

**UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CAMPUS DE BOTUCATU
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

**ASPECTOS ESTRUTURAIS DE ÓRGÃOS REPRODUTIVOS DE SEIS ESPÉCIES
DE EUPATORIEAE (ASTERACEAE), COM ÊNFASE NA ONTOGÊNESE DAS
CIPSELAS E SEMENTES**

JULIANA MARZINEK

**Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, *Campus* de Botucatu, UNESP,
para obtenção do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Botânica), AC:
Morfologia e Diversidade Vegetal.**

**BOTUCATU - SP
- 2008 -**

**UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CAMPUS DE BOTUCATU
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS**

**ASPECTOS ESTRUTURAIS DE ÓRGÃOS REPRODUTIVOS DE SEIS ESPÉCIES
DE EUPATORIEAE (ASTERACEAE), COM ÊNFASE NA ONTOGÊNESE DAS
CIPSELAS E SEMENTES**

JULIANA MARZINEK

**PROF^a DR^a DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA
ORIENTADORA**

**Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia, *Campus* de Botucatu, UNESP,
para obtenção do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Botânica), AC:
Morfologia e Diversidade Vegetal.**

**BOTUCATU - SP
- 2008 -**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO DE AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE

Marzinek, Juliana.

Aspectos estruturais de órgãos reprodutivos de seis espécies de *Eupatorieae* (*Asteraceae*), com ênfase na ontogênese das cipselas e sementes / Juliana Marzinek. – 2008.

Tese (doutorado) – Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, 2008.

Orientador: Prof^a. Dr^a. Denise Maria Trombert Oliveira

Assunto CAPES: 20302002

1. Morfologia vegetal. 2. Botânica.

CDD 581.4

Palavras-chave: Anatomia; Costelas; Endotélio; Frutos; Ovário; Óvulo.

Aos meus pais Paulo e Cecília e ao meu irmão Adriano

Dedico

Agradecimentos

À Prof^a Dr^a Denise Maria Trombert de Oliveira, por ter acreditado na minha volta à anatomia, sempre disposta a oferecer estímulos, ouvir com interesse e ânimo todas as questões, dúvidas e problemas que surgiram no decorrer do trabalho e pela paciência e objetividade em sua orientação.

À Prof^a Dr^a Káthia Socorro Mathias Mourão, por ter “plantado a sementinha dos órgãos reprodutivos” na minha vida, pelos primeiros ensinamentos botânicos e pelas conversas altamente confortantes e produtivas.

Aos taxonomistas Aristônio Magalhães Teles, Rosângela Simão Bianchini e Nelson Ivo Matzenbacher, pela identificação das plantas deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de doutorado.

Aos professores Dr. Roberto Antonio Rodella, pelas importantes observações na minha qualificação; a Dr^a Sílvia Rodrigues Machado, ao Dr. Marcos Sobral, Dr^a Beatriz Appezzato-da-Glória e Dr. Elder Antonio Sousa e Paiva, pelas valiosas dicas e “consultorias” prestadas para a melhoria deste trabalho.

Aos funcionários do Departamento de Botânica da Unesp, especialmente ao Sr. Clemente José Campos, pelo auxílio nas coletas e ao técnico Kleber Alexandre Campos, por todo auxílio no laboratório.

Ao Sr. Nivaldi Antônio Basso, do Centro de Microscopia Eletrônica, IB, UNESP, Botucatu, pelo processamento do material analisado em microscopia eletrônica de varredura.

Aos funcionários da Seção de Pós-Graduação Sérgio Primo Vicentini, Maria Helena Godoy e Luciene de Cássia Jerônimo Tobias, por todo auxílio prestado no decorrer no curso.

Aos funcionários da Biblioteca Marlene e Braz por toda ajuda com o COMUT.

Às professoras Adriana Lenita Meyer Albiero, Nádia Roque e Renata Carmo de Oliveira pelas importantes sugestões na versão final desta tese.

Ao Adriano Silvério (UFRGS) pela paciência para digitalizar textos importantes e enviá-los quando precisei.

Aos colegas de curso: Clívia, Daniela, Inara, Juliana, Leticia, Marco Antonio, Maria Olívia, Mônica, Natália, Pricila, Shirlayne e Valdir pelo agradável convívio nesta jornada.

Ao João Donizeti Denardi, pelas discussões muito proveitosas, pelo “herbie” para as coletas e pela companhia em Belo Horizonte entre tantos outros favores e “quebra-galhos”.

Ao Orlando Cavalari de Paula, pelo apoio imprescindível e incansável, pelas longas conversas anatômicas e por ancorar meus pensamentos.

Aos amigos que, mesmo distantes, sempre estão presentes na minha vida: Ana Flipper, Andersão, Aninha, Cláudia, Esmerê, Ju Bravo, Lu, Pisquí e Pri Albuquerque.

Aos meus pais, pela sólida formação dada até minha juventude, que me proporcionou a continuidade nos estudos até a chegada a este doutorado, pelo apoio financeiro e psicológico, meus eternos agradecimentos.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO GERAL.....	3
REVISÃO DE LITERATURA.....	6
1. A família Asteraceae.....	6
2. Gêneros estudados.....	6
2.1. <i>Campuloclinium</i> DC.....	6
2.2. <i>Chromolaena</i> DC.....	7
2.3. <i>Mikania</i> Will.....	7
2.4. <i>Praxelis</i> Cass.....	7
2.5. <i>Symphyopappus</i> Turcz.....	9
2.6. <i>Vittetia</i> (DC.) R. King & H. Robinson.....	9
3. Aspectos estruturais de órgãos vegetativos.....	9
3.1. Sistema subterrâneo.....	9
3.2. Estruturas secretoras.....	10
4. Aspectos estruturais dos órgãos reprodutivos.....	10
4.1. Flor.....	10
4.2. Fruto.....	12
4.3. Óvulo e semente.....	14
CAPÍTULO I - Estrutura, ontogênese e aspectos ecológicos de cipselas de seis espécies de Eupatorieae (Asteraceae).....	18
Resumo.....	19
Introdução.....	19
Material e métodos.....	20
Resultados.....	22
Discussão.....	26
Referências.....	31
Tabela e ilustrações.....	34
CAPÍTULO II - Costelas <i>versus</i> feixes em ovários e frutos de Eupatorieae (Asteraceae): valor taxonômico de um caráter tradicional?.....	40
Resumo.....	42

Introdução.....	42
Material e métodos.....	43
Resultados e Discussão.....	44
Referências.....	45
Ilustrações.....	47
CAPÍTULO III - Ontogênese seminal de Eupatorieae: um modelo para entender variações funcionais do tegumento e seu papel no aborto de sementes de Asteraceae.....	49
Introdução.....	51
Material e métodos.....	52
Resultados.....	53
Discussão.....	55
Literatura citada.....	59
Tabela e Ilustrações.....	65
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	72
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	73

MARZINEK, J. **ASPECTOS ESTRUTURAIS DE ÓRGÃOS REPRODUTIVOS DE SEIS ESPÉCIES DE EUPATORIEAE (ASTERACEAE), COM ÊNFASE NA ONTOGÊNESE DAS CIPSELAS E SEMENTES.** 2008. 79P. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

RESUMO – As Asteraceae compreendem cerca de 1.600 gêneros e mais de 23.000 espécies de distribuição mundial, excetuando-se os pólos. A família possui ampla ocorrência nos cerrados do estado de São Paulo e a tribo Eupatorieae é a segunda em número de espécies, superada apenas pelas Vernonieae. Tendo em vista a ampla ocorrência da tribo na região de Botucatu e os raros trabalhos anatômicos sobre o grupo, este trabalho visa o estudo de ontogênese de cipselas, partes acessórias como pápus e carpopódio, e da semente, enfatizando características da vascularização de seis espécies, mais especificamente *Campuloclinium macrocephalum* (Less.) DC., *Chromolaena stachyophylla* (Spreng.) R. King & H. Robinson, *Mikania micrantha* H.B.K., *Praxelis pauciflora* (H.B.K.) R. King & H. Robinson, *Symphopappus reticulatus* Baker e *Vittetia orbiculata* (DC.) R. King & H. Robinson, parte delas segregadas de *Eupatorium*. Para isto, foram utilizadas técnicas usuais de processamento para microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura. Verificou-se que as cipselas estudadas apresentam uma camada de fitomelanina, que é secretada pelo mesocarpo externo e é depositada no espaço esquizógeno produzido entre este e o mesocarpo interno, e possui espessura variável entre as espécies. As cerdas dos pápus são vascularizadas em pequena extensão, exceto em *M. micrantha* em que a vascularização é ausente. Em *S. reticulatus*, algumas projeções do pápus são retrorsas e a presença de linha de fratura sob o disco floral, observada apenas nesta espécie, pode indicar processo duplo de dispersão (anemocórico e epizoocórico). Observou-se também que a presença de costelas não reflete a quantidade de feixes vasculares da cipsela e a variação específica é bastante grande, ocorrendo de duas a nove costelas entre as espécies estudadas, não necessariamente acompanhadas de feixes. O estudo da semente revela um padrão geral freqüente dentre as Asteraceae; contudo, um novo padrão de vascularização seminal foi relatado para a família. Nas Eupatorieae estudadas, o papel mais significativo do tegumento é nutritivo, ocorrendo consumo da endotesta externa durante o desenvolvimento seminal. O aborto das sementes também foi relatado, ocorrendo associado à multiplicação desorganizada do endotélio.

Palavras-chave: anatomia, óvulo, ovário, frutos, costelas, endotélio.

MARZINEK, J. **STRUCTURAL ASPECTS OF REPRODUCTIVE ORGANS OF SIX SPECIES OF EUPATORIEAE (ASTERACEAE), EMPHASIZING THE ONTOGENY OF THE CYPSELAE AND SEEDS.** 2008. 79P. DR THESIS – BIOSCIENCES INSTITUTE, UNESP – SÃO PAULO STATE UNIVERSITY, BOTUCATU.

ABSTRACT – Asteraceae comprises approximately 1,600 genera and more than 23,000 species of global distribution, except the poles. The family occurs widely in cerrado vegetation in São Paulo State, Brazil, and the tribe Eupatorieae is the second largest in terms of the number of species, after only Vernonieae. In view of the wide occurrence of this tribe in the region near Botucatu, and the lack of anatomical studies focusing on this group, the present work examined the ontogenesis of cypselae, accessory parts such as the pappus and carpodium, and the seeds themselves, emphasizing characteristics of their vasculature, in six species of Eupatorieae: *Campuloclinium macrocephalum* (Less.) DC., *Chromolaena stachyophylla* (Spreng.) R. King & H. Robinson, *Mikania micrantha* H.B.K., *Praxelis pauciflora* (H.B.K.) R. King & H. Robinson, *Symphiopappus reticulatus* Baker, and *Vittetia orbiculata* (DC.) R. King & H. Robinson, some of them segregated from the genus *Eupatorium*. The analyses employed standard techniques of processing for slide preparation for light and scanning electron microscopy. The cypselae examined have a phytomelanin layer that is secreted by the outer mesocarp and deposited in the schizogenous space produced between the outer and inner mesocarp. The phytomelanin layer exhibits variable thickness among the different species. The pappus bristles are vascularized for short distances, except in *M. micrantha* which shows no vasculature. In *S. reticulatus*, some pappus projections are retrorsely, and a fracture line can be observed on the floral disk that may indicate the existence of two simultaneous dispersal processes (anemochoric and epizoochoric). It was also observed that the presence of ribs does not reflect the number of vascular bundles in the cypsela, and species variability is very large in regards to this character, occurring from two to nine ribs among the species studied, that are not necessarily accompanied by vascular bundles. Examination of the seeds revealed general vasculature patterns frequently seen among the Asteraceae; although a new pattern for the family was registered. Among the Eupatorieae studied, the most important role of the integument is in nutrition, with the outer endotesta being consumed during seed development. Seed abortion was also observed, occurring in association with the unorganized multiplication of the endothelium.

Key words: anatomy, ovule, ovary, fruit, ribs, endothelium.

INTRODUÇÃO GERAL

Asteraceae é a maior família dentro das Eudicotiledôneas, com aproximadamente 1.600 gêneros e mais de 23.000 espécies de ampla distribuição (Anderberg et al. 2007). No Brasil, ocorrem aproximadamente 300 gêneros e 2.000 espécies cosmopolitas (Souza & Lorenzi 2005).

Na família podem ser encontradas ervas, subarbustos ou arbustos com folhas alternas, opostas ou verticiladas. As flores são agregadas em capítulos envolvidos por brácteas e podem ser unissexuais ou bissexuais, algumas vezes estéreis, de simetria radial ou bilateral. As sépalas são altamente modificadas formando o pápus que pode ser persistente ou caduco. As anteras usualmente são conadas. O ovário ínfero possui dois carpelos unidos, com um óvulo unitegmentado de placentação basal (Judd et al. 1999).

À parte da ampla distribuição, chama atenção o fato de a família possuir grande importância nos cerrados (Ratter et al. 1997; Batalha & Mantovani 2001), destacando-se como o grupo mais frequente entre as espécies do estrato herbáceo e subarborescente. Dados de Almeida et al. (2005) indicaram que as tribos com maior número de espécies neste bioma foram Vernonieae, Eupatorieae e Heliantheae, que juntas somaram 73% das Asteraceae levantadas.

Tradicionalmente são reconhecidas, três subfamílias de compostas: Barnadesoideae, Cichorioideae e Asteroideae. Asteroideae é uma subfamília monofilética que compreende dez tribos, dentre as quais se situa Eupatorieae; as sinapomorfias presentes nesta subfamília incluem presença de flores do raio verdadeiras, flores do disco curtamente lobadas, lobos do estilete com áreas estigmáticas separadas em duas bandas marginais, ausência de laticíferos e presença de benzofuranos e benzopiranos (Bremer 1994).

A tribo Eupatorieae é constituída por ervas, subarbustos, arbustos de folhas opostas, raramente alternas. O capítulo é sésil ou com pedicelo distinto. Possui raramente uma flor, podendo conter várias com corolas frequentemente tubulares e nunca amarelas. O estilete é conspicuo, exserto e glabro. As cípselas podem ser obovóides ou oblongas com três a cinco costelas, raramente dez. A tribo compreende 17 subtribos contendo 2.200 espécies em 182 gêneros (Anderberg et al. 2007).

Em Eupatorieae, os frutos são caracterizados pela presença de fitomelanina, substância orgânica formada após a fecundação, que se deposita no espaço esquizógeno formado entre a hipoderme e a zona fibrosa do pericarpo. Esta substância possui importante

papel na proteção do embrião e no processo de germinação da semente. Algumas pesquisas relataram que, no girassol, a camada de fitomelanina serve como barreira mecânica e química contra a penetração de larvas de insetos no fruto (Pandey & Dhakal 2001). Apesar da importância da camada de fitomelanina nas Eupatorieae e Heliantheae, trabalhos estruturais e ultra-estruturais ainda são escassos e pouco se conhece sobre sua ontogênese.

Os capítulos de Asteraceae possuem de uma a centenas de flores, e o espaço restrito para o desenvolvimento dos frutos parece interferir na disposição das costelas na cipsela. Alguns autores, como Cabrera (2002), revelaram que as costelas do fruto são formadas nas regiões onde ocorrem feixes vasculares. Observações preliminares em espécies de Eupatorieae revelaram a inconstância deste caráter, ocorrendo freqüente variação entre número de costelas e de feixes vasculares nas cipselas.

Dentre as peculiaridades estruturais dos frutos de Asteraceae, destacam-se a formação do pápus e do carpópódio. O pápus é um cálice profundamente modificado, que possui grande importância taxonômica, podendo ser utilizado na determinação de espécies como nos trabalhos de Bean (2001), que estudou a tribo Cardueae, e Hood & Semple (2003), que estudaram *Solidago*. Possui também relevante papel na dispersão do fruto (Pijl 1982).

O carpópódio, zona de abscisão da cipsela, está relacionado ao desprendimento do fruto e, conseqüentemente, à dispersão do mesmo (Haque & Godward 1984). Segundo os autores, o carpópódio tem também grande importância para a taxonomia de Asteraceae.

Sementes de Asteraceae foram estudadas por diversos autores, especialmente na Índia (Pandey et al. 1978, 1983; Pandey & Singh 1980, 1982a, 1982b, 1983, 1994). Entretanto, os autores não realizaram análises ontogenéticas, o que dificulta o reconhecimento das funções desempenhadas pelo tegumento ao longo do desenvolvimento.

Trabalhos têm registrado a não ou baixa formação de sementes na família, como em *Smallanthus sonchifolius*, que não produz sementes viáveis (Machado et al. 2004) e *Vernonia linearis*, *V. psilophylla*, *V. sessilifolia* (Sajo & Menezes 1986a, b) nas quais a maior parte das cipselas em cada capítulo não contém sementes em seu interior.

A vascularização de sementes de Asteraceae é um aspecto que exhibe certa variação. Venkateswarlu (1941) verificou diferenças na extensão do feixe anti-rafeal em *Cosmos*, *Emilia*, *Eupatorium*, *Tridax*, *Tagetes* e *Zinnia*. Corner (1976), em seu trabalho sobre sementes de dicotiledôneas apontou além das diferenças na extensão do feixe anti-rafeal, ramificações do mesmo.

Tendo em vista o grande número de espécies de Asteraceae e sua ampla ocorrência por todo o planeta, especialmente no bioma cerrado, a relevância da estrutura de flores e frutos para a sistemática do grupo e os freqüentes trabalhos referentes a peculiaridades na produção de sementes de diversas Asteraceae, o presente trabalho tem por objetivo avaliar a estrutura e ontogênese das cipselas de seis espécies de Eupatorieae, em parte segregadas de *Eupatorium sensu lato*, verificando, especialmente, a vascularização do pericarpo e semente, e relacionando as funções da testa durante o desenvolvimento seminal.

REVISÃO DE LITERATURA

1. A família Asteraceae

Asteraceae é a maior família dentro das Eudicotiledôneas, com aproximadamente 1.600 gêneros e mais de 23.000 espécies de ampla distribuição (Anderberg et al. 2007). No Brasil ocorrem aproximadamente 300 gêneros e 2.000 espécies cosmopolitas (Souza & Lorenzi 2005).

A família é de fácil reconhecimento, principalmente pelos caracteres reprodutivos, como a presença de capítulo altamente modificado e ovário bicarpelar ínfero (Jansen & Palmer 1988). A inflorescência do tipo capítulo ocorre frequentemente em altos níveis de evolução floral, como nas Asteraceae, Euphorbiaceae, Umbelliferae (=Apiaceae) e Dipsacaceae (Leppik 1956, 1960, 1967).

Eupatorieae, compreende 170 gêneros e 2.400 espécies. É concentrada no México, América Central e do Sul, possui vários representantes na América do Norte, mas poucas espécies no Velho Mundo (King & Robinson 1987).

A maioria das Eupatorieae é herbácea ou arbustiva. As folhas são geralmente opostas e trinervadas. São facilmente reconhecidas pelos capítulos discóides com flores alvas, lilases ou azuis. As cípselas são uniformes, a maioria oblonga, com cinco costelas ou, mais raramente, com sete ou dez costelas. O pápus consiste de cerdas ou páleas, algumas vezes escamas, além de poder estar totalmente ausente (King & Robinson 1987).

Na década de 70, o gênero *Eupatorium* foi segregado em inúmeros outros gêneros, levando em consideração microcaracteres que, até então, não eram utilizados ou eram ignorados pelos botânicos (King & Robinson 1970). Em King & Robinson (1987), as segregações do gênero *Eupatorium* estão reunidas. Parte das espécies deste trabalho são resultantes destas separações.

2. Gêneros estudados:

As seis espécies estudadas neste trabalho pertencem aos gêneros abaixo descritos:

2.1. *Campuloclinium* DC, espécie-tipo: *Eupatorium macrocephalum* Less.

Ervas ou subarbustos com muitos ou poucos ramos. Caules cilíndricos, estriados, frequentemente hirsutos. Folhas opostas ou alternas. Flores 30-100 por capítulo, corola rósea ou roxa, tubular. Frutos alongados 4-7 mm alt., prismáticos, com cinco costelas proeminentes, com poucas ou muitas glândulas, carpopódio grandemente aumentado. Pápus com 25-40

cerdas persistentes, escabras, dispostas em uma série, usualmente alongadas, células apicais das cerdas são subagudas a agudas (King & Robinson 1987).

Este gênero possui 40 espécies, que ocorrem na Argentina, Bolívia, Brazil, Colômbia, Guatemala, Honduras, México e Paraguai (Anderberg et al. 2007).

Espécie estudada: *Campuloclinium macrocephalum* (Fig. 1).

2.2. *Chromolaena* DC, espécie-tipo: *Chromolaena horminoïdes* DC.

Ervas ou arbustos, esparsos ou densamente ramificados. Caules cilíndricos a hexagonais, pubescentes. Folhas usualmente opostas ou alternas. Flores 6-75 por capítulo, corolas brancas, azuis, roxas, tubulares. Frutos prismáticos, com 3-5 costelas, pápus com cerca de 40 cerdas escabras delgadas e persistentes, dispostas em uma série, com células apicais agudas (King & Robinson 1987).

Este gênero possui numerosas espécies, produtos de hibridação e ocorre em grande diversidade no Brasil, onde as espécies estão concentradas (King & Robinson 1987).

Espécie estudada: *Chromolaena stachyophylla* (Fig. 2).

2.3. *Mikania* Will., espécie-tipo: *Eupatorium scandens* L.

Lianas, ervas ou arbustos escandentes, às vezes eretos. Caules cilíndricos a hexagonais, estriados ou raramente alados, glabros ou às vezes pubescente. Folhas opostas. Quatro flores por capítulo, corolas usualmente brancas. Frutos prismáticos, com 4-10 costelas, glabros ou com glândulas. Carpopódio curto, cilíndrico. Pápus com 35-60 cerdas escabras, persistentes, com uma ou duas séries, com células apicais freqüentemente obtusas (King & Robinson 1987).

Este gênero possui cerca de 400 espécies pantropicais (Anderberg et al. 2007).

Espécie estudada: *Mikania micrantha* (Fig. 3).

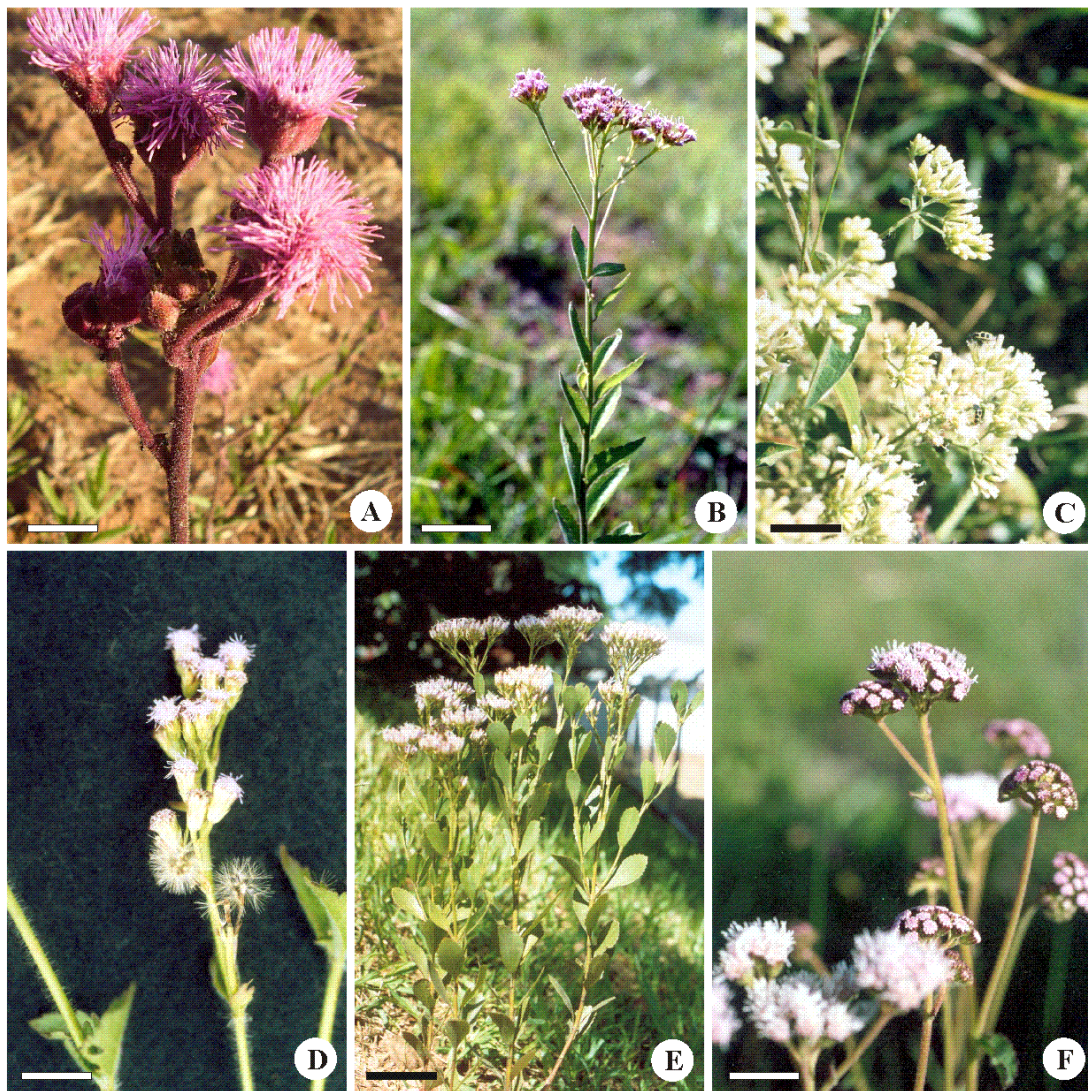
2.4. *Praxelis* Cass, espécie-tipo: *Praxelis villosa* Cass.

Ervas ou subarbustos, eretas ou decumbentes, com ramos esparsos. Caules cilíndricos, com estriações moderadas, glabros ou pubescentes. Folhas opostas ou espiraladas. Flores 25-30 por capítulo, corolas brancas, azuis. Frutos ligeiramente a fortemente comprimidos, com 3-4 costelas, carpopódio distinto, largo, altamente assimétrico. Pápus com

cerca de 40 cerdas escabras persistentes em uma série, com células apicais agudas (King & Robinson 1987).

Este gênero possui cerca de dezesseis espécies na América do Sul e uma espécie originária da Ásia e Austrália (Anderberg et al. 2007).

Espécie estudada: *Praxelis pauciflora* (Fig. 4).



Figuras. 1-6. Aspecto geral das espécies estudadas. 1. *Campuloclinium macrocephalum* (Less.) DC.; 2. *Chromolaena stachyophylla* (Spreng.) R. King & H. Robinson; 3. *Mikania micrantha* H.B.K.; 4. *Praxelis pauciflora* (H.B.K.) R. King & H. Robinson; 5. *Symphyopappus reticulatus* Baker; 6. *Vittetia orbiculata* (DC.) R. King & H. Robinson. Barras = 3 mm (D); 4 mm (B, F); 6 mm (E); 8 mm (C); 16mm (A).

2.5. *Symphyopappus* Turcz., espécie-tipo: *Symphyopappus decussatus* Turcz.

Arbustos eretos ou arvoretas moderadamente ramosas. Tronco cilíndrico, estriado, minimamente puberulento. Cinco flores por capítulo, corola rósea ou roxa. Frutos curtos, prismáticos, com 4-5 costelas, glabros ou com poucas glândulas curtas sem pedúnculo. Carpopódio curto-cilíndrico. Pápus com cerca de 40 cerdas congestionadas, frequentemente em duas séries com células apicais agudas ou obtusas (King & Robinson 1987).

Este gênero possui doze espécies e é restrito para o Brasil, alcançando o Rio Grande do Sul, Goiás e norte da Bahia (King & Robinson 1987, Anderberg et al. 2007).

Espécie estudada: *Symphyopappus reticulatus* (Fig. 5).

2.6. *Vittetia* (DC.) R. King & H. Robinson, espécie-tipo: *Eupatorium orbiculatum* DC.

Arbustos ou subarbustos eretos, lenhosos na base. Tronco cilíndrico, minimamente hirtos. Dez a doze flores por capítulo, corola branca a rósea. Frutos prismáticos, com 7-10 costelas, glandulíferos com poucos ou muito tricomas unicelulares tectores. Carpopódio pequeno, curto-cilíndrico. Pápus com 30-65 cerdas persistentes, em uma série com células apicais nitidamente agudas (King & Robinson 1987).

Este gênero possui duas espécies e é restrito ao Brasil, alcançando os estados de Santa Catarina, Paraná e São Paulo (King & Robinson 1987, Anderberg et al. 2007).

Espécie estudada: *Vittetia orbiculata* (Fig. 6).

3. Aspectos estruturais de órgãos vegetativos

3.1. Sistema subterrâneo

Em Asteraceae, o sistema subterrâneo acumula frutanos (Tertuliano & Figueredo-Ribeiro 1993) e está relacionado à propagação vegetativa (Sajo & Menezes 1986a, b). Tendo em vista a complexidade de sua estrutura, que pode apresentar origem caulinar, radicular ou mista, vários trabalhos ontogenéticos foram realizados para esclarecer a origem do sistema subterrâneo em determinadas espécies, como os de Sajo & Menezes (1986 a, b); Machado et al. (2004); Hayashi & Appezzato-da-Glória (2005); Vilhalva & Appezzato-da-Glória (2006a, b).

Rizzini (1965), analisando a regeneração de plantas do cerrado sujeitas à ação do fogo e do homem, ressaltou o papel da formação de gemas nas raízes para a sobrevivência das

espécies, particularmente em regiões secas. Segundo o autor, ao contrário das sementes, as raízes gemíferas encontram-se protegidas no solo e o sistema subterrâneo mais amplo proporciona nutrição para o desenvolvimento das gemas.

3.2. Estruturas secretoras

A maior parte dos trabalhos estruturais com Asteraceae enfoca as estruturas presentes no grupo. Têm sido encontrados diversos tipos, como hidatódios (Aguilera et al. 2004), ductos (Ascensão & Pais 1988), laticíferos (Vertrees & Mahlberg 1978), cavidades (Monteiro et al. 1995, Milan et al. 2006), idioblastos (Castro et al. 1997, Milan et al. 2006), nectários extraflorais (O'Dowd & Catchpole 1983, Galetto 1995), tricomas (Carlquist 1958, Ascensão & Pais 1987, Ferreira & Janick 1995). Nos estudos referidos, foram abordados aspectos estruturais, ultraestruturais, histoquímicos e ecológicos das respectivas estruturas secretoras.

Castro et al. (1997), analisando a utilização de estruturas secretoras na identificação de gêneros de Asteraceae no cerrado, sugerem uma possível afinidade entre os representantes de Eupatorieae e Heliantheae, devido à constância na presença e posição ocupada por ductos; assim como na presença exclusiva de tricoma unisseriado, filamentosos, recurvados ou não com o formato da célula distal variando de globóide a espatulada somente em indivíduos destas tribos.

4. Aspectos estruturais dos órgãos reprodutivos:

4.1. Flor

As flores de Asteraceae são densamente agregadas em capítulos protegidos por um involúcro de brácteas (Judd et al. 1999). O capítulo é uma estrutura racemosa, de desenvolvimento centrípeto, com a aparência de uma flor simples, onde as brácteas representam as sépalas, as flores do raio as pétalas, enquanto as do disco lembram apenas órgãos reprodutores (Barroso et al. 1991).

Segundo Burt (1977) o involúcro de brácteas possui as seguintes funções: proteção das flores jovens, proteção das flores maduras à noite ou estações rigorosas, atração dos polinizadores e proteção durante o desenvolvimento do fruto.

Na opinião de Carlquist (1957, 1969), a vascularização comparativa é importante ferramenta para demonstrar o curso da evolução da estrutura floral. Em pequenas flores com corolas reduzidas, o suprimento vascular em cada flor também é grandemente reduzido, os feixes dorsais e ventrais podem ser reduzidos em comprimento e, em uma redução extrema,

todo suprimento vascular do carpelo consiste de um pequeno feixe que parte diretamente do estelo receptacular ao óvulo (Chute 1930; Eames 1953; Eames & MacDaniels 1977).

Sancho & Otegui (2000) realizaram um trabalho sobre vascularização e tecido secretor em flores de *Gochnatia polymorpha*; a partir de considerações evolutivas, foi encontrada uma complexa variação de caracteres. Segundo as autoras, isso se deve ao fato de que *Gochnatia* é gênero basal em Asteraceae. Em Mutiseae, é certo que a espécie ocupe posição derivada.

Para Koch (1930a, b), a corola da flor do raio é uma modificação da corola da flor do disco. As corolas das flores de Asteraceae distinguem-se em quatro tipos. O primeiro, chamado de aster, normalmente é encontrado em Asterae, Inulae (*Inula*), Helenieae, Anthemideae, Senecioneae, Calendulae, Arctotideae, Mutisieae e Cichorieae; o segundo, chamado Heliantheae, característico da tribo de mesma denominação; o terceiro tipo é característico de Mutisieae e também recebe o mesmo nome da tribo; e o quarto tipo é chamado de discóide, encontrado em Vernonieae, Eupatorieae, Inulae (exceto *Inula*) e Cynareae.

Manilal (1971) estudou 54 gêneros e 66 espécies entre 12 tribos de Asteraceae e concluiu que as pétalas possuem três traços em contraste com a condição de receber um-traço, mais comum em Angiospermas. O autor concluiu que as corolas bilabiadas e liguladas são modificações do tipo tubular básico.

A especialização de partes da área estigmática que acompanham a face papilosa interna do carpelo constitui o tecido de transmissão (Eames 1977). O tecido pode, ainda ser observado na parede interna do ovário, como registrado por Capus (1878) em trabalho sobre anatomia, histórico e considerações fisiológicas sobre o tecido de transmissão. O autor citou a ocorrência do tecido nestas condições no ovário de Asteraceae, Boraginaceae, Labiatae e Amarillidaceae. De acordo com Lersten (2004), o tecido de transmissão possui as funções: prover orientação física e nutrientes para o tubo polínico. Ainda para o autor, uma terceira possibilidade seria a secreção de substâncias que poderiam estimular ou inibir o tubo polínico.

Segundo Martins & Oliveira (2007), em *Vernonia herbacea* e *V. brevifolia*, a região do tecido de transmissão caracteriza-se por apresentar epiderme interna multisseriada, com células pequenas, mais densas e com núcleos grandes e bem evidentes.

4.2. Fruto

Apesar do fácil reconhecimento morfológico, os frutos de Asteraceae têm sido enquadrados como cipsela ou aquênio, indiscriminadamente. O trabalho de J. Marzinek, O.C. De-Paula e D.M.T. Oliveira (submetido) comparou a anatomia de frutos secos, indeiscentes, uniloculares e monospermicos e avaliou antecedentes históricos, remetendo à padronização de dois termos, diferenciando-os pela origem simples, a partir de ovário súpero (aquênio) ou complexa, proveniente de ovário ínfero (cipsela), situação em que se enquadram as Asteraceae.

Para Grant (1950), o ovário ínfero possui valor adaptativo em flores de espécies visitadas por animais destrutivos. Os elaborados mecanismos de dispersão de Asteraceae consistem de modificações do cálice e outras partes fundidas no topo do ovário ínfero.

Segundo Zohary (1950), a monospermia constitui o último estágio na evolução do fruto. Ainda para o autor, a diferenciação de tipos de fruto no mesmo capítulo, chamada de heterocarpia, é muito bem representada em Asteraceae.

O trabalho de Hess (1938) foi um dos primeiros sobre os tricomas típicos de Asteraceae, denominados *zwillingshaare* (*twin hairs*, ou seja tricomas bisseriados). O autor utilizou os caracteres dos tricomas da cipsela para a delimitação de gêneros. Para Roth (1977), os tricomas bisseriados são importantes para facilitar a fixação do fruto ao substrato após a dispersão.

Lavialle (1912) realizou um extenso trabalho sobre desenvolvimento do ovário e fruto em 45 gêneros e 297 espécies de Asteraceae distribuídas por todas as tribos.

Para a taxonomia, diversos caracteres do fruto como indumento, pápus e carpopódio são muito utilizados para diferenciar espécies e até gêneros.

Vale destacar que numerosos autores prenderam-se a avaliar a estrutura e distribuição de tricomas em cipselas, como: Drury & Watson (1966) em Inuleae, Kynvclová (1970), Källersjö (1985), Bruhl & Quinn (1990), Ouyahya & Viano (1990) em Anthemideae Saenz (1981) em Heliantheae, Leszek et al. (1997) e Pope (1983) em Vernonieae, Leszek et al. (1997) e Wetter (1983) em Senecioneae, Scott (1985), Ritter & Miotto (2006) em Eupatorieae, Blanca & Guardia (1997) e Pak et al. (2001) em Lactuceae, Leszek (1997) em Liabeae; Davies & Facher (2001) e Cabrera (2002) em Mutiseae, Mukherjee & Sarkar (2001) e Hood & Semple (2003) em Astereae.

Trabalhos sobre a anatomia das cipselas de Asteraceae foram realizados por diversos autores, tais como: Pandey et al. (1978), que estudaram a tribo Cichorieae; Pandey & Singh

(1980) e Martins & Oliveira (2007), trabalharam com Vernonieae; Pandey & Singh (1982b) com Senecioneae; Pandey & Singh (1982a) com Heliantheae; Pandey et al. (1983) com Inuleae; Pandey & Singh (1983) com Eupatorieae; Pandey & Singh (1994) com Eupatorieae e Heliantheae. Os frutos de Eupatorieae e Heliantheae possuem uma camada de fitomelanina em seu pericarpo, o que diferencia estas tribos das demais.

Perez-Garcia & Duran (1987) estudaram a anatomia do fruto de *Onopordum nervosum* (Cardueae), mas não avaliaram sua ontogênese; afirmaram que, provavelmente a camada lignificada em paliçada observada na cipsela, pode constituir ser obstáculo para a germinação da semente.

Small (1917), acredita que morfologicamente o pápus é um tricoma em sua natureza. Segundo Ramiah & Sayeeduddin (1958), o pápus, cálice profundamente modificado, possui importante papel na dispersão do fruto e no senso aerodinâmico. A principal função do pápus é aumentar a resistência entre o ar e o fruto em dispersão, prolongando o tempo de queda e aumentando a chance do fruto ser carregado para distâncias maiores (Haberlant 1914 apud Sheldon & Burrows 1973)

O pápus encontrado nas cipselas é uma fonte clássica de informação taxonômica que, dependendo do grau de especificidade das características, pode ser utilizado para identificação de gêneros e até mesmo espécies (Mukherjee & Sarkar 2001).

Bean (2001), em seu trabalho sobre morfologia e terminologia referente ao pápus, estudou Cardueae. Foi apresentada uma proposta de definições para a tribo, visto que, para o autor, há um excesso de termos utilizados na descrição das Asteraceae. Além disso, foram apresentadas descrições e chave de identificação para as espécies baseada nos 28 caracteres analisados.

Hood & Semple (2003), estudaram a variação do pápus em 75 espécies de *Solidago*. Os autores concluíram que as observações anteriores em membros de Astereae não foram acuradas ou suficientemente detalhadas e propõem futuras descrições com auxílio de microscópio.

A zona de separação da cipsela do eixo da inflorescência, chamada de zona de abscisão por Roth (1977), foi descrita no mesmo ano por Robinson (1977) sendo denominada carpopódio. Esta região diferenciada pode ou não constituir uma estrutura especial que facilita a separação (Haque & Godward 1984). Para os últimos autores, como o carpopódio está relacionado à abscisão do fruto, ele é, conseqüentemente relacionado à dispersão do mesmo.

No trabalho de Haque & Godward (1984) foram apresentados novos registros de carpópódios e sua importância taxonômica em 40 espécies de Asteraceae, bem como a evolução desta estrutura, suas funções e possível utilização na taxonomia da família.

4.3. Óvulo e semente

O óvulo de Asteraceae é anátropo, solitário, unitegumentado, tenuinucelado. O tegumento possui de quatro a 18 camadas de células. As sementes são pequenas, contidas na cipsela. Possuem tegumento fino ou papiráceo, multiplicativo ou não. O endosperma pode ser nuclear ou celular, oleoso, persistente ou não (Corner 1976).

Martin (1946), em seu trabalho sobre morfologia interna comparativa das sementes, estudou 156 gêneros de Asteraceae, incluindo 18 espécies de *Eupatorium* e uma de *Mikania*. Em *Eupatorium*, o autor descreveu que os cotilédones são relativamente curtos, ocupando um quarto do comprimento total do embrião.

Venkateswarlu (1941) estudou a vascularização dos óvulos de espécies de *Cosmos*, *Emilia*, *Eupatorium*, *Tagetes*, *Tridax*, *Zinnia*. Descreveu que em *Eupatorium* o feixe rafeal prolonga-se até o terço superior da anti-rafe.

Corner (1976) relatou três tipos de vascularização em Asteraceae: um único cordão que se estende do funículo até a micrópila, um cordão com ramificações pós-calazais e dois cordões funiculares, que se dividem uma vez e emitem vários pequenos cordões pós-calazais.

Em 65 famílias de dicotiledôneas (inclusive em Asteraceae) e sete de monocotiledôneas ocorre uma especialização na epiderme interna do tegumento interno (ou único) do óvulo, denominado endotélio ou tapete tegumentar (Werker 1997). Ainda segundo a autora, o endotélio está envolvido nos seguintes processos: transferência de nutrientes do tegumento para o megagametofito; acúmulo temporário de nutrientes; aparente secreção de enzimas digestivas como amilase e proteinases para o tecido tegumentar adjacente; dissolução de produtos de seu próprio metabolismo e também atuação como uma barreira, prevenindo o crescimento excessivo do embrião e endosperma.

O endotélio é usualmente composto por uma camada, mas pode ser encontrado bisseriado ou multisseriado, como em Asteraceae (Bouman 1984) podendo ser persistente na semente madura (Johri et al. 1992).

Tiagi & Taimmi (1960, 1963) estudaram a anatomia e ontogênese de *Vernonia cinerascens* e *V. cinerea* e constataram falha na formação de sementes em *V. cinerascens*.

Maheshwari & Roy (1952) estudaram o megagametofito e o embrião de *Tridax procumbens* (Heliantheae), descrevendo como anormalidades a presença de poliembrionia e de semente sem endosperma.

Maheshwari & Roy (1952) e Kapil & Sethi (1962a e b) estudaram a ontogênese em Heliantheae, registrando que uma ou duas camadas de endosperma persistem na semente madura. Para Deshpande (1960, 1962), tais camadas são endoteliais.

Padmanabhan (1962) reinvestigou a origem da camada persistente na semente concluindo que a crítica aos trabalhos de Maheshwari & Roy (1952) e Kapil & Sethi (1962) não é válida.

Misra (1964) observou em *Flaveria repanda*, que grande número megagametofitos degenera. O autor revelou duas possibilidades que justifiquem o processo: falha na fusão tripla ou falha total na dupla fecundação, o que faz com que o saco embrionário e o endotélio desenvolvam-se anormalmente.

Cichan & Palser (1982) verificaram que, em *Chicorium intibus* três tipos de desenvolvimento anormal são verificados: proliferação do endotélio; falha na formação do embrião; falha no desenvolvimento do endosperma. Segundo Cooper & Brink (1949), o desenvolvimento tardio do endosperma pode estar associado à apomixia. Além disso, o desenvolvimento das flores e, naturalmente, dos óvulos no capítulo é centrífugo, sendo o aborto nas flores centrais do capítulo, fenômeno comum em Asteraceae (Cooper & Brink 1949).

Davis (1968) estudando *Calostis lappulaceae*, relatou que a esterilidade dos frutos pode ser atribuída à degeneração da célula-mãe do megásporo, colapso do saco embrionário, extrusão do megagametofito no lóculo do ovário ou falha na formação do endosperma seguida de aborto do embrião.

Para Pullaiah (1981), as Heliantheae são bastante interessantes porque possuem grande número de variações: três tipos de saco embrionário podem ser formados entre suas espécies (*Polygonum*, *Allium* e *Fritilaria*), variação nas antípodas, apomixia, polispermia e poliembrionia.

Oliveira (1972), estudando órgãos vegetativos e reprodutivos de *Mikania hirsutissima* var *hirsutissima*, relatou que no fruto existe a “camada esclerosada”, constituída por lignina com pigmento preto. O endosperma possui duas camadas, mas o autor considera a semente como exalbuminosa, porque as células dos cotilédones armazenam todas as substâncias de reserva.

Nas Asteraceae, os processos de reprodução assexuada, ou seja, sem a participação de gametas, têm sido freqüentemente documentados. No grupo, ocorre tanto a reprodução vegetativa, a partir de sistemas subterrâneos complexos e gemíferos, quanto a reprodução apomítica. Na apomixia (ou agamospermia), há formação de sementes que se desenvolvem sem fecundação. Neste tipo de reprodução, quando o embrião se desenvolve a partir de uma célula somática do óvulo, pode ocorrer a formação de sementes férteis, mesmo sem haver união do gameta feminino com o masculino como ocorre na reprodução sexuada (Cavalli 2003)

Bhat et al. (2005) relataram que a apomixia é descrita em mais de 400 *taxa* de plantas com flores, que representam mais de 40 famílias; entre as plantas que possuem apomixia gametofítica, 75% pertencem às famílias Asteraceae, Rosaceae e Poaceae, que constituem 10% das Angiospermas. Para Richards (2003) a agamospermia prevalece em Asteraceae, Rosaceae e Poaceae, desenvolvidas em altas latitudes, sugerindo que certos *taxa* destes habitats são pré-adaptados à agamospermia. O primeiro relato de apomixia em *Eupatorium* foi registrado por Holmgren (1919). Rozemblum et al. (1988) estudaram a apomixia em *E. tannacetifolium*, comparando-a com mais sete espécies. Os resultados sugeriram a importância da apomixia para a estabilização da poliploidia no grupo, sendo este mais um elemento da possível evolução do gênero *Eupatorium*.

Bertasso-Borges & Coleman (1998) analisaram a embriologia e citogenética de *E. pauciflorum* e *E. intermedium*. A formação do embrião em *E. pauciflorum*, invariavelmente, precede a formação do endosperma e o desenvolvimento precoce do embrião é sustentado pelos tecidos que envolvem o saco embrionário; considerando que não há produção de grão de pólen em *E. pauciflorum* e que a formação do embrião é prévia à produção do endosperma, entende-se que *E. pauciflorum* é apomítica.

Posteriormente, Bertasso-Borges & Coleman (2005) estudaram *E. laevigatum*. A apomixia foi relatada em cinco espécies brasileiras de *Eupatorium* e os estudos indicaram que a apomixia é um importante mecanismo de reprodução em muitas espécies e seções do gênero. Dos 3.632 frutos analisados, 28,2% produziram sementes; das sementes produzidas, somente 33,42% germinaram. Os autores concluíram que *E. laevigatum* é apomítica dominante.

Ferrer & Good-Avila (2007) registraram que 68 famílias de Angiospermas possuem algum sistema de incompatibilidade genética. Os estudos de sistemas reprodutivos em 571

espécies de Asteraceae revelaram que cerca de 63% são incompatíveis, 10% é parcialmente incompatível e apenas 27% é compatível.

Byers (1995) analisou a quantidade e qualidade de pólen em populações com baixa produção de sementes de *Eupatorium*, incluindo uma espécie rara, *Eupatorium resinsum*, e uma espécie comum, *Eupatorium perfoliatum*. Os dados indicaram que plantas de *E. resinsum* apresentam 40% de cruzamento incompatível. *Eupatorium perfoliatum* mostrou sinais de auto-compatibilidade em alguns indivíduos. Segundo o autor, é sabido que espécies raras possuem taxa de reprodução sexuada baixa ou inconsistente, quando comparada a espécies congêneres.

Sajo & Menezes (1986a, b) registraram um fato interessante em *Vernonia linearis*, *V. psilophylla* e *V. sessilifolia*, em que a maior parte das cipselas em cada capítulo não transporta sementes em seu interior. Associando-se esta observação ao fato de que todos os rizóforos dessas espécies podem originar novos ramos aéreos em suas porções próximas ao solo, as autoras consideraram que a propagação vegetativa constitui numa importante estratégia reprodutiva nessas plantas, em que a produção seminal está se restringindo.

A tese foi dividida em três capítulos redigidos na forma de artigos científicos, de acordo com as normas das revistas, conforme exigências deste Programa de Pós-graduação

Capítulo I*

* Trabalho elaborado segundo as normas da revista Flora.

Estrutura e ontogênese das cipselas de seis espécies de Eupatorieae (Asteraceae)

Juliana Marzinek,¹ Denise Maria Trombert Oliveira²

¹ Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, UNESP – Universidade Estadual Paulista, CP 510, 18618-000, Botucatu, São Paulo, Brasil.

² Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos, 6627, Pampulha, CP 486, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

Email para correspondência: dmtoliveira@icb.ufmg.br

Resumo

A ontogênese das cipselas e de suas partes acessórias em *Campuloclinium macrocephalum*, *Chromolaena stachyophylla*, *Mikania micrantha*, *Praxelis pauciflora*, *Symphyopappus reticulatus* e *Vittetia orbiculata*, parte delas segregadas do gênero *Eupatorium*, foi estudada em microscopia ótica e eletrônica de varredura. A camada de fitomelanina presente no fruto é secretada pelo mesocarpo externo e possui espessura variável entre as espécies, depositando-se em espaço esquizógeno entre mesocarpo externo e interno. As cerdas dos pápus são vascularizadas, exceto em *M. micrantha*; possuem células projetadas superficialmente, dispostas acropetamente; em *S. reticulatus*, algumas projeções são retrorsas e a presença de linha de fratura sob o disco floral apenas nesta espécie pode indicar processo duplo de dispersão. As numerosas diferenças registradas entre as cipselas estudadas reforçam segregações anteriores do gênero *Eupatorium sensu lato*.

Palavras-chave: anatomia, fruto, Asteraceae, fitomelanina, pápus, carpopódio.

Introdução

A tribo Eupatorieae (Asteraceae) compreende 170 gêneros e 2.400 espécies. É concentrada no México, América Central e do Sul, possui representantes na América do Norte, mas poucas espécies no Velho Mundo (King e Robinson, 1987). *Eupatorium* é um gênero bastante complexo, que vem sofrendo seqüenciadas segregações, as quais foram compiladas por King e Robinson (1987).

Wagenitz (1976) afirma que o estudo da anatomia do fruto é um campo promissor e elucidativo para a sistemática de Asteraceae. Caracteres como indumento (Ritter e Miotto, 2006), pápus (Bean, 2001), carpopódio (Haque e Godward, 1984) e a própria anatomia do pericarpo (Bruhl e Quinn, 1990) ou o conjunto de todos os itens acima citados (Leszek et al., 1997) são utilizados com grande eficiência na delimitação de tribos, gêneros e até mesmo espécies da família.

Os frutos de Asteraceae ainda são pouco estudados, considerando a ampla ocorrência da família por praticamente todos os continentes. Este fato é confirmado pela discordância frente à própria denominação do fruto produzido pelas compostas. Oliveira (2007) e Marzinek et al. (submetido), levando em consideração aspectos anatômicos e históricos, padronizaram a denominação dos frutos de Asteraceae como cipsela, especialmente considerando sua origem complexa.

Um fato que chama a atenção nas descrições das cipselas de Eupatorieae e Heliantheae é sua caracterização como carbonizadas (King e Robinson, 1987); esse aspecto é devido ao depósito de uma rígida camada de fitomelanina, massa orgânica formada após a fertilização, que preenche o espaço esquizógeno formado no pericarpo das cipselas em desenvolvimento (Pandey e Dhakal, 2001).

De modo geral, trabalhos ontogenéticos com órgãos reprodutivos de Eupatorieae são escassos, resumindo-se às iniciativas de Pandey e Singh (1983, 1994). Apesar da importância de Eupatorieae dentre as Asteraceae, não existem trabalhos que enfoquem, simultaneamente, os temas ontogênese, indumento, pápus e carpopódio em espécies do grupo, os quais podem se mostrar relevantes para corroborar as segregações sofridas pelo gênero.

Assim, este trabalho teve como objetivo analisar o desenvolvimento do pericarpo e partes acessórias das cipselas de seis espécies de Eupatorieae, parte delas segregadas de *Eupatorium s.l.* e todas de ampla ocorrência na região do município de Botucatu, estado de São Paulo, Brasil, enfatizando as estruturas mais relevantes taxonômica e ecologicamente.

Material e Métodos

Indivíduos de *Campuloclinium macrocephalum* (Less.) DC., *Chromolaena stachyophylla* (Spreng.) R. King e H. Robinson, *Mikania micrantha* H.B.K., *Praxelis pauciflora* (H.B.K.) R. King e H. Robinson, *Symphopappus reticulatus* Baker e *Vittetia orbiculata* (DC.) R. King e H. Robinson foram coletados em fragmentos de cerrado nas proximidades do Município de Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil. O material foi

herborizado e depositado no Herbário BOTU (Holmgren et al., 1990) sob os números de registro 25.552 a 25.557.

A análise da micromorfologia de superfície das cipselas foi realizada com o material fixado em glutaraldeído (2,5% em tampão fosfato 0,1M e pH 7,3 mantido a 4°C). As amostras foram processadas e montadas em suportes de alumínio, metalizadas com ouro e examinadas em microscópio eletrônico de varredura Quanta 200 (FEI Company), sendo as imagens obtidas digitalmente.

Para os estudos anatômicos, ovários e cipselas, em diversas fases de desenvolvimento, foram fixados em FAA 50 por 48 horas (Johansen, 1940) e conservados em etanol a 70% (Jensen, 1962). O material fixado foi desidratado em série etílica, incluído em metacrilato (Leica®) conforme indicação do fabricante e seccionado em micrótomo rotativo com 6 a 10µm de espessura, em secções transversais e longitudinais; foi corado com azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien et al., 1964) e montado em resina sintética. As lâminas permanentes foram observadas em microscópio de luz Olympus BX41, sendo as imagens também obtidas digitalmente.

Foram realizados os seguintes testes histoquímicos: vermelho de rutênio para evidenciar polissacarídeos e pectinas (Jensen, 1962); floroglucinol acrescido de ácido clorídrico, para paredes lignificadas (Sass, 1951); Sudan IV para substâncias lipídicas; lugol para amido; cloreto férrico acrescido de carbonato de sódio para compostos fenólicos, (Johansen, 1940); reagente de Dragendorff para alcalóides (Yoder e Mahlberg, 1976); azul de bromofenol para proteínas (Mazia et al., 1953).

Os resultados foram descritos ontogeneticamente. Considerando a origem ínfera do ovário, adotou-se a definição de pericarpo *lato sensu*, sendo o exocarpo produzido pela epiderme externa do ovário ínfero, o endocarpo pela interna e o mesocarpo pelas regiões fundamental e vascular.

A distribuição de tricomas foi analisada em microscopia eletrônica de varredura e microscopia ótica. Dez cipselas (n=10) de cada espécie, montadas em glicerina entre lâmina e lamínula, também foram observadas. Foi utilizado o termo escasso (quando os tricomas estavam presentes em até 10% da superfície da cipsela), freqüente (entre 11% e 50%) e abundante (acima de 50%).

A terminologia adotada para as porções projetadas das fibras do pápus foi adaptada de Hickey (1979), considerando-se o ângulo de divergência entre a porção distal das células projetadas e o ápice das cerdas; tais ângulos foram classificados em agudos estreitos

(menor que 45°) e ângulos moderados (entre 45° e 65°). Para a superfície das cerdas, adaptou-se a nomenclatura proposta por Barthlott et al. (1998).

Resultados

Nas espécies em estudo, o ovário de botões florais é ínfero (Fig. 1A), bicarpelar e unilocular (Fig. 1B). Possui formato oblongo, com estrias longitudinais em número variável, mais distinguíveis durante o desenvolvimento do pericarpo.

A epiderme ovariana externa é unisseriada (Fig. 1C), com células cubóides, ligeiramente alongadas no sentido longitudinal (Fig. 1E), vacuoladas e de núcleos evidentes; ocorrem tricomas tectores bisseriados (Fig. 1D), e glandulares uni- e bisseriados, com número de células e densidade variáveis, os quais serão detalhados posteriormente.

O mesofilo ovariano apresenta duas regiões. A externa é composta por células justapostas alongadas no sentido longitudinal; transversalmente, as células subepidérmicas apresentam-se isodiamétricas (Figs. 1C-D). São células vacuoladas e com núcleos evidentes.

O número de camadas do mesofilo externo varia de duas em *Ca. macrocephalum* (Fig. 1C), *Ch. stachyophylla*, *P. pauciflora* e *V. orbiculata*, constituindo cinco a seis camadas de células em *M. micrantha* (Fig. 1F) e *S. reticulatus* (Fig. 1D). Vascularizando o ovário, ainda no mesofilo externo, são observados cordões procambiais com raros elementos vasculares diferenciados (Fig. 1F).

O mesofilo interno apresenta de quatro a cinco camadas de células cilíndricas, dispostas longitudinalmente, de pequeno diâmetro, com evidentes núcleos fusiformes (Fig. 1E). As camadas mais internas possuem grandes espaços intercelulares e formatos irregulares, quando comparadas às camadas externas (Figs. 1C-D, F).

A epiderme interna é unisseriada, pouco evidente em *Ch. stachyophylla*, *P. pauciflora*, *S. reticulatus* (Fig. 1D) e *V. orbiculata*, em *Ca. macrocephalum* (Fig. 1C) e *M. micrantha*, estas células são alongadas longitudinalmente, justapostas, com núcleos evidentes e de grande diâmetro quando comparadas às células do mesofilo interno. Em todas as espécies estudadas, nos locais de união dos carpelos, destaca-se uma região multisseriada de células de pequeno diâmetro, com paredes pécticas e núcleos evidentes, que compõem o tecido de transmissão (Fig. 1F).

No disco floral, observa-se a epiderme unisseriada, revestindo células parenquimáticas alongadas, em variável número de camadas, dispostas obliquamente na

periferia, onde formam a protuberância em que se insere o pápus (Fig. 1G); imersos nesta região, observam-se os traços vasculares das demais peças florais. Em *M. micrantha*, lateralmente a cada feixe que irá irrigar a corola, verificam-se duas cavidades secretoras (Fig. 1H).

O pápus está presente em todas as espécies estudadas, é conato na base e cada cerda é composta por um conjunto multisseriado de células; estas exibem contorno transversal arredondado e são alongadas longitudinalmente; as extremidades distais das células externas projetam-se para o exterior, região onde se abriga o núcleo evidente (Fig. 1G).

Na região basal dos ovários, há a formação de uma protuberância de células parenquimáticas cubóides, com paredes delgadas, que constituem o carpopódio. No botão floral de *Ca. macrocephalum* (Fig. 1A) e *Ch. stachyophylla*, as paredes das células epidérmicas do carpopódio são lignificadas; *S. reticulatus* possui carpopódio assimétrico (Fig. 1I) com as células epidérmicas maiores que as internas e de tamanhos variáveis, dispostas em camada única (Fig. 1J). As demais espécies possuem o carpopódio indistinto da região mediana do ovário. O traço ovular é único e robusto, atingindo a base do lóculo (Fig. 1A).

Durante o desenvolvimento, o exocarpo não se altera (Figs. 2A, C, G, I, K), exceto em *M. micrantha*, que desenvolve cutícula ornamentada (Fig. 2E). A densidade celular do mesocarpo externo aumenta nitidamente em todas as espécies e os núcleos apresentam-se volumosos, como pode ser verificado mais claramente nas Figs. 2C e G.

O evento mais significativo que ocorre no pericarpo jovem é observado no mesocarpo interno, região em que as células mais externas formam numerosas projeções anticlinais em direção ao mesocarpo externo, produzindo meatos esquizógenos evidentes entre os duas regiões mesocárpicas (Figs. 2A-L), mais amplos em *S. reticulatus* (comparar Figs. 2I e J com as demais espécies).

Em *M. micrantha* e *S. reticulatus*, o contorno lobado da parede periclinal interna do mesocarpo externo, em contato com as projeções referidas anteriormente, produz maiores espaços intercelulares (Figs. 2F, J).

Posteriormente, em todas as espécies, a camada periférica externa do mesocarpo interno lignifica-se, constituindo esclereídes.

Inicia-se então o depósito de uma substância escura, a fitomelanina, nos meatos descritos anteriormente, formando uma faixa contínua, espessa e evidente em todas as espécies, mais espessa em *M. micrantha* e *S. reticulatus* (Figs. 2M-X). A fitomelanina não

apresenta reação positiva aos testes histoquímicos submetidos, mas ocupa todo o espaço entre mesocarpo externo e interno.

Em *M. micrantha*, a lignificação das paredes das células externas do mesocarpo interno é tardia; nesta espécie, os espaços esquizógenos entre as duas regiões mesocárpicas são contíguos a espaços intercelulares do mesocarpo externo, de modo que o depósito de fitomelanina ocorre mais irregularmente, ocupando parte destes espaços (Fig. 2R). A fitomelanina é depositada em espaços intercelulares externos aos feixes vasculares em *Ca. macrocephalum* e *S. reticulatus* (Fig. 3A) e *V. orbiculata*. Em *Ch. stachyophylla* (Fig. 3B) *M. micrantha* e *P. pauciflora* a camada é interrompida na região dos feixes. Simultaneamente, o mesocarpo interno colapsa, sendo parcialmente reabsorvido (Fig. 2N).

Observações macroscópicas evidenciam que, em *Ca. macrocephalum*, o depósito de fitomelanina inicia-se na região basal do fruto e se direciona para o ápice. As demais espécies apresentam cipselas menores, que não permitiram esta análise.

Na maturidade, a cipsela assume o aspecto característico da espécie, como pode ser verificado na Fig. 3C. Na região superior do fruto, dois diferentes processos foram observados: após a ocorrência de lignificação das paredes das células mais internas do disco floral (Fig. 3E), as células parenquimáticas periféricas desidratam e ficam colapsadas, retraindo-se (Fig. 3D) na maioria das espécies, e ampliando a abertura entre as cerdas do pápus. Apenas em *S. reticulatus*, observa-se também a ocorrência de lignificação das paredes de uma faixa de células na base do disco floral, que resulta, na maturidade, em uma linha de fratura (Fig. 3F), que produz o desprendimento do disco floral em conjunto com o pápus (Fig. 3G).

As cerdas do pápus também se lignificam durante o desenvolvimento do fruto. Nesta fase, entretanto, ainda se mantêm vivas, inclusive com núcleos conspícuos (Fig. 3E).

O pericarpo maduro apresenta intensa desidratação, principalmente na região intercostal, de modo que a maioria das camadas fica colapsada. Distinguem-se, apenas, algumas células exocárpicas, as fibras, os feixes vasculares e a camada de fitomelanina (Figs. 3H-I). O carpópódio apresenta a superfície lignificada (Fig. 3J).

Na maturidade, o pápus possui aspecto tricomatoso e apresenta-se persistente, cerdoso, isomorfo, com as cerdas ordenadas em um verticilo. O pápus apresenta de 14 a 43 cerdas, variando entre as espécies: 14-16 em *M. micrantha*; 16-19 em *P. pauciflora*; de 17-20 em *Ch. stachyophylla*; 22-25 em *V. orbiculata*; 25-27 em *S. reticulatus* e 40-43 em *Ca. macrocephalum*. As extremidades distais das células projetadas na superfície da cerda

possuem ângulo de divergência sempre agudo que varia de estreito em *Ca. macrocephalum* (Fig. 4A), *Ch. stachyophylla* (Fig. 4B) e *M. micrantha* (Fig. 4C) a moderado em *P. pauciflora* (Fig. 4D), *S. reticulatus* (Fig. 4E) e *V. orbiculata* (Fig. 4F). Essas extremidades possuem ápice agudo, com exceção de *M. micrantha* (Fig. 4C), cujo ápice é arredondado; em *S. reticulatus*, eventualmente, as extremidades celulares também se mostram arredondadas.

Observou-se que a micromorfologia da superfície das cerdas exhibe padrões variáveis, sendo reticulada em *Ca. macrocephalum* (Fig. 4G), com curtas estrias longitudinais em *Ch. stachyophylla* (Fig. 4H), finamente estriada e com as projeções mostrando leve compressão apical em *M. micrantha* (Fig. 4I); a superfície mostra estrias ainda mais sutis em *P. pauciflora* (Fig. 4J) e é lisa em *S. reticulatus* (Fig. 4K) e *V. orbiculata* (Fig. 4L). No pápus de *S. reticulatus*, algumas projeções das cerdas são retrorsamente fletidas (conferir o detalhe da Fig. 4E).

As cerdas dos pápus das espécies estudadas apresentam paredes celulares completamente lignificadas (Figs. 4M-R). A maioria é vascularizada, com exceção de *M. micrantha*, mas a extensão destes feixes varia entre as espécies. Em *Ch. stachyophylla* somente 1,7% de seu comprimento total da cerda é vascularizado; em *Ca. macrocephalum*, apenas 2%; em *P. pauciflora*, são 4%; *S. reticulatus*, 10%; e em *V. orbiculata*, 37% do comprimento de cada cerda apresenta um pequeno feixe vascular.

Na maturidade, o carpopódio é lignificado, simétrico na maioria das espécies (Figs. 4S-U, Y), sendo assimétrico em *P. pauciflora* (Fig. 4V) e *S. reticulatus* (Figs. 4W-X). A superfície do carpopódio varia de indiferenciada em *M. micrantha*, com aproximadamente duas camadas de altura em *Ch. stachyophylla*, uma a três camadas de células diferenciadas em *P. pauciflora*, aproximadamente quatro camadas em *Ca. macrocephalum*, de quatro a seis em *S. reticulatus* e aproximadamente oito em *V. orbiculata*.

O indumento é variável nas cipselas avaliadas, como pode ser visto pela comparação das Figs. 3C (*P. pauciflora*), 3D (*Ch. stachyophylla*) e 3F (*S. reticulatus*). Foram observados cinco tipos de tricomas, dois tectores bisseriados e três glandulares, variando de uni- a bisseriados. A Tab. 1 resume as observações sobre os cinco tipos de tricomas das espécies estudadas, relatando a variação em sua distribuição horizontal (nas regiões costal e intercostal) e vertical (considerando os terços proximal, mediano e distal) da cipsela.

Discussão

A estrutura do ovário das espécies estudadas é típico da tribo Eupatorieae, com epiderme unisseriada com tricomas, mesofilo externo com células mais justapostas, mesofilo

interno composto por células parenquimáticas com amplos espaços intercelulares e epiderme interna com células diferenciadas em duas regiões, formando o tecido de transmissão, conferindo com os trabalhos de Pandey e Singh (1983, 1994), únicos registros anteriores para a tribo.

A coloração enegrecida observada nas cipselas de alguns grupos de compostas se deve à fitomelanina, que inicia seu depósito no espaço esquizógeno entre o mesocarpo externo e interno. Para Roth (1977), esta secreção escura é, aparentemente, originada da desintegração de células, constituindo uma peculiaridade dos espaços lacunares de certos frutos de Asteraceae. Nas espécies deste estudo, não existe desintegração de células e o mesocarpo externo possui características secretoras, como citoplasma denso e núcleo evidente; sendo responsável pela síntese da fitomelanina, depositada no espaço produzido pelas projeções celulares entre mesocarpo externo e interno. Segundo Pandey et al. (1989), os precursores da fitomelanina são sintetizados no retículo endoplasmático das células hipodérmicas (mesocarpo externo) e migram para o espaço esquizógeno, onde a substância seria polimerizada.

Existe uma nítida diferença na espessura da camada de fitomelanina entre as espécies estudadas; *M. micrantha* e *S. reticulatus* possuem a camada mais espessa que as demais, fato que pode ser associado ao maior número de camadas secretoras do mesofilo externo. Pandey e Dhakal (2001), revisando trabalhos sobre fitomelanina nas compostas, destacaram que esta substância possui ação deterrente contra a predação por insetos, a qual foi verificada em trabalhos experimentais com girassol (*Helianthus* spp). Analisando cipselas de *M. micrantha* e *S. reticulatus*, J. Marzinek e D.M.T. Oliveira (dados não publicados) encontraram, respectivamente, 10% e 22% de frutos contendo larvas de insetos. Como estas são espécies com as maiores camadas de fitomelanina aqui registradas, não é possível relacioná-las à ação deterrente. Assim, o papel dessa substância nas cipselas permanece por elucidar.

Dentre as Asteraceae, somente Heliantheae e Eupatorieae possuem fitomelanina, mas o tipo de depósito desta substância é variável entre as tribos. Segundo Robinson (1981) e King e Robinson (1987), esta camada freqüentemente não é interrompida nas costelas em Eupatorieae, enquanto as cipselas possuem interrupções na camada carbonizada, referidas como estriações em Heliantheae (Robinson, 1981). No presente trabalho, *Ca. macrocephalum*, *S. reticulatus* e *V. orbiculata* enquadram-se na generalização para Eupatorieae; em *Ch. stachyophylla*, *M. micrantha* e *P. pauciflora*, contudo, observou-se a

interrupção documentada na camada de fitomelanina na região das costelas, evidenciando que este caráter não é fixo para tribo.

Com relação ao depósito de fitomelanina em *Ca. macrocephalum*, o sentido acrópeto contraria o que foi apontado por Vries (1948) em *Tagetes patula*, espécie de Helenieae (*sensu* Bremer, 1994). Não foram encontradas outras referências sobre este aspecto e nas demais espécies deste estudo, o tamanho reduzido das cipselas e a velocidade com que o processo ocorre limitaram a observação.

O indumento das cipselas de Asteraceae foi estudado por vários autores (p. ex. Drury e Watson, 1966; Wetter, 1983; Blanca, 1997; Mukherjee e Sarkar, 2001) e possui grande valor taxonômico. Para Roth (1977), os tricomas bisseriados são característicos do pericarpo da família e podem ser utilizados para facilitar a fixação do fruto ao substrato. Os tricomas do tipo I e III referidos neste estudo (respectivamente, tector bisseriado, com 4 células, e glandular bisseriado, com pedúnculo composto por quatro a seis células hialinas) são os mais comuns dentre as Eupatorieae estudadas. Dentre as Asteraceae de cerrado estudadas por Castro et al. (1997), o tricoma do tipo IV (glandular e unisseriado com pedúnculo composto de seis a sete células de porção secretora unicelular, ocorre exclusivamente nos representantes de Eupatorieae e Heliantheae. Ritter e Miotto (2006), estudando a micromorfologia de espécies de *Mikania*, relataram que, em *M. micrantha*, são encontrados alguns tricomas simples, pluricelulares, unisseriados e muitos tricomas glandulares na superfície do fruto. Contudo, o tricoma do tipo IV, também encontrado neste estudo para esta espécie, não foi referido pelas autoras.

A análise da ocorrência dos tricomas entre as espécies revela algumas peculiaridades interessantes (conferir Tab. 1), como a distribuição mais homogênea em *P. pauciflora*, que possui somente tricomas tectores bisseriados, o tipo mais característico das Asteraceae, conhecidos como *twin hairs*. A distribuição mais heterogênea é verificada em *V. orbiculata*, que possui o tricoma tector bisseriado e mais dois tipos secretores, todos relativamente abundantes nas regiões intercostais de suas cipselas. Variação entre costelas e região intercostal é distinguível somente em *Ca. macrocephalum*. Considerando a distribuição entre as regiões apical, mediana e basal dos frutos, todas as espécies apresentaram tricomas mais freqüentes próximos aos ápices.

Segundo Roth (1977), a anatomia das cipselas de Asteraceae é característica. A estrutura interna revela certos caracteres utilizados taxonomicamente, principalmente no que se refere à disposição do tecido de sustentação da cipsela, preservado após desidratação. A

análise da ontogênese no estudo de pericarpos secos é bastante elucidativa, principalmente em Asteraceae, em que não persistem muitas camadas definidas na maturidade. Em Eupatorieae, particularmente, só restam a fitomelanina e resíduos de paredes e feixes vasculares, não sendo possível promover comparações entre *taxa*. Trabalhos com aspectos ontogenéticos em Eupatorieae foram realizados por Pandey e Singh (1983, 1994), entretanto os autores relacionaram poucas características relativas à ontogênese.

Haque e Godward (1984) consideraram que o carpopódio, zona de abscisão da cipsela, pode ou não se apresentar desenvolvida em uma estrutura que facilita a separação e, conseqüentemente a dispersão do fruto a qual, segundo King e Robinson (1987), é muito variável em Eupatorieae. Dentre as espécies estudadas, destacam-se *M. micrantha*, em que o carpopódio é indistinto e *P. pauciflora* e *S. reticulatus*, em que a estrutura é nitidamente assimétrica. *Vittetia orbiculata* possui o carpopódio mais diferenciado de todas as espécies estudadas, seguido por *Ca. macrocephalum*. Haque e Godward (1984) estudaram o carpopódio e sua aplicação taxonômica em Asteraceae e verificaram que, dentre as Asteroideae estudadas, *Ca. macrocephalum* possuía o carpopódio mais diferenciado; este dado não é discrepante do presente trabalho, já que os autores não amostraram espécies de *Vittetia*.

Com relação a *M. micrantha*, a análise do disco floral destacou a ocorrência de duas cavidades margeando cada feixe vascular. São raros os relatos de estruturas secretoras internas nas cipselas de Asteraceae embora, em órgãos vegetativos, os registros sejam mais freqüentes. Castro et al. (1997) relataram a presença de ductos nas folhas de *M. officinalis* e Oliveira (1972) observou a presença de elementos secretores nas folhas, flores e frutos de *M. hirsutissima* var. *hirsutissima*; os autores não especificam, contudo, que tipo de secreção ocorre, de mesma maneira que não se pôde detectar secreção nas cavidades aqui amostradas.

Para Stuessy e Garver (1996), o pápus é um dos mais importantes caracteres do capítulo e, segundo Mukherjee e Sarkar (2001), o pápus encontrado nas cipselas de Asteraceae é uma fonte clássica de informação taxonômica que, dependendo do grau de especificidade das características, pode ser utilizado para identificação de gêneros e até mesmo espécies.

Com relação ao pápus, é importante destacar que o sistema vascular pode estar diferenciado ou não. A vascularização do pápus é relatada em algumas espécies de *Helogyne* (Eupatorieae), onde o feixe vascular alcança até a metade do comprimento da cerda (King e Robinson, 1987) e em algumas *Chaenactidinae*, pertencentes à tribo Heliantheae (Robinson, 1981). As cerdas aqui estudadas são vascularizadas, com exceção de *M. micrantha*. A variação

do comprimento do feixe ao longo da cerda mostra claramente a redução estrutural do cálice entre as Asteraceae, reforçando a clássica afirmativa de Cronquist (1955, 1981) e Ramiah e Sayeeduddin (1958) de que o pápus é uma modificação do cálice. King e Robinson (1987) afirmaram que o pápus da maioria das espécies de Eupatorieae é formado por muitas cerdas capilares em uma série, condição considerada primitiva para a tribo; no grupo, o pápus ainda pode ser reduzido a dez ou cinco cerdas, como em *Hofmeisteria*, ou algumas em *Fleischmannia*, podendo também se encontrar totalmente ausente em *Ageratum* e alguns outros gêneros. A presença de vascularização em pequena extensão nas cerdas de Eupatorieae é um indicativo da tendência de redução do número de cerdas, chegando até mesmo à supressão pápus. Sabe-se que o sistema vascular é o mais conservador no vegetal e que sua redução comumente precede a do próprio órgão (Eames e MacDaniels, 1947), como registrado em algumas Eupatorieae.

O pápus possui importante papel na dispersão do fruto, apresentando movimentos higroscópicos que regulam o momento de dispersão (Pijl, 1982). No senso aerodinâmico, a principal função do pápus é aumentar a resistência entre o ar e o fruto em dispersão, prolongando o tempo de queda e aumentando a chance do fruto ser carregado por distâncias maiores (Haberlandt, 1914). A desidratação das fibras do disco floral pode estar relacionada à retração dos tecidos mais periféricos e à abertura das cerdas no pápus, o que favorece a dispersão anemocórica.

Para Stuessy e Garver (1996), o pápus acumula dupla função, separadas ao longo do tempo: na flor, possui somente um papel defensivo, principalmente contra insetos; no fruto, agrega-se o papel dispersor, e este duplo papel é um dos fatores que justificam, em parte, o sucesso evolutivo das Asteraceae. A sugestão do papel defensivo do pápus na flor não encontra respaldo nas espécies estudadas, onde observações pessoais em campo mostraram capítulos completamente destruídos pela predação por insetos.

Embora o padrão típico de Asteraceae seja apresentar cálice persistente, algumas cipselas possuem uma linha de ruptura próxima ao ápice, que destaca todas as cerdas do pápus em uma única estrutura, como uma coroa. Este processo, aqui documentado apenas em *S. reticulatus*, também foi relatado para *Carduus arvensis* por Dandeno (1905). Para o autor, a ruptura facilitaria a germinação, visto que a embebição da semente acontece pela região apical da cipsela. Shimida (1985) relatou que os pápus não decíduos estão relacionados à dispersão da cipsela a maiores distâncias da planta-mãe. Trabalhos experimentais que avaliem detalhadamente a embebição de sementes dispersadas em cipselas são importantes para esclarecer este papel.

Chama a atenção o fato da mesma estrutura, o pápus, poder se relacionar a dois padrões tão distintos de dispersão nas Asteraceae: o biótico, epizoocórico, em que o pápus é carregado na superfície de animais, caso em que as cerdas possuem formato de gancho ou são fletidas; e o segundo padrão seria a dispersão abiótica anemocórica, onde as extremidades das cerdas tendem a ser eretas. O diásporo de *S. reticulatus* tende a associar dois processos: inicialmente, a cipsela se desprende, anemocoricamente, do eixo da inflorescência onde se formou, e após dispersão inicial, as extremidades retrorsamente fletidas, associadas a linha de ruptura existente na cipsela podem favorecer a dispersão biótica.

Pápus capilares de cerdas delgadas e pouco rígidas, como o observado em *Emilia fosbergii*, favorece o transporte pelo vento e, dada a sua flexibilidade, não interfere na fixação do fruto ao substrato (Marzinek et al. submetido). No caso de *S. reticulatus*, se o pápus não fosse destacado da cipsela durante a dispersão, este poderia dificultar o seu contato com o substrato, já que suas cerdas são rígidas e mais espessas. O destaque da coroa do pápus pode significar uma adaptação que facilite a embebição e germinação das sementes de *S. reticulatus*.

Entre as espécies estudadas, as características utilizadas taxonomicamente em Eupatorieae, como pápus, carpopódio, indumento e a própria anatomia da cipsela antes da sua maturação, são muito variáveis e corroboram com as segregações do gênero *Eupatorium*, compiladas por King e Robinson (1987).

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelas bolsas de J. Marzinek e de D.M.T. Oliveira; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Programa BIOTA (Proc. 00/12469-3), pelo auxílio financeiro; ao M.Sc. Aristônio Magalhães Teles, pela identificação das espécies deste estudo.

Referências

- Barthlott, W., Neinhuis, C., Cutler, D., Ditsch, F., Meusel, I., Theisen, I., Wilhelmi, H., 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. Bot. J. Linn. Soc. 126, 237-260.
- Bean, A.R., 2001. Pappus morphology and terminology in Australian and New Zealand thistles (Asteraceae, tribe Cardueae). Austrobaileya. 6, 139-152.

- Blanca, G., Guardia, D., 1997. Fruit morphology in *Tragopogon* L. (Compositae: Lactuceae) from the Iberian Peninsula. Bot. J. Linn. Soc. 125, 319-329.
- Bremer, K., 1994. Asteraceae: Cladistics and Classification. Timber Press, Portland.
- Bruhl, J.J., Quinn, C.J., 1990. Cypselae anatomy in the 'Cotuleae' (Asteraceae-Anthemideae). Bot. J. Linn. Soc. 102, 37-59.
- Castro, M.M., Leitão-Filho, H.F., Monteiro, W.R., 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação do cerrado. Rev. Bras. Bot. 20, 163-174.
- Cronquist, A., 1955. Phylogeny and Taxonomy of the Compositae. Am. Midl. Nat. 53, 478-511.
- Cronquist, A., 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Dandeno, J.B., 1905. The parachute effect of thistle-down. Science. 22, 568-572.
- Drury, D.G., Watson, L., 1966. Taxonomic implications of a comparative anatomical study of Inuloideae - Compositae. Am. J. Bot. 53, 828-833.
- Eames, A.J., MacDaniels, L.H., 1947. An Introduction to Plant Anatomy. 2 ed. McGraw-Hill, New York.
- Haberlandt, G., 1914. Physiological Plant Anatomy. Macmillan, London. *apud* Sheldon, J.C., Burrows, F.M., 1973. The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected Compositae in steady winds with convection. New Phytol. 72, 665-675.
- Haque, M.Z., Godward, M.B.E. 1984. New records of the carpopodium in Compositae and its taxonomic use. Bot. J. Linn. Soc. 89, 321-340.
- Hickey, L.J., 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. in: C.R. Metcalf, L. Chalk (Eds.), Anatomy of the dicotyledons. Clarendon Press, Oxford, pp. 25-39.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H., Barnett, L.C., 1990. Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the world. 8 ed. International Association for Plant Taxonomy, New York.
- Jensen, W.A., 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. W.H. Freeman, San Francisco.
- Johansen, D.A., 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company Inc., New York.
- King, R.M., Robinson, H., 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). Missouri

Botanical Garden, Kansas.

Leszek, P., Vincent, D., Wilson, S.L., 1997. The systematic value of the surface micromorphology and anatomy of cypselae of some members of the Senecioideae, Liabeae and Vernonieae (Asteraceae). *S. Afr. J. Bot.* 63, 382-399.

Mazia, J.C., Bremer, P.A., Alfert, M., 1953. The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromophenol blue. *Biol. Bull.* 104, 57-67.

Mukherjee, S.K., Sarkar, A.K., 2001. Morphology and structure of cypselas in thirteen species of the tribe Astereae (Asteraceae). *Phytomorphology.* 51, 17-26.

O'Brien, T.P., Feder, N., McCully, M.E., 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma.* 59, 368-373.

Oliveira, D.M.T., 2007. Frutos de Asteraceae: contribuição anatômica e ontogenética para resolução de problemas. in: L.M. Barbosa, N.A. Santos-Junior (Eds.), *Botânica no Brasil: pesquisa, ensino e políticas públicas ambientais.* Sociedade Botânica do Brasil, São Paulo, pp. 242-245.

Oliveira, F., 1972. Contribuição para o estudo botânico de *Mikania hirsutissima* D.C var. *hirsutissima*. II. Morfologia externa e anatomia da folha, flor, fruto e semente. *Rev. Farm. Bioquim. Univ. São Paulo.* 10, 15-36.

Pandey, A.K., Dhakal, M.R., 2001. Phytomelanin in Compositae. *Curr. Sci.* 80, 933-940.

Pandey, A.K., Singh, R.P., 1983. Development and structure of seeds and fruits in Compositae: tribe Eupatorieae. *J. Indian Bot. Soc.* 62, 276-281.

Pandey, A.K., Singh, R.P., 1994. Development and structure of seed and fruit in Eupatorieae and Heliantheae (Compositae). *Proc. Natl. Acad. Sci. India.* 64, 115-126.

Pandey, A.K., Lee, W.W., Sack, F.D., Stuessy, T. F. 1989. Development of the phytomelanin layer in fruits of *Ageratum conyzoides* (Compositae). *Am. J. Bot.* 75, 739-746.

Pijl, L.v.d., 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, New York.

Ramiah, N., Sayeeduddin, M., 1958. Homology of the pappus in the light of trichome distribution. *Curr. Sci.* 10, 402-403.

Ritter, M.R., Miotto, S.T.S., 2006. Micromorfologia da superfície do fruto de espécies de *Mikania* Willd. (Asteraceae) ocorrentes no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 20, 241-247.

Robinson, H., 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae

(Asteraceae). *Smithson. Contrib. Bot.* 51, 1-102.

Roth, I., 1977. *Fruits of Angiosperms*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

Sass, J.E., 1951. *Botanical microtechnique*. Iowa State University, Ames.

Shmida, A., 1985. Why do some Compositae have an inconsistently deciduous pappus? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72, 184-186.

Stuessy, T.F., Garver, D., 1996. The defensive rôle of pappus in heads of Compositae. in: P.D.S. Caligari, D.J.N. Hind (Eds.), *Compositae: biology & utilization*. Proceedings of the International Compositae Conference. Royal Botanic Garden, Kew, London, pp. 81-91.

Vries, M.A. de., 1948. Over de vorming van phytomelaan bij *Tagetes patula* L. en enige andere Compositae. Thesis, University of Leiden. apud Hegnauer, R., 1977. The chemistry of the Compositae. in: V.H. Heywood, J.B. Harborne, B.L. Turner (Eds.), *The Biology and Chemistry of the Compositae*. Academic Press, London, pp. 284-335.


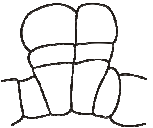
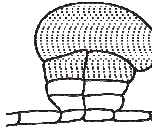
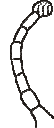
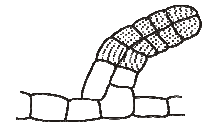
Wagenitz, G., 1976. Systematics and Phylogeny of the Compositae (Asteraceae). *Plant. Syst. Evol.* 125, 29-46.

Wetter, M.A., 1983. Micromorphological characters and generic delimitation of some new world Senecioneae (Asteraceae). *Brittonia.* 35, 1-22.

Yoder, L.R., Mahlberg, P.G., 1976. Reactions of alkaloid and histochemical indicators in laticifers and specialized parenchyma cells of *Catharanthus roseus* (Apocynaceae). *Am. J. Bot.* 63, 1167-1173.

Tabela e Ilustrações

Tab. 1. Tipos* e distribuição de tricomas nas cipselas das espécies estudadas. (A, ápice; M, região mediana; B, base; -: ausente; +: escasso; ++: freqüente; +++: abundante).

Tipo de tricoma																
		Tipo I			Tipo II			Tipo III			Tipo IV			Tipo V		
Espécie	Região	A	M	B	A	M	B	A	M	B	A	M	B	A	M	B
<i>Campuloclinium macrocephalum</i>	costal	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	intercostal	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Chromolaena stachyophylla</i>	costal	++	+	+	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-
	intercostal	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mikania micrantha</i>	costal	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	intercostal	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>Praxelis pauciflora</i>	costal	+++	+++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	intercostal	++	++	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Symphyopappus reticulatus</i>	costal	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	intercostal	-	-	-	++	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vitvetia orbiculata</i>	costal	++	++	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	intercostal	+	+	+	-	-	-	+++	++	+	-	-	-	++	-	-

* Tipo I: tector, bisseriado, 4-células; Tipo II: tector, bisseriado, 4-6 células de conteúdo hialino; Tipo III: glandular, bisseriado, pedúnculo com 4-6 células hialinas, 2-4 células distais globóides a espatuladas com conteúdo denso; Tipo IV: glandular, unisseriado, pedúnculo com 6-7 células, porção secretora unicelular; Tipo V: glandular, bisseriado, pedúnculo com 2-4 células hialinas, 8-10 células distais com conteúdo denso.

Fig.1. Ovário de botão floral. (A, E, G, I) Secções longitudinais; (B-D, F, H, J) secções transversais. (A) *Campuloclinium macrocephalum*; observar as células epidérmicas basais lignificadas (seta). (B) *Mikania micrantha*. (C-D) Detalhe da parede ovariana respectivamente de *Campuloclinium macrocephalum* e de *Symphyopappus reticulatus*. (E) *Campuloclinium macrocephalum*; notar os núcleos fusiformes das células do mesofilo interno (ponta de seta). (F) Detalhe da parede ovariana de *Mikania micrantha*, destacando o tecido de transmissão (*). (G) Detalhe do disco floral de *Praxelis pauciflora*. Notar células externas do pápus que se projetam e apresentam núcleo evidente (seta). (H) Detalhe de parte do disco floral de *Mikania micrantha*, mostrando as cavidades secretoras circunvizinhas aos feixes vasculares. (I-J) Carpopódio de *Symphyopappus reticulatus*. (ca, carpopódio; ie, epiderme interna; im, mesofilo interno; lo, lóculo; oe, epiderme externa; om, mesofilo externo; ov, óvulo; ow, parede ovariana; pa, pápus; pe, pétala; vb, feixe vascular). Barras = 250 μm (A); 150 μm (B, J); 20 μm (C,E); 50 μm (D,F,G,I); 100 μm (H).

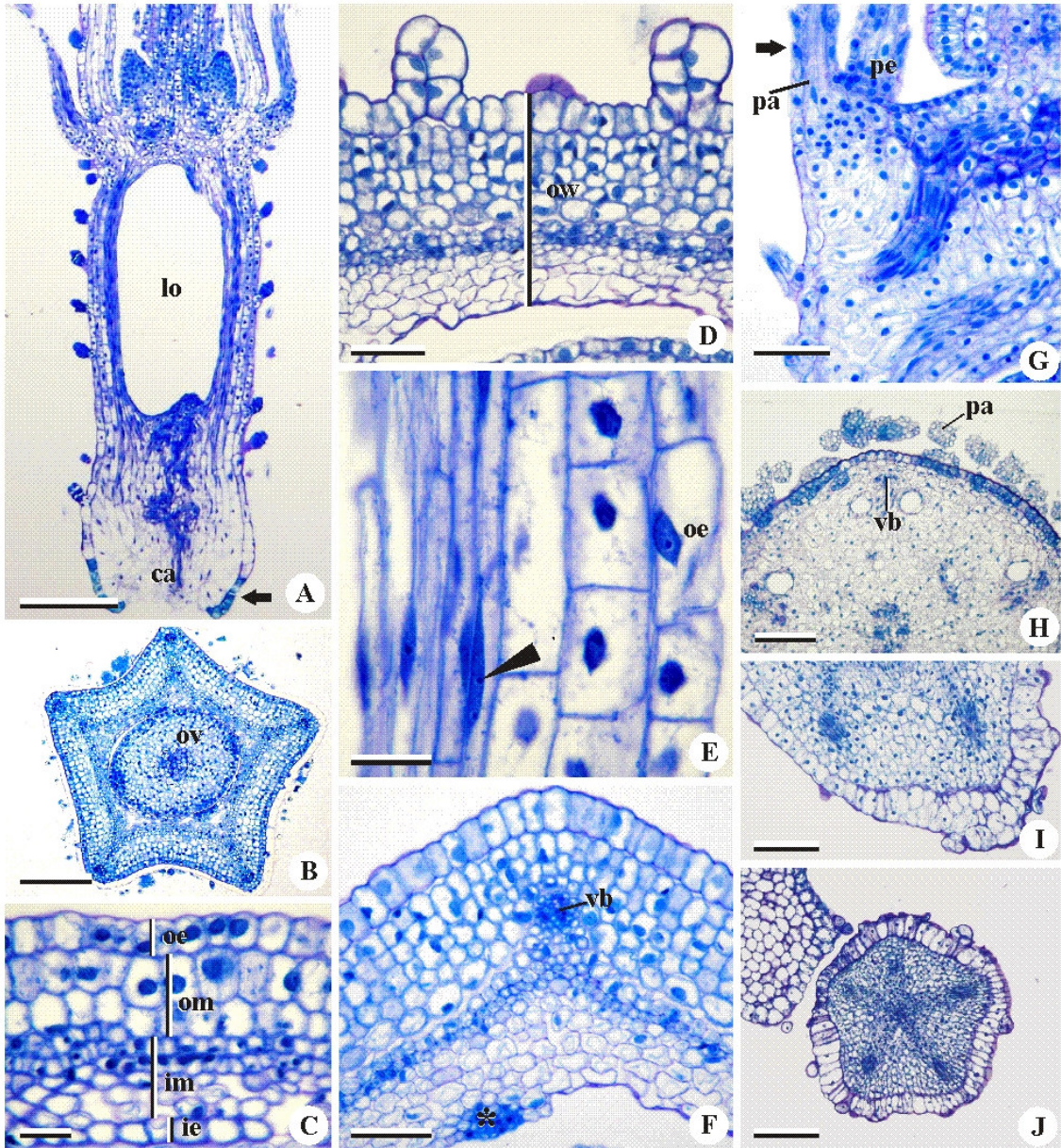


Fig. 2. Pericarpo em desenvolvimento. (A, C, E, G, I, K, M, O, Q, S, U, W) Secções transversais; (B, D, F, H, J, L, N, P, R, T, V, X) secções longitudinais. (A-L) Pericarpo imaturo evidenciando o início da formação dos espaços esquizógenos (pontas de seta). (M-X) pericarpo em maturação, com depósito de fitomelanina. (A, B, M, N) *Campuloclinium macrocephalum*. (C, D, O, P) *Chromolaena stachyophylla*. (E, F, Q, R) *Mikania micrantha*, notar o depósito de fitomelanina no mesocarpo externo (seta). (G, H, S, T) *Praxelis pauciflora*. (I, J, U, V) *Symphyopappus reticulatus*. (K, L, W, X) *Vittetia orbiculata*. (fl, camada fibrosa; im, mesocarpo interno; om, mesocarpo externo). Barras = 20 μm (A-D, G-H, K-P, S-T, W-X); 50 μm (E-F, I-J, Q-R, U-V).

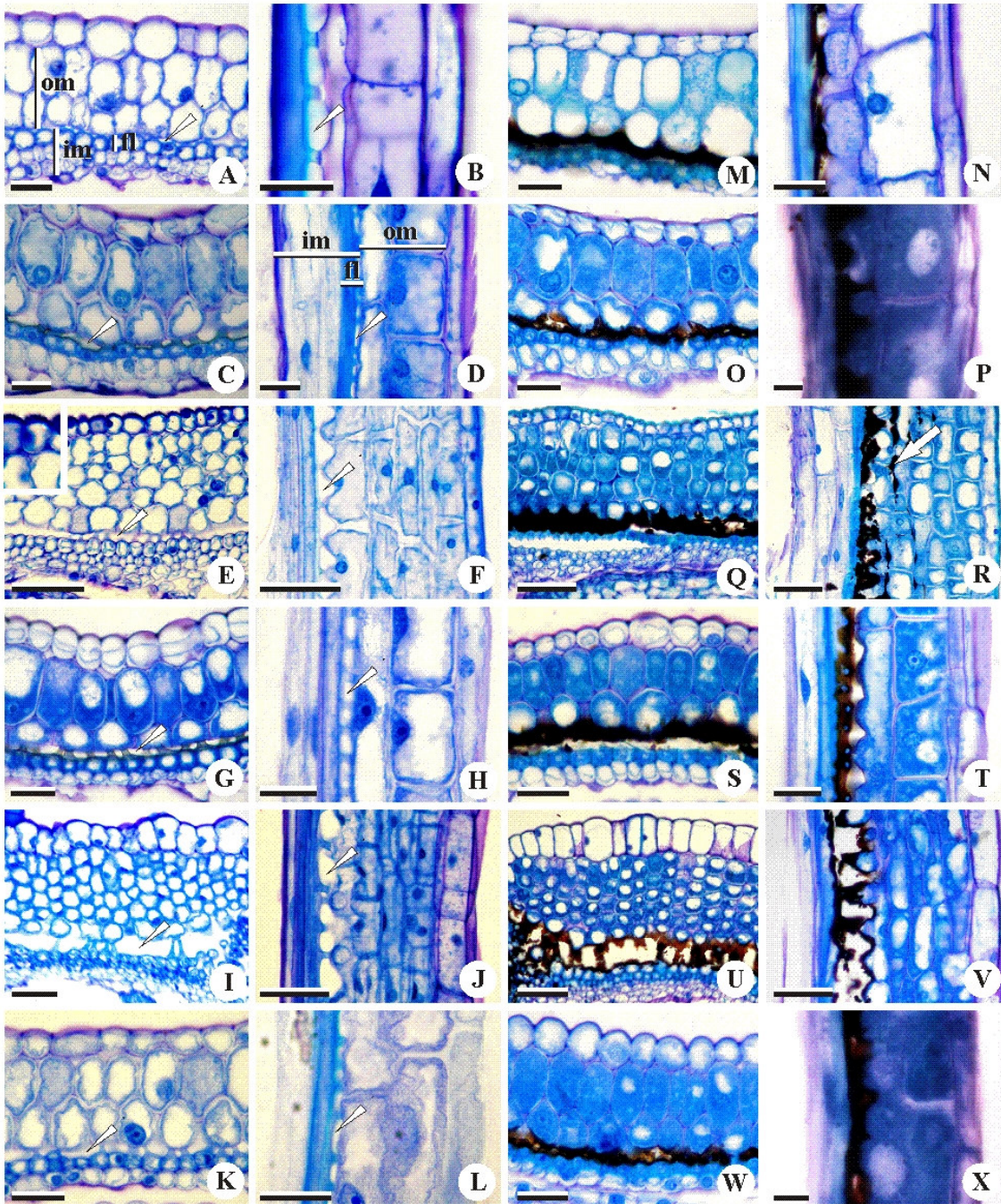


Fig. 3. Cipselas em maturação (A-B, H-I) Secções transversais, (E, G, J) secções longitudinais. (A-B) Depósito de fitomelanina nos espaços intercelulares externos aos feixes vasculares em *Symphyopappus reticulatus* e *Chromolaena stachyophylla*, respectivamente. (C) cipsela madura de *Praxelis pauciflora*. (D-E) Respectivamente, detalhe da micromorfologia e anatomia da região do disco floral de *Chromolaena stachyophylla*. (F-G) Respectivamente, da micromorfologia e anatomia da região da fratura de *Symphyopappus reticulatus*. (H-I) Pericarpo maduro de *Campuloclinium macrocephalum*; (J) carpopódio com superfície lignificada de *Vittetia orbiculata*. (ca, carpopódio; fd, disco floral; pa, pápus; pe, pericarpo; se, semente; ponta de seta, início da fratura. Barras = 75 µm (A); 20 µm (B); 50 µm (C); 100 µm (D, E, J); 30 µm (F); 150 µm (G, H, I).

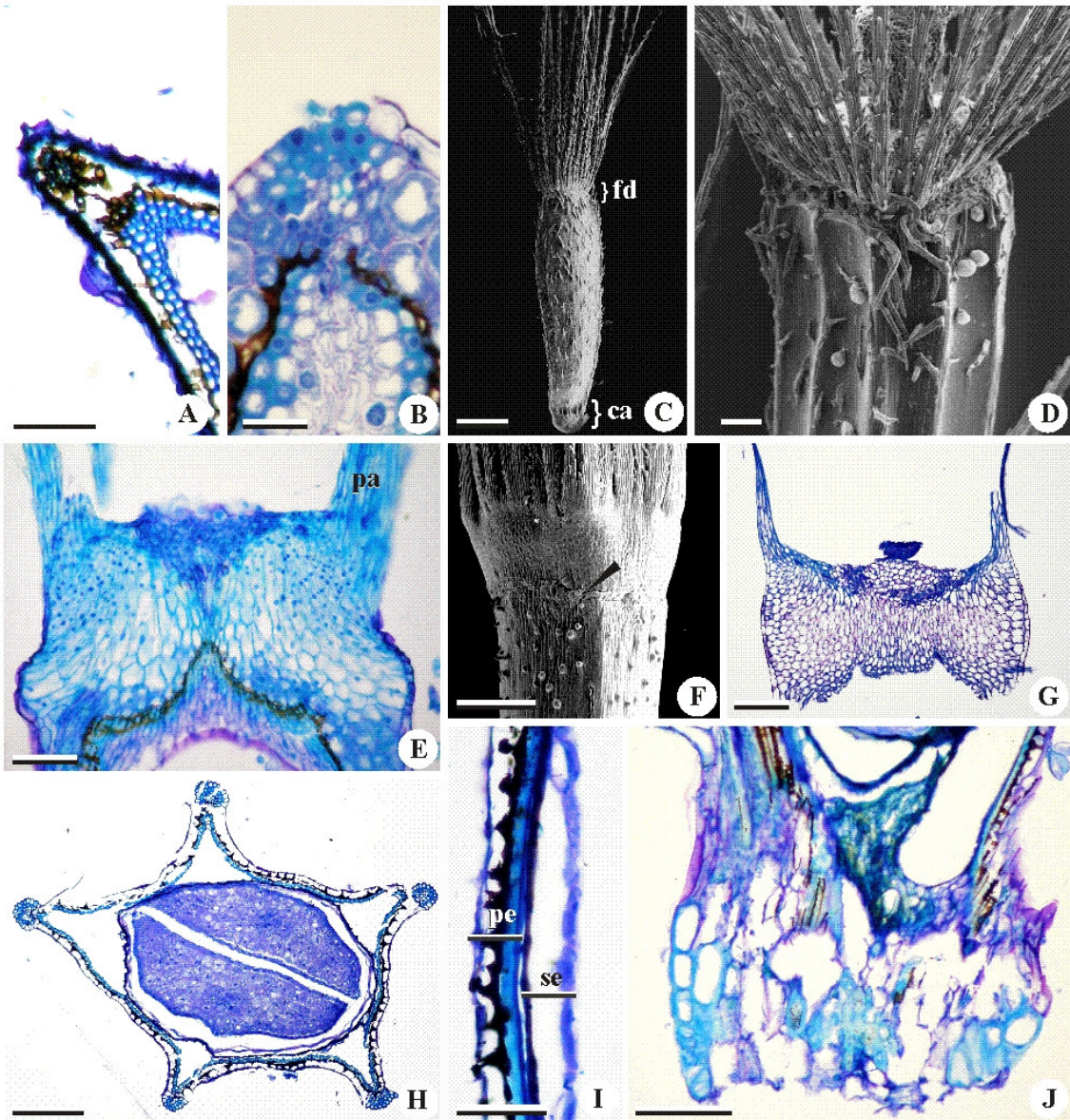
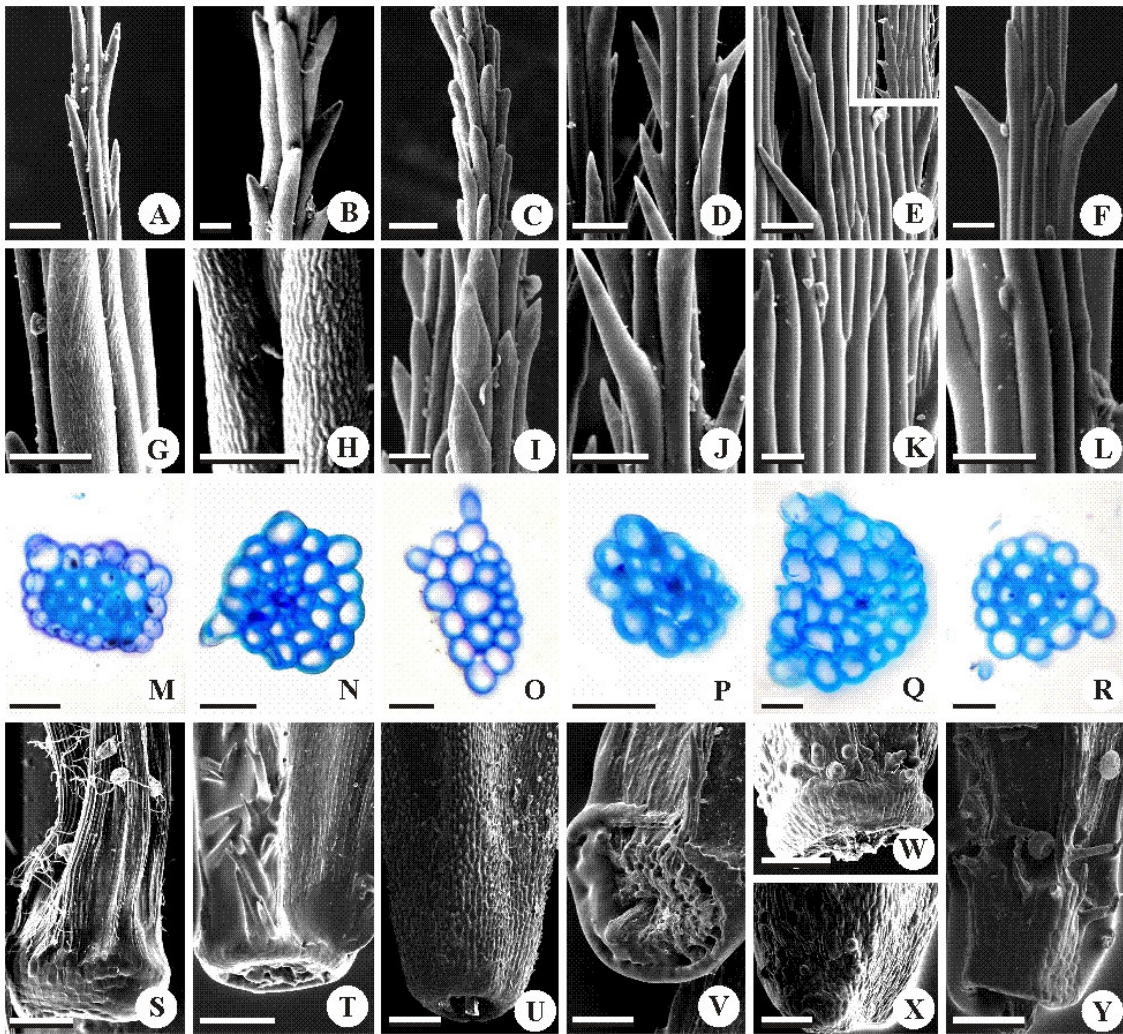


Fig. 4. Micromorfologia, secções transversais dos pápus e micromorfologia do carpopódio respectivamente de (A, G, M, S) *Campuloclinium macrocephalum*, (B, H, N, T) *Chromolaena stachyophylla*, (C, I, O, U) *Mikania micrantha*, (D, J, P, V) *Praxelis pauciflora*, (E, K, Q, W, X) *Symphyopappus reticulatus* e (F, L, R, Y) *Vittetia orbiculata*. Barras = 50 μm (A, C, E); 20 μm (B, D, F-R); 150 μm (S-Y).



Capítulo II[†]

[†] Trabalho elaborado segundo as normas da revista Taxon.

Costelas *versus* feixes em ovários e cípselas de Eupatorieae (Asteraceae): valor taxonômico ou apenas um caráter tradicional?

Juliana Marzinek[‡], Orlando Cavalari De-Paula[§] & Denise Maria Trombert Oliveira^{},**

Título resumido: Costelas x feixes

Palavras-chave – costelas, feixes, Eupatorieae, taxonomia, chaves de identificação

[‡]. UNESP – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Caixa Postal 510, 18618-000, Botucatu, SP, Brasil.

[§]. UNESP – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Avenida 24A, Bela Vista, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil.

^{**}. Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Av. Antônio Carlos, 6627, Pampulha, Caixa Postal 486, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil.
dmtoliveira@icb.ufmg.br (autor para correspondência)

Resumo

A anatomia de ovários e frutos de seis espécies de Eupatorieae foi analisada, visando a detectar variações no número de costelas das cipselas. Observações preliminares deixaram dúvidas quanto à segurança da utilização deste caráter nas descrições taxonômicas e sua eficiência em chaves de identificação. Dentre as espécies estudadas, *Campuloclinium macrocephalum*, *Symphiopappus reticulatus* e *Mikania micrantha* apresentaram, de forma constante, cinco costelas por cipsela. Já *Chromolaena stachyophylla* e *Praxelis pauciflora* mostraram ampla variação neste caráter, encontrando-se de duas a nove costelas. *Vittetia orbiculata*, embora exiba variação, possui uma porcentagem elevada de frutos com cinco costelas (91%). A presença ou ausência de feixe vascular nas costelas também foi discutida, mostrando que a variação no número de costelas está muito mais associada à pressão do capítulo sobre as mesmas do que a um condicionante genético, não constituindo, portanto, um caráter diagnóstico para as espécies estudadas.

Introdução

As Eupatorieae abrangem 17 subtribos, 182 gêneros e cerca de 2.200 espécies, o que representa 10% das Asteraceae (King & Robinson 1987, Anderberg & al 2007). Apesar do grande número de elementos envolvidos na flora mundial, esta tribo é muito pouco estudada (King & Robinson 1987).

Vários caracteres são utilizados na delimitação dos gêneros e espécies desta tribo, a base do estilete, pápus, carpopódio, colar da antera e costelas. Segundo Font Quer (1985), as costelas são faixas que formam áreas ressaltadas na superfície de determinados órgãos, principalmente dos frutos. O autor cita as Umbelíferas como exemplo de ocorrência deste caráter, entretanto as costelas também estão presentes em Asteraceae e seu número é muito utilizado na identificação das Eupatorieae.

Historicamente, Cassini (1829) dividiu a tribo Eupatorieae em três secções descrevendo os frutos de Agératéés e Prototypes como subpentagonais, e referindo que as Liatridéés possuíam cerca de dez costelas. Bentham & Hooker (1876) utilizaram, além do ápice da antera, o número de costelas para separar a tribo Eupatorieae em três subtribos: Piquerieae e Agerateae, com fruto de cinco costelas, e Adenostyleae, que possuía de oito a dez costelas.

Barroso (1950), em seu trabalho sobre o gênero *Eupatorium* no Brasil, assume para o gênero cinco estrias (costelas) no fruto, diferindo somente a ornamentação desta região entre as várias espécies.

Mais recentemente, embora o peso do caráter supragenericamente tenha sido reduzido, King & Robinson (1987) utilizaram o número de costelas em sua chave de identificação de alguns gêneros como *Piqueriopsis*, *Vittetia* e *Praxelis*. Também Anderberg & al (2007) adotaram esta postura, incluindo número de costelas na identificação genérica para *Macvaughiiella*, *Cronquistia*, *Hartwrightia*, entre outros gêneros.

Anatomicamente, a literatura tem relacionado as costelas com a presença de feixes vasculares. Trabalhos como os de Saenz (1981) e Cabrera (2002) relataram que os feixes vasculares estão presentes, formando as costelas do fruto.

As próprias descrições taxonômicas que utilizam número de costelas mostram que este caráter não é muito fixado, visto que, na maioria das vezes, os trabalhos relatam variação, propondo intervalos de número de costelas. Trabalhos paralelos realizados com espécies segregadas do gênero *Eupatorium* (Capítulo I deste volume) indicaram uma grande variação intra-específica no número de costelas. Tendo em vista estas explanações, o presente trabalho avalia e discute as seguintes questões: As costelas sempre abrigam feixes vasculares? Quão variável é o número de costelas em espécies de Eupatorieae?

Material e Métodos

Ramos férteis de *Campuloclinium macrocephalum* (Less.) DC., *Chromolaena stachyophylla* (Spreng.) R. King & H. Robinson, *Mikania micrantha* H.B.K., *Praxelis pauciflora* (H.B.K.) R. King & H. Robinson, *Symphyopappus reticulatus* Baker e *Vittetia orbiculata* (DC.) R. King & H. Robinson foram coletados em fragmentos de cerrado nas proximidades do Município de Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil. As exsicatas referentes às espécies deste estudo foram depositadas no Herbário BOTU (Holmgren & al 1990).

Ovários de flores em antese e frutos jovens foram coletados e fixados em FAA 50 (Johansen 1940) e conservados em etanol a 70% (Jensen 1962). Amostras de 100 flores de cada espécie foram fixadas e desidratadas em série etílica, incluídas em metacrilato (Leica®) conforme indicação do fabricante e seccionadas em micrótomo rotativo com 8 µm de espessura, em secções transversais medianas; foram coradas com azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien & al, 1964) e montadas em resina sintética.

As lâminas permanentes foram observadas em microscópio de luz Olympus BX41; primeiramente, analisou-se o aspecto geral das secções transversais dos órgãos, posteriormente, analisou-se em detalhe a relação entre a presença de feixes vasculares e de costelas, bem como efetuou-se a contagem do número de costelas. As imagens foram obtidas digitalmente.

Resultados e discussão

A literatura registra dados divergentes a respeito do número de costelas em vários gêneros de Asteraceae e os dados obtidos neste trabalho reforçam esta posição. Em *Ch. stachyophylla* (Fig. 1A-E), 8% da amostra apresentou cinco costelas, 21% apresentou seis, 29% apresentou sete, 29% apresentou oito e 13% apresentou nove costelas nas cipselas. Segundo Anderberg & al (2007), o gênero *Chromolaena* é caracterizado por possuir cipselas prismáticas com três a cinco costelas. Para King & Robinson (1987), este gênero apresenta cinco, ou raramente três costelas. Na espécie estudada, prevaleceram de seis a oito costelas (79% das cipselas avaliadas), não apoiando os limites registrados pelos autores.

Em *P. pauciflora* (Fig. 1F-H), 3% das cipselas amostradas apresentaram duas costelas; 49% apresentaram três; 47% apresentaram quatro; 1% apresentou cinco costelas. King & Robinson (1987) e Anderberg & al (2007) registraram que este gênero caracteriza-se por apresentar de três a quatro costelas, não se pode, contudo, desprezar a ocorrência eventual de duas e cinco costelas por cipsela documentada neste trabalho.

Chama a atenção o fato de *Ch. stachyophylla* e *P. pauciflora*, ambas pertencentes a subtribo Praxeliinae, apresentarem a maior instabilidade no número de costelas. Este fato torna-se mais relevante quando se considera que a chave para gêneros da subtribo Praxeliinae apresentada recentemente por Anderberg & al (2007) traz como primeiro passo a quantidade de costelas na cipsela.

Apesar de King & Robinson (1987) e Anderberg & al (2007) relatarem a presença de sete a dez costelas nas flores de *Vittetia*, o presente estudo revelou que, em *V. orbiculata* (Fig. 1I), 91% dos ovários possuíam cinco costelas, 6% apresentou seis e 3% apresentou sete. As porcentagens observadas mostram predominância de cinco costelas.

A presença de um número fixo de cinco costelas por ovário e fruto (Fig. 1J-L) foi observada em *Ca. macrocephalum*, *M. micrantha* e *S. reticulatus*. Das três espécies observadas, somente *Ca. macrocephalum* foi segregada de *Eupatorium*. *Mikania micrantha* e *S. reticulatus* são espécies descritas anteriormente à segregação. Na chave de identificação proposta por King & Robinson (1987), o gênero *Mikania* parte de sete a dez costelas (página 32, passo 39 da chave) contra cinco aqui registradas; na descrição do gênero, entretanto, os autores referem quatro a dez costelas para *Mikania*, confirmando a fragilidade deste caráter. Segundo King & Robinson (1987) e Anderberg & al (2007), o gênero *Campuloclinium* possui cinco costelas e *Symphyopappus* de quatro a cinco, dados parcialmente corroborados por este trabalho.

Como já referido por Saenz (1981) e Cabrera (2002), é natural se esperar que, nas costelas, regiões mais projetadas do fruto, se encontre a inserção de um feixe vascular; a formação da costela poderia significar a acomodação do feixe entre os tecidos fundamentais. Nas espécies estudadas, contudo, a associação entre a presença de feixes vasculares e a formação da costela não foi constante, exceto em *Ca. macrocephalum*, *M. micrantha* e *S. reticulatus* que apresentaram feixes acompanhando as costelas em toda extensão. Em *Ch. stachyophylla*, *P. pauciflora* (Fig 1M) e *V. orbiculata*, a maioria das costelas enquadra-se nesta relação, embora existam também costelas sem a presença de feixe (Fig. 1N). Cron & al (1993), estudando a anatomia de *Cineraria*, verificaram que as cipselas mais internas dos capítulos são de formas variadas. Comparando a observação dos autores e os frutos analisados neste trabalho, acredita-se que essa variação deve-se mais à restrição de espaço físico no capítulo que à determinação genética. Assim, as cipselas podem ter a secção transversal irregular em função da proximidade com as vizinhas, especialmente em capítulos congestos, em que sofrem compressão em todas as direções, formando costelas mesmo em regiões onde não há feixes vasculares.

Pelo presente estudo pode-se concluir que a presença de cinco costelas acompanhadas de feixes vasculares é muito comum em cipselas de Eupatorieae, mas não é constante, sendo, portanto, um caráter pouco confiável do ponto de vista taxonômico. Pode-se inferir também que a formação de costelas nas cipselas está mais ligada à posição ocupada pela flor no eixo da inflorescência do que à presença de feixes vasculares.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelas bolsas de J. Marzinek e de D.M.T. Oliveira; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa de O.C. De-Paula e pelo auxílio financeiro junto ao Programa BIOTA (Proc. 00/12469-3); ao M.Sc. Aristônio Magalhães Teles, pela identificação das espécies estudadas.

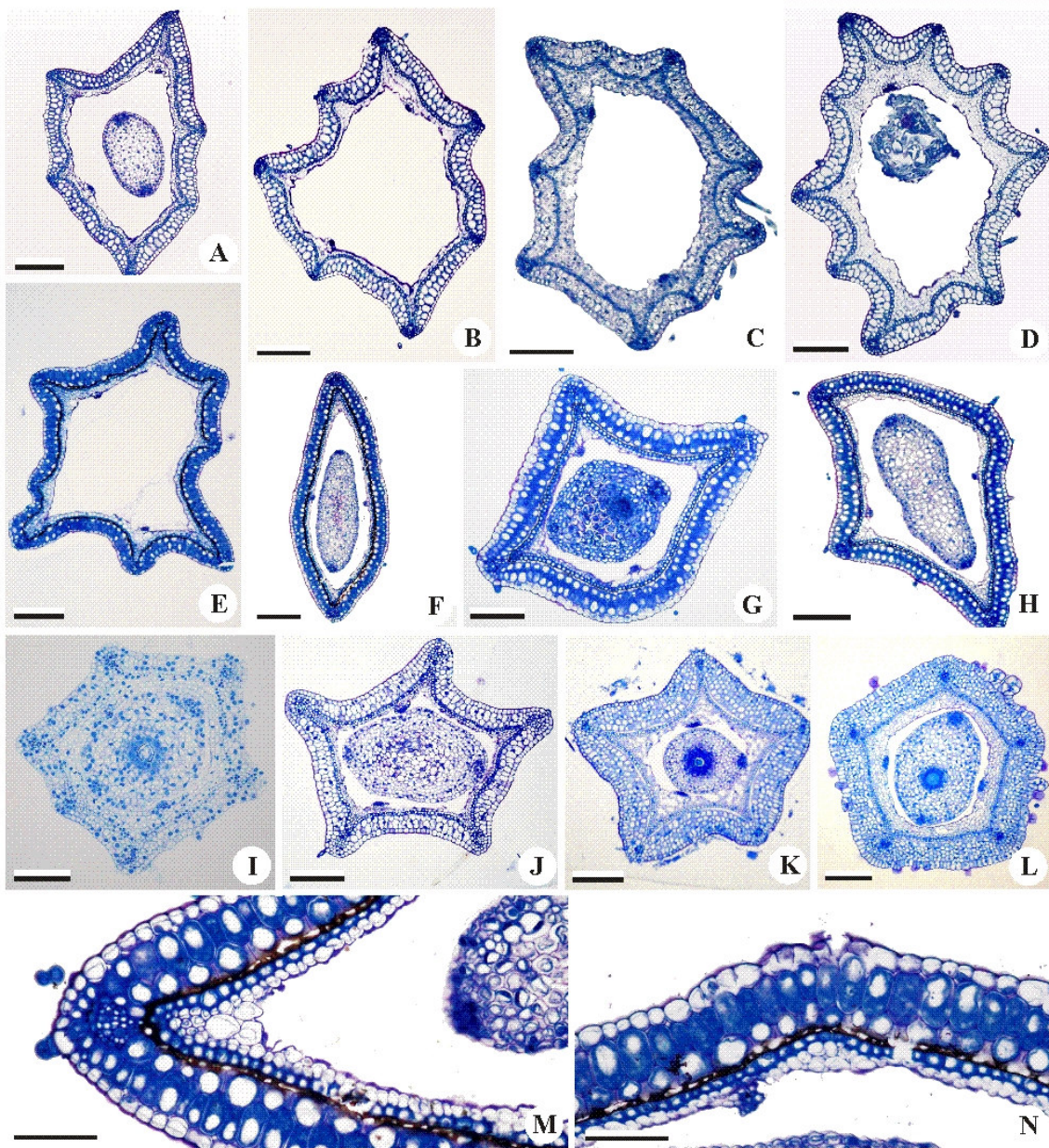
Literatura citada

Anderberg, A.A., Baldwin, B.G., Bayer, R.G., Breitwieser, J., Jeffrey, C., Dillon, M.O., Eldenas, P., Funk, V., Garcia-Jacas, N., Hind, D.J.N., Karis, P.O., Lack, H.W., Nesom, G., Nordenstam, B., Oberprieler, C.H., Panero, J.L., Puttock, C., Robinson, H., Stuessy, T.F., Susanna, A., Urtubey, E., Vogt, R., Ward, J., &

- Watson, L.E.** 2007. Compositae. Pp. 61-576 in: Kubitzki, K., Kadereit, J.W., & Jeffrey, C., (eds), *The families and genera of vascular plants*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg. p 61-576.
- Barroso, G.M.** 1950. Considerações sobre o gênero *Eupatorium*. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 10:13-116.
- Bentham, G., & Hooker, J.D.** 1876. *Genera Plantarum* II. Reeve & Co., London.
- Cabrera, L.** 2002. Cypsela development in *Acourtia* (Mutiseae, Nassauviinae, Asteraceae) and its taxonomic implications. *International Journal of Plant Sciences* 163:227-233.
- Cassini, A.H.G.** 1829. Talleau dès Synanthérées. *Annales les Sciences Naturelles* 17:387-423.
- Cron, G.V., Robbertse, P.J., & Vincent, P.L.D.** 1993. The anatomy of the cypselae of species of *Cineraria* L. (Asteraceae - Senecioneae) and its taxonomic significance. *Botanical Journal of the Linnean Society* 112:319-334.
- Font Quer, P.** 1985. *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor, Barcelona.
- Holmgren, P.K., Holmgren, N.H., & Barnett, L.C.** 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the world, 8 ed. International Association for Plant Taxonomy, New York.
- Jensen, W.A.** 1962. *Botanical histochemistry: principles and practice*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Johansen, D.A.** 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company Inc., New York.
- King, R.M., & Robinson, H.** 1987. *The genera of the Eupatorieae (Asteraceae)*. Missouri Botanical Garden, Kansas.
- O'Brien, T.P., Feder, N., & McCully, M.E.** 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59:368-373.
- Saenz, A.A.** 1981. Anatomía y morfología de frutos de Heliantheae (Asteraceae). *Darwiniana* 23:37-117.

Ilustrações

Fig 1. Ovários e frutos em secções transversais. (A-E) *Chromolaena stachyophylla*, respectivamente com seis, sete, oito, nove e oito costelas. (F-H) *Praxelis pauciflora*, respectivamente com duas, três e quatro costelas. (I) *Vittetia orbiculata*. (J) *Campuloclinium macrocephalum*. (K) *Mikania micrantha*. (L) *Symphyopappus reticulatus*. (M-N) *Praxelis pauciflora*. (M) Detalhe de costela com feixe vascular. (N) Detalhe de costela sem feixe vascular. Barras: (A-I, K) = 150 μm ; (J-L) = 100 μm ; (M-N) = 50 μm .



Capítulo III^{††}

^{††} Trabalho elaborado segundo as normas da revista *Annals of Botany*.

Ontogênese seminal de Eupatorieae: um modelo para entender variações funcionais do tegumento e seu papel no aborto de sementes de Asteraceae

JULIANA MARZINEK¹ E DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA^{2‡‡}

¹ Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, UNESP – Universidade Estadual Paulista, CP 510, 18618-000, Botucatu, São Paulo, Brasil.

² Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos, 6627, Pampulha, CP 486, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

- *Justificativa e objetivos* A variação do papel do tegumento ao longo do desenvolvimento seminal é pouco relatada na literatura, havendo maior ênfase em suas funções na semente madura. Sementes de Asteraceae são pouco conhecidas e os relatos existentes raramente exploram aspectos funcionais. O objetivo deste estudo foi avaliar a ontogênese seminal de espécies de Eupatorieae, verificando o papel do tegumento na nutrição e no aborto de sementes.
- *Métodos* A ontogênese seminal de seis espécies de Eupatorieae foi analisada em material incluído em metacrilato segundo técnicas usuais. A completa formação de sementes foi verificada sob estereomicroscópio em amostras de 200 cipselas de cada espécie.
- *Resultados principais* Os resultados obtidos mostraram um padrão geral constante para as Asteraceae anteriormente descritas; contudo, um novo padrão de vascularização seminal foi relatado para a família, além de dois outros já descritos para outras espécies. Nas Eupatorieae estudadas, o papel mais significativo do tegumento é nutritivo, ocorrendo consumo da endotesta externa durante o desenvolvimento seminal; as camadas residuais colapsam na maturidade, não sendo funcionais. Ocorreu aborto de sementes em todas as espécies estudadas, variando de 95% em *Symphypappus reticulatus* a 18,5% em *Vittetia orbiculata*; alterações endoteliais foram observadas em todos os casos de aborto, embora haja variação nas estruturas remanescentes e seu grau de desenvolvimento.
- *Conclusões* O tegumento seminal de Asteraceae tem nítido papel nutritivo juvenil, transferindo-se ao pericarpo a função protetora na maturidade. É necessário ampliar o número

‡‡ Autor para correspondência: dmtoliveira@icb.ufmg.br

de espécies estudadas da família, buscando analisar a evolução da vascularização seminal no grupo e os efetivos papéis do endotélio no aborto de sementes.

Palavras-chave: Asteraceae, anatomia, ontogênese, semente, vascularização, tegumento, endotélio, aborto seminal.

INTRODUÇÃO

Óvulos e sementes exibem pequena plasticidade fenotípica e grande diversidade morfológica, sendo consideradas significativas para a classificação das plantas. Infelizmente, a estrutura de óvulos e sementes, principalmente de espécies tropicais, é muito pouco conhecida. A falta de estudos descritivos e ontogenéticos dificulta a análise de caracteres evolutivos que afetaram estas estruturas (Von Teichman e Wan Wyk, 1991).

Asteraceae é a maior família dentro das Eudicotiledôneas, com aproximadamente 1.600 gêneros e mais de 23.000 de ampla distribuição (Anderberg *et al.*, 2007). No Brasil ocorrem aproximadamente 300 gêneros e 2.000 espécies cosmopolitas (Souza e Lorenzi, 2005). A família é de fácil reconhecimento, principalmente pelos marcantes caracteres reprodutivos, como a presença de capítulo altamente modificado e de ovário bicarpelar ínfero com um óvulo de placentação basal (Jansen e Palmer, 1988).

Eupatorieae compreende 170 gêneros e 2.400 espécies. É concentrada no México, América Central e do Sul, possui representantes na América do Norte, mas poucas espécies no Velho Mundo (King e Robinson, 1987). *Eupatorium* vem sofrendo seqüenciadas segregações, compiladas por King e Robinson (1987). As espécies estudadas neste trabalho são, em sua maioria, derivadas destas separações.

Nas Asteraceae, o óvulo tem estrutura bem constante, sendo unitegumentado e tenuinucelado (Corner 1976). As sementes também são unitegumentadas, mas a literatura registra que sua vascularização é variável, tanto na rafe quanto na anti-rafe (Venkateswarlu, 1941; Corner, 1976).

Embora sejam encontrados diversos estudos anatômicos com frutos e sementes de Asteraceae, com as tribos Cichorieae e Inuleae (Pandey *et al.*, 1978, 1983); Vernonieae, Senecioneae, Heliantheae, Eupatorieae e Heliantheae (Pandey e Singh, 1980, 1982a, 1982b, 1983, 1994), raras são as análises ontogenéticas, como a de Kapil e Sethi (1962b). Devido a esta lacuna, pouco se conhece sobre as funções desempenhadas pelo tegumento ao longo do

desenvolvimento. A análise estrutural das várias fases da formação da semente permite verificar a ocorrência de variação funcional, bem como da transferência de função do tegumento ao pericarpo, já que os frutos são indeiscentes na família.

Estudos estruturais detalhados são indispensáveis também para a compreensão dos eventos relacionados ao desenvolvimento anormal das estruturas ovulares ou seminiais, que culminam no aborto da semente. A baixa formação de sementes em Asteraceae é relatada em vários trabalhos, como Sasaki *et al.* (1999); Ferreira *et al.* (2001); Machado *et al.* (2004) e tida não só como um problema ecológico, mas também econômico, como no caso das Asteraceae medicinais (Afolayan *et al.*, 1997).

Este trabalho foi desenvolvido com o objetivo de descrever a ontogênese das sementes de seis espécies de Eupatorieae, parte delas segregadas de *Eupatorium s.l.*, verificando, principalmente, a ocorrência de aborto seminal e os tecidos relacionados a esse processo.

MATERIAL E MÉTODOS

Indivíduos de *Campuloclinium macrocephalum* (Less.) DC., *Chromolaena stachyophylla* (Spreng.) R. King & H. Robinson, *Mikania micrantha* H.B.K., *Praxelis pauciflora* (H.B.K.) R. King & H. Robinson, *Symphyopappus reticulatus* Baker e *Vittetia orbiculata* (DC.) R. King & H. Robinson foram coletados em fragmentos de cerrado nas proximidades do Município de Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil. O material foi herborizado e depositado no Herbário BOTU (Holmgren *et al.*, 1990).

Ovários e cipselas, nas diversas fases de desenvolvimento, foram coletados e fixados em FAA 50 (Johansen, 1940) e conservados em etanol a 70% (Jensen, 1962). O material foi seccionado em micrótomo rotativo com 2 a 6 µm de espessura e as secções obtidas foram coradas em azul de toluidina 0,05%, pH 4,7 (O'Brien *et al.*, 1964), montadas em resina sintética e analisadas em microscópio de luz Olympus BX41, obtendo-se as imagens digitalmente. Secções longitudinais e transversais das sementes jovens foram ilustradas em diagramas, produzidos a partir de fotomicrografias para destacar os padrões de vascularização observados.

Foram realizados os seguintes testes histoquímicos: para evidenciar polissacarídeos e pectinas, vermelho de rutênio (Jensen, 1962); para paredes lignificadas, floroglucinol acrescido de ácido clorídrico (Sass, 1951); para substâncias lipídicas, Sudan IV; para amido, lugol; para compostos fenólicos, cloreto férrico acrescido de carbonato de sódio (Johansen, 1940); para proteínas, azul mercúrio de bromofenol (Mazia *et al.*, 1953).

Para verificar a produção de sementes, foram analisadas 200 cipselas maduras e bem formadas, provenientes de diferentes indivíduos de cada espécie, as quais foram dissecadas sob estereomicroscópio Zeiss.

RESULTADOS

Desenvolvimento seminal

O óvulo das espécies estudadas é anátropo, unitegmentado, tenuinucelado, formado em placentação basal. A epiderme externa do tegumento é composta por uma camada de células levemente alongadas no sentido longitudinal, de cutícula delgada, citoplasma pouco denso e núcleos evidentes. O mesofilo é composto por sete (*S. reticulatus*) a nove (*Ch. stachyophylla*) camadas de células, semelhantes às epidérmicas (Fig. 1A-B).

A vascularização ovular é feita por um cordão procambial que percorre a rafe e se estende pela anti-rafe até próximo à micrópila em *Ca. macrocephalum*, *P. pauciflora* e *S. reticulatus* (Fig. 2A). Em *V. orbiculata*, o cordão procambial se estende apenas pelo terço mediano da anti-rafe (Fig. 2B), enquanto em *Ch. stachyophylla* e *M. micrantha*, o cordão procambial estende-se até a calaza, bifurca-se e funde-se novamente no terço micropilar da anti-rafe (Fig. 2C).

A epiderme interna é multiplicativa e composta por duas a quatro camadas de células em todas as espécies (Fig. 1C); a mais interna apresenta células com núcleos volumosos e conteúdo mais denso (Fig. 1C-D). Internamente ao tegumento, observa-se o nucelo escasso e o megagametofito alongado em formação (Fig. 1D).

Previamente à antese, observou-se a ocorrência de auto-fecundação, como pode ser visto em *V. orbiculata* (Fig. 1E).

Após a fecundação, ocorre pequeno alongamento e a semente atinge, de modo não multiplicativo, o tamanho característico da espécie. Os únicos eventos observados são o alongamento e diferenciação celular no tegumento e a formação do embrião.

Na semente jovem, a exotesta e a mesotesta não apresentam modificações, exceto no feixe vascular que se diferencia (Fig. 3A). A endotesta externa forma paredes irregularmente espessadas, com intenso acúmulo de compostos pécnicos; a endotesta interna é unisseriada e constitui o endotélio (Fig. 3A), onde não se acumulam pectatos. O endosperma é celular e o embrião encontra-se na fase globular (Fig. 3B).

Durante o desenvolvimento, completa-se a diferenciação do feixe da rafe (Fig. 3C) e anti-rafe (Fig. 3D), e há a reabsorção dos compostos pécnicos da endotesta externa, formando

um espaço lisígeno (Fig. 3E). O endotélio também é reabsorvido nesta fase (Fig. 3E), concomitantemente ao crescimento do embrião. O endosperma encontra-se periférico ao embrião, cujo desenvolvimento comprime o espaço lisígeno criado pela reabsorção parcial da testa (comparar Fig. 3B, E, F).

A semente madura é anátropa, com formato alongado e tegumento papiráceo, ocupando totalmente a cavidade seminal da cipsela (Fig. 4A-B). A testa colapsa e observam-se somente resíduos de paredes celulares junto ao pericarpo (Fig. 4A-C). O endosperma é persistente, com uma a duas camadas de células tendendo a cubóides, com citoplasma denso e núcleos evidentes (Fig. 4B-C); nestas células detectou-se a presença de lipídeos.

O embrião é reto e possui eixo embrionário cilíndrico unido aos dois cotilédones (Fig. 4A) plano-convexos (Fig. 4B). A radícula e a plúmula são pouco diferenciadas (Fig. 4A). As células do embrião apresentam citoplasma denso, também com acúmulo de lipídeos. O cotilédone possui protoderme com células cubóides, sem estômatos e tricomas. O mesofilo é homogêneo (Fig. 4B), com leve tendência à dorsiventralidade, já que ocorrem células mais alongadas adaxialmente e mais isodiamétricas voltadas para a região abaxial. Imersos no mesofilo, ocorrem três cordões procambiais. Em *Ch. stachyophylla* e em *P. pauciflora* (Fig. 4D), foram observadas sementes com embrião bem formado, mas com cotilédones assimétricos.

Aborto de sementes

Foi observada uma taxa variável de aborto em todas as espécies estudadas. Enquanto em *S. reticulatus* somente 5% das cipselas analisadas continham sementes bem formadas em seu interior, em *V. orbiculata* observaram-se 81,5% de cipselas nessas condições. Nas demais espécies, formaram-se sementes em 40% (*Ca. macrocephalum*, Fig. 5A), 48,5% (*Ch. stachyophylla*), 58% (*M. micrantha*) e 77,5% (*P. pauciflora*) das cipselas estudadas.

Além da grande frequência de aborto, verificou-se que os processos pelos quais ele ocorre são semelhantes em todas as espécies. Em todos os casos, a primeira alteração observada relacionou-se ao endotélio, em que foram observadas divisões celulares, ocorrendo de maneira desorganizada e produzindo estratos irregulares de células (Fig. 5B), consumindo parcialmente a endotesta externa. Em determinados casos, verificou-se que o endotélio ampliado comprime o megagametofito (Fig. 5C), causando sua completa degeneração (Fig. 5D). Desta maneira, o crescimento seminal é interrompido, embora o pericarpo continue se desenvolvendo até a estrutura característica da espécie. Interrompido o desenvolvimento

seminal, contudo, diferente do observado com estruturas bem formadas (Fig. 5A), a cavidade seminal não é preenchida pela semente (Fig. 5B-F).

Em cipselas que atingiram a maturidade com a semente abortada (Fig. 5E-G), pode-se verificar a presença de resquícios da semente, principalmente do tegumento; nesses casos, a cavidade seminal pode ser ampla, abrigando um volumoso espaço (Fig. 5E-F) ou restrita, estando o amplo espaço interno ao tegumento, em função do desenvolvimento incompleto do embrião (Fig. 5G). Foram encontrados espécimes com a exotesta e os feixes remanescentes, acompanhados por resíduos endoteliais, como registrados em *Ca. macrocephalum* (Fig. 5E). Em casos mais extremos, permanece somente parte do tegumento colapsado, sem ser possível o reconhecimento de camadas celulares, como em *S. reticulatus* (Fig. 5F). Em outros exemplares, como o de *V. orbiculata* (Fig. 5G), além da testa, observou-se uma camada endospermica irregular e descontínua, e um conjunto disforme constituído pelo remanescente da mal-formação do embrião.

DISCUSSÃO

Desenvolvimento seminal

De acordo com Corner (1976), o óvulo de Asteraceae possui tegumento único com quatro a 18 camadas de células, multiplicativo ou não. Nas espécies estudadas, verificou-se que a epiderme interna do tegumento é multiplicativa. Ainda segundo o autor, o endosperma pode ser nuclear ou celular nas compostas. Quanto a esses aspectos, as sementes das espécies estudadas enquadram-se tipicamente no padrão descrito para a família.

Os papéis do tegumento na semente madura são frequentemente discutidos na literatura. Werker (1997) resumiu que o tegumento assume a função de proteção do embrião maduro contra a dessecação e danos físicos e biológicos; a autora destacou que, mais raramente, o tegumento maduro acumula reservas úteis à germinação das sementes. Apesar das generalizações encontradas na literatura serem relevantes, os papéis do tegumento devem ser, contudo, considerados em associação ao tipo de pericarpo constituído, já que pode haver transferência da função protetora do tegumento para o pericarpo, quando este é indeiscente. Como visto nas Eupatorieae estudadas, este processo ocorre nas Asteraceae em que o tegumento único é colapsado na maturidade, quando apenas o pericarpo da cipsela fornece a proteção ao embrião.

Na estrutura jovem, os papéis do tegumento são relacionados à nutrição, transferindo açúcares e aminoácidos para o megagametofito e esporofito jovem e acumulando

materiais de reserva temporariamente (Werker, 1997). As espécies estudadas mostram claramente esta função tegumentar na semente jovem. A partir do possível caráter multiplicativo da testa, um aspecto das sementes de Asteraceae já destacado por Corner (1976), as espécies estudadas produzem uma série de camadas endotestais que acumulam pectatos nas paredes celulares. Trabalhos anteriores com diversos grupos de Asteraceae (Tab. 1) raramente relataram o desenvolvimento da endotesta externa. Embora alguns estudos tenham sido apresentados como ontogenéticos, diversos deles não mencionaram a origem das camadas da testa. Na maioria das vezes, a região periendotelial é descrita como um espaço de ar, certamente em referência ao resultado da reabsorção dessas camadas; tal descrição se deve, provavelmente, ao fato dos autores não acompanharem o tegumento desde o início do desenvolvimento. O acúmulo de substâncias no tegumento jovem, seguido de sua reabsorção, paralelamente ao desenvolvimento do embrião foi claramente demonstrado neste trabalho, enfatizando que a maior relevância do tegumento nas Eupatorieae é nutritiva e está restrita à fase juvenil. Interpretação similar foi apresentada apenas por Davis (1962), Marzinek e Oliveira (em preparação) e Marzinek *et al.* (submetido).

À parte da variação da vascularização seminal já publicada anteriormente, as sementes aqui estudadas revelam um novo padrão ainda não relatado na literatura. Venkateswarlu (1941) observou, nas seis espécies estudadas por ele, que o feixe rafeal é único e prolonga-se em diferentes comprimentos na anti-rafe. Já Corner (1976) relatou três tipos de vascularização em Asteraceae: um único cordão que se estende do funículo até a micrópila, um cordão com ramificações pós-calazais e dois cordões funiculares, que se dividem uma vez e emitem vários pequenos cordões pós-calazais.

Estudando apenas seis espécies de uma mesma tribo de Asteraceae, este trabalho documentou três tipos de vascularização, destacando um padrão inédito de vascularização seminal. A observação da emissão de um feixe rafeal que se duplica na região calazal e volta a se unir no terço inferior da anti-rafe em *Ch. stachyophylla* e *M. micrantha* demonstra que a vascularização seminal em Asteraceae é ainda pouco conhecida e merece novos trabalhos. Considerando que a semente é tida como um órgão conservador e de pequena plasticidade (Von Teichman e Van Wyk, 1991), sua vascularização pode constituir uma característica importante para análises filogenéticas na família. Além disso, é difícil interpretar a seqüência evolutiva do caráter vascularização seminal nas Asteraceae, especialmente em função do pequeno número de espécies estudadas frente à dimensão da família. Corner (1976) e Werker (1997) consideraram derivadas as sementes pequenas e que apresentam um único feixe vascular.

Para Werker (1997), o endotélio, também conhecido como tapete tegumentar, é uma especialização da epiderme interna do tegumento interno do óvulo. Ocorre em 65 famílias de dicotiledôneas, inclusive Asteraceae, e está envolvido nos seguintes processos: transferência de nutrientes do tegumento da semente para o saco embrionário; acúmulo temporário de nutrientes; aparente secreção de enzimas digestivas como amilases e proteinases, dissolver produtos de seu próprio metabolismo e podendo também atuar como uma barreira, prevenindo o crescimento excessivo do embrião e endosperma. Para Bouman (1984), o endotélio é usualmente composto por uma camada, mas pode ser encontrado bisseriado ou multisseriado, como nas Asteraceae, podendo ainda ser persistente na semente madura, conforme indicado por Johri *et al.* (1992). Para Dahlgren (1991) e Von Teichman e Van Wyk (1991), a presença de endotélio é considerada caráter derivado e é associada a óvulos tenuinucelados, unitegmentados e à produção de pequenas sementes, como é o caso das Asteraceae.

É comum a existência de interpretações errôneas geradas pela proximidade entre endotélio e endosperma. Em *Tridax*, Maheshwari e Roy (1952) e Kapil e Sethi (1962a) relataram a formação de uma ou duas camadas de endosperma que persistem na semente madura. Entretanto, a proximidade entre estas camadas gera equívocos, como os de Deshpande (1960, 1962), que estudando a mesma espécie chegou à conclusão que as duas camadas remanescentes são endoteliais. Padmanabhan (1962) reinvestigou a origem da camada persistente na semente e concluiu que se tratava de endosperma. Segundo Grau e Hopf (1985), em Asteraceae, o endosperma disposto em camadas firmes cerca o embrião como uma proteção adicional e só é rompido mecanicamente durante a germinação.

Com relação ao embrião, a organização observada é característica da família (Martin, 1946), embora chame a atenção o fato de alguns embriões apresentarem-se bem formados, mas com cotilédones nitidamente assimétricos. Como se trata de inflorescências congestas, esta variação estrutural provavelmente se deve à posição da flor no eixo da inflorescência.

Aborto de sementes

Durante este trabalho, verificou-se que a produção de cipselas em todas as espécies estudadas é muito alta, porém várias delas não apresentam sementes bem formadas em seu interior. Diversos trabalhos também observaram este fenômeno, como os de Clampitt (1987), Maluf e Wizenier (1998) e Sasaki *et al.* (1999).

É sabido que as Asteraceae apresentam grande diversidade de sistemas reprodutivos, com muitas espécies possuindo grande flexibilidade de estratégias, aspecto crucial para o sucesso da família na maioria das regiões biogeográficas (Hiscock, 2000). Byers (1995) investigou as causas da baixa produção de sementes em *Eupatorium resinsum* e concluiu que tanto a baixa deposição de pólen como a incompatibilidade do pólen podem contribuir para isso. A auto-incompatibilidade é freqüente nas Asteraceae (Richards, 1986) e a tribo Eupatorieae desenvolveu sistema de incompatibilidade genética (Ferrer e Good-Avila, 2007). Para Warburton *et al.* (2000), quando existe pequena diversidade genética dentro da população e o fluxo gênico não ocorre, a existência de mecanismos de auto-incompatibilidade podem resultar em pouca ou nenhuma produção de frutos. Em Asteraceae, a ausência de redução do pericarpo pode ser devido ao pequeno envolvimento de energia em sua produção, visto que não há aumento de camadas pericárpicas. Assim, o desenvolvimento do pericarpo mantém-se inalterado enquanto que a semente nem sempre apresenta-se bem formada.

Na maioria das plantas com flores, poucos óvulos resultam em sementes viáveis. É comum que óvulos mesmo quando fertilizados, sejam abortados durante a embriogênese (Sedgley, 1980). Em Asteraceae, vários autores registram a ocorrência de aborto de sementes, abrangendo espécies de diversas tribos, como as estudadas por Cooper e Brink (1949); Tiagi e Taimmi (1960, 1963); Misra (1964) e Cichan e Palser (1982). Uma das possíveis explicações poderia estar relacionada a ocorrência de muitas flores no capítulo, o que poderia ser responsável pela falta de recursos maternos, levando ao aborto de óvulos e sementes. Entretanto, Solbrig e Rollins (1977), Sano (1977), Kimata (1978) e Schemske (1978) afirmaram que, em ervas anuais e perenes, a proporção de ovários que se transformam em fruto é alta e não parece ser limitada por investimento materno depois de florescer.

O desenvolvimento anormal de óvulos pode estar relacionado à proliferação do endotélio (Cichan e Palser, 1982), falha na formação do embrião e problemas no desenvolvimento do endosperma. Segundo Kapil e Tiwari (1978), a proliferação do endotélio pode estar associada ao aborto do embrião, particularmente em cruzamentos incompatíveis. Nas espécies estudadas, a proliferação desorganizada das células endoteliais pode estar relacionada à incompatibilidade, visto que se observou a ocorrência de fecundação, mas muitas semente não completaram seu desenvolvimento.

Muitas Asteraceae possuem sistema subterrâneo complexo e muito desenvolvido, relacionados a estratégias de propagação vegetativa, como é o caso de *Smallanthus sonchifolius*, descrita por Machado *et al.* (2004), uma espécie que não produz sementes viáveis nem mesmo nas áreas de sua ocorrência natural. Sajo e Menezes (1986a,b) relataram que em *Vernonia*

linearis, *V. psilophylla*, *V. sessilifolia* a maior parte das cipselas em cada capítulo não contêm sementes em seu interior; as autoras associam esta observação ao fato de que os rizóforos típicos da espécie originam novos ramos aéreos em suas porções próximas ao solo e considerando que tais estruturas se constituem importante unidade de reprodução nessas plantas. Apesar desses relatos, não há estudos sobre o sistema subterrâneo das espécies aqui estudadas, não sendo possível relacionar o aborto de sementes à eficiência de propagação vegetativa no grupo. Os dados obtidos indicam nitidamente que o endotélio desempenha papel significativo no aborto seminal em Asteraceae. Investimentos em pesquisas que permitam definir mais claramente os papéis do endotélio, tanto no desenvolvimento normal das sementes quanto em seu aborto, são indispensáveis para permitir a compreensão da alta taxa de formação de cipselas sem sementes viáveis em várias espécies de compostas.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelas bolsas concedidas; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Programa BIOTA (Proc. 00/12469-3), pelo auxílio financeiro; ao M.Sc. Aristônio Magalhães Teles, pela identificação das espécies deste estudo; ao M.Sc. Orlando Cavalari De-Paula, pelo auxílio nas ilustrações.

LITERATURA CITADA

- Afolayan AJ, Meyer JJM, Leenwener DV. 1997.** Germination in *Helichrysum aureonitens* (Asteraceae): effects of temperature, light, gibberellic acid, scarification and smoke extract. *South African Journal of Botany* **63**: 22-24.
- Anderberg AA, Baldwin BG, Bayer RG, Breitwieser J, Jeffrey C, Dillon MO, Eldenas P, Funk V, Garcia-Jacas N, Hind DJN, Karis PO, Lack HW, Nesom G, Nordenstam B, Oberprieler CH, Panero JL, Puttock C, Robinson H, Stuessy TF, Susanna A, Urtubey E, Vogt R, Ward J, Watson L E. 2007.** Compositae. In K. Kubitzki, J.W. Kadereit and C. Jeffrey, eds. *The families and genera of vascular plants*, Berlin: Springer Verlag, pp. 61-576.
- Bouman F. 1984.** The ovule. In BM Johri, ed. *Embryology of Angiosperms*, Berlin: Springer Verlag, pp. 123-157.
- Byers DL. 1995.** Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany* **82**: 1000-

1006.

Cichan MA, Palser BF. 1982. Development of normal and seedless achenes in *Chicorium intibus* (Compositae). *American Journal of Botany* **69**: 885-895.

Clampitt CA. 1987. Reproductive biology of *Aster curtus* (Asteraceae), a pacific northwest endemic. *American Journal of Botany* **74**: 941-946.

Cooper DC, Brink RA. 1949. The endosperm-embryo relationship in an autonomous apomict *Taraxacum officinale*. *Botanical Gazzete* **111**: 139-153.

Corner EJH. 1976. *The seeds of dicotyledons* Vol.1. Cambridge: University Press.

Dahlgren G. 1991. Steps toward a natural system of the dicotyledons embryological characters. *Aliso* **13**: 107-165.

Davis GL. 1961. The life history of *Podolepis jaceoides* (Sims) Voss - II. Megasporogenesis, female gametophyte and embryogeny. *Phytomorphology* **11**: 206-219.

Davis GL. 1962a. Embryological studies in the Compositae. I. Sporogenesis, gametogenesis, and embryogeny in *Cotula australis* (Lees.) Hook. F. *Australian Journal of Botany* **10**: 1-12.

Davis GL. 1962b. Embryological studies in the Compositae: II. Sporogenesis, gametogenesis and embryogeny in *Ammobium alatum*. *Australian Journal of Botany* **10**: 65-76.

Davis GL. 1964. Embryological studies in the Compositae. IV. Sporogenesis, gametogenesis, and embryogeny in *Brachycome ciliaris* (Labill.) Less. *Australian Journal of Botany* **12**: 142-151.

Deshpande PK. 1960. Morphology of the endosperm in *Caesulia axilaris*. *Current Science* **29**: 56-57.

Deshpande PK. 1962. A reinvestigation of endosperm in *Tridax procumbens* L. *Current Science* **31**: 113-114.

Ferreira AG, Cassol B, Rosa SGT, Silveira TS, Stival AL, Silva AA. 2001. Germinação de sementes de Asteraceae nativas do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **15**: 231-242.

Ferrer MM, Good-Avila SV. 2007. Macrophylogenetic analyses of the gain and loss of self-incompatibility in the Asteraceae. *New Phytologist* **173**: 401-414.

Grau J, Hopf H. 1985. Das endosperm der Compositae. *Botanische Jahrbucher fur systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **107**: 251-268.

Hiscock SJ. 2000. Self-incompatibility in *Senecio squalidus* L. (Asteraceae). *Annals of*

Botany **85** (Supplement A): 181-190.

Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC. 1990. *Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the world*, New York: International Association for Plant Taxonomy.

Jansen RK, Palmer D. 1988. Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in the Mutiseae (Asteraceae). *American Journal of Botany* **75**: 753-766.

Jensen WA. 1962. *Botanical histochemistry: principles and practice*, San Francisco: W.H. Freeman.

Johansen DA. 1940. *Plant microtechnique*, New York: McGraw-Hill Book Company Inc.

Johri BM, Ambegaokar KB, Srivastava PS. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Berlin: Springer-Verlag.

Kapil RN, Sethi B. 1962a. Development of seed in *Tridax trilobata* Hemsl. *Phytomorphology* **12**: 235-239.

Kapil RN, Sethi B. 1962b. Gametogenesis and seed development in *Ainsliaea aptera* DC. *Phytomorphology* **12**: 222-234.

Kapil RN, Tiwari SC. 1978. The integumentary tapetum. *Botanical Review* **44**: 457-490.

Kimata M. 1978. Comparative studies on the reproductive systems of *Mazus japonicus* and *M. miquelii*. *Plant Systematics and Evolution* **129**: 243-253.

King RM, Robinson H. 1987. *The genera of the Eupatorieae (Asteraceae)*, Kansas: Missouri Botanical Garden.

Machado SR, Oliveira DMT, Dip M, Menezes NL. 2004. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. and Endl.) H. Robinson (Asteraceae). *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 115-123.

Maheshwari P, Roy SK. 1952. The embryo sac and embryo of *Tridax procumbens* L. *Phytomorphology* **2**: 245-252.

Maluf AM, Wizenier B. 1998. Aspectos fenológicos e germinação de sementes de quatro populações de *Eupatorium vauthierianum* DC. (Asteraceae). *Revista Brasileira de Botânica* **21**: 247-251.

Martin AC. 1946. The comparative internal morphology seeds. *The American Midland Naturalist* **36**: 513-660.

Martins MAG. 2006. *Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de Vernonia brevifolia Less. e V. herbacea (Vell.) Rusby (Asteraceae)*. Dissertação de Mestrado, Universidade

Estadual Paulista, Brasil.

Mazia JC, Bremer PA, Alfert M. 1953. The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromophenol blue. *Biological Bulletin* **104**: 57-67.

Misra S. 1964. Floral morphology of the family Compositae. 2. Development of the seed and fruit in *Flaveria repanda*. *Botanical Magazine Tokyo* **77**: 290-296.

Misra S. 1965. Floral morphology of the family Compositae III. Embriology of *Sigesbeckia orientalis*. *Australian Journal of Botany* **13**: 1-10.

Misra S. 1972. Floral morphology of the family Compositae. IV. Tribe Vernonieae – *Vernonia anthelmintica*. *Botanical Magazine Tokyo* **85**: 187-199.

O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368-373.

Padmanabhan D. 1962. A reinvestigation of the endosperm and endothelium in *Tridax procumbens*. *Phytomorphology* **12**: 355-361.

Pandey AK, Chopra S, Singh RP. 1983. Development and structure of seeds and fruits in Compositae, tribe Inuleae. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences. Plant Sciences* **92**: 467-471.

Pandey AK, Singh RP. 1980. Development and structure of seeds and fruits in tribe Vernonieae – some *Vernonia* and *Elephantopus* species. *Flora* **169**: 443-452.

Pandey AK, Singh RP. 1982a. Development and structure of seeds and fruits in Compositae: *Coreopsis* species. *Journal of the Indian Botanical Society* **61**: 417-425.

Pandey AK, Singh RP. 1982b. Development and structure of seeds and fruits in the Compositae, tribe Senecioneae. *Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **103**: 413-422.

Pandey AK, Singh RP. 1983. Development and structure of seeds and fruits in Compositae: tribe Eupatorieae. *Journal of the Indian Botanical Society* **62**: 276-281.

Pandey AK, Singh RP. 1994. Development and structure of seed and fruit in Eupatorieae and Heliantheae (Compositae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **64**: 115-126.

Pandey AK, Singh RP, Chopra S. 1978. Development and structure of seeds and fruits in Compositae, Cichoreae. *Phytomorphology* **28**: 198-206.

Pullaiah T. 1979. Studies in the embryology of Compositae. IV. The tribe Inuleae. *American Journal of Botany* **66**: 1119-1127.

- Pullaiah T. 1981.** Studies in the embryology of Heliantheae (Compositae). *Plant Systematics and Evolution* **137**: 203-214.
- Pullaiah T. 1983.** Studies in the embryology of Senecioneae (Compositae). *Plant Systematics and Evolution* **142**: 61-70.
- Richards AJ. 1986.** *Plant breeding systems*, London, George Allen and Unwin.
- Sajo MG, Menezes NL. 1986a.** Anatomia do rizóforo de espécies de *Vernonia* Scrib. (Compositae) da Serra do Cipó, MG. *Revista Brasileira de Biologia* **46**: 189-196.
- Sajo MG, Menezes NL. 1986b.** Origem e crescimento do rizóforo em espécies de *Vernonia* Scrib. (Compositae), da Serra do Cipó, MG. *Revista Brasileira de Biologia* **46**: 197-202.
- Sano Y. 1977.** The pollination systems of *Melilotus* species. *Oecologia Plantarum* **12**: 383-394.
- Sass JE. 1951.** *Botanical microtechnique*, Ames: Iowa State University.
- Sasaki RM, Rondon JN, Zaidan LB, Felipe GM. 1999.** Germination of seeds from herbaceous plants artificially stored in cerrado soil. *Revista Brasileira de Biologia* **59**: 271-279.
- Schemske DW. 1978.** Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaceae): the significance of cleistogamy and chasmogamy. *Ecology* **59**: 596-613.
- Sedgley M. 1980.** Anatomical investigation of abscised avocado flowers and fruitlets. *Annals of Botany* **46**: 771-777.
- Singh RP, Pandey AK. 1985.** Development and structure of seeds and fruits in Compositae Cynareae. *Phytomorphology* **34**: 1-10.
- Solbrig OT, Rollins RC. 1977.** The evolution of autogamy in species of the mustard genus *Leavenworthia*. *Evolution* **31**: 265-281.
- Sood SK, Sood P, Kumar N. 2000.** Investigations on embryology and developmental anatomy of achenes in *Lactuca dissecta* D. Don (Asteraceae). *Phytomorphology* **50**: 59-68.
- Souza VC, Lorenzi H. 2005.** *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira baseado em APG II*, Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Tiagi B, Taimmi S. 1960.** Embryo-sac development in *Vernonia cinerascens* Schult. and seed development in *V. cinerea* Less. *Current Science* **29**: 406.
- Tiagi B, Taimmi S. 1963.** Floral morphology and embryology of *Vernonia cinerascens* and

V. cinerea. *Agra University Journal of Research* **12**: 123-135.

Venkateswarlu J. 1941. Vascular supply in the ovules of some Compositae. *Current Science* **8**: 367-368.

Von Teichman I, Van Wyk AE. 1991. Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy and recalcitrance. *Botanical Journal of the Linnean Society* **105**: 211-237.

Warburton CL, James EA, Fripp YJ, Trueman SJ. 2000. Clonality and sexual reproductive failure in remnant populations of *Santalum lanceolatum* (Santalaceae). *Biological Conservation* **96**: 45-54.

Werker E. 1997. *Seed Anatomy*, Berlin: Gebrüder Borntraeger.

Tabela e Ilustrações

Tabela 1. Dados comparativos dos estudos estruturais sobre sementes de diferentes tribos de Asteraceae disponíveis na literatura, com ênfase nas características da zona periendotelial (ZP). (+) presença, (-) ausência, (?) dado não citado.

Tribos	Ontogênese seminal	Origem da ZP	Características da ZP	Função da ZP	Referências
Anthemideae	-	?	?	?	Davis (1962)a
Astereae	-	?	?	?	Davis (1964)
Cichorieae	+	?	espaço de ar	?	Pandey <i>et al.</i> (1978)
Cichorieae	+	?	lise das células, diminuindo o número de camadas do tegumento	?	Sood <i>et al.</i> (2000)
Cinereae	+	?	espaço de ar	?	Singh e Pandey (1985)
Eupatorieae	+	?	espaço de ar	?	Pandey e Singh (1983); Pandey e Singh (1994)
Gnaphalieae	-	?	células ao redor do endotélio mostram sinais de ação de enzimas, o citoplasma se desorganiza	nutritiva	Davis (1962)b
Gnaphalieae	-	?	?	?	Davis (1961)
Helenieae	-	?	?	?	Misra (1964)
Heliantheae	-	?	?	?	Maheshwari e Roy (1952)
Heliantheae	+	?	espaço de ar	?	Misra (1965)
Heliantheae	+	?	?	?	Kapil e Sethi (1962)a; Padmanabhan (1962)
Heliantheae	-	?	as células perdem seus conteúdos e formam a zona periendotelial, posteriormente comprimidas	?	Pullaiah (1981)
Heliantheae	+	?	espaço de ar	?	Pandey e Singh (1982)a; Pandey e Singh (1994)
Inuleae	-	?	as células perdem seus conteúdos e formam a zona periendotelial e são posteriormente comprimidas	?	Pullaiah (1979)
Inuleae	+	?	espaço de ar	?	Pandey <i>et al.</i> (1983)
Mutiseae	+	?	células do endotélio aumentam, perdem conteúdo e degeneram (do redor tbém)	?	Kapil e Sethi (1962)b
Mutiseae	+	endotesta externa	endotesta externa péctica, com posterior formação de amplo espaço lisígeno	nutritiva	Marzinek e Oliveira (em preparação)
Senecioneae	+	?	espaço de ar	?	Pandey e Singh (1982)b
Senecioneae	+	?	a zona periendotelial + endotélio são consumidas pelo embrião	?	Pullaiah (1983)
Senecioneae	+	endotesta externa	endotesta externa péctica, com posterior formação de amplo espaço lisígeno	nutritiva	Marzinek <i>et al.</i> (submetido)
Vernonieae	+	?	espaço de ar	?	Pandey e Singh (1980)
Vernonieae	-	?	?	?	Tiagi e Tamni (1960)
Vernonieae	-	?	?	?	Tiagi e Tamni (1963)
Vernonieae	-	?	região periendotelial é reabsorvida e há endotélio remanescente	?	Misra (1972)
Vernonieae	+	?	reabsorção com criação espaço lisígeno	?	Martins (2006)

Fig. 1. Óvulo de botão floral. Secções longitudinais (A, D-E); secções transversais (B-C). (A) *Praxelis pauciflora*. (B) *Symphyopappus reticulatus*. (C) Detalhe da epiderme interna multiplicativa de *Mikania micrantha*. (D) Detalhe do megagametofito e epiderme interna multiplicativa de *Campuloclinium macrocephalum*. (E) Auto-fecundação em *Vittetia orbiculata*; notar o tubo polínico penetrando o megagametofito e atingindo a oosfera. ar, anti-rafe; ch, calaza; ie, epiderme interna; in, tegumento; me, megagametofito; mi, micrópila; nu, nucelo; ow, parede ovariana; ra, rafe. Barras = 100 μ m (A-B,E); 20 μ m (C); 50 μ m (D).

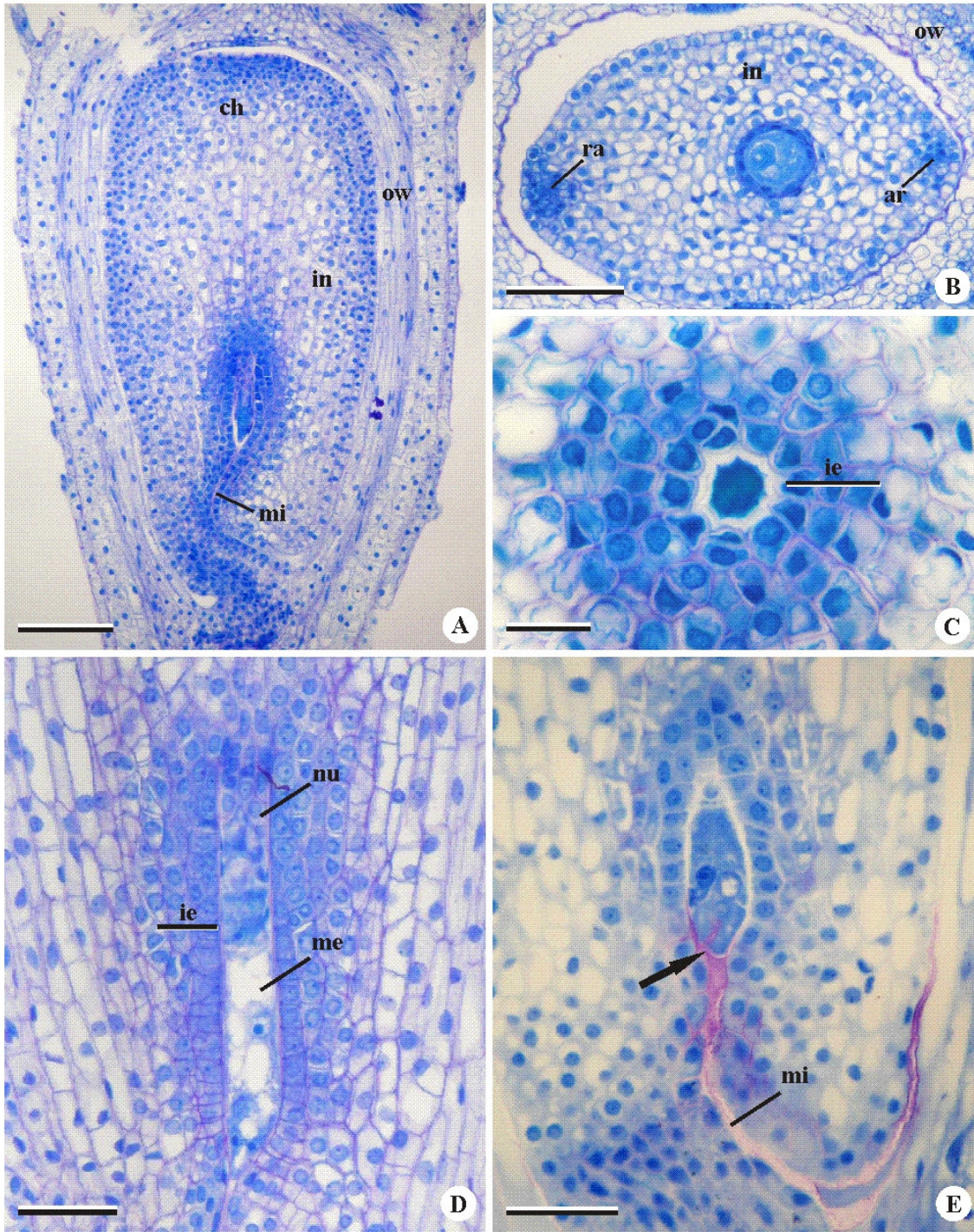


Fig. 2. Diagramas das secções longitudinais (à esquerda) e transversais (à direita), nas alturas indicadas, dos óvulos das espécies estudadas, mostrando os padrões de vascularização verificados. (A) *Campuloclinium macrocephalum*, *Praxelis pauciflora* e *Symphyopappus reticulatus*. (B) *Vitsetia orbiculata*. (C) *Chromolaena stachyophylla* e *Mikania micrantha*.

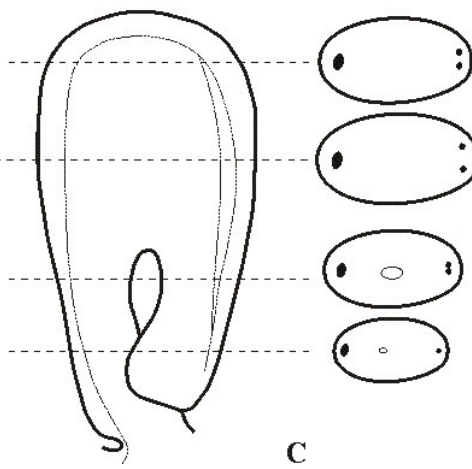
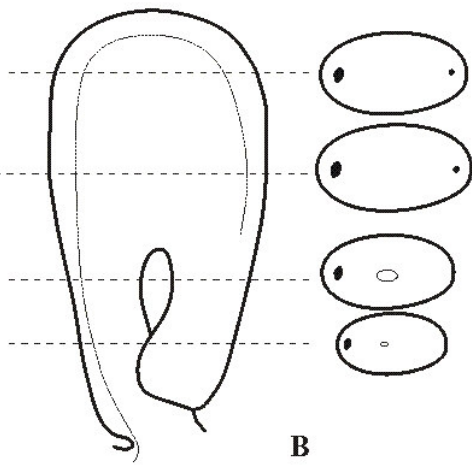
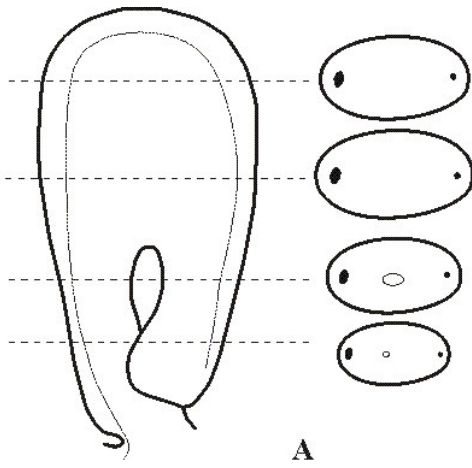


Fig. 3. Semente imatura. Secções longitudinais (B, F) e transversais (A, C-E). (A) *Chromolaena stachyophylla* (seta: endotesta externa com paredes pécticas). (B) *Symphyopappus reticulatus*, com embrião globular. (C-D) Respectivamente, rafe e anti-rafe de *Symphyopappus reticulatus*. (E) Detalhe de *Symphyopappus reticulatus* (ponta de seta, espaço lisígeno formado pela reabsorção da endotesta). (F) Detalhe de *Mikania micrantha*, com embrião cordiforme. * cavidade seminal; ed, endosperma; em, embrião; en, endotélio; sc, tegumento seminal; pe, pericarpo; xy, xilema. Barras = 50 μm (A, E); 150 μm (B); 20 μm (C-D); 100 μm (F).

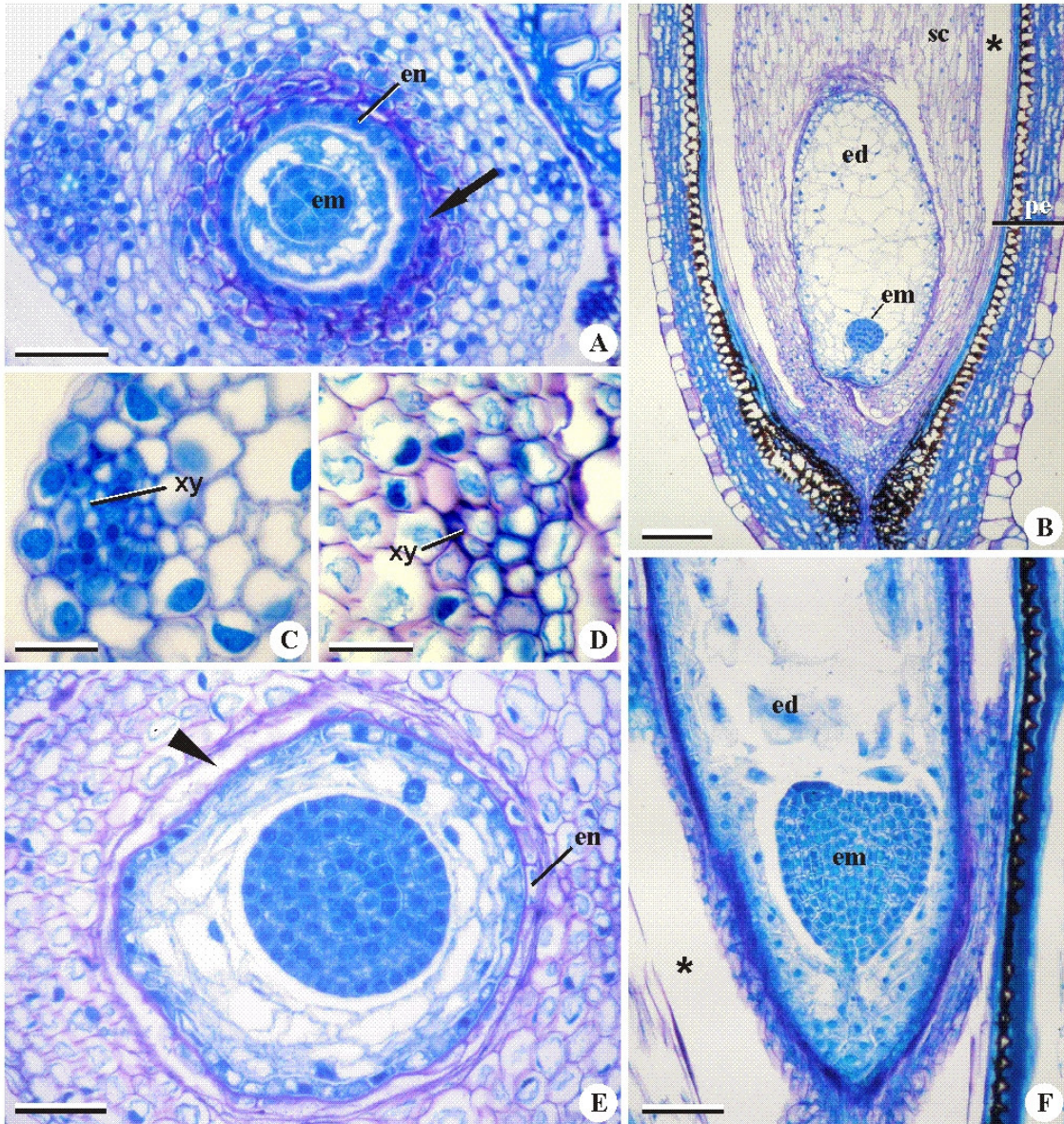


Fig. 4. Semente madura bem formada. Secção longitudinal (A); secções transversais (B-D). (A-C) *Chromolaena stachyophylla*; notar o amplo embrião, acompanhado pelo endosperma escasso e testa colapsada. (D) *Praxelis pauciflora*, evidenciando os cotilédones assimétricos. co, cotilédone; ea, eixo embrionário; ed, endosperma; pe, pericarpo; sc, tegumento seminal. Barras = 150 μm (A-B); 50 μm (C); 100 μm (D).

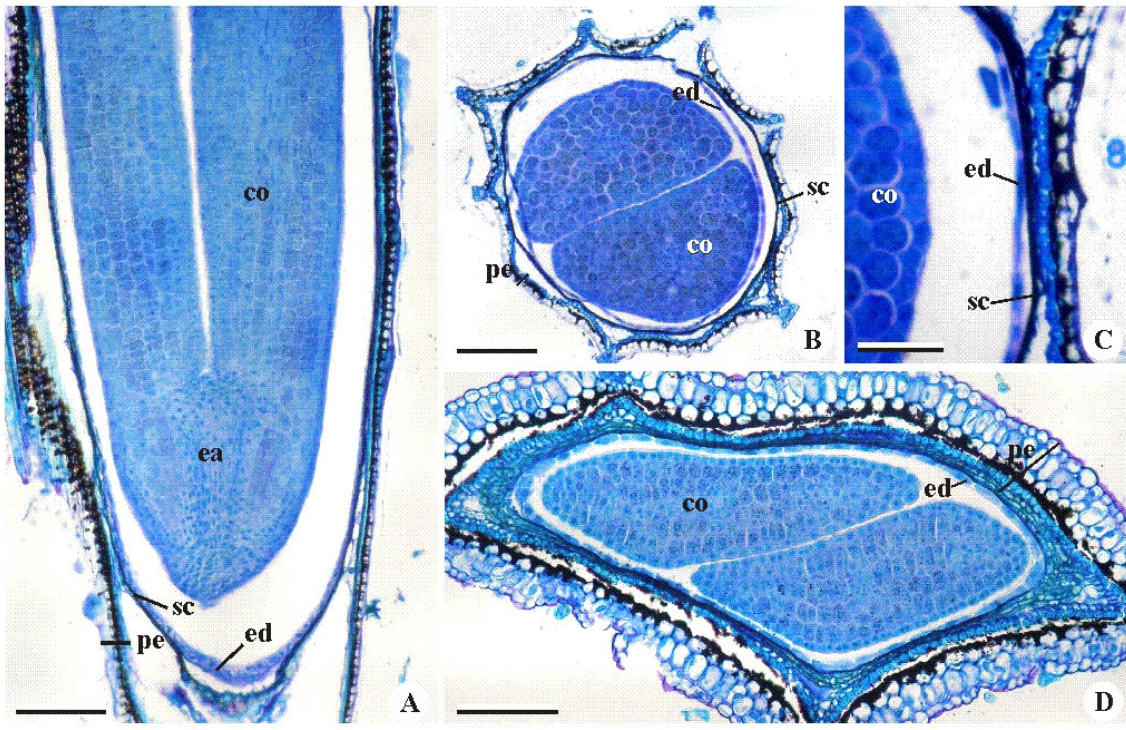
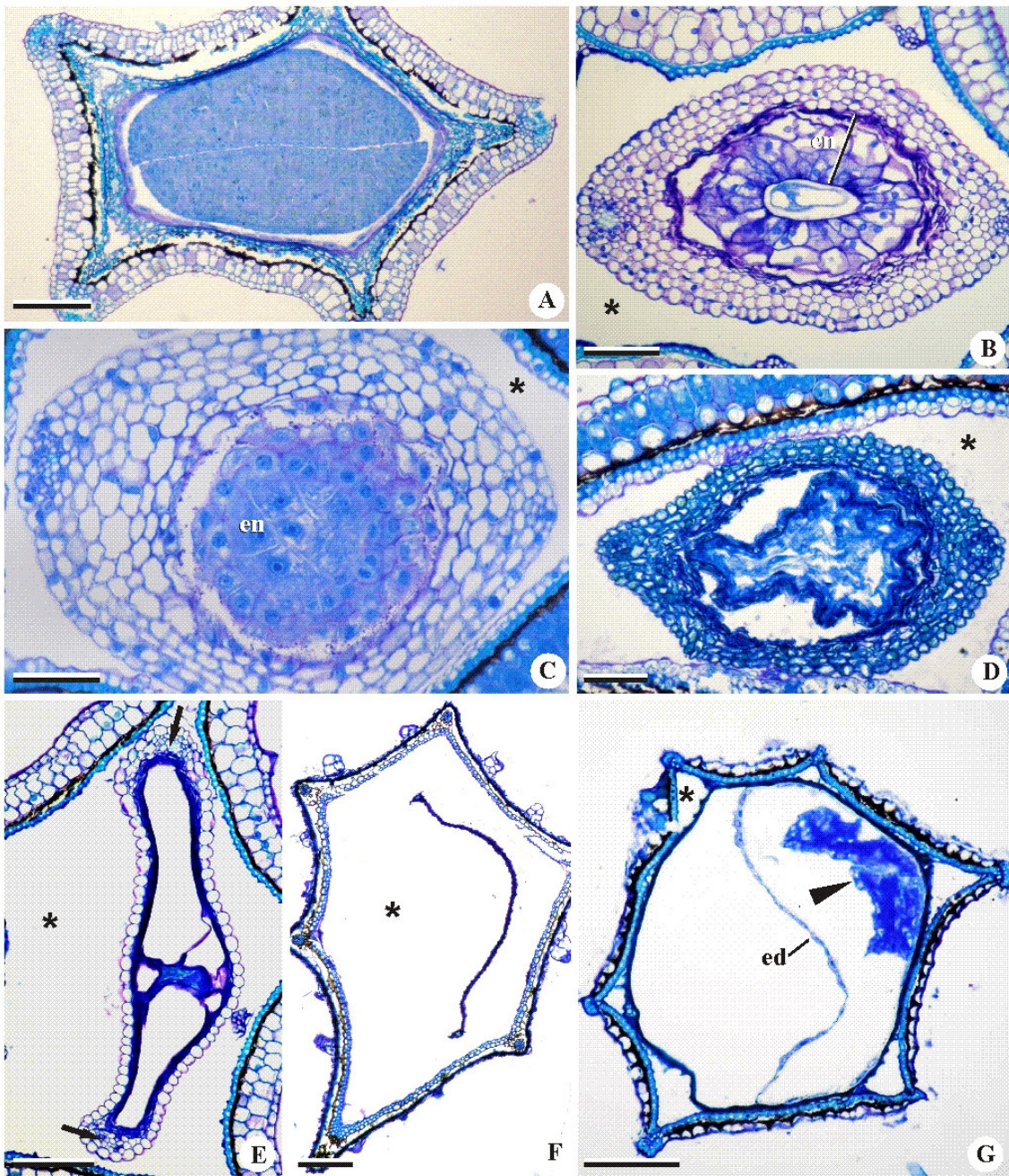


Fig. 5. Sementes em diferentes graus de formação. Secções transversais. (A) Semente bem formada de *Campuloclinium macrocephalum*. (B) Semente imatura de *Campuloclinium macrocephalum*, em fase inicial de aborto; notar o endotélio com proliferação irregular. (C) Semente imatura de *Vittetia orbiculata*, mostrando desorganização endotelial. (D) Cipsela jovem de *Chromolaena stachyophylla*, com semente em degeneração. (E) Cipsela madura de *Campuloclinium macrocephalum* mostrando semente parcialmente desenvolvida (seta, feixe vascular). (F-G) Respectivamente, cipsela madura de *Symphyopappus reticulatus* e de *Vittetia orbiculata*, contendo resíduos de sementes abortadas. (en, endotélio desorganizado; ponta de seta em G, resquícios do embrião). * cavidade seminal. Barras = 150 µm (A, F); 100 µm (B, E, G); 50 µm (C, D).



CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir do trabalho aqui apresentado, pode-se destacar:

- Levando-se em consideração o grande número de espécies de Asteraceae, as análises estruturais de cipselas das compostas ainda são pouco abrangentes e o estudo de frutos nesta família é importante para o entendimento de aspectos ecológicos e filogenéticos do grupo.
- As estruturas acessórias (pápus e carpopódio) das cipselas estudadas permitem diferenciar as espécies, corroborando as segregações sofridas pelo gênero *Eupatorium*.
- Embora haja tendência na literatura de se associarem costelas e feixes nas cipselas de Asteraceae, nem sempre as costelas possuem feixes. A variação do número de costelas registradas nas espécies estudadas torna este caráter pouco seguro para aplicação em descrições e/ou chaves de identificação dos gêneros estudados.
- Considerando o pequeno número de espécies estudadas, a grande variação observada na vascularização da semente e o caráter conservador deste órgão, novos trabalhos enfocando os padrões de vascularização seminal são desejáveis e podem trazer subsídios adicionais para compreender a filogenia do grupo. Este trabalho registrou um novo tipo de vascularização da semente, o que mostra a pouca exploração desta característica.
- Trabalhos ultra-estruturais sobre o papel do endotélio no aborto de sementes e sua função na nutrição do embrião são muito importantes para se esclarecerem mecanismos de crescimento do embrião, relacionando-os com as possíveis falhas que culminam no aborto de sementes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS^{§§}

AGUILERA, D. B.; MEIRA, R. M. S. A.; FERREIRA, F. A. Anatomia e histoquímica dos órgãos vegetativos de *Siegesbeckia orientalis* (Asteraceae). **Planta daninha**, v. 22, n. 4, p. 438-489, 2004.

ALMEIDA, A. M., FONSECA, C. R., PRADO, P. I., NETO, M. A., DINIZ, S., KUBOTA, U., BRAUN, M. R., RAIMUNDO, R. L. G., ANJOS, L. A., MENDONÇA, T. G., FUTADA, S. M., LEWINSOHN, T. Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 1-17, 2005.

ANDERBERG, A. A., BALDWIN, B. G., BAYER, R. G., BREITWIESER, J., JEFFREY, C., DILLON, M. O., ELDENAS, P., FUNK, V., GARCIA-JACAS, N., HIND, D. J. N., KARIS, H. W., LACK, G., NESOM, B., NORDENSTAM, C., H. OBERPRIELER, J. L., PANERO, P. O., PUTTOCK, C., ROBINSON, H., STUESSY, T. F., SUSANNA, A., URTUBEY, E., VOGT, R., WARD, J., WATSON, L. E. Compositae. In: KUBITZKI, K.; KADEREIT, J. W., JEFFREY, C. (Ed.). **The families and genera of vascular plants**. v. 8. Berlin: Springer-Verlag, 2007. p. 61-576.

ASCENSÃO, L.; PAIS, M. S. Glandular trichomes of *Artemisia campestris* (spp. *maritima*): ontogeny and histochemistry of the secretory product. **Botanical Gazzete**, v. 148, p. 221-227, 1987.

_____. Ultrastructure and histochemistry of secretory ducts in *Artemisia campestris* spp. *maritima* (Compositae). **Nordic Journal of Botany**, v. 8, p. 283-292, 1988.

BARROSO, G. M., PEIXOTO, A. L., ICHASO, C. L. F., GUIMARÃES, E. F., COSTA, C. G., LIMA, H. C. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1991. 326 p.

BATALHA, M. A.; MANTOVANI, W. Floristic composition of the cerrado in the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, Southeastern Brazil). **Acta Botanica Brasilica**, v. 15, p. 289-302, 2001.

BEAN, A. R. Pappus morphology and terminology in Australian and New Zealand thistles (Asteraceae, tribe Cardueae). **Austrobaileya**, v. 6, n. 1, p. 139-52, 2001.

BERTASSO-BORGES, M. S.; COLEMAN, J. R. Embryology and cytogenetics of *Eupatorium pauciflorum* and *Eupatorium intermedium* (Compositae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 21, n. 4, p. 507-514, 1998.

BERTASSO-BORGES, M.S.; COLEMAN, J. R. Cytogenetics and embryology of *Eupatorium laevigatum* (Compositae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 28, n. 1, p. 123-8, 2005.

^{§§} Elaboradas segundo as normas da ABNT.

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 6023**: informação e documentação: referências: elaboração. Rio de Janeiro, 2002.

- BHAT, V., DWIVEDI, K. K., KHURANA, J. P., SOPORYBHAT, S. K. Apomixis: an enigma with potential applications. **Current Science**, v. 89, n. 11, p. 1879-93, 2005.
- BLANCA, G.; GUARDIA, D. Fruit morphology in *Tragopogon* L. (Compositae: Lactuceae) from the Iberian Peninsula. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 125, n. 7, p. 319-29, 1997.
- BOUMAN, F. The ovule. In: JOHRI, B. M. (Ed.). **Embryology of Angiosperms**. Berlin: Springer-Verlag, 1984. p. 123-57.
- BREMER, K. **Asteraceae: Cladistics and Classification**. Portland: Timber Press, 1994. 752 p.
- BRUHL, J. J.; QUINN, C. J. Cypselae anatomy in the 'Cotuleae' (Asteraceae-Anthemideae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 102, p. 37-59, 1990.
- BURTT, B. L. Aspects of diversification in the capitulum. In: HEYWOOD, V. H.; HARBORNE, J. B., TURNER, B.L. (Eds.). **The Biology and Chemistry of the Compositae**. London: Academic Press, v.1, 1977. p. 41-59.
- BYERS, D. L. Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). **American Journal of Botany**, v. 82, n. 8, p. 1000-6, 1995.
- CABRERA, L. Cypselae development in *Acourtia* (Mutiseae, Nassauviinae, Asteraceae) and its taxonomic implications. **International Journal of Plant Sciences**, v. 163, n. 2, p. 227-33, 2002.
- CAPUS, G. Anatomie du tissu conducteur. **Annales des Sciences Naturelles, Botanique**, v. 6, n. 7, p. 209-91, 1878.
- CARLQUIST, S. Anatomy of Guyana Mutiseae. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 9, p. 441-76, 1957.
- _____. Structure and ontogeny of glandular trichomes of Madinae (Compositae). **American Journal of Botany**, v. 45, p. 675-682, 1958.
- _____. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. **Phytomorphology**, v. 19, p. 332-62, 1969.
- CASTRO, M. M.; LEITÃO-FILHO, H. F.; MONTEIRO, W. R. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 20, n. 2, p. 163-174, 1997.
- CAVALLI, S. S. Apomixia: um método de reprodução sexual. In: FREITAS, L. B.; BERED, F. (Ed.). **Genética e evolução vegetal**. Porto Alegre: Editora da UFRGS, 2003. p. 41-55.
- CHUTE, H. M. The morphology and anatomy the achene. **American Journal of Botany**, v. 17, n. 8, p. 703-22, 1930.
- CICHAN, M. A.; PALSER, B. F. Development of normal and seedless achenes in *Chicorium intibus* (Compositae). **American Journal of Botany**, v. 69, n. 6, p. 885-95, 1982.

- COOPER, D. C.; BRINK, R. A. The endosperm-embryo relationship in an autonomous apomitic *Taraxacum officinale*. **Botanical Gazette**, v. 111, p. 139-53, 1949.
- CORNER, E. J. H. **The seeds of dicotyledons**. v.1. Cambridge: University Press, 1976. 311p.
- DAVIES, A. M. R.; FACHER, E. Achene hairs and their diversity in the genus *Chaetanthera* Ruiz & Pav. (Mutisieae, Asteraceae). **Sendtnera**, v. 7, p. 13-33, 2001.
- DAVIS, G. L. Apomixis and abnormal anther development in *Calotis lappulaceae* Benth. **Australian Journal of Botany**, v. 16, p. 1-17, 1968.
- DESHPANDE, P. K. Morphology of the endosperm in *Caesulia axilaris*. **Current Science**, v. 29, p. 56-7, 1960.
- _____. A reinvestigation of endosperm in *Tridax procumbens* L. **Current Science**, v. 31, p. 113-4, 1962.
- DRURY, D. G.; WATSON, L. Taxonomic implications of a comparative anatomical study of Inuloideae - Compositae. **American Journal of Botany**, v. 53, p. 828-33, 1966.
- EAMES, A. J. **Morphology of the Angiosperms**. New York: Robert E. Krieger, 1977. 518 p.
- EAMES, A. J.; MACDANIELS, L. H. **An introduction to plant anatomy**. 2ed. Tokyo: McGraw-Hill, 1953. 427 p.
- FERRER, M. M.; GOOD-AVILA, S. V. Macrophylogenetic analyses of the gain and loss of self-incompatibility in the Asteraceae. **New Phytologist**, v. 173, p. 401-14, 2007.
- FERREIRA, J. F. S.; JANIK, J. Floral morphology of *Artemisia annua* with special reference to trichomes. **International Journal Plant Sciences**, v. 156, n. 6, p. 807-815, 1995.
- GALETTO, L. Estudios sobre el néctar y los nectarios en *Hyaloseris rubicunda* y *Barnadesia odorata* (Asteraceae-Mutiseae). **Darviniana**, v. 33, n. 1-4, p. 127-133, 1995.
- GRANT, V. The protection of the ovules in flowering plants. **Evolution**, v. 4, n. 3, p. 179-201, 1950.
- GRASHOFF, J. L.; BEAMAN, J. H. Studies in *Eupatorium* (Compositae). III. Apparent wind pollination. **Brittonia**, v. 22, n. 1, p. 77-84, 1970.
- HAQUE, M. Z.; GODWARD, M. B. E. New records of the carpodium in Compositae and its taxonomic use. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 89, p. 321-40, 1984.
- HAYASHI, A. H.; APEZZATO-DA-GLORIA, B. The origin and anatomy of rhizophoris in *Vernonia herbacea* e *V. platensis* (Asteraceae) from Brazilian cerrado. **Australian Journal of Botany**, v. 53, p. 273-279, 2005.
- HESS, R. Vergleichende untersuchugen über die zwillingshaare der Compositen **Botanische Jahrbucher fur systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**, v. 68, p. 435-496, 1938.

HOLMGREN, I. Zytologische studien über die Fortpflanzung bei den gattungen *Erigeron* und *Eupatorium*. **Kongliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar**, v. 59, n. 7, p. 1-118, 1919 *apud* GRASHOFF, J. L.; BEAMAN, J. H. Studies in *Eupatorium* (Compositae). III. Apparent wind pollination. **Brittonia**, v. 22, n. 1, p. 77-84, 1970.

HOOD, J. L. A.; SEMPLE, J. C. Pappus variation in *Solidago*. **Sida**, v. 20, n. 4, p. 1617-30, 2003.

JANSEN, R. K.; PALMER, D. Phylogenetic implications of chloroplast DNA restriction site variation in the Mutisieae (Asteraceae). **American Journal of Botany**, v. 75, p. 753-66, 1988.

JOHRI, B. M. K.; AMBEGAOKAR, B.; SRIVASTAVA, P. S. **Comparative embryology of angiosperms**. Berlin: Springer-Verlag, 1992. 1221 p.

JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A., STEVENS P. F. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. Massachusetts: Sinauer Associates, 1999. 464p.

KÄLLERSJÖ, M. Fruit structure and generic delimitation of *Athanasia* (Asteraceae-Anthemideae) and related South African genera. **Nordic Journal of Botany**, v. 5, n. 6, p. 527-42, 1985.

KAPIL, R. N.; SETHI, B. Development of seed in *Tridax trilobata* Hemsl. **Phytomorphology**, v. 12, p. 235-39, 1962.

_____. Gametogenesis and seed development in *Ainsliaea aptera* DC. **Phytomorphology**, v. 12, p. 222-34, 1962.

KING, R. M.; ROBINSON, H. The new synantherology. **Taxon**, v. 19, p. 6-11, 1970.

_____. **The genera of the Eupatorieae (Asteraceae)**. Missouri Botanical Garden, 1987. 581 p.

KOCH, M. F. Studies in the anatomy and morphology of the Compositae flower. I. The corolla. **American Journal of Botany**, v. 17, p. 938-52, 1930a.

_____. Studies in the anatomy and morphology of the Compositae flower. II. The corollas of the Heliantheae and Mutisieae. **American Journal of Botany**, v. 17, p. 995-1010, 1930b.

KYŇVCLOVÁ, M. Comparative morphology of achenes of the tribe Anthemideae Cass. (Family Asteraceae) and its taxonomic significance. **Preslia**, v. 42, p. 33-53, 1970.

LAVIALLE, M. P. Développement de l'ovaire en fruit chez les Composées. **Annales les Sciences Naturelles - Botanique et Biologie**, v. 15, n. 9, p. 39-147, 1912.

LEPPIK, E. E. The form and function of numeral patterns in flowers. **American Journal of Botany**, v. 43, p. 445-55, 1956.

_____. Evolutionary differentiation of the flower head of the Compositae. **Archivum Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae**, v. 14, p. 466-81, 1960.

_____. Morphogenetic classification of the flowers types. **Phytomorphology**, v. 18, n. 4, p. 451-66, 1967.

LERSTEN, N. R. **Flowering plant embryology**. Iowa: Blackwell Publishing, 2004. 212 p.

LESZEK, P.; VINCENT, D.; WILSON, S. L. The systematic value of the surface micromorphology and anatomy of cypselae of some members of the Senecioideae, Liabeae and Vernonieae (Asteraceae). **South African Journal of Botany**, v. 63, n. 6, p. 382-99, 1997.

MACHADO, S. R., OLIVEIRA, D. M. T. DIP, M. MENEZES. N. L. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Smallanthus sonchifolius* (Poepp. & Endl.) H. Robinson (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 1, p. 115-123, 2004.

MAHESHWARI, P.; ROY, S. K. The embryo sac and embryo of *Tridax procumbens* L. **Phytomorphology**, v. 2, p. 245-52, 1952.

MANILAL, K. S. Vascularization of corolla of the Compositae. **Journal of the Indian Botanical Society**, v. 50, p. 189-96, 1971.

MARTIN, A. C. The comparative internal morphology seeds. **The American Midland Naturalist**, v. 36, n. 3, p. 513-660, 1946.

MARTINS, M. A., G.; OLIVEIRA, D. M. T. Morfoanatomia comparada dos frutos em desenvolvimento de *Vernonia brevifolia* Less. e *V. herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 1, p. 99-110, 2007.

MILAN, P.; HAYASHI, A. H.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Comparative Leaf Morphology and Anatomy of Three Asteraceae Species. **Brazilian archives of Biology and technology**, v. 49, n. 1, p. 135-144, 2006.

MISRA, S. Floral morphology of the family Compositae. 2. Development of the seed and fruit in *Flaveria repanda*. **Botanical Magazine Tokyo**, v. 77, p. 290-96, 1964.

Monteiro, W. R., Castro, M. M., Fahn, A., Caldeira W. Observations on the development of the foliar secretory cavities of *Porophyllum lanceolatum* (Asteraceae). **Nordic Journal of Botany**, v. 15, n. 1, p. 69 - 76, 1995.

MUKHERJEE, S. K.; SARKAR, A. K. Morphology and structure of cypselae in thirteen species of the tribe Astereae (Asteraceae). **Phytomorphology**, v. 51, n. 1, p. 17-26, 2001.

O'DOWD, D. J.; CATCHPOLE, E. A. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. - ant interactions. **Oecologia**, v. 59, p. 191-200, 1983.

OLIVEIRA, F. Contribuição para o estudo botânico de *Mikania hirsutissima* D.C var. *hirsutissima*. II. Morfologia externa e anatomia da folha, flor, fruto e semente. **Revista de Farmácia Bioquímica da Universidade de São Paulo**, v. 10, n. 1, p. 15-36, 1972.

OUYAHYA, A.; VIANO, J. Studies using SEM on the achenes of the genus *Artemisia*. **Boletim da Sociedade Broteriana**, v. 63, p. 99-113, 1990.

PADMANABHAN, D. A reinvestigation of the endosperm and endothelium in *Tridax procumbens*. **Phytomorphology**, v. 12, p. 355-61, 1962.

PAK, I. H.; PARK, I. K.; WHANG, S. S. Systematic implications of fruit wall anatomy and surface sculpturing of *Microseris* (Asteraceae, Lactuceae) and relatives. **International Journal of Plant Sciences**, v. 162, n. 1, p. 209-20, 2001.

PANDEY, A. K.; CHOPRA, S.; SINGH, R. P. Development and structure of seeds and fruits in Compositae, tribe Inuleae. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Plant Sciences**, v. 92, p. 467-71, 1983.

PANDEY, A. K.; DHAKAL, M. R. Phytomelanin in Compositae. **Current Science**, v. 80, n. 8, p. 933-40, 2001.

PANDEY, A. K.; SINGH, R. P. Development and structure of seeds and fruits in tribe Vernonieae – some *Vernonia* and *Elephantopus* species. **Flora**, v. 169, p. 443-52, 1980.

_____. Development and structure of seeds and fruits in Compositae: *Coreopsis* species. **Journal of the Indian Botanical Society**, v. 61, p. 417-25, 1982a.

_____. Development and structure of seeds and fruits in the Compositae, tribe Senecioneae. **Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**, v. 103, n. 3, p. 413-22, 1982b.

_____. Development and structure of seeds and fruits in Compositae: tribe Eupatorieae. **Journal of the Indian Botanical Society**, v. 62, p. 276-81, 1983.

_____. Development and structure of seed and fruit in Eupatorieae and Heliantheae (Compositae). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 64, p. 115-26, 1994.

PANDEY, A. K.; SINGH, R. P.; CHOPRA, S. Development and structure of seeds and fruits in Compositae, Cichoreae. **Phytomorphology**, v. 28, p. 198-206, 1978.

PEREZ-GARCIA, F.; DURAN, J. M. Fruit anatomy of *Onopodorum nervosum* Boiss (Asteraceae). **Phytomorphology**, v. 37, p. 35-8, 1987.

PIJL, L. V. D. **Principles of dispersal in higher plants**. New York: Springer-Verlag, 1982. 214 p.

POPE, G. V. Cypselae and trichomes as a source of taxonomic characters in the erlangeoid genera. **Kirkia**, v. 12, n. 2, p. 203-31, 1983.

PULLAIAH, T. Studies in the embryology of Heliantheae (Compositae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 137, n. 3, p. 203-14, 1981.

RAMIAH, N.; SAYEEDUDDIN, M. Homology of the pappus in the light of trichome distribution. **Current Science**, v. 10, p. 402-03, 1958.

RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGWATER, S. The brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. **Annals of Botany**, v. 80, p. 223-30, 1997.

- RICHARDS, A. J. Apomixis in flowering plants: An overview. **Philosophical Transactions Royal Society London B**, v. 358, p. 1085-93, 2003.
- RITTER, M. R.; MIOTTO, S. T. S. Micromorfologia da superfície do fruto de espécies de *Mikania* Willd. (Asteraceae) ocorrentes no estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, v. 20, n. 1, p. 241-247, 2006.
- RIZZINI, C. T. Estudos experimentais sobre o xilopódio e outros órgãos tuberosos de plantas do cerrado. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 37, p. 87-113, 1965.
- ROBINSON, H. An analysis of the characters and relationships of the Tribes Eupatorieae and Vernonieae (Asteraceae). **Systematic Botany**, v. 2, n. 3, p. 199-208, 1977.
- ROTH, I. **Fruits of Angiosperms**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1977. 675 p.
- ROZENBLUM, E.; MALDONADO, S.; WAISMAN, C. E. Apomixis in *Eupatorium tanacetifolium* (Compositae). **American Journal of Botany**, v. 75, n. 3, p. 311-22, 1988.
- SAENZ, A. A. Anatomía y morfología de frutos de Heliantheae (Asteraceae). **Darwiniana**, v. 23, n. 1, p. 37-117, 1981.
- SAJO, M. G.; MENEZES, N. L. Anatomia do rizóforo de espécies de *Vernonia* Screb. (Compositae) da Serra do Cipó. MG. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 46, n. 1, p. 189-96, 1986a.
- _____. Origem e crescimento do rizóforo em espécies de *Vernonia* Screb. (Compositae), da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 46, n. 1, p. 197-202, 1986b.
- SANCHO, G.; OTEGUI, M. Vascularization and secretory tissues in florets of *Gochnatia polymorpha* (Asteraceae, Mutisieae): evolutionary considerations. **Phytomorphology**, v. 50, n. 2, p. 172-9, 2000.
- SCOTT, R. W. Microcharacters as generic markers in the Eupatorieae. **Taxon**, v. 34, n. 1, p. 26-30, 1985.
- SHELDON, J. C.; BURROWS, F. M. The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected Compositae in steady winds with convection. **New Phytologist**, v. 72, p. 665-75, 1973.
- SMALL, J. The origin and development of the Compositae. **New Phytologist**, v. 17, n. 3/4, p. 69-94, 1917.
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática**: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira baseado em APG II. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2005. 608 p.
- TERTULIANO, M. F.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. C. L. Distribution of fructose polymers in herbaceous species of Asteraceae from the cerrado. **New Phytologist**, v. 123, n. 4, p. 741-749, 1993.

TIAGI, B.; TAIMMI, S. Embryo-sac development in *Vernonia cinerascens* Schult. and seed development in *V. cinerea* Less. **Current Science**, v. 29, p. 406, 1960.

TIAGI, B.; TAIMMI, S. Floral morphology and embryology of *Vernonia cinerascens* and *V. cinerea*. **Agra University Journal of Research**, v. 12, p. 123-35, 1963.

VENKATESWARLU, J. Vascular supply in the ovules of some Compositae. **Current Science**, v. 8, p. 367-68, 1941.

WERKER, E. **Seed anatomy**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1997. 424 p.

VERTREES, G. L.; MAHLBERG, P. G. Structure and ontogeny of laticifers in *Chicorium intibus* (Compositae). **American Journal of Botany**, v. 65, p. 764-771, 1978.

WETTER, M. A. Micromorphological characters and generic delimitation of some new world Senecioneae (Asteraceae). **Brittonia**, v. 35, p. 1-22, 1983.

VILHALVA, D. A. A.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Morfoanatomia da raiz tuberosa de *Vernonia oxylepis* Sch. Bip. In Mart ex Baker – Asteraceae. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 3, p. 591-598, 2006a.

_____. Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff - Asteraceae. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 29, n. 1, p. 39-47, 2006b.

ZOHARY, M. Evolutionary trends in the fruiting head of the Compositae. **Evolution**, v. 4, p. 103-9, 1950.