido sustentadas como monofiléticas por diferentes seqüências de DNA, embora seu relacionamento com as demais famílias da ordem ainda não esteja completamente esclarecido. Alguns trabalhos colocam Caryophyllaceae como grupo irmão das demais Caryophyllales (Mabry 1973, 1976). Essa hipótese parece estar de acordo com

a distribuição de pigmentos florais que opõe as Caryophyllaceae e as Molluginaceae às demais famílias pela presença de antocianinas. No entanto, outros estudos indicam que as Caryophyllaceae podem ter evoluído a partir de ancestrais portadores de betalaínas (Downie & Palmer 1994a,b). Neste caso, a presença de antocianinas na família seria uma reversão.



Caryophyllaceae: *Silene* (à esquerda) e *Arenaria* (à direita).

A família inclui cerca de 85 gêneros e mais de 2.000 espécies, possuindo distribuição predominantemente temperada e subtropical, no hemisfério norte, com centro de diversidade na região do Mediterrâneo, onde ocorrem os maiores gêneros: *Silene* (ca. 800 spp.), *Dianthus* (300), *Arenaria* (200) e *Gypsophila* (125). No Brasil, ocorrem cerca de 20 espécies em 10 gêneros (Cláudia). A maioria dos grupos nativos apresenta flores inconspícuas, principalmente dos gêneros *Paronichia*. Tradicionalmente, três subfamílias são reconhecidas, Silenoideae, Alsinoideae e Paronychioideae, mas essa divisão não tem sido sustentada em estudos filogenéticos

Ocorrem principalmente em regiões abertas ou perturbadas. São polinizadas por lepidópteros no caso de flores tubulosas, ou abelhas e moscas quando as flores são menores, e dispersadas principalmente pelo vento ou por epizoocoria. A importância econômica da família parece restrita a espécies cultivadas pelas flores, especialmente nos gêneros *Dianthus* (cravo), *Gypsophila* e *Silene*.

Amaranthaceae (incl. Chenopodiaceae)

Ervas ou subarbustos, algumas vezes trepadeiras ou plantas suculentas, geralmente com fotossíntese C₄, produzindo betalaínas. Estípulas ausentes. **Folhas** opostas ou alternas, simples, inteiras, às vezes lobadas ou dissectas, penínervas, freqüentemente com anatomia Kranz. Inflorescências determinadas, terminais ou axilares, freqüentemente congestas, com as cimas secundariamente agrupadas em espigas ou capítulos. **Flores** bissexuadas, freqüentemente protogínicas, raramente unissexuadas, monoclamídeas, actinomorfas, hipóginas, geralmente associadas a brácteas e bractéolas

papiráceas ou membranáceas. Tépalas 3-5, imbricadas, livres, membranáceas ou papiráceas e escariosas. **Estames** em número igual ao das tépalas, opostos a elas, livres ou conados formando um tubo, nesse caso, com filetes alternando com dentes ou lobos chamados pseudo-estaminódios; grãos de pólen poliporados. **Ovário** 2-3-carpelar, sincárpico, unilocular; placentação basal, 1 a poucos óvulos, raramente placentação central-livre com numerosos óvulos (*Celosia*). Disco nectarífero ou nectários livres entre o androceu e o gineceu. **Fruto** cápsula, aquênio ou pixídio, geralmente associado às tépalas e bractéolas persistentes. $X = 6-13, 17$.

Até recentemente, Chenopodiaceae era mantida como família distinta de Amaranthaceae. Análises cladísticas com dados moleculares, entretanto, indicaram que as Chenopodiaceae formam um grupo parafilético, com as Amaranthaceae compondo um clado derivado. Os principais caracteres que as diferenciavam eram portanto sinapomorfias de Amaranthaceae e simplesiomorfias de Chenopodiaceae, incluindo as tépalas, respectivamente, escariosas ou membranáceas, e os estames, monadelfos ou livres. As Chenopodiaceae incluíam principalmente representantes temperados e as Amaranthaceae representantes tropicais. Em outros pares de famílias tradicionais tipicamente tropicais e temperadas, também tem se mostrado que uma delas é parafilética em relação à outra (Judd et al. 1994). Na maioria dos casos, entretanto, o grupo temperado está incluído no tropical, diferente do que ocorre no caso específico Amaranthaceae-Chenopodiaceae, onde o grupo tropical (Amaranthaceae) representa o grupo mais recente, surgido de um predominantemente temperado (Chenopodiaceae).

Amaranthaceae inclui cerca de 169 gêneros e 2.500 espécies, possuindo distribuição cosmopolita, mas especialmente freqüente em áreas secas ou salinas, ou ocorrendo como ruderais. Os maiores gêneros são: *Atriplex* (300 spp.), *Gomphrena* (120), *Salsola* (120), *Alternanthera* (100), *Chenopodium* (100), *Ptilotus* (100) e *Suaeda* (100). No Brasil, existem cerca de 13 gêneros e 100 espécies. Há gêneros particularmente diversos em áreas campestres (*Gomphrena* e *Alternanthera*) e em restingas, sobre solos salinos (*Iresine* e *Blutaparon*), enquanto *Chenopodium* e *Amaranthus* incluem espécies ruderais.

São polinizadas pelo vento ou por insetos, especialmente abelhas, e dispersada

principalmente por epizoocoria ou anemocoria. A família possui algumas espécies de importância econômica, destacando-se a beterraba (*Beta vulgaris*; e a acelga, var. *cycla*), cujas raízes e folhas são usadas na alimentação e é uma das principais fontes de sacarose nos países do hemisfério norte, extraída da raiz. Outra espécie amplamente usada na alimentação é o espinafre (*Spinacia oleracea*). Sementes de espécies de *Amaranthus* e *Chenopodium* são usadas na fabricação de farinha, especialmente em países da América Central. Espécies de *Atriplex* conseguem crescer em solos salinos, acumulando sal em seus tecidos; por isso, têm sido usadas em processos de dessalinização do solo, principalmente no Nordeste. *Chenopodium ambrosioides* (mastruz) é usado como anti-helmíntico.



Amaranthaceae: *Alternanthera tenella* (acima, à esquerda) e *Cellosia argentea* (acima, à direita); note a flor monoclamídea e os seis estames nitidamente soldados na base. A beterraba (abaixo, à esquerda) e o espinafre (abaixo, à direita) são espécies da família com elevado valor nutritivo.

Phytolaccaceae

Ervas ou arbustos, raramente árvores; cristais de oxalato de cálcio (rafídios) presentes. Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, simples, inteiras, penínérveas. Inflorescências indeterminadas, geralmente racemos ou espigas, terminais. **Flores** bissexuadas, monoclamídeas, inconspícuas, actinomorfas, hipóginas. Tépalas 5, sepalóides, imbricadas, livres. **Estames** 10-∞, livres a ligeiramente conados na base. **Ovário** tri a multicarpelar, sincárpico ou apocárpico, tantos lóculos quanto são os carpelos; placentação axilar, 1 óvulo por lóculo. Disco nectarífero geralmente presente. **Fruto** baga.

Phytolaccaceae inclui quatro gêneros e cerca de 30 espécies (25 em *Phytoloca*),

possuindo distribuição predominantemente tropical. São geralmente plantas tóxicas que, dentre outros efeitos, provocam irritação alérgica. No Brasil, aparecem como arbustos com caule ligeiramente suculento, ocorrendo principalmente em borda de florestas em clima mais frio. A maior parte dos gêneros tradicionalmente incluídos em Phytolaccaceae foi segregado em duas outras famílias, Petiveriaceae e Stegnospermataceae, pois sua inclusão tornava as Phytolaccaceae polifiléticas. Assim, a família ficou restrita basicamente a subfamília Phytolacchoideae.

Petiveriaceae

Arbustos ou árvores; cristais de oxalato de cálcio (rafídios) presentes. Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, simples, inteiras; venação pinada. Inflorescências indeterminadas, racemosas ou espigas, terminais. **Flores** bissexuadas, monoclamídeas, actinomorfas, hipóginas. Tépalas 4, sepalóides, imbricadas, livres. **Estames** 4-∞, livres. **Ovário** unicarpelar, unilocular; placentação basal, 1 óvulo. **Fruto** drupa, aquênio ou sâmara.



Petiveriaceae: *Rivina humilis*

As Petiveriaceae compartilham com as Phytolaccaceae a inflorescência racemosa e, em alguns casos, são incluídas naquela família, dentro da subfamília Rivinioideae. Diferenciam-se, no entanto, pelas flores predominantemente tetrâmeras e pelo ovário unicarpelar, com apenas um óvulo basal. A família inclui cerca de cinco gêneros e umas 80 espécies, possuindo distribuição predominantemente tropical. Os maiores gêneros são *Rivina* (ca. 45 spp.) e *Seguiera* (30), ambos presentes no Brasil. Espécies de diferentes gêneros apresentam forte odor de alho, destacando-se espécies de *Petiveria* (conhecidas pelo nome de guiné) e *Gallesia* (pau-d'alho).

Nyctaginaceae

Arbustos ou árvores, menos freqüentemente ervas; cristais de oxalato de cálcio (rafídios) presentes. Estípulas ausentes. Folhas opostas, simples, inteiras, penínérveas. Inflorescências determinadas, axilares ou terminais, geralmente apresentando brácteas conspicuas. **Flores** geralmente bissexuadas, monoclamídeas, actinomorfas, hipóginas. Tépalas geralmente 5, conadas, formando um perianto tubuloso, com base geralmente carnosa e verde, diferenciada da porção distal petalóide; a prefloração é tipicamente induplicada (valvar ou torcida), resultando na diferenciação da parte distal do perianto em áreas mesotépalas membranáceas e áreas externas das tépalas ligeiramente espessadas. **Estames** (-1)5(-40), livres a ligeiramente conados na base, geralmente de tamanhos distintos. **Ovário** unicarpelar, unilocular; placentação basal, 1 óvulo. Disco nectarífero em torno do ovário. **Fruto** aquênio, geralmente envolvido pela porção basal carnosa do tubo do perianto, freqüentemente com tricomas uncinados ou glandulares.



Nyctaginaceae: *Bougainvillea* (note as flores arranjadas em grupos de três, cada qual subtendida por uma bráctea vistosa).

Nyctaginaceae inclui 31 gêneros e cerca de 400 espécies, possuindo distribuição predominantemente tropical. Os maiores gêneros são *Neea* (ca. 80 spp.), *Guapira* (55), *Mirabilis* (50) e *Pisonia* (40). Todos, exceto *Mirabilis*, possuem espécies nativas do Brasil. Além destes, podemos encontrar espécies de *Boerhavia* e *Bougainvillea*. A polinização é realizada por lepidópteros ou himenópteros, enquanto passáros muitas vezes pilham as flores, não constituindo polinizadores legítimos. A dispersão pode ser por anemofilia, epi ou endozoocórica. Algumas espécies são utilizadas na medicina popular, mas a grande importância econômica da família é seu potencial ornamental, destacando-se *Bougainvillea* (três-marias ou primavera) e *Mirabilis* (bonina).

Molluginaceae

Ervas ou subarbustos, produzindo antocianinas. Estípulas ausentes ou presentes, freqüentemente multifidas. **Folhas** opostas, alternas ou verticiladas, simples, inteiras, peninérveas, geralmente com anatomia Kranz. Inflorescências cimosas e laxas ou flores freqüentemente isoladas e axilares. **Flores** bissexuadas, geralmente pequenas e inconspícuas, aparentemente diclamídeas, pentâmeras, raramente tetrâmeras, actinomorfas, hipóginas. Tépalas sepalóides (4)5, conadas na base; pétalas (estaminódios petalóides) (4)5, eventualmente ausentes ou mais numerosos, conados em um tubo na base. **Estames** 10, raramente 5 ou numerosos, livres ou com filetes conados na base. **Ovário** 2-5-carpelar, sincárpico, tantos lóculos quanto os carpelos, septos em geral não alcançando o ápice do ovário, estiletos distintos; placentação axilar, 1 a numerosos óvulos por lóculo. **Fruto** cápsula loculicida ou transversal; sementes numerosas, eventualmente ariladas. X = 9.

As Molluginaceae são às vezes tratadas como parte de Aizoaceae, das quais diferem pelo hábito não suculento e flores hipóginas. Juntamente com Caryophyllaceae, Molluginaceae diferencia-se das demais famílias de Caryophyllales pela ausência de betalainas e produção de antocianinas. A família inclui 13 gêneros e mais de 100 espécies, possuindo distribuição tropical e subtropical, mas ocorrendo principalmente na África, geralmente em regiões áridas ou ambientes perturbados. Os maiores gêneros são *Pharnaceum* (ca. 25 spp.), *Limeum* (20), *Mollugo* (15) e *Glinus* (10). No Brasil, estão representados *Mollugo*, *Glinus* e *Glischrothamnus*, incluindo menos de 10

espécies. A produção de néctar sugere a polinização por insetos



Molluginaceae: *Mollugo verticillata*.

Portulacaceae

Ervas suculentas apresentando metabolismo CAM. Estípulas freqüentemente reduzidas a pequenas escamas ou tufo de tricomas. **Folhas** opostas ou alternas, simples, inteiras, peninérveas (nervuras geralmente inconspícuas). Inflorescências determinadas, muitas vezes congestas e reduzidas a glomérulos terminais. **Flores** geralmente bissexuadas, monoclamídeas, actinomorfas, hipóginas a períginas (até epígina em *Portulaca*), associadas a 2 bractéolas sepalóides que simulam um cálice. Tépalas 5-6(-∞), petalóides, livres, imbricadas. **Estames** isômeros, opostos às tépalas, ou ocorrendo em menor ou maior número que as tépalas, livres a ligeiramente adnatos às tépalas; grão de pólen tri a polycoporado, espinuloso. **Ovário** 2-3-carpelar, sincárpico, unilocular; placentação central-livre ou basal, ∞-1 óvulos. Disco nectarífero ou nectários individuais presentes. **Fruto** cápsula loculicida ou pixidial; sementes com ou sem carúncula. X = 6-12.

A relação filogenética das Portulacaceae ainda é controversa. Estudos recentes apoiam a exclusão das Didieraceae e Basellaceae, mas deixam dúvidas quanto ao monofiletismo da família. Portulacaceae inclui cerca de 20 gêneros e mais de 450 espécies, estando distribuída predominantemente no Novo Mundo, geralmente em áreas secas. Os maiores gêneros são *Calandrinia* e *Portulaca*; em ambos,

o número de espécies é bastante impreciso, podendo variar de 50 a 150; *Claytonia* (ca. 35 spp.) e *Talinum* (30) também estão entre os gêneros mais diversos da família. *Portulaca* e *Talinum* são os gêneros melhor representados no Brasil. A família é principalmente entomofílica e a dispersão de várias espécies é realizada por aves ou formigas, mas também pelo vento ou pela água. As flores ficam abertas por pouco tempo, de modo que horários de antese distintos em espécies relacionadas podem funcionar como isolamento reprodutivo efetivo. Algumas espécies de *Portulaca* (e.g. *P. grandiflora*) são cultivadas como ornamentais no Brasil, geralmente denominadas beldroega ou onze-horas porque a antese ocorre nesse horário. Folhas de *Portulaca oleracea* e de espécies de *Talinum* (língua-de-vaca) são consumidas como verduras.



Portulacaceae: *Portulaca grandiflora*.

Cactaceae

Plantas suculentas com metabolismo CAM, de porte variável, desde herbáceas a arborescentes; caule geralmente fotossintetizante (cladódio), cilíndricos, articulados e achatados ou costelados, ramificados ou não, formando uma copa aberta, candelabroforme ou plantas globosas. Os ramos apresentam-se diferenciados em um sistema de ramos longos e ramos curtos; os longos produzem folhas fotossintetizantes, os curtos (aréolas) produzem espinhos, gloquídios e flores. Estípulas ausentes. **Folhas** fotossintetizantes geralmente caducas (Opuntioideae) ou ausentes (Cactoideae), raramente persistentes e então alternas, simples, inteiras, com nervuras inconspícuas (Pereskioideae); folhas nos ramos curtos

modificadas em espinhos. Inflorescências fortemente congestionadas, chamadas de cefálio, no ápice de um ramo modificado, ou flores isoladas. **Flores** bissexuadas, monoclamídeas, geralmente vistosas, actinomorfas ou ligeiramente zigomorfas, epíginas (perígena a hipógina em Pereskioideae), hipanto presente acima do ovário, geralmente alongado, recoberto por um prolongamento do ápice caulinar. Tépalas numerosas, espiraladas ao longo do hipanto, livres, imbricadas, passando gradualmente de basais sepalóides a distais petalóides. **Estames** geralmente numerosos, espiralados. **Ovário** tri a multicarpelar, sincárpico, unilocular; placentação parietal (basal em Pereskioideae), muito óvulos. Disco nectarífero presente. **Fruto** baga, externamente apresentando aréolas com espinhos ou gloquídios; sementes numerosas (ariladas em Opuntioideae). X = 11.



Cactaceae: Ocorrem geralmente em ambientes áridos (à esquerda), estando praticamente restrita ao Novo Mundo (à direita), especialmente em regiões tropicais, com *Rhipsalis baccifera* ocorrendo na África e em Madagascar.



Cactaceae: Candelabro (*Cereus*) mostrando o aspecto típico das cactáceas, com folhas reduzidas a espinhos e caule suculento, fotossintetizante (à esquerda). Note os espinhos e gloquídios formando auréolas nos cladódios (à direita, acima) e um gloquídeo em detalhe (à direita, abaixo).

O monofiletismo de Cactaceae é sustentado por características morfológicas e por uma inversão de 6 kb no DNA do cloroplasto (Judd et al. 1999). Prováveis sinapomorfias não moleculares incluem a presença de aréolas com espinhos e/ou gloquídios, flores com hipanto e tépalas numerosas e espiraladas, estames numerosos e frutos do tipo baga. Cactaceae está dividida em três subfamílias. As Pereskioideae

(apenas o gênero *Pereskia*) retêm muitas plesiomorfias, como o caule lenhoso, folhas fotossintetizantes persistentes, inflorescências ramificadas e ovário súpero ou semi-ínfero. Os demais gêneros estão agrupados nas subfamílias Opuntioideae e Cactoideae que, em conjunto, formam um grupo monofilético definido pelas flores solitárias e ovário ínfero com placentação parietal. As Opuntioideae são caracterizadas pela presença de folhas caducas apenas nos cladódios jovens (folhas fotossintetizantes persistentes estão presentes no gênero *Quiabentia* do Brasil e Paraguai), gloquídios nas aréolas (tricomas pungentes barbelados), cladódios articulados e semente arilada. As Cactoideae incluem 2/3 das Cactaceae, possuem o cladódio costelado, não articulado, as folhas estão ausentes mesmo sobre os cladódios, não há gloquídios e existe uma deleção de rpoC1 no cloroplasto.



Cactaceae: terrestre (à esquerda) e epífita (à direita).



Cactaceae: *Echinocereus triglochidiatus* (à esquerda) e *Hylocereus undatus* (à direita). Note as flores grandes com muitas tépalas, estames e estigmas livres no ápice.



Cactaceae: *Pereskia grandiflora* (à esquerda) e *Rhipsalis pilosa* (à direita). Note a presença de folhas bem desenvolvidas e a variação na forma e tamanho das flores.

A família inclui aproximadamente 100 gêneros e cerca de 1.900 espécies tipicamente

neotropicais; *Rhipsalis baccifera* ocorre no Velho Mundo, embora sua origem seja questionada. São características de desertos e outras áreas áridas ou semi-áridas, com células parenquimatosas especializadas que armazenam água, cutícula espessa e estômatos encravados na epiderme, folhas reduzidas a espinhos que evitam danos e conseqüentemente a perda de líquidos e finalmente metabolismo via ácido málico que possibilita a realização de trocas gasosas à noite, amenizando a perda de água. Mas existem também grupos ocorrendo como epífitas em florestas úmidas. Os maiores gêneros são *Opuntia* (ca. 200 spp.) *Mammillaria* (170), *Echinopsis* (130), *Cleistocactus* (50), *Echinocereus* (50) e *Rhipsalis* (50). No Brasil, a família possui dois grandes centros de diversidade: a caatinga no Nordeste, onde ocorrem principalmente plantas arbustivas e candelabroiformes (gêneros como *Cereus*, *Pilosocereus*, *Tacinga*) ou globosas (*Melocactus*), e a Mata Atlântica, onde vários gêneros possuem espécies epífitas (*Rhipsalis*, *Epiphyllum*).



Cactaceae: plantação de palma.

São polinizadas por uma grande variedade de animais: abelhas, mariposas, aves ou morcegos, e dispersadas por aves, lagartos, morcegos e roedores, mas também pelo vento, pela água ou mesmo formigas. Espécies de *Opuntia* são cultivadas em regiões secas tropicais de todo o mundo como fonte de alimento alternativo para o gado; na ausência de inimigos naturais, tornou-se praga de difícil controle em algumas regiões, especialmente na Austrália. Na área do Mediterrâneo, é cultivada para alimentar algumas espécies de cochonilha das quais se prepara o corante carmim. Os frutos de muitas espécies são comestíveis, destacando o de *Opuntia ficus-indica* (figo-da-índia), cultivado em mais de 20 países. Os cladódios da palma são utilizados para alimentar o gado no

Nordeste e também fazem parte de um prato típico da região. Muitas espécies são cultivadas como ornamentais ou, às vezes, como cercas vivas, especialmente as do gênero *Pereskia*; mas devido ao crescimento lento, são também extraídas diretamente da natureza o que tem colocado em ameaça algumas espécies mais raras. O peiote (*Lophophora williamsii*) contém um alcalóide alucinógeno, a mescalina, e é usado em rituais religiosos pelos povos tradicionais do México.

POLYGONALES

Polygonales inclui cinco famílias e pouco mais de 2.000 espécies. A relação de proximidade filogenética de Polygonaceae com Caryophyllaceae tem sido sustentada por dados moleculares, e alguns autores (APG 1998, Bremer et al. 2000) incluem as duas famílias numa única ordem Caryophyllales. As Polygonales constituem um grupo morfológicamente heterogêneo embora bem sustentado por dados moleculares (*rbcL*, Williams et al. 1994). Parte desta heterogeneidade pode ser explicada pela especialização de algumas famílias ao hábito carnívoro.

Como nas Caryophyllales, as Polygonales apresentam em geral folhas simples, inteiras e penínervas e o perianto é predominantemente monoclamídeo. Células secretoras isoladas contendo plumbagina (uma naftoquinona), indumento de tricomas glandulares pedunculados com ápice secretando mucilagem, placentação basal e endosperma desenvolvido e amiláceo são características que ajudam a definir as Polygonales (Judd et al. 1999). Por outro lado, possuem antocianinas (vs. betalainas), os plastídeos tipo-P não são característicos e a semente possui endosperma (vs. perispermas) distinguindo-a daquela ordem.

Em Plumbaginoideae, existem tricomas glandulosos no cálice relacionados à dispersão do fruto, com ontogenia semelhante àqueles de famílias relacionadas, em Droseraceae, produzindo enzimas digestivas associadas ao comportamento heterotrófico. Estruturas secretoras de sal, como em Plumbaginaceae, também são encontradas em outras famílias, como Frankeniaceae, Tamaricaceae e Chenopodiaceae (Caryophyllales).

Polygonaceae

Ervas, arbustos, árvores ou trepadeiras; ramos com nós geralmente dilatados, ocasionalmente plantas cactiformes com

cladódios articulados (*Homalocladium*). Estípulas conadas, formando uma ócrea, bainha que envolve o caule, muitas vezes caduca, em geral, deixando uma cicatriz circular no nó. **Folhas** alternas, freqüentemente dísticas, simples, inteiras, penínervas, ocasionalmente palmadas ou pinatissectas. Inflorescências racemiformes ou espiciformes de cimas compostas, cada flor subtendida por um colar escarioso de bractéolas fundidas (ocréola). **Flores** bissexuadas, ocasionalmente unissexuadas (então, plantas geralmente dióicas: *Ruprechtia* e *Triplaris*), monoclamídeas, geralmente trímeras, actinomorfas, hipóginas. Tépalas geralmente 6, em duas séries de 3, ou 5, conadas na base formando um tubo curto ou longo, imbricadas, geralmente petalóides, persistentes, ocasionalmente acrescentes no fruto. **Estames** 2-9, geralmente 6 em dois ciclos de 3, livres a ligeiramente conados na base. **Ovário** (2)3-carpelar, sincárpico, unilocular, às vezes com septos vestigiais na base; placentação basal, 1 óvulo. Nectário em um disco em volta da base do ovário ou glândulas pareadas na base dos filetes. **Fruto** aquênio ou núcula, trígono ou triangular, envolvido pelo perianto persistente e modificado em segmentos alados (e.g. *Triplaris* e *Ruprechtia*) ou o perianto tornando-se carnoso simulando uma drupa (e.g. *Coccoloba*). $X = 7-13$.



Polygonaceae: *Polygonum newberryi* (note as ócreas).

As Polygonaceae formam um grupo natural reconhecido facilmente pela presença da ócrea. Mesmo quando caduca, ela deixa uma cicatriz no nó, o qual também é dilatado. O perianto trímero é pouco usual nas

eudicotiledôneas e parece ser uma condição plesiomórfica na família, de onde deriva o perianto com cinco tépalas, supostamente originado pela fusão de duas tépalas, uma do ciclo externo e a outra do ciclo interno do perianto. A família inclui cerca de 45 gêneros e 1.100 espécies, sendo cosmopolita, mas predominante no hemisfério norte. Os maiores gêneros são *Eriogonum* (ca. 250 spp.), *Polygonum* (200), *Rumex* (200), *Persicaria* (150) e *Coccoloba* (120). No Brasil, ocorrem sete gêneros e cerca de 60 espécies. Espécies de *Coccoloba*, *Triplaris* e *Ruprechtia* ocorrem principalmente como árvores ou arbustos em diferentes ambientes, especialmente em florestas, e de *Polygonum* e *Rumex* como ervas paludosas.

Espécies de *Triplaris* apresentam os ramos ociosos e servem de morada para formigas agressivas que participam da estratégia de defesa da planta contra herbívoros. A polinização é efetuada por abelhas e vespas que visitam as flores a procura de néctar e a dispersão é realizada pelo vento no caso em que os frutos são alados, ou por pássaros no caso de frutos carnosos. *Rheum raphaniticum*, conhecida como ruibarbo, é cultivada por causa dos pecíolos comestíveis. As sementes de *Fagopyrum esculentum* são ricas em amido e usadas para fabricação de farinha. Os frutos de espécies de *Coccoloba* e *Fagopyrum* são comestíveis. Espécies ornamentais são encontradas em *Coccoloba*, mas talvez a espécie mais usada com este fim seja *Antigonon leptopus*, conhecida como mimo-do-céu.

Plumbaginaceae

Ervas, pequenos arbustos ou lianas. Estípulas geralmente ausentes. **Folhas** alternas, eventualmente em roseta, simples, inteiras, penínervas, geralmente providas de glândulas de sal. Inflorescências racemosas ou cimeiras. **Flores** bissexuadas, diclamídeas, pentâmeras, actinomorfas, hipóginas. Sépalas 5, conadas em um tubo, valvares, externamente revestidas por tricomas glandulares multicelulares. Pétalas 5, conadas em um tubo relativamente longo, lobos torcidos. **Estames** 5, opostos às pétalas, filetes livres ou adnatos à corola. **Ovário** pentacarpelar, sincárpico, unilocular; estiletes 5 ou estigma 5-lobado; placentação basal, com 1 óvulo. **Fruto** aquênio envolvido pelo cálice persistente, pixídio ou cápsula. X = 6-9.

Plumbaginaceae, inclui cerca de 27 gêneros e entre 650 e 1.000 espécies, possuindo distribuição ampla, mas concentrada principalmente na região desde o Mediterrâneo

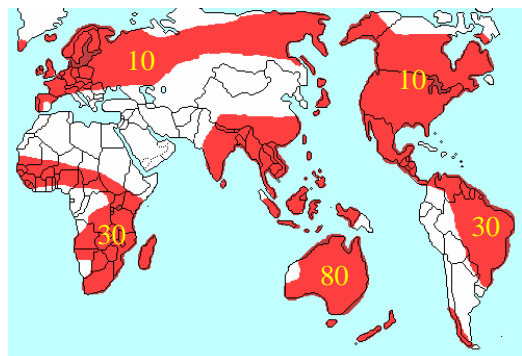
até a Ásia Central, preferencialmente em ambientes montanhoso, frios e secos, ou na zona costeira, sob forte influência marinha. São polinizadas por insetos e o cálice persistente auxilia na polinização pelo vento. No Brasil, ocorrem dois gêneros, *Plumbago* e *Limonium* (= *Statice*). *Plumbago scandens* (bela-emília) é um subarbusto cultivado pelas suas flores azuladas.



Plumbaginaceae: *Plumbago*; note as glândulas no cálice.

Droseraceae

Ervas insetívoras de pequeno porte. Estípulas presentes ou não. **Folhas** alternas, geralmente rosuladas, circinadas, sensitivas, revestidas total ou parcialmente por indumento com tricomas simples e glandulares (secretoras de enzimas digestivas) e emergências secretoras de mucilagem. Inflorescências cimosas. **Flores** bissexuadas, diclamídeas, actinomorfas, hipóginas. Sépalas (4-)5(-8), imbricadas, ligeiramente conadas na base. Pétalas (4-)5(-8), livres, marscerentes. **Estames** 5(15), livres a ligeiramente conados na base. Grãos de pólen 5-15-porados, liberados em tetrades. Ovário 3(-5)-carpelar, sincárpico, unilocular; placentação parietal ou sub-basal, 3-∞ óvulos; estiletes distintos, profundamente bifidos (soldados em um único estilete em *Dionaea*). **Fruto** cápsula loculicida; sementes numerosas, diminutas. X = 10-30.



Droseraceae: Distribuição geográfica da família, apontando o número de espécies por continente.

Droseraceae inclui três gêneros (*Aldrovanda* e *Dionaea* monotípicos) e cerca de 120 espécies, a maioria em *Drosera*. Encontra-se

amplamente distribuída, principalmente na Austrália e na Nova Zelândia, ocorrendo principalmente em solos úmidos, ácidos e pobres em nitrogênio. No Brasil, ocorrem entre 12 (Silva & Giulietti 1997) e 16 (Rivadavia 2003) espécies de *Drosera*. São cultivadas especialmente devido ao curioso mecanismo de captura de insetos, o qual envolve folhas sensitivas. O monofiletismo da família é sustentado com dados moleculares e morfológicos desde que o gênero *Drosophyllum* seja excluído (Williams et al. 1994, Cameron et al. 2002).



Droseraceae: *Drosera* (à esquerda) e *Dionaea* (à direita). Compare as estratégias de captura de insetos: em *Drosera*, através de tricomas glandulosos, e, em *Dionaea*, através do fechamento dos lobos da lâmina foliar.

Em *Drosera*, as folhas são revestidas com tricomas e emergências viscosos nos quais os insetos ficam aprisionados. Em *Dionaea* e *Aldrovanda*, a lâmina foliar é colorida, brilhante e dobrável ao longo da nervura central, a qual possui emergências não glandulares na margem e tricomas sensitíveis (tricomas-gatilho) sobre a face adaxial, de modo que quando um inseto toca no tricoma, as duas metades da folha fecham-se rapidamente aprisionando-o em seu interior (Williams 1976; Juniper et al. 1989).

Próxima de Droseraceae, encontra-se outra família de plantas carnívoras, Nepenthaceae. Monogênica, ela inclui 70 espécies e está restrita ao sudeste da Ásia, norte da Austrália e Madagascar. Apesar de heterotrófica, as adaptações são completamente distintas daquelas encontradas em Droseraceae. Elas possuem ascídios, folhas com pecíolo alado na forma de lâmina foliar, modificada no ápice em um recipiente em forma de jarra. A lâmina foliar é reduzida e parece uma tampa para a jarra. Água fica armazenada no reservatório e os animais que se afogam sofrem decomposição, produzindo detritos consumidos pela planta. As folhas possuem inclusive glândulas que oxigenam a água e evitam o odor desagradável. Algumas formam gavinhas, ajudando no suporte da planta. São plantas diclinas com quatro

sépalas e entre quatro e 24 estames unidos em um andróforo.

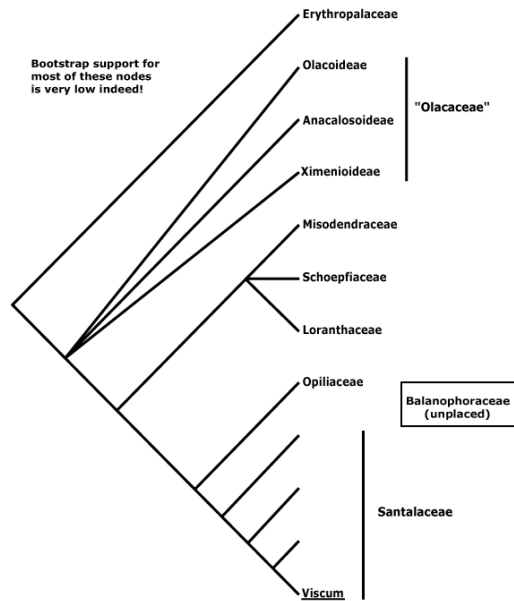


Nepenthaceae: *Nepenthes*. Note o pecíolo em forma de jarra e a lâmina reduzida no ápice.

SANTALALES

Inclui plantas hemiparasitas, ou seja, com folhas fotossintetizantes, mas com raízes modificadas em um haustório que retira água e minerais do xilema do hospedeiro. A relação entre as famílias dessa ordem tem se mostrado instáveis, especialmente devido ao posicionamento de Viscoideae. Esse grupo compartilha com as Loranthaceae uma extrema redução dos óvulos e da placenta. Os óvulos não possuem integumentos e nucelo diferenciados e ficam suspensos em uma massa viscosa derivada da degeneração da placenta. Na frutificação, essa massa passa íntegra no intestino de aves e adere ao ramo do hospedeiro favorecendo a dispersão das plantas. Viscoideae era tratada como uma

família independente por alguns autores (e.g. Cronquist 1981) ou como uma subfamília de Loranthaceae, mas dados recentes apoiam sua inclusão em Santalaceae (APG II 2003). Portanto, os caracteres embriológicos compartilhados com Loranthaceae devem ter surgido por convergência e podem representar adaptações à dispersão e fixação nos ramos dos hospedeiros.



Cladograma das famílias de Santalales.

Cinco famílias são incluídas na ordem: Olacaceae, Opiliaceae, Loranthaceae, Misodendraceae e Santalaceae. Destas, apenas a monogenérica Misodendraceae não ocorre no Brasil, aparecendo nos Andes até o Estreito de Magalhães.

Olacaceae

Árvores, raramente arbustos ou lianas, muitas vezes parasitas de raiz (*Schoepfia* e *Ximenia*); látex ausente ou presente nos ramos jovens (*Heisteria*); espinhos raramente presentes (*Ximenia*). Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, espiraladas ou dísticas, simples, inteiras, penínervas. Inflorescências racemos, panículas ou glomérulos, axilares. **Flores** bissexuadas, raramente unissexuadas, diclamídeas, actinomorfas, hipóginas ou epíginas. Sépalas 4-5, conadas, acrescentes na frutificação. Pétalas 4-5, livres ou conadas na base ou em tubo (*Schoepfia*), valvares. **Estames** isostêmones, opositipétalos, ou diplostêmones, adnados às sépalas ou às pétalas, anteras com deiscência longitudinal; grãos de pólen tricolpados,

tricolporados ou 3-8-porados. **Ovário** 3-(7)carpelar, sincárpico, estigma 3-5-lobado, unilocular com 2-3(7) óvulos em placentação central-livre ou 3-(7)locular com 1 óvulo por lóculo em placentação axilar. Nectário um disco intra- ou extra-estaminal ou glândulas distintas. **Fruto** drupa; semente 1 por fruto. X = 19-20.

Contêm cerca de 180 espécies e 27 gêneros de regiões tropicais e subtropicais. No neotrópico, ocorrem 14 gêneros dos quais *Heisteria* (33 espécies) e *Schoepfia* (23) são os mais diversos. Olacaceae certamente não é monofilética, mas o conhecimento de sua relação com outras famílias de Santalales ainda não permite dividi-la em famílias monofiléticas. Na circunscrição atual, pode ser diagnosticada pela ausência de estípulas, folhas simples e alternas, flores actinomorfas, geralmente isostêmones, com estames opositipétalos, e frutos drupas monospermas, geralmente envolvidas por um cálice acrescente.

Muitas Olacaceae são parasitas de raiz. As flores geralmente produzem odor adocicado e são provavelmente polinizadas por insetos. O cálice acrescente e carnoso, de coloração avermelhada, contrastando com o fruto, provavelmente atrai aves frugívoras como dispersores. Em *Chaunochiton* o cálice auxilia a dispersão pelo vento.



Olacaceae: ameixeira-da-baía (*Ximenia americana*).

Loranthaceae

Hemiparasitas de ramos, arbustivas, raramente árvores parasitas de raiz (*Phthirusa* e *Gaiadendron*), haustório presente, simples ou múltiplo. Estípulas ausentes. **Folhas** opostas, menos comumente alternas ou verticiladas, simples, inteiras, penínérveas, geralmente coriácea a carnosa. Inflorescências espigas, racemos ou umbelas axilares. **Flores** bissexuadas, raramente unissexuadas (plantas dióicas), diclamídeas, actinomorfas, sésseis ou pediceladas, epíginas. Cálice reduzido e circular no ápice do ovário (calículo). Pétalas (4-)6(-9), coniventes em tubo alongado, valvares. **Estames** isostêmones, opostos às pétalas, anteras com deiscência longitudinal, introrsa; estaminódios presentes nas flores femininas; grãos de pólen trilobados ou triangulares, 3-4-aperturados. **Ovário** ínfero, 3-4-carpelar, sincárpico, unilocular, óvulos numerosos, sem nucelo e integumentos definidos, imersos em um corpo central que substitui a placenta (a papila ou mamelão), estigma simples. **Fruto** baga ou drupa; semente geralmente 1, sem testa, com mais de um embrião suspenso em um tecido viscoso. X = 8-12.

Inclui cerca de 900 espécies em 70 gêneros, possuindo distribuição pantropical e subtropical, especialmente no Hemisfério Sul. No Novo Mundo, há cerca de 14 gêneros e aproximadamente 230 espécies, a maioria em *Strutanthus*, *Psittacanthus* e *Phthirusa*. Em classificações mais antigas, Loranthaceae incluía grupos de hemiparasitas posteriormente divididas em Viscaceae, Eremolepidaceae e Loranthaceae. Mais recentemente, Viscaceae e Eremolepidaceae foram reunidas às Santalaceae. Na circunscrição atual, as Loranthaceae são diagnosticadas pelo hábito arbustivo hemiparasita, folhas simples, opostas sem estípulas, flores com cálice reduzido a um calículo, estames opositipétalos, ovário ínfero e fruto carnoso, com embriões livres em uma semente.

As Loranthaceae são parasitas arbustivas de ramos de dicotiledôneas, retirando água e minerais do hospedeiro através de haustórios, mas mantendo atividade fotossintética. A polinização das espécies com flores grandes e tubulosas, como as de *Psittacanthus*, é realizada por pássaros e borboletas, enquanto a das espécies com flores inconspícuas (e.g. *Strutanthus*, *Phthirusa*) deve ser realizada por diferentes grupos de abelhas. A dispersão é realizada quase sempre por aves, razão pela qual essas plantas são conhecidas no Brasil como ervas-de-passarinho. A “semente”

passa intacta pelo trato digestivo das aves e o mamelão viscoso no qual os embriões estão imersos facilita a adesão ao hospedeiro.



Loranthaceae: plântulas e inflorescência de erva de passarinho (*Strutanthus cansjeraefolius*; à esquerda, acima e abaixo, respectivamente) e inflorescências e flores de *Psittacanthus* (à direita).

Santalaceae (incluindo Viscaceae)

Hemiparasitas de ramos, arbustivas, ou árvores parasitas de raiz, haustório presente nas parasitas de ramos, simples ou múltiplos. Estípulas ausentes. **Folhas** alternas ou opostas (Viscoideae), simples, inteiras, penínérveas, comumente coriáceas a carnosas, raramente reduzidas a escamas. **Inflorescências** fascículos, panículas ou espigas e então com um ou mais internós férteis (Viscoideae), axilares ou terminais. **Flores** geralmente inconspícuas, bissexuadas ou unissexuadas (plantas dióicas ou monóicas, Viscoideae), monoclamídeas, actinomorfas, hipóginas ou epíginas. Tépalas 3-5, conadas em tubo, **Estames** isostêmones, opostos e adnatos às tépalas, anteras com deiscência longitudinal; estaminódios ausentes nas flores femininas; grãos de pólen esféricos, 3-aperturados. **Ovário** 3-4-carpelar, sincárpico, unilocular, estigma simples ou trilobado; placentação central-livre, com 1-4 óvulos ou numerosos, sem nucelo e integumento definidos, imersos em um corpo central que substitui a placenta (a papila ou mamelão). **Fruto** baga, noz ou drupa; “semente” geralmente 1, sem testa, com mais de um embrião suspenso em um tecido viscoso. X = 10-15.

Inclui cerca de 1.000 espécies e 45 gêneros, com distribuição quase cosmopolita. Nas Américas, a família é representada por nove gêneros e cerca de 400 espécies, a grande maioria em *Phoradendron* e *Dendrophthora*. A

circunscrição de Santalaceae difere entre os sistemas de classificação. Tradicionalmente, Viscoideae é incluída em Loranthaceae ou tratada como uma ou duas famílias independentes (Viscaceae e Eremolepidaceae). A família é hoje morfologicamente heterogênea, incluindo árvores, arbustos ou ervas hemiparasitas com flores monoclamídeas inconspícuas. Gêneros antes classificados em Santalaceae s.s. (e.g. *Acanthosyris*, *Thesium*) apresentam folhas alternas e placentação central-livre. Os antes classificados em Vicaceae (e.g. *Viscum* e *Phoradendron*) têm folhas opostas e placenta subsituída pelo mamelão, convergência com as Loranthaceae.

São parasitas de ramos ou raízes extraindo água e minerais do xilema do hospedeiro. As flores pequenas são polinizadas por pequenos himenópteros e a dispersão é feita por aves. O mamelão facilita a adesão ao hospedeiro. *Santalum album*, uma espécie do Velho Mundo, produz o sândalo, usado na perfumaria. O visco (*Viscum album*) era usado em rituais pagãos na Europa. De resto, a família tem importância econômica negativa como é o caso de *Acanthosyris paulo-alvini*, que pode matar cacaueiros no sul da Bahia.



Santalaceae: Planta de *Phoradendron serotinum* acima, à esquerda) e detalhe da inflorescência (acima, à direita) e dos frutos (abaixo) de *P. leucarpum*

Balanophoraceae

Holoparasitas de raízes, herbáceas, suculentas, sem clorofila, tubérculos radiculares subterrâneos de onde partem haustórios curtos que se fixam às raízes do hospedeiro. Parte epígea da planta tomentosa, escamosa ou nua, alva, amarelada, rosa, vermelha ou púrpura. Caule com catáfilos que se originam endogenamente dos tubérculos radiculares, não ramificados. **Folhas** escamiformes, sem estômatos, espiraladas. Inflorescência semelhante a um fungo, emergente, terminal, racemosa, espiciforme, algumas vezes globosa, raramente ramificada, amarela a púrpura; pedúnculo com escamas ou bracteado (em *Langsdorffia*, *Lophophytum* e *Scybalium*), nu ou muito reduzido; brácteas escamiformes, triangulares ou peltadas, cobrindo as flores ou caindo antes da antese. **Flores** pequenas, numerosas, actinomorfas, unissexuadas (plantas monóicas ou dióicas), embebidas em camadas de tricomas filiformes (Scybalioidae). As estaminadas agregadas, raramente solitárias, com perianto 3(8)-lobado ou ausente, isostêmones; estames opostos aos lobos do perianto, variavelmente fundidos em sinândrio (filetes soldados entre si na porção inferior). As pistiladas com perianto reduzido ou ausente, hipóginas, ovário 2-3-carpelar, sem definição de lóculos e óvulos; estiletes bilobado (inteiro, em *Langsdorffia*), estigma capitulado, liso, glandular. **Fruto** aquênio, algumas vezes agregado em infrutescência semelhante a um fungo.



Balanophoraceae: Distribuição geográfica (acima); inflorescências femininas de *Balanophora laxiflora* (abaixo, à esquerda) e masculinas e feminina de *B. latisejala* (respectivamente, abaixo, à direita).

Família principalmente tropical, ocasionalmente subtropical, com 18 gêneros e 43 espécies, distribuída nas regiões tropicais da América do Sul até o México, na África do Sul, Austrália e Nova Zelândia. Nos neotrópicos, a família está representada por sete gêneros e 15 espécies. É freqüente no sul do Brasil, sendo representado pelos gêneros *Helosis*, *Scybalium* e *Langsdorffia*. Sua posição próxima as Santalaceae tem sido defendida pela forte similaridade na redução das flores femininas. Entretanto, parece que, na maioria dos parasitas, o gineceu é sujeito a redução. Dessa maneira, esta similaridade pode ser convergência e não evidência de uma relação de parentesco (Hansen, 1980). A classificação da APG II (2003) não posiciona as Balanophoraceae em nenhuma ordem.

A polinização em Balanophoraceae ocorre principalmente por dípteros atraídos por secreções açucaradas, embora tenham sido observados himenópteros em suas inflorescências. Pouco se sabe sobre sua dispersão. Em *Balanophora*, os frutos são praticamente do tamanho e do peso de sementes de orquídeas, e a dispersão pelo vento parece provável. Nas espécies sul-americanas, os frutos são maiores, e a dispersão deve ser realizada por agentes bióticos. Nesses casos, as altas taxas de amido nos tecidos da maioria das espécies devem atrair herbívoros que podem contribuir para a dispersão (Hansen, 1980).

SAXIFRAGALES

Ordem heterogênea, constituída por 11 famílias (sensu APG II 2003) antes posicionadas em três subclasses distintas de dicotiledôneas (Cronquist 1981, Takhtajan 1997). A ordem é mal representada nas Américas, sendo mais diversa no Velho Mundo.

Crassulaceae

Ervas, subarbustos ou arbustos. Estípulas ausentes. **Folhas** alternas, opostas, verticiladas ou em rosetas basais, simples, inteiras ou com margem crenada, peninérveas, lâmina succulenta. Inflorescências cimosas, raramente panículas, axilares ou terminais. **Flores** bissexuadas, raramente unissexuadas (plantas dióicas), diclamídeas, actinomorfas, hipóginas. Sépalas 4-5, livres ou conadas. Pétalas 4-5, livres ou conadas. **Estames** geralmente diplostêmones em um ou dois ciclos, quando em dois ciclos o externo alternipétalo e o interno epipétalo, anteras com deiscência longitudinal; grãos de pólen tricolporados. **Ovário** súpero, (4)5(6)-

carpelar, apocárpico; placenta marginal, com numerosos óvulos. **Fruto** geralmente folículos separados; sementes numerosas. X = 4-22.

Inclui entre 900 e 1.500 espécies em 30 a 35 gêneros de distribuição quase cosmopolita. Os maiores gêneros são *Sedum* (ca. 500 spp.), *Crassula* (250) e *Kallanchöe* (125). A família é pobremente representada no Brasil e nas Américas, sendo mais diversa em áreas com mais de 1.500 metros de altitude, no México, Andes e Cone Sul. Pode ser diagnosticada pelas folhas succulentas, partes vegetativas de coloração avermelhada, flores actinomorfas, ovário apocárpico e fruto formado por folículos distintos.



Photo M. Ibn Tattou
Crassulaceae: *Aeonium arboreum*, endêmica de Marrocos.

Muitas espécies reproduzem-se assexuadamente pela formação de propágulos na margem da folha, razão pela qual são denominadas no Brasil de folhas-da-fortuna. A maioria das espécies apresenta fotossíntese CAM (ou metabolismo ácido das crassuláceas), fixando CO₂ à noite e mantendo os estômatos fechados durante o dia, minimizando a perda de água por transpiração. As flores são possivelmente polinizadas por insetos e as pequenas sementes são provavelmente dispersadas pelo vento.