

UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CAMPUS DE BOTUCATU
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

MORFOANATOMIA E ONTOGÊNESE DE FRUTOS E SEMENTES
DE *ANNONA DIOICA* A. ST.-HIL., *DUGUETIA FURFURACEA* (A. ST.-
HIL.) SAFF. E *XYLOPIA EMARGINATA* MART. (ANNONACEAE)

NATÁLIA ARIAS GALASTRI



Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências, Campus de Botucatu, UNESP,
para obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas (Botânica), AC:
Morfologia e Diversidade Vegetal

BOTUCATU - SP
- 2008 -

UNESP - UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CAMPUS DE BOTUCATU
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

MORFOANATOMIA E ONTOGÊNESE DE FRUTOS E SEMENTES DE
***ANNONA DIOICA* A. ST.-HIL., *DUGUETIA FURFURACEA* (A. ST.-HIL.)**
***SAFF.* E *XYLOPIA EMARGINATA* MART. (ANNONACEAE)**

NATÁLIA ARIAS GALASTRI

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

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências, *Campus* de
Botucatu, UNESP, para obtenção do título
de Mestre em Ciências Biológicas
(Botânica), AC: Morfologia e Diversidade
Vegetal

BOTUCATU - SP

- 2008 -

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO
DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: Selma Maria de Jesus

Galastri, Natália Arias.

Morfoanatomia e ontogênese de frutos e sementes de *Annona dioica* A. St.-Hil., *Duguetia furfuracea* (A. St.-Hil.) Saff. e *Xylopia emarginata* Mart. (Annonaceae) / Natália Arias Galastri. – Botucatu : [s.n.], 2008.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Botucatu, 2008.

Orientadora: Denise Maria Trombert de Oliveira
Assunto CAPES: 20302037

1. Anatomia vegetal 2. Morfologia vegetal 3. Botânica

CDD 581.4

Palavras-chave: *Annona*; *Annonaceae*; *Duguetia*; *Xylopia*; pericarpo, semente

*Dedico este trabalho aos meus pais,
que estiveram ao meu lado em todos os momentos.*

Amo vocês...”

Agradecimentos

Agradeço a Deus, por ter me dado forças, saúde, sabedoria e persistência para a realização de mais este projeto.

À minha mãe e ao meu pai, por estarem o tempo todo ao meu lado me apoiando, me fortalecendo e me corrigindo para que eu conseguisse realizar com competência e sucesso este trabalho.

À minha orientadora, Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira, por ter me apresentado à anatomia vegetal de órgãos reprodutivos, pela amizade, auxílio, compreensão, por todo aprendizado que me tem proporcionado e pela paciência em sua orientação.

Ao taxonomista Prof. Dr. Renato de Mello Silva, pela identificação das espécies estudadas.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de mestrado concedida.

Aos professores e funcionários do Departamento de Botânica pelo auxílio, pelas conversas e por toda dedicação que tiveram comigo, em especial ao técnico Kleber Alexandre Campos, por toda ajuda no laboratório de anatomia vegetal.

Ao Clemente José Campos, Sérgio Akira Adachi e Letícia Silva Souto, pela ajuda durante as coletas e pela amizade.

Ao meu namorado Leandro pelo apoio incansável, paciência, ajuda, compreensão, amor e carinho.

Aos funcionários da Seção de Pós-graduação, por todo auxílio prestado durante o curso de mestrado.

Aos funcionários da Biblioteca, pela ajuda com o COMUT e com as referências bibliográficas.

Aos amigos de laboratório, pelas discussões proveitosas, pela ajuda no laboratório de anatomia vegetal e pelo agradável convívio durante este período.

À Inara, pelas conversas, auxílios em coletas, pela ajuda durante o período de redação da dissertação e pela amiga que é.

A todos os meus amigos, em especial Priscilla, Ana Carolina e Juliana, por todo carinho, confiança e amizade.

A todos que, de alguma forma, estiveram presentes durante toda a minha formação e durante este projeto, colaborando das mais variadas formas possíveis.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
REVISÃO DE LITERATURA	9
1. Taxonomia e caracterização de Annonaceae	10
2. Morfologia e anatomia dos órgãos reprodutivos de Annonaceae.....	11
2.1. Estrutura Floral	11
2.2. Estrutura do fruto	13
2.3. Estrutura seminal	16
3. Gêneros e espécies estudados	24
CAPÍTULO I.....	31
Resumo.....	33
Introdução.....	33
Material e Métodos.....	34
Resultados	35
Discussão.....	41
Agradecimentos.....	46
Referências	47
Tabela e Ilustrações	50
CAPÍTULO II.....	59
Resumo.....	61
Introdução.....	61
Material e métodos	63
Resultados	63
Discussão.....	69
Agradecimentos.....	76

Referências	77
Tabela e Ilustrações	80
CONSIDERAÇÕES FINAIS	89
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	91

GALASTRI, N.A. **MORFOANATOMIA E ONTOGÊNESE DE FRUTOS E SEMENTES DE *ANNONA DIOICA* A. ST.-HIL., *DUGUETIA FURFURACEA* (A. ST.-HIL.) SAFF. E *XYLOPIA EMARGINATA* MART. (ANNONACEAE).** 2008. 96P. DISSERTAÇÃO (MESTRADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

RESUMO – As Annonaceae apresentam distribuição predominantemente tropical e compreendem, aproximadamente, 130 gêneros e 2.200 espécies, com 33 gêneros e 250 espécies no Brasil. A família é a nona em representatividade no bioma cerrado e apresenta muitas espécies de interesse econômico e farmacológico. No entanto, estudos estruturais são escassos, mais raros ainda quando se referem aos órgãos reprodutivos dessas plantas. Tendo em vista a ampla ocorrência da família no cerrado, especialmente na região de Botucatu, este trabalho objetiva detalhar aspectos anatômicos e ontogenéticos de frutos e sementes de *Annona dioica* A. St.-Hil., *Duguetia furfuracea* (A. St.-Hil.) Saff. e *Xylopia emarginata* Mart., comparando-os entre si e com a literatura pertinente. Para isto, foram utilizadas técnicas usuais de processamento para inclusão em metacrilato e análise em microscopia de luz. Verificou-se que as espécies estudadas apresentam gineceu apocárpico, com ovários súperos e unicarpelares, com um único óvulo em *A. dioica* e *D. furfuracea*, e de três a cinco em *X. emarginata*. Em *A. dioica* e *X. emarginata*, a epiderme ovariana externa apresenta tricomas tectores unisseriados e pluricelulares enquanto, em *D. furfuracea*, ocorrem escamas estreladas curto-pedunculadas. O mesofilo ovariano é constituído principalmente por células parenquimáticas, poucos idioblastos fenólicos e pécticos, observando-se também, em *A. dioica*, grupos de braquiesclereídes. A epiderme ovariana interna é unisseriada e apresenta células similares às da externa. O óvulo é bitegmentado, crassinucelado, anátropo em *A. dioica* e *X. emarginata*, e anacampilótropo em *D. furfuracea*, apresenta funículo curto e, em *D. furfuracea* e *X. emarginata* observa-se hipóstase pouco conspícua. O fruto é carnoso e do tipo múltiplo estrobiliforme em *A. dioica* e *D. furfuracea*, e múltiplo simples, do tipo polifolículo, em *X. emarginata*, com exocarpo unisseriado, composto por células de conteúdo fenólico e estômatos nas três espécies. O mesocarpo mostra-se dividido em três regiões. Na região mediana de *A. dioica* ocorrem esclereídes gelatinosas; nesta espécie e em *D. furfuracea*, ocorrem cordões floemáticos dispersos pela região mediana e interna; em *X. emarginata*, entre as regiões externa e mediana, observam-se feixes vasculares de grande calibre com fibras gelatinosas associadas ao floema. O mesocarpo de *X. emarginata* é predominantemente constituído por

células fenólicas, que conferem a coloração avermelhada da região interna do frutíolo, exposta na deiscência. O endocarpo é unisseriado nas três espécies, fibroso exclusivamente em *D. furfuracea*. Na região axial do fruto, observa-se atividade cambial. As espécies estudadas apresentam semente achatada dorsiventralmente, glabra, mesotestal, ruminada, pericalazal e amplamente albuminosa, com arilo rudimentar em *A. dioica* e *D. furfuracea* e arilo bem desenvolvido em *X. emarginata*. A exotesta é unisseriada e principalmente fenólica. A mesotesta é fibrosa, conferindo resistência à semente, sendo dividida em três regiões em *A. dioica* e em apenas duas, em *D. furfuracea* e *X. emarginata*. A endotesta mostra-se indistinta da mesotesta. O tégmen é bisseriado, diferenciando-se exotégmen e endotégmen apenas em *D. furfuracea* e *X. emarginata*. Na região micropilar, a mesotesta, a endotesta e o tégmen proliferam, observando-se um resquício de nucelo, a capa nucelar. A proliferação da endotesta forma o plugue micropilar, que apresenta região de fratura. As rumações se estendem ao longo de todo o comprimento da semente, sendo interrompidas apenas na região de pericalaza, e são formadas por parte da mesotesta, pela endotesta e pelo tégmen. O endosperma é predominantemente protéico, de paredes bem espessadas em *D. furfuracea* e *X. emarginata*. O embrião é pequeno e reto, com eixo embrionário pouco diferenciado e dois cotilédones foliáceos. O presente estudo mostra uma considerável uniformidade na estrutura básica do pericarpo e da semente quando comparada com os resultados encontrados na literatura para a família. Contudo, algumas importantes variações ocorrem, tais como: escamas estreladas ao invés de tufo de tricomas relatados para *D. furfuracea*, óvulo anacampilótopo e endocarpo constituído por fibras nesta mesma espécie, endosperma predominantemente protéico nas três espécies, hipoderme de células volumosas e pécticas nas semente de *A. dioica*, e esclereídes gelatinosas no pericarpo dessa mesma espécie.

Palavras-chave: *Annona*; Annonaceae; *Duguetia*; *Xylopi*a; pericarpo; semente

GALASTRI, N.A. **MORPHOLOGY, ANATOMY AND ONTOGENY OF FRUITS AND SEEDS OF *ANNONA DIOICA* A. ST.-HIL., *DUGUETIA FURFURACEA* (A. ST.-HIL.) SAFF. AND *XYLOPIA EMARGINATA* MART. (ANNONACEAE).** 2008. 96P. DISSERTATION (M.Sc.) – INSTITUTE OF BIOSCIENCES, UNESP – SÃO PAULO STATE UNIVERSITY, BOTUCATU, SÃO PAULO STATE, BRAZIL.

ABSTRACT – Annonaceae has predominantly tropical distribution and includes approximately 130 genera and 2,200 species, of which 33 genera and 250 species are in Brazil. This family is the ninth in cerrado biome representativeness, presenting many species of economic and pharmacological interest. However, structural studies are scarce, even rarer when concerning the reproductive organs of such plants. Based on the broad occurrence of this family in cerrado, particularly in Botucatu region, São Paulo State, Brazil, this work aims to detail the anatomical and ontogenetic aspects of fruits and seeds from *Annona dioica* A. St.-Hil., *Duguetia furfuracea* (A. St.-Hil.) Saff., and *Xylopia emarginata* Mart., through comparison among them and with data available in literature. Usual processing techniques for inclusion in methacrylate and light microscopy were used. The studied species presented apocarpous gynoecium with superior and unicarpellate ovaries, only one ovule in *A. dioica* and *D. furfuracea*, and from three to five ovules in *X. emarginata*. In *A. dioica* and *X. emarginata*, the ovary outer epidermis has uniseriate and multicellular non-glandular trichomes, whereas in *D. furfuracea*, there are short-pedunculate stellate scales. The ovary mesophyll is mainly constituted of parenchyma cells and a few phenolic and pectic idioblasts, besides groups of stone cells in *A. dioica*. The inner epidermis of the ovary is uniseriate with cells similar to those of the outer epidermis. The ovule has two integuments, is crassinucellate and anatropous in *A. dioica* and *X. emarginata*, and anacampylotropous in *D. furfuracea*, presenting short funicle; in *D. furfuracea* and *X. emarginata*, hypostasis is hardly conspicuous. *Annona dioica* and *D. furfuracea* have fleshy, strobiliform multiple fruit, and *X. emarginata*, simple multiple, polyfollicular fruit; all three species present uniseriate exocarp composed of cells of phenolic content and stomata. The mesocarp is divided into three regions. In the median region in *A. dioica*, there are gelatinous sclereids; in this species and in *D. furfuracea*, phloematic strands are dispersed over the median and inner regions; large-sized vascular bundles and gelatinous fibers associated with phloem occur between the outer and median regions in *X. emarginata*. The mesocarp of *X. emarginata* is predominantly constituted of phenolic cells, which provide the red color to the inner region of the fruitlet, exposed

during dehiscence. The endocarp is uniseriate, fibrous exclusively in *D. furfuracea*. In the axis region of the fruit, cambial activity occurs. Seeds are dorsiventrally flattened, glabrous, mesotestal, ruminant, perichalazal and highly albuminous, presenting rudimentary aril in *A. dioica* and *D. furfuracea* and well-developed aril in *X. emarginata*. The exotesta is uniseriate and mainly phenolic. The mesotesta is fibrous and provides resistance to the seed; it is divided into three regions in *A. dioica* and in only two regions in *D. furfuracea* and *X. emarginata*. The endotesta is not distinguishable from the mesotesta. The tegmen is biseriata and differentiates into exotegmen and endotegmen only in *D. furfuracea* and *X. emarginata*. In the micropylar region, mesotesta, endotesta and tegmen proliferate, and a remnant of the nucellus, the nucellar cap, can be observed. The endotesta proliferation forms the micropylar plug, which presents a fracture region. Ruminations extend over the seed length and are only interrupted in the perichalazal region; they are composed of part of the mesotesta, endotesta and tegmen. The endosperm is predominantly proteic and has thick walls in *D. furfuracea* and *X. emarginata*. The embryo is small and straight with slightly differentiated embryo axis and two foliaceous cotyledons. The present study shows a considerable uniformity as to the basic structure of pericarp and seed, compared with the results found in literature for this family. However, there are some important variations such as: stellate scales instead of tufts of trichomes, reported for *D. furfuracea*; anacampilotropous ovule and endocarp constituted of fibers in this same species; predominantly proteic endosperm in all three species; hypodermis of large and pectic cells in the seeds of *A. dioica*, and gelatinous sclereids in the pericarp of the same species.

Keywords: *Annona*; Annonaceae; *Duguetia*; *Xylopia*; pericarp; seed



Duguetia furfuracea

Introdução Geral

O cerrado é a segunda maior formação vegetal brasileira, superada apenas pela Floresta Amazônica (Machado et al. 2005), e tem se mostrado mais rico do que se imaginava com muitas de suas tipologias endêmicas da América do Sul e do Brasil. Assim, a importância intrínseca de seu patrimônio genético merece maior reconhecimento (Mendonça et al. 1998).

Dentre as famílias mais representativas do cerrado, está Annonaceae, que figura em nono lugar (Mendonça et al. 1998). De acordo com Souza & Lorenzi (2005), a família apresenta distribuição predominantemente tropical incluindo aproximadamente 130 gêneros e 2200 espécies.

Segundo Judd et al. (1999) e Souza & Lorenzi (2005), Annonaceae é composta por árvores, arbustos, subarbustos e lianas, caracterizados por apresentar casca fibrosa, elementos de vaso com perfurações simples e madeira com amplos raios. Os tricomas são simples, algumas vezes estrelados e também se observam escamas peltadas em algumas espécies da família. As folhas são simples, alternas e dísticas, com pecíolo pequeno e sem estípulas; a venação é pinada e podem ocorrer glândulas translúcidas na lâmina foliar. De acordo com Ribeiro et al. (1999), as Annonaceae podem ser reconhecidas pelo forte odor exalado quando se cortam tronco ou ramos, pela presença de fibras longas e resistentes na casca e pela filotaxia dística.

Muitas espécies são cultivadas em função do potencial ornamental e por possuírem frutos comestíveis e saborosos. Algumas flores são utilizadas na produção de perfumes (Judd et al. 1999) e a madeira tem sido utilizada na construção de postes, canoas e pontes (Chatrou 2006). Mais recentemente, algumas Annonaceae têm tido sua importância reconhecida em pesquisas farmacológicas, devido à capacidade antifúngica e bacteriostática de alguns constituintes químicos das folhas e da casca (Chatrou 2006).

Annonaceae apresenta flores hermafroditas e protogínicas com receptáculo plano ou hemisférico. As flores variam grandemente em tamanho e coloração, apresentando perianto trímero composto por três sépalas livres ou levemente concrecidas e por dois verticilos de três pétalas cada, o externo com pétalas mais espessas e carnosas que o interno (Judd et al. 1999, Ribeiro et al. 1999, Pontes et al. 2004, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Uma característica marcante das flores dessa família é a “câmara de polinização” ou “câmara floral” que apresenta importantes funções durante a polinização (Gottsberger 1994, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). O androceu é formado por numerosos estames e produz grãos de pólen monosulcados, os quais podem ser apresentados em tétrades ou políades. O gineceu é composto por três a numerosos

carpelos arrançados espiraladamente, normalmente livres (Judd et al. 1999, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

A família apresenta frutos múltiplos compreendidos em dois subtipos: fruto múltiplo livre e fruto múltiplo estrobiliforme (Barroso et al. 1999). Segundo Ribeiro et al. (1999), os frutos geralmente são apocárpicos, carnosos, indeiscentes ou deiscentes, mas também são encontrados frutos sincárpicos, como em *Annona* e *Duguetia*. Contudo, em certas Annonaceae, pode ocorrer o desenvolvimento de apenas um carpelo, devido ao aborto dos demais e, deste modo, forma-se apenas um fruto que é enquadrado como fruto simples, apesar de sua origem (Barroso et al. 1999).

Segundo Barroso et al. (1999), as espécies de *Annona* apresentam frutíolos concrecidos entre si formando um sincarpo mais ou menos estrobiliforme ou globoso, de superfície lisa, verrucosa ou areolada; em *Duguetia*, os frutíolos são apiculados ou rostrados, livres entre si na maturação. Já em *Xylopia*, os frutos são deiscentes e os frutíolos são oblongos, mais ou menos carnosos, externa e internamente purpúreos, com poucas a muitas sementes com arilóide.

As Annonaceae apresentam de um a vários óvulos por carpelo, anátropos, pericalazais, bi ou tritegumentados, crassinucelados, transversos ou sub-basais, eretos e com a micrópila formada pelo endóstoma, pois o tegumento interno excede o externo (Corner 1949, 1976); o saco embrionário apresenta desenvolvimento do tipo *Polygonum* (Svoma 1998b).

As sementes são sésseis, elipsóides, maciças, albuminosas e apresentam endosperma ruminado; em alguns casos, possuem sarcotesta delgada, desenvolvendo-se da camada mais externa da testa (Corner 1949, Garwood 1995, Judd et al. 1999).

Segundo Corner (1976), a testa geralmente é multiplicativa, exceto em sementes tritegumentadas; é fibrosa, apresentando fibras longitudinais e oblíquas, que conferem proteção mecânica à semente. O tégmen não é multiplicativo, podendo ou não possuir células de óleo e, em geral é colapsado. A calaza se estende ao redor da semente, por isso chamada pericalazal. O embrião é pequeno, desenvolvendo-se só depois que a semente está completamente formada. O endosperma é celular, podendo apresentar células com paredes espessadas e reserva lipídica ou amilífera. As rumações do endosperma são dobras transversais não vascularizadas do tégmen ou ainda da testa ou do tegumento intermediário.

Constata-se, a partir de análise de literatura pertinente, que as informações sobre aspectos estruturais das plantas do cerrado e, em especial, das Annonaceae, ainda são

limitadas a poucas espécies. Estudos morfológicos e anatômicos dessas espécies são muito escassos, mais raros ainda quando se referem aos frutos e sementes das plantas desse bioma.

O conhecimento da morfologia e anatomia de frutos, sementes e plântulas tem contribuído muito para os estudos filogenéticos e ecológicos. De acordo com Garwood (1995), caracteres anatômicos de frutos e sementes têm sido menos utilizados que caracteres florais para análises sistemáticas, enquanto estudos com plântulas têm sido negligenciados. Isso acontece não porque esses órgãos vegetais tenham menor potencial filogenético, mas porque o conhecimento e a análise da anatomia de frutos e sementes é bem menor e difícil e, existe uma grande dificuldade na obtenção de plântulas devido ao tempo de germinação e à identificação das sementes. O estudo morfológico e anatômico de frutos, sementes e plântulas também se faz importante para a compreensão de processos ecológicos, tais como: sucessão ecológica, frugivoria, dispersão e germinação de sementes, que são de extrema importância para trabalhos envolvendo a recuperação de áreas degradadas por exemplo.

Para Barroso et al. (1999), as sementes ruminadas com embrião diminuto constituem excelente caráter de identificação da família. Os frutíolos, porém, por serem pouco estudados e pela reduzida representação nos herbários e carpotecas, dificilmente oferecem dados diferenciais para a identificação de gêneros.

Nos cerrados da região de Botucatu, diversas Annonaceae ocorrem frequentemente, entre as quais: *Annona dioica* A.St.-Hil., *Duguetia furfuracea* (A.St.-Hil.) Saff. e *Xylopia emarginata* Mart. Segundo a classificação de Barroso et al. (1999), as duas primeiras espécies apresentam fruto múltiplo estrobiliforme e *X. emarginata* possui fruto múltiplo livre, deiscente na maturação, constituído por folículos.

As três espécies referidas foram selecionadas para este trabalho, que teve como principal objetivo descrever a morfoanatomia e o desenvolvimento de seus frutos e sementes, comparando os resultados entre si e com dados existentes na literatura da família.



Annona dioica

Revisão de Literatura

1. Taxonomia e caracterização de Annonaceae

Annonaceae, a nona família mais bem representada no bioma cerrado (Mendonça et al. 1998), apresenta distribuição predominantemente tropical incluindo aproximadamente 130 gêneros e 2.200 espécies (Souza & Lorenzi 2005). Os gêneros mais representativos são: *Guatteria*, com 250 espécies; *Xylopia*, 150 espécies; *Uvaria*, 110 espécies; *Annona*, 110 espécies; *Polyalthia*, 100 espécies; *Artabotrys*, 100 espécies e *Rollinia*, com 65 espécies (Judd et al. 1999). No Brasil, Annonaceae conta com 33 gêneros e 250 espécies (Souza & Lorenzi 2005). Maas et al. (2001) relataram 26 gêneros e 260 espécies no Brasil, sendo 7 gêneros endêmicos.

Incluída em Magnoliales (APG II, 2003), Annonaceae apresenta-se subdividida, de acordo com os mais recentes dados moleculares, em três grandes grupos: um grupo basal (compreendendo os gêneros *Anaxagorea*, *Ambavia*, *Cananga*, *Cleistopholis*, *Cyathocalyx*, *Mezzettia* e *Tetrameranthus*), um grupo com aproximadamente 47 gêneros e 1.500 espécies caracterizadas pela condição de pólen inaperturado (contendo *Annona*, *Artabotrys*, *Duguetia*, *Goniothalamus*, *Guatteria*, *Uvaria* e *Xylopia*) e um grupo com 50 gêneros e apenas 700 espécies (predominantemente asiático, mas que também inclui gêneros neotropicais com sépalas imbricadas, um óvulo basal e frutos apocárpicos, incluindo *Malmea*, *Oxandra*, *Ephedranthus*, *Crematospera* e *Mosannonia* (Richardson et al. 2004, Pirie et al. 2005).

Annonaceae é composta por árvores, arbustos, subarbustos e lianas, com casca fibrosa, elementos de vaso com perfurações simples e madeira com amplos raios. Os tricomas são simples, algumas vezes estrelados e também se observam escamas peltadas em algumas espécies da família. As folhas são simples, alternas e dísticas, com pecíolo reduzido e sem estípulas, a venação é pinada e podem ocorrer glândulas translúcidas na lâmina foliar (Judd et al. 1999, Souza & Lorenzi 2005). As inflorescências são determinadas, algumas vezes reduzidas a uma única flor, terminal ou axilar (Judd et al. 1999, Pontes et al. 2004, Souza & Lorenzi 2005). De acordo com Ribeiro et al. (1999), as Annonaceae podem ser reconhecidas pelo odor forte exalado quando se cortam tronco ou ramos, pela presença de fibras longas e resistentes na casca e pela filotaxia dística.

Muitas espécies, principalmente de *Annona* e *Rollinia*, são cultivadas em função de possuírem frutos comestíveis e saborosos. Flores de *Cananga odorata* são usadas em perfumes. *Annona*, *Cananga* e *Polyalthia* são utilizados como ornamentais (Judd et al. 1999). Segundo Chatrou (2006), a madeira das Annonaceae tem sido utilizada na

construção de postes, canoas e pontes na região amazônica. Flores de *Xylopia aromatica* produzem um óleo utilizado na perfumaria (Silva Júnior et al. 2005). E, mais recentemente, algumas Annonaceae têm tido sua importância reconhecida em pesquisas farmacológicas, devido à capacidade antifúngica e bacteriostática de alguns constituintes químicos das folhas e da casca (Chatrou 2006).

2. Morfologia e anatomia dos órgãos reprodutivos de Annonaceae

2.1. Estrutura Floral

A maioria das espécies de Annonaceae apresenta flores hermafroditas e protogínicas, com receptáculo plano ou hemisférico. As flores variam grandemente em tamanho e podem ser esbranquiçadas, creme-amareladas, esverdeadas, alaranjadas e até vinho (Ribeiro et al. 1999). São flores com perianto trímero, composto por três sépalas livres ou levemente concrescidas e por dois verticilos de três pétalas cada, o externo com pétalas mais espessas e carnosas que o interno (Judd et al. 1999, Ribeiro et al. 1999, Pontes et al. 2004, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Porém, em *Duguetia phaeoclados*, as flores possuem de três a quatro sépalas e de nove a quinze pétalas em espiral, semelhante à flor de *Magnolia* (Maas et al. 2003). As pétalas externas apresentam-se valvares enquanto as internas são imbricadas. Em função das pétalas carnosas e espessas, as flores de muitas Annonaceae são vistas por animais como fonte de alimento, embora, elas sejam suficientemente duras para resistir ao hábito de seus visitantes, que, em alguns casos, são grandes besouros. Uma característica marcante das flores dessa família é o fechamento das pétalas internas sobre os órgãos reprodutivos durante a antese, formando uma cavidade denominada “câmara de polinização” ou “câmara floral”, que apresenta importantes funções durante a polinização (Gottsberger 1994, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Segundo Souza & Lorenzi (2005), outra particularidade morfológica das Annonaceae é o fato das flores de muitas espécies se abrirem antes de terem suas partes reprodutivas completamente maduras.

O androceu é formado por numerosos estames e produz grãos-de-pólen monosulcados, podendo ser apresentados em tétrades ou políades. Os estames, freqüentemente, estão fortemente unidos devido aos conectivos das tecas, que são duros e achatados e ajustam-nas umas às outras de modo a formar uma camada sem espaços, considerada intransponível. O gineceu é composto por três a numerosos carpelos

arranjados espiraladamente, normalmente livres (Judd et al. 1999, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Maas et al. (2003) descrevem o estigma de *Duguetia* como sésil, distinto e alongado. De acordo com Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006), Annonaceae apresenta carpelos com estigmas sésseis, porém, vários trabalhos relatam a presença de um estilete com estigma terminal. Segundo Briechle-Mäck (1993), para os gêneros *Annona* e *Rollinia*, existem três tipos de estigmas: no primeiro tipo, as papilas estigmáticas apenas se tocam e são completamente recobertas por secreções; no segundo, os estigmas são alongados e aproximadamente do mesmo diâmetro, com suas partes basais conatas pela epiderme; e, no terceiro tipo, as partes basais dos estigmas apresentam estruturas que se tocam, provocando a fusão epidérmica.

O ovário é súpero e a placentação parietal, podendo ocorrer de um a vários óvulos por carpelo. Nectários e tecidos carnosos estão presentes, em geral, nas pétalas internas (Judd et al. 1999). Segundo Souza & Lorenzi (2005), a placentação é ereta ou marginal e o gineceu é dialicarpelar ou, muito raramente, gamocarpelar, como em *Isoloma monodora*. De acordo com Setten & Koek-Noorman (1992), a placentação é basal ou lateral, raramente apical ou laminar.

A antese ocorre em duas etapas distintas, devido à diferença temporal entre a receptividade dos estigmas e a liberação do pólen, evitando, desta forma, a autopolinização. Supõe-se que a maioria das espécies seja autocompatível, mas a polinização cruzada se faz necessária uma vez que há evidente dicogamia, ou seja, fases feminina e masculina nitidamente distintas (Gottsberger 1994, Silberbauer-Gottsberger et al. 2003, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Os odores liberados pelas flores variam muito entre as espécies e são, junto ao aumento da temperatura floral (termogênese), os principais atrativos aos polinizadores. Existem quatro tipos de agentes polinizadores em Annonaceae: tripes, moscas, besouros e abelhas, estas últimas descritas por Carvalho & Webber (2000). Porém, os principais polinizadores são coleópteros de diferentes famílias, que são atraídos até as flores na fase em que os estigmas estão receptivos (fase pistilada ou feminina) e permanecem no interior da “câmara de polinização” alimentando-se de pétalas e utilizando as flores como local de acasalamento. Quando o pólen é liberado, os insetos entram em contato com este, ficando aptos a transportá-lo para outras flores receptivas. Terminada a liberação do pólen, as pétalas caem, obrigando os insetos a voarem; nesta ocasião, flores na fase pistilada liberam odores que irão atrair os insetos, efetivando-se a polinização (Gottsberger 1994, Silberbauer-Gottsberger et al. 2003, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).

Muitas espécies apresentam termogênese que pode atingir até 12°C acima da temperatura ambiente, o que aumenta a liberação dos compostos odoríferos (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006, Ribeiro et al. 1999). De acordo com Judd et al. (1999), as flores de Annonaceae apresentam especializações aos polinizadores, incluindo flores relativamente fechadas, tecidos comestíveis, odores, pétalas carnosas e espessas, e estruturas protetoras dos órgãos reprodutivos. Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger (2006) relataram, para espécies polinizadas por grandes besouros, estruturas especializadas na superfície adaxial ou nas margens das pétalas internas, que são ingeridas pelos besouros visitantes. Trata-se de um tecido nutritivo, que apresenta células ricas em amido, lipídios, taninos e mucilagem, embora nem todas essas substâncias estejam, necessariamente, presentes ao mesmo tempo. Aparentemente, esse é o único alimento disponível para os besouros no estágio inicial da fase feminina, pois, apenas na fase estaminada (masculina), que ocorre posteriormente, é que o pólen é liberado e pode ser consumido. Amido e lipídios nas pétalas, além de serem alimentos para os besouros, comumente também apresentam importante papel durante a termogênese, em que a degradação de carboidratos e lipídios promove a liberação de calor.

2.2. Estrutura do fruto

As Annonaceae apresentam frutos múltiplos originados de gineceus apocárpicos. Os frutos múltiplos na família compreendem dois subtipos: fruto múltiplo livre, em que os frutíolos são livres entre si e assentados sobre receptáculo plano ou ligeiramente convexo; e fruto múltiplo estrobiliforme, em que os frutíolos estão dispostos sobre receptáculo piramidal, cônico ou cilíndrico, e podem ser livres ou um pouco concrecidos. Nos frutos múltiplos, o número de frutíolos pode variar, mas em geral, é constante dentro de um mesmo táxon; os frutíolos podem ser deiscentes, constituindo folículos, ou indeiscentes (nucóides, bacóides ou drupóides), contendo uma ou mais sementes (Barroso et al. 1999).

De acordo com Roth (1977), nas espécies de *Annona*, o receptáculo se alonga e nele se insere um considerável número de unidades monocárpicas, os frutíolos, os quais se tornam completamente conatos uns aos outros no receptáculo e originam o fruto múltiplo carnoso e comestível, similar à baga. Dentro da família, porém, existe grau variável de conação dos frutíolos. *Duguetia staudtii*, *D. eximia*, *D. latifolia* e *D. salicifolia* apresentam os frutíolos justapostos mas livres, em que apenas suas partes basais estão imersas no receptáculo. *Duguetia confinis* apresenta 90% de conação entre os frutíolos, sendo livres

apenas as extremidades apicais. Em *D. staudtii*, as paredes laterais dos carpelos vizinhos são encaixadas por pequenas papilas, formadas pela cutícula que reveste a epiderme externa. E em *Fusaea longifolia*, os carpelos são completamente conatos e os contornos entre os frutíolos são fracamente distintos como aréolas na superfície do fruto (Svoma 2003). O receptáculo pode ser interno e carnoso em frutos sincárpicos ou exposto e seco, em apocárpicos, podendo ser globoso, cônico ou em formato de “T” (Garwood 1995).

Segundo Ribeiro et al. (1999), os frutos geralmente são apocárpicos, indeiscentes ou deiscentes e carnosos, mas também são encontrados frutos sincárpicos, como em *Annona* e *Duguetia*. Souza & Lorenzi (2005) descreveram os frutos da família como apocárpicos ou sincárpicos, bacáceos ou, menos freqüentemente, foliculares (em *Anaxagorea* e *Xylopia*). Contudo, em certas Annonaceae, pode ocorrer o desenvolvimento de apenas um carpelo, devido ao aborto dos demais e, deste modo, forma-se apenas um fruto que pode ser classificado como fruto simples, apesar de sua origem (Barroso et al. 1999). Setten & Koek-Noorman (1992) descreveram os frutos da família como apocárpicos, pseudossincárpicos ou sincárpicos, com cálice persistente ou caduco, glabros ou recobertos por escamas, tricomas simples ou por tricomas estrelados. A polpa é succulenta, comestível, odorífera e com coloração conspícua, branca, amarela ou vermelha.

Segundo Garwood (1995), os frutos de Annonaceae podem ser sincárpicos, monocárpicos ou infrutescências (*ipsis verbis*). Os frutos sincárpicos resultam da fusão de numerosos carpelos uniloculares e sésseis, geralmente indeiscentes e apresentam numerosas sementes, uma por carpelo; já os frutos monocárpicos são unicarpelares, uniloculares, estipitados, formados por vários carpelos separados, podendo ser deiscentes (folículos) ou indeiscentes (bagas). As infrutescências são axilares, internodais, opostas às folhas ou resultam de cauliflora, apresentando de muitos a apenas um fruto, em geral em número menor que cinco.

Segundo Barroso et al. (1999), o gênero *Annona* apresenta frutíolos concrecidos entre si formando um sincarpo mais ou menos estrobiliforme ou globoso, de superfície lisa, verrucosa ou areolada; em *Duguetia*, os frutíolos são apiculados ou rostrados, livres entre si na maturação do fruto. Já em *Xylopia*, os frutos são deiscentes e os frutíolos são oblongos, mais ou menos carnosos, externa e internamente purpúreos, com poucas a muitas sementes com arilóide.

Schroeder (1951) relatou que os frutos de *Annona cherimola* podem ter origem em cem a duzentos carpelos, porém, como grande porcentagem de óvulos não se desenvolve devido à polinização inadequada, os frutos freqüentemente mostram-se assimétricos, pois

ocorre uma maior proliferação pericárpica nos carpelos que formarão sementes.

O exocarpo pode ser fino a muito fino, de membranáceo a relativamente coriáceo (Garwood 1995). É formado por células pequenas, cubóides a levemente alongadas, de paredes delgadas, podendo conter tanino e ser recobertas por cutícula (Schroeder 1951, Mohana Rao 1979, 1982, Rao & Kothagoda 1984, Svoma 2003). De acordo com Svoma (2003), em *Duguetia staudtii*, *D. eximia*, *D. latifolia*, *D. salicifolia*, *D. confinis* e *Fusaea longifolia*, o exocarpo é formado por células isodiamétricas, podendo conter tanino, sendo recobertas por cutícula e possuindo tufo de tricomas, também chamados de tricomas estrelados, com exceção de *Fusaea longifolia*, que possui tricomas simples. Observam-se, em *Annona cherimola*, estômatos por entre os tricomas epidérmicos, os quais são simples, afilados e podem apresentar de duas a três células (Schroeder 1951). *Asimina triloba* apresenta tricomas tectores formados por duas a quatro células (Mohana Rao 1982).

O mesocarpo pode ser delgado a muito espesso, coriáceo, carnosos, suculento ou esponjoso (Garwood 1995). O mesocarpo de *Duguetia staudtii*, *D. eximia*, *D. latifolia*, *D. salicifolia*, *D. confinis* e *Fusaea longifolia* é composto de células parenquimáticas, de paredes delgadas, mais ou menos isodiamétricas e com poucos espaços intercelulares. Exclusivamente em *Fusaea longifolia*, encontram-se células subepidérmicas alongadas e células cada vez mais volumosas em direção ao interior do fruto. Idioblastos taniníferos são mais comuns na região externa do pericarpo (Svoma 2003). De acordo com Rao & Kothagoda (1984), *Annona muricata* tem uma camada hipodérmica formada por células parenquimáticas contendo cloroplastos. Segundo Mohana Rao (1975), *Artabotrys odoratissimus* apresenta hipoderme constituída por células pequenas e justapostas entremeadas por idioblastos oleíferos e taniníferos.

Também são encontrados dois tipos de esclereídes imersas pelo mesocarpo: braquiesclereídes (células de paredes fortemente espessadas e lignificadas) e esclereídes de lúmen grande (células de paredes menos espessadas e lignificadas que as anteriores). Essas células de sustentação ocorrem isoladas ou em grupos e os diferentes graus de espessamento e lignificação das paredes dessas células sugerem que as braquiesclereídes começam a se diferenciar muito antes das esclereídes de lúmen grande. *Duguetia salicifolia* apresenta elevado número de grupos de esclereídes quando comparada com outras espécies; as esclereídes são raras em *D. eximia* e ausentes em *D. confinis*. Em *D. latifolia* e *D. staudtii*, a redução é apenas de esclereídes de lúmen grande. *Fusaea longifolia* apresenta quantidade de esclereídes similar à de *D. salicifolia*, com a diferença que, em *F. longifolia*, as braquiesclereídes ficam restritas à porção mais externa do

pericarpo, enquanto as esclereídes de lúmen grande ocorrem na região mais interna (Svoma 2003).

Espalhados pelo mesocarpo observam-se feixes vasculares colaterais, idioblastos oleíferos e cristais (Svoma 2003). Células de conteúdo lipídico esparsas no mesocarpo também foram descritas para *Annona reticulata* (Rao & Kothagoda 1984). Em *A. squamosa*, segundo Rao & Kothagoda (1984), existem cavidades secretoras esquizógenas, de conteúdo fenólico, dispersas pela região colenquimatososa do mesocarpo.

O mesocarpo de *Annona cherimola* apresenta uma camada colenquimática subexocárpica; em seguida, ocorre uma camada esclerenquimática, formada por idioblastos fenólicos e por braquiesclereídes em grupos ou isoladas, de paredes muito espessadas, lignificadas e pontoadas; e uma camada parenquimática, principal responsável pela suculência e tamanho do fruto. Entre os carpelos, existe uma camada de pequenas células parenquimáticas, que se estende do receptáculo à superfície do fruto, fundindo-se completamente ao restante do parênquima à medida que se aproxima do exocarpo. Por todo o mesocarpo, encontra-se amido na forma simples ou em grãos e idioblastos oleíferos, que são células maiores, de paredes mais espessadas e rígidas que as células parenquimáticas (Schroeder 1951). Para *Polyalthia longifolia* e *Artabotrys odoratissimus*, o mesocarpo também se divide em três regiões: a externa formada por muitos grupos de braquiesclereídes; a mediana, onde estão imersos os feixes vasculares; e a interna, formada por células alongadas, arranjadas compactamente (Mohana Rao 1975, 1979).

O endocarpo apresenta-se de muito fino a espesso, coriáceo, esponjoso, carnosos ou membranáceo (Garwood 1995). É constituído por células isodiamétricas a alongadas, de paredes delgadas a espessadas, podendo apresentar conteúdo de reserva e cutícula (Schroeder 1951, Mohana Rao 1979, 1982, Svoma 2003). *Duguetia staudtii*, *D. eximia*, *D. latifolia*, *D. salicifolia*, *D. confinis* e *Fusaea longifolia* apresentam endocarpo formado por células isodiamétricas a axialmente alongadas e não exibem cutícula (Svoma 2003). Já *Polyalthia longifolia* e *Asimina triloba*, possuem endocarpo limitado por cutícula bem definida (Mohana Rao 1979, 1982). *Annona cherimola* apresenta endocarpo constituído por células alongadas, que podem conter grãos de amido (Schroeder 1951). A quantidade de amido varia muito entre as espécies, podendo estar ausente (Svoma 2003).

2.3. Estrutura seminal

As sementes possuem de 5 a 30 mm de comprimento, são sésseis, elipsóides,

maciças, albuminosas, apresentam endosperma ruminado e, algumas, possuem delgada sarcotesta que, quando presente, é carnosa e envolve toda a semente, desenvolvendo-se da camada mais externa da testa (Corner 1949, Garwood 1995, Judd et al. 1999). O funículo é muito curto e, por isso, a semente é praticamente séssil (Corner 1949, 1976).

As Annonaceae formam de um a vários óvulos por carpelo, anátropos, pericalazais, bi ou tritegumentados, crassinucelados, transversos ou sub-basais, eretos e com a micrópila formada pelo endóstoma, pois o tegumento interno excede o externo (Corner 1949, 1976); o saco embrionário apresenta desenvolvimento do tipo *Polygonum* (Svoma 1998b). Segundo Svoma (1997), os óvulos de *Artabotrys hexapetalus* não possuem pericalaza evidente. Para *Annona cherimola* foi relatado um único óvulo por carpelo, raramente dois (Schroeder 1951).

Geralmente, a testa é multiplicativa, exceto em sementes tritegumentadas, apresentando fibras longitudinais e oblíquas, que conferem proteção mecânica à semente (Corner 1949, 1976). Segundo Rao & Kothagoda (1984), em *Annona muricata* e *A. reticulata*, a testa é constituída por esclereídes impregnadas por taninos, e em *A. squamosa*, internamente à exotesta, observa-se um tecido colenquimatoso (*ipsis verbis*). No entanto, esta descrição não corrobora o que a maioria dos trabalhos descreve para a testa das sementes de Annonaceae.

A exotesta é composta por células isodiamétricas a tangencialmente alongadas, freqüentemente taniníferas, de paredes delgadas ou com espessamento da parede periclinal externa (Corner 1949, 1976, van der Heijden & Bouman 1988, Svoma 1997, 1998a). *Xylopiya aromatica* possui exotesta carnosa, composta por células alongadas anticlinalmente, como uma paliçada, que contém taninos e grãos de amido (Svoma 1998a). Em *Bocageopsis canescens*, duas espécies de *Unonopsis* (não identificadas no trabalho) e *Ancana stenopetala*, observam-se células volumosas situadas acima das rumações e que nunca sofrem divisão celular. Nas sementes maduras de *B. canescens*, uma das espécies de *Unonopsis* e *A. stenoptala*, essas células estão preenchidas por óleo, enquanto na outra espécie de *Unonopsis*, contêm ar (*ipsis verbis*), contrastando com a coloração do restante das células taniníferas da exotesta. Como consequência, as sementes dessas espécies parecem pintadas externamente, com pontoações ou depressões rasas. Em espécie de *Ancana* (também não identificada pelo autor), essas células volumosas apresentam divisões celulares se estendendo, dessa forma, para o interior da testa. A exotesta de *Bocagea* sp. é formada por células epidérmicas fortemente cuticularizadas. A maioria dessas células desenvolve-se em papilas na superfície da semente. As papilas e, mais tarde, as células

epidérmicas, acumulam tanino na forma de grãos (*ipsis verbis*). A parede periclinal externa dessas células pode ser papilosa, em forma de cone ou de cúpula e, eventualmente podem se alongar e formar tricomas unicelulares (Svoma 1998a).

Pode haver uma camada hipodérmica nas sementes de Annonaceae. A hipoderme é composta por células de paredes delgadas ou espessadas em um dos lados e que podem conter cristais (Corner 1949, van der Heijden & Bouman 1988, Svoma 1998a). No entanto, em *Annona bicolor*, as células são alongadas e com paredes espessadas (van der Heijden & Bouman 1988). Em *Xylopia aromatica*, além de todas as faces serem espessadas e lignificadas, as células contêm um grande cristal e reserva de amido, enquanto as sementes são jovens (Svoma 1998a); em *Artabotrys hexapetalus*, grãos de amido podem ser estocados nos estágios iniciais do desenvolvimento seminal (Svoma 1997). A hipoderme de *Bocagea* sp. não é uma camada muito evidente, mas apresenta fibras muito mais largas que as mais internas (Svoma 1998a). Em *Annona tenuiflora*, *Rollinia emarginata*, uma espécie não identificada de *Rollinia* e em *Rolliniopsis discreta*, observou-se a ocorrência de células volumosas originadas da camada hipodérmica e, comumente, situadas solitariamente ao nível de inserção das ruminações (van der Heijden & Bouman 1988). Svoma (1998a) também observou a ocorrência dessa célula em *Xylopia aromatica*. Nesta espécie, essa célula se estende primeiro na direção centrífuga, pressionando as células epidérmicas, e posteriormente em direção centrípeta. Em estágios posteriores, divisões mitóticas originam um complexo de células parenquimatosas, que se estende para o interior da testa. Este complexo pode ser visualizado na superfície da semente como pontuações ou depressões rasas e levemente coradas, contrastando com o restante do tegumento.

Em Annonaceae, a mesotesta é fibrosa e, geralmente, consiste de duas camadas distintas, a externa composta por fibras longitudinais e a interna, por fibras transversais (Corner 1949, van der Heijden & Bouman 1988, Svoma 1998a). As fibras normalmente apresentam paredes espessadas e lignificadas (Svoma 1997, 1998a), mas podem ocorrer “fibras parenquimáticas”, células não lignificadas, em algumas espécies, como *Annona bicolor*, *A. cherimola*, *Rollinia mucosa* e *R. emarginata* (van der Heijden & Bouman 1988). Nem sempre a mesotesta encontra-se dividida em duas distintas camadas. Em *Annona muricata*, *A. senegalensis*, *A. sericea*, *Raimondia quinduensis* e em uma espécie não identificada de *Rollinia*, van der Heijden & Bouman (1988) descreveram que a camada externa é heterogênea, formada por fibras longitudinais interrompidas por áreas de fibras transversais. Em *Annona bicolor*, observa-se um maior entrelaçamento das fibras, sendo

que as fibras transversais e oblíquas da camada interna atravessam a externa em muitos pontos. *Annona hypoglauca* apresenta mesotesta composta por três regiões e existem algumas espécies em que não se diferenciam as regiões citadas acima, como *Annona tenuiflora* (van der Heijden & Bouman 1988) e *Polyalthia purpurea* (Corner 1949). Em *Xylopiya aromatica*, na região micropilar, as camadas mais internas da mesotesta não se alongam em fibras, mas tornam-se esclereídes, formando o chamado tecido mesotestal mecânico na base do arilo (Svoma 1998a).

A endotesta pode ser formada por células isodiamétricas de paredes espessadas e lignificadas (Svoma 1997), estar colapsada (van der Heijden & Bouman 1988) ou ser constituída por pequenas células arranjadas compactamente como em *Asimina triloba* (Mohana Rao 1982) e em *Annona squamosa* (Corner 1949). Segundo Svoma (1997), nos estágios iniciais das sementes de *Artabotrys hexapetalus*, a endotesta apresenta células preenchidas por grãos de amido e também idioblastos cristalíferos. Esses idioblastos apresentam cristais solitários de oxalato de cálcio, na sua maioria prismáticos. Em *Xylopiya aromatica* e em uma das espécies de *Unonopsis* não identificada pelo autor, a endotesta é unisseriada nas laterais da semente e plurisseriada ao longo da pericalaza. A endotesta de *Bocageopsis canescens* mostra-se unisseriada, exceto na região micropilar onde forma o plugue micropilar. Em espécie não identificada de *Ancana*, as sementes possuem endotesta unisseriada composta por células isodiamétricas, pequenas, de paredes levemente espessadas e lignificadas; na extremidade micropilar, a endotesta é multisseriada, embora não haja formação de plugue micropilar (Svoma 1998a).

Em *Canangium odoratum*, Corner (1949) observou um terceiro tegumento entre os tegumentos externo e interno, denominado pelo autor de tegumento mediano. Esse tegumento é fibroso, participa da formação das ruminações e do plugue micropilar, e só é observado nas laterais da semente, onde não há tecido pericalazal. Segundo Corner (1949), forma-se logo após a fecundação, porém Periasamy & Swamy (1961) relataram, para a mesma espécie, o início do desenvolvimento deste tegumento durante a megasporogênese, reconhecendo que ele permanece dormente até a fecundação. O tegumento externo é constituído por quatro camadas unisseriadas: a externa formada pela epiderme de células pouco alongadas que compõem a superfície seminal irregular; interna a esta, uma camada de fibras transversais e oblíquas; uma terceira camada composta por fibras longitudinais e oblíquas; e a mais interna formada por células parenquimáticas que colapsam na maturidade. O tegumento mediano também se apresenta dividido em quatro camadas: a mais externa é unisseriada e constituída por células de paredes delgadas com cristais; a

segunda camada é multisseriada e formada por fibras longitudinais; a terceira, mostra-se mais espessa que as demais e é composta por fibras longitudinais, transversais e oblíquas que se alternam; e a quarta, mais interna, com células pequenas, isodiamétricas e com paredes levemente espessadas. O tegumento interno constitui-se de apenas duas camadas de células, colapsadas na maturidade. Corner (1949) também relatou a presença do tegumento mediano para *Mezzettia leptopoda* e *Xylopia Curtisii*, em que ele apresenta-se muito mais espesso e lenhoso.

O tégmen não é multiplicativo, em geral colapsado, podendo ou não possuir células de óleo (Corner 1949). Segundo Setten & Koek-Noorman (1992), o tegumento interno, normalmente, apresenta-se espessado na região ao redor da micrópila, sendo mais desenvolvido na região entre a rafe e a anti-rafe. De acordo com van der Heijden & Bouman (1988), o tégmen normalmente apresenta células de paredes delgadas, mas em *Rollinia silvatica*, *R. mucosa*, *R. annonoides* e *R. emarginata*, ocorre espessamento das paredes externas. *Annona cherimola* apresenta tégmen constituído por uma única camada de fibras (Schroeder 1951). Em *Anaxagorea javanica*, o tégmen é formado por três a quatro camadas e células de paredes delgadas, sendo que algumas apresentam conteúdo lipídico (Corner 1949). *Annona glabra*, espécie cuja dispersão seminal é hidrocórica, apresenta tégmen parenquimático que funciona como um tecido para flutuação (van der Heijden & Bouman 1988). O tégmen de *Polyalthia longifolia* e *Asimina triloba* nunca apresenta mais de duas camadas de células, que degeneram na maturidade (Mohana Rao 1979, 1982). Em *Xylopia aromatica* e *Bocageopsis canescens*, o tégmen colapsa, exceto na região micropilar (Svoma 1998a), enquanto em *Polyalthia purpurea* e *Popowia nervosa*, o tégmen possui uma única camada de células e, na região das rumações, pode apresentar células de conteúdo lipídico (Corner 1949). O tégmen de *Artabotrys hexapetalus*, permanece com duas camadas de células durante todo o desenvolvimento (Svoma 1997).

Nas Annonaceae, a calaza se estende ao redor da semente, por isso a semente é chamada pericalazal (Corner 1949, 1976). Segundo Corner (1949), a calaza prolifera-se por todo o comprimento dessas sementes e o feixe vascular rafeal (*ipsis verbis*) se estende ao redor da semente, de modo que ambos os tegumentos e o nucelo estão unidos aos tecidos do feixe vascular ao longo de toda a sua extensão, sendo livres apenas nas laterais da semente. De acordo com Boesewinkel & Bouman (1984), sementes pericalazais são um tanto raras e conhecidas principalmente em Annonaceae e Meliaceae, nas quais a calaza se estende apenas no plano longitudinal mediano e um feixe vascular se estende circundando a semente do funículo à micrópila. A pericalaza consiste de células parenquimáticas de

paredes delgadas com pequenos espaços intercelulares que se desenvolve ao longo de todo o comprimento da semente no plano longitudinal mediano, e inclui o sistema vascular (Svoma 1997). Na maioria das espécies, existe um tecido taninífero na região em que a mesotesta é interrompida pelos feixes vasculares pericalazais (Mohana Rao 1975, 1979, 1982, van der Heijden & Bouman 1988, Svoma 1997, 1998a). Segundo Periasamy & Swamy (1961), *Miliusa wightiana* apresenta crescimento pericalazal tanto ao longo do plano longitudinal mediano, quanto ao longo do plano longitudinal transmediano, não ocorrendo achatamento lateral de suas sementes.

O suprimento vascular da semente é, portanto, feito por um único feixe vascular pericalazal que circunda toda a semente e não apresenta ramificações, exceto ao redor da micrópila, estando, algumas vezes, exposto na região hilar e micropilar (Corner 1949, van der Heijden & Bouman 1988, Garwood 1995, Svoma 1998a).

O nucelo é absorvido ou quase completamente absorvido, podendo ser observada, em algumas espécies, a cutícula, a epiderme nucelar e idioblastos oleíferos subepidérmicos (Corner 1949, van der Heijden & Bouman 1988). A epiderme nucelar e suas possíveis variações são denominadas por Svoma (1997, 1998a) de capa nucelar. Em *Annona squamosa*, células nucleares contendo de três a quatro grandes gotas de óleo incorporam-se à camada mais externa do endosperma (Corner 1949). De acordo com Periasamy & Swamy (1961), em *Cananga odorata* e *Miliusa wightiana* ocorre uma considerável proliferação nucelar após a fecundação, que cessa com o início do desenvolvimento das rumações, quando começa o processo de absorção do nucelo.

O endosperma é celular e ruminado, podendo apresentar células de paredes espessadas (Corner 1949, 1976, Svoma 1997). É rico em óleo, mas, em algumas espécies é amilífero, como em *Polyalthia longifolia* (Mohana Rao 1979), *Xylopiya emarginata* (Svoma 1998a), *Xylopiya malayana*, *Polyalthia purpurea* e *Popowia nervosa* (Corner 1949). *Anonidium mannii* possui endosperma com grande reserva de amido e pequena quantidade de lipídios (van der Heijden & Bouman 1988). *Bocageopsis canescens* (Svoma 1998a), *Xylopiya fusca* e *Alphonsea elliptica* (Corner 1949) possuem endosperma de células com paredes espessadas e que acumulam substâncias lipídicas, sendo que, na primeira espécie, observam-se paredes pontoadas e cristais. O endosperma de espécie indeterminada de *Unonopsis* também apresenta células com paredes espessadas e pontoadas, mas estas acumulam lipídios, uma pequena quantidade de amido e pequenos cristais (Svoma 1998a).

As rumações do endosperma são produzidas por dobras transversais não vascularizadas do tégmen ou ainda da testa ou do tegumento intermediário (Corner 1949),

que se distribuem ao longo de todo o comprimento da semente, estando interrompidas no plano mediano pela pericalaza (Mohana Rao 1975, Svoma 1998a). A formação das ruminações, segundo Werker (1997), ocorre devido ao desenvolvimento dos tegumentos, pois, em certo estágio do desenvolvimento seminal, o endosperma torna-se quiescente. Enquanto isso, os tegumentos começam a apresentar irregularidades, que são acompanhadas pelo nucelo. Quando a semente atinge o seu tamanho final, o endosperma torna-se ativo novamente e ajusta-se internamente às ruminações pela absorção do nucelo.

A maioria das espécies de Annonaceae apresenta ruminações formadas apenas pela testa na maturidade, pois o tégmen torna-se colapsado (Mohana Rao 1975, 1979, 1982, Svoma 1998a). Quatro tipos de ruminações são descritos por van der Heijden & Bouman (1988): ruminações formadas por placas largas, placas estreitas, bastões ou pequenas placas entremeadas por bastões achatados. Porém, os próprios autores observaram ruminações clavadas em *Rolliniopsis discreta*. Segundo Setten & Koek-Noorman (1992), as ruminações podem ser lameladas, fimbriadas, recortadas ou em bastões, e não se formam nas regiões de rafe e anti-rafe (*ipsis verbis*).

O hilo raramente é definido (Corner 1949); de acordo com Garwood (1995), o hilo é basal podendo estar exposto ou oculto pelo arilo rudimentar, por remanescentes do funículo ou por extensões da testa.

Um aspecto encontrado em muitos gêneros de Annonaceae é a ocorrência de um tecido lenhoso na região micropilar que fecha a abertura da testa (van der Heijden & Bouman 1988). Corner (1949) referiu como tecido subhilar, enquanto van der Heijden & Bouman (1988) denominaram plugue micropilar. Este último termo é o mais utilizado atualmente. O plugue micropilar, resultante da diferenciação e proliferação da endotesta, pode apresentar os formatos de “T”, “Y”, “V” ou cilíndrico, sendo liberado da semente durante a germinação (Garwood 1995). Segundo van der Heijden & Bouman (1988), o plugue micropilar é um tecido originado pelo exóstoma, formado por células esclerenquimáticas, isodiamétricas e pontoadas, algumas contendo cristais e que, provavelmente, protege o embrião. Para *Polyalthia longifolia* observou-se plugue micropilar formado por massa amarela de células com muitas pequenas projeções e conteúdo lipídico (Mohana Rao 1979). Svoma (1997, 1993, 1998a) relatou, para as espécies estudadas nestes trabalhos, a presença de plugue micropilar em forma de cone, resultante da proliferação da endotesta na região micropilar. Segundo Svoma (1993), o plugue micropilar não é expelido da semente durante o processo de germinação; ele se quebra ao longo de uma linha de fratura que se forma antes que o embrião esteja pronto

para germinar e, além disso, é extremamente resistente, impedindo a germinação prematura.

De acordo com Svoma (1998a), na região micropilar das sementes de *Annona cherimola*, *A. montana*, *A. muricata* e *A. squamosa*, existe uma massa parenquimática pegajosa formando uma espécie de opérculo que fecha parcialmente a abertura da testa. Em *Artabotrys hexapetalus* também ocorre formação de um opérculo recobrindo a endotesta múltipla, o arilo rudimentar e o hilo. Este opérculo é formado por uma massa compacta de células taniníferas sem paredes lignificadas, provenientes do tecido parenquimático existente na região micropilar e do tecido funicular (Svoma 1997).

Muitas espécies de Annonaceae apresentam arilo avascular, variadamente reduzido nos frutos indeiscentes, ou um arilo rudimentar (Corner 1949, Setten & Koek-Noorman 1992). Porém, *Xylopiya fusca*, *X. caudata*, *X. malayana*, *Polyalthia purpurea* e *Artabotrys odorata* e *Alphonsea elliptica* não apresentam arilo diferenciado (Corner 1949). De acordo com Setten (1990), arilos rudimentares são freqüentemente encontrados em *Annona*. Esse tipo de arilo, quando seco pode se tornar difícil de reconhecer sem o uso de um microscópio, mas quando fresco, apresenta-se mais ou menos suculento e distinto. E, conforme o mesmo autor, um arilo distinto e suculento, normalmente é encontrado em gêneros que apresentam frutíolos deiscentes, como *Xylopiya*. Segundo van der Heijden & Bouman (1988), o arilo consiste de células grandes, isodiamétricas ou alongadas que se continuam com a hipoderme da testa e que podem ser separadas por fibras da mesotesta. De acordo com Garwood (1995), o arilo, quando presente, é basal, rudimentar ou bem desenvolvido, fibroso, esponjoso ou carnosos, podendo ser anelar, tubular, bipartido ou bissecionado, apresentando desde coloração clara ao marrom claro. Desenvolve-se da testa e se diferencia das outras partes do tegumento pelo arranjo celular, uma vez que suas células apresentam-se longitudinalmente paralelas umas às outras. Os arilos de *Xylopiya aromatica* (Svoma 1998a) e de *Annona squamosa* (Corner 1949) são formados por células repletas de gotículas de óleo que têm origem das células hipodérmicas testais que se alongaram grandemente. As células epidérmicas que recobrem o arilo de *X. aromatica*, são pequenas, isodiamétricas e repletas de grãos de amido. Na base dos lobos do arilo, existe o tecido mesotestal mecânico, conferindo apoio à estrutura (Svoma 1998a). O arilo de *Canangium odoratum* apresenta células de conteúdo lipídico e com paredes levemente espessadas (Corner 1949).

O embrião é pequeno, reto, com eixo embrionário moderadamente desenvolvido, plúmula rudimentar e dois cotilédones planos e delgados desenvolvendo-se só depois que a

semente está completamente formada (Corner 1949, Garwood 1995, Judd et al. 1999). De acordo com Setten & Koek-Noorman (1992), as sementes de Annonaceae, quando dispersadas, ainda apresentam o embrião pequeno, sendo considerado pouco desenvolvido ou imaturo. Devido a essa imaturidade, é necessário um tempo para o seu crescimento após a dispersão. Dados obtidos por Hayat (1963) mostraram que as sementes de *Annona squamosa* apresentam um pequeno embrião com dois cotilédones foliáceos delgados, demorando de um a três meses para germinar.

A dispersão das Annonaceae é mediada principalmente por meio de animais, com exceção de *Anaxagorea* que apresenta deiscência explosiva (Corner 1949, Garwood 1995, Ribeiro et al. 1999), *Annona glabra* (van der Heijden & Bouman 1988) e *Xylopia emarginata* (Lorenzi 1992), também dispersadas pela água. Segundo Judd et al. (1999), os principais agentes dispersores são aves, mamíferos e tartarugas.

Todas as espécies de Annonaceae investigadas mostraram grande variabilidade de diferenciação pericárpica e seminal, resultando em estruturas muito complexas, especialmente na semente.

3. Gêneros e espécies estudados

Annona é um gênero distribuído pela América tropical e África tropical, oeste da Índia e Madagascar e muitas espécies são cultivadas em diversas regiões do mundo. Apresenta frutos sincárpicos compostos por dez a 200 carpelos, de formato ovóide a globoso, areolado ou não. Os frutíolos tornam-se completamente conatos, são glabros a densamente cobertos por pêlos e o cálice pode ser caduco ou persistente. O fruto é carnoso e sua parede pode ser endurecida ou papirácea, de coloração verde, creme, amarela, laranja a marrom, com superfície lisa a rugosa, algumas vezes com finas estrias em cada aréola. Forma-se apenas uma semente por carpelo, que é basal, vertical, de formato elipsóide a obovóide, apresentando de 6 a 28 mm de comprimento, com superfície lisa a levemente rugosa, algumas vezes com sarcotesta e que, freqüentemente, apresenta um arilo rudimentar. As ruminações do endosperma são espiniformes a achatadas, mais ou menos lameladas e fimbriadas, e o endosperma é levemente oleoso. O plugue micropilar está presente, de dimensão variável (Setten & Koek-Noorman 1992).

Annona dioica A.St.-Hil. (figuras 1-4), espécie popularmente conhecida como araticum e cabeça-de-negro, ocorre em fisionomias campestres de cerrado, em cerrado típico e em bordas ou áreas perturbadas de cerrado. É um arbusto de até 2 m de altura,

com ramos pilosos emergindo de um xilopódio. As folhas são alternas, simples, com cerca de 10 cm de comprimento e 7 cm de largura; são sub-sésseis, a base é obtusa a arredondada e o ápice é arredondado; são coriáceas, verde-claras, apresentam face superior com pêlos esparsos e a inferior densamente pilosa. Suas flores são isoladas, amarelo-esverdeadas, carnosas e axilares. O fruto é verde-claro, de formato ovado a globoso, com até 15 cm de comprimento (Durigan et al. 2004). De acordo com Richards (1986), é uma espécie androdioica, ou seja, existem indivíduos com flores hermafroditas e indivíduos com flores masculinas apenas. Segundo Pott & Pott (1994), os frutos e folhas desta espécie são utilizados no combate ao reumatismo e, as sementes, para curar diarreia.



Figuras 1-4. *Annona dioica* A.St.-Hil. 1. Aspecto geral. 2. Flor hermafrodita em antese. 3. Frutos em diferentes estágios de desenvolvimento. 4. Fruto maduro colhido sob a planta-mãe.

Duguetia distribui-se da América do Sul tropical à América Central (Setten & Koek-Noorman 1992). É constituído por arbustos e, predominantemente, árvores, que apresentam flores com pétalas de coloração creme a branca, sendo a base interna das pétalas internas geralmente avermelhada. Flores completamente vermelhas são menos

comuns. A superfície externa das pétalas é sempre recoberta por tricomas ou escamas estrelados e a interna por tricomas estrelados, raramente escamas (Maas et al. 2003). Apresenta frutos pseudossincárpicos a sincárpicos, formados por cinco a 200 carpelos, globosos ou menos freqüentemente elipsóides ou ovóides. O fruto é densamente recoberto por tricomas ou escamas estrelados. O cálice algumas vezes é persistente. Os carpelos são sésseis, podendo ser total ou parcialmente conatos ou livres entre si. O fruto apresenta parede endurecida, é carnosos, e pode ser verde, amarelo, vermelho ou marrom. A superfície das aréolas pode ser lisa ou verrucosa, sulcada ou dobrada, glabra a densamente coberta por tricomas estrelados, que podem ser de diversas cores, ou por escamas. Existe apenas uma semente por carpelo, basal, vertical, obovóide a amplamente obovóide, podendo também ser elipsóide. Apresenta arilo rudimentar e tegumento variando de papiráceo a lenhoso, de delgado a espesso. As rumações são lameladas. Freqüentemente, um espaço de ar está presente na semente e o plugue ou tampão micropilar é ausente ou diminuto (Setten & Koek-Noorman 1992).

Duguetia furfuracea (A.St.-Hil.) Saff. (figuras 5-7) é popularmente conhecida como araticum, marolinho-do-cerrado ou pinha-de-guará, apresenta $2n=24$ (Morawetz et al. 2003) e ocorre em fisionomias campestres de cerrado, em cerrado típico e em bordas ou áreas perturbadas de cerradão (Durigan et al. 2004). Distribui-se pelas regiões central, sul, sudeste e nordeste brasileiro e no Paraguai e na Bolívia (Koek-Noorman & Maas 2003). São arbustos que chegam a 2 m de altura, com ramos geralmente partindo da base e laterais rentes ao chão. As folhas são simples, alternas, com cerca de 10 cm de comprimento e 3 cm de largura, com base e ápice agudos, pilosas em ambas as faces, com tricomas e escamas estrelados, apresentam coloração verde-pálida com reflexos prateados na face abaxial e pecíolo curto (Koek-Noorman & Maas 2003, Durigan et al. 2004). De acordo com Koek-Noorman & Maas (2003), *D. furfuracea* apresenta inflorescências opostas às folhas ou, algumas vezes, supra-axilares, com uma a três flores, raramente cinco. Já segundo Durigan et al. (2004), a espécie possui flores solitárias, róseo-alaranjadas, carnosas, em pedúnculos opostos às folhas. O fruto é verde-claro, globoso a estrobiliforme, com até 8 cm de diâmetro e apresenta frutíolos livres na maturação (Durigan et al. 2004). Os frutos também são completamente recobertos por tricomas e escamas estrelados (Koek-Noorman & Maas 2003). As sementes dessa espécie, quando pulverizadas e diluídas em água, podem ser utilizadas como antiparasitas, principalmente contra piolhos (Corrêa 1926).



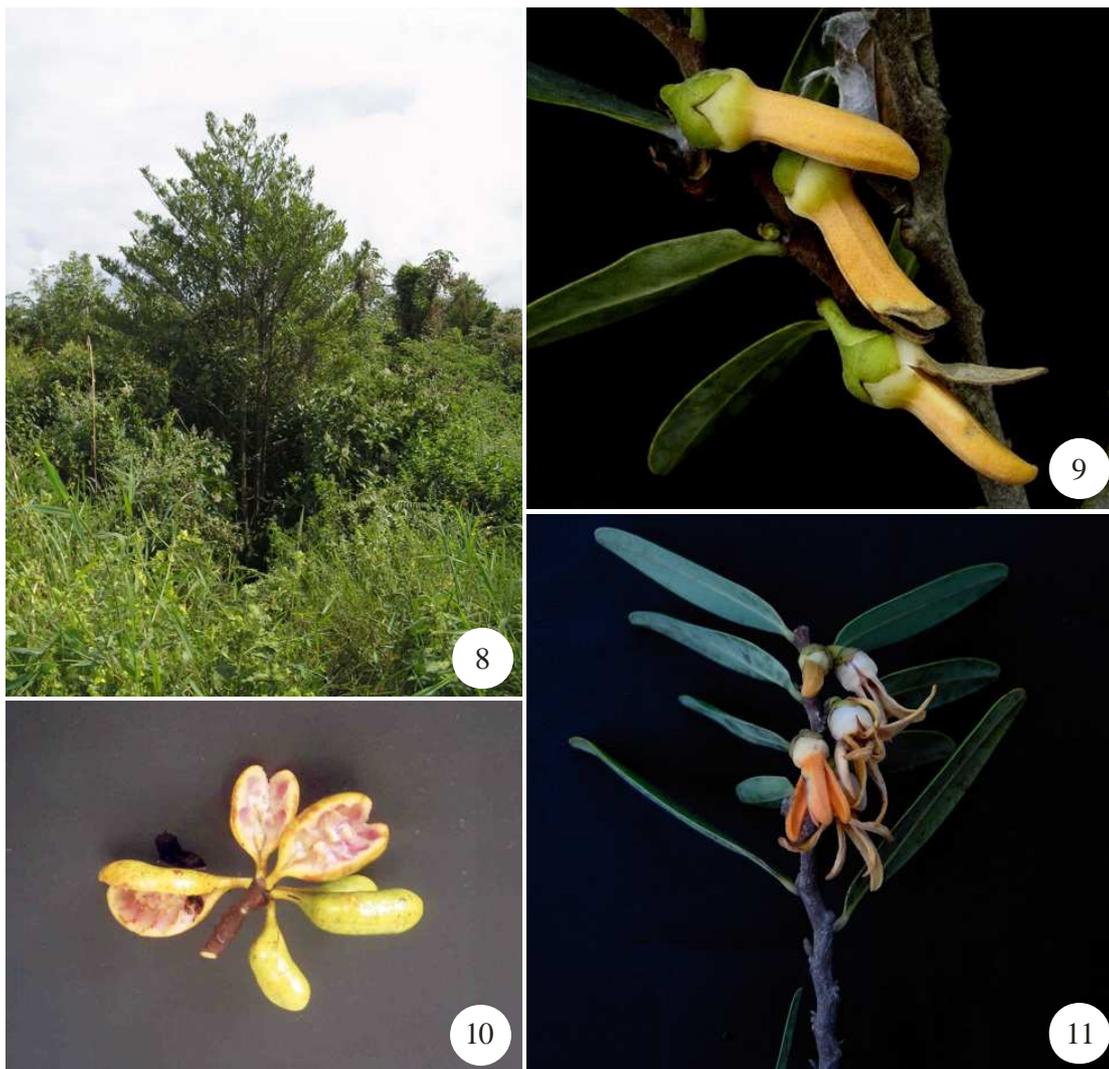
Figuras 5-7. *Duguetia furfuracea* (A.St.-Hil.) Saff. 5. Aspecto geral. 6. Flor em antese. 7. Fruto maduro.

*Xylopi*a apresenta distribuição geográfica pantropical. Seus frutos são apocárpicos e os frutíolos apresentam pedicelo, podendo ser glabros ou densamente cobertos por tricomas. O cálice algumas vezes é persistente, sendo, geralmente, caduco. O número de frutíolos varia entre um e 30, de formato globoso a elipsóide, oblongo a ovóide ou obovóide, e apresentam deiscência. A parede do fruto pode ser lenhosa ou fibrosa, lisa ou verrucosa, glabra ou densamente coberta por tricomas, geralmente apresenta coloração verde quando jovem e, na maturidade, vermelha ou marrom. Há de uma a 16 sementes por frutíolo, geralmente elipsóides, que podem ter superfície lisa ou estriada. Apresentam arilo e, às vezes, sarcotesta. As ruminações são espiniformes a lameladas. O endosperma pode ser oleoso e o plugue micropilar pode ser grande ou pequeno (Setten & Koek-Noorman

1992).

Garwood (1995) relatou, para espécies panamenhas de *Xylopia*, a presença de sementes ariladas, obovadas, oblongas ou elípticas, algumas vezes sarcotestais, com base truncada e ápice arredondado; a superfície externa variou de lisa a rugosa, glabra, brilhante, de coloração cinza, negra ou cinza-escuro. O arilo é bem desenvolvido, sendo uma das últimas estruturas a se desenvolver. A autora destacou a presença de embriões imaturos para as espécies de *Xylopia* estudadas.

Xylopia emarginata Mart. (figuras 8-11) é uma espécie arbórea conhecida como pindaíba, pimenteira ou pimenta-de-macaco, dentre outros nomes populares. Está presente em matas de galerias e brejos (Mendonça et al. 1998). Segundo Lorenzi (1992), é típica de mata ciliar, sendo encontrada naturalmente na Bahia, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul e São Paulo. É recomendada para a formação de florestas heterogêneas destinadas à recuperação de áreas ciliares degradadas. Pode atingir de 10 a 20 metros de altura, com tronco de 30 a 40 centímetros de diâmetro. A copa é pequena e piramidal, com folhas estreitas e glabras. A madeira pode ser empregada em carpintaria e para lenha. A árvore possui boas possibilidades de aproveitamento no paisagismo em geral. Os frutos são muito procurados por pássaros, atraídos pela coloração vermelho-intensa do seu interior, quando o folículo se abre. A disseminação por pássaros e pela água garante sua regeneração natural em terrenos brejosos, apesar da escassa produção de sementes viáveis (Lorenzi 1992). Segundo Castellani et al. (2001), os frutos são deiscentes do tipo polifolículo. Cada folículo é pedicelado e, em geral, polispérmico (de uma a oito sementes por folículo). Os frutos são glabros e fortemente aromáticos e, apesar de serem carnosos, apresentam deiscência, o que dificulta a sua classificação. As sementes são bitegmentadas, sendo a testa preta e o tégmen castanho. O tégmen invagina-se para o interior do endosperma, conferindo-lhe o aspecto ruminado. Observou-se uma fina sarcotesta de aspecto ceroso que, em condições de elevada umidade, apresenta-se cinza; com a perda de água, adquire a coloração vermelha. Na parte externa das sementes, foram observados dois arilos micropilares, carnosos e de coloração esbranquiçada. Entre um arilo e outro, notou-se uma projeção da testa.



Figuras 8-11. *Xylopia emarginata* Mart. 8. Aspecto geral. 9. Botões florais. 10. Fruto maduro. 11. Flores em antese. (Figuras 9 e 11 gentilmente cedidas por Sérgio Akira Adachi).

Conforme estabelecido pelo Conselho do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), os resultados obtidos durante a execução deste Projeto de mestrado foram reunidos em artigos científicos para publicação:

Capítulo I: Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de *Annona dioica* A.St.-Hil., *Duguetia furfuracea* (A.St.-Hil.) Saff. e *Xylopia emarginata* Mart. (Annonaceae). Redigido segundo as normas dos Anais da Academia Brasileira de Ciências.

Capítulo II: Morfoanatomia e ontogênese das sementes de *Annona dioica*, *Duguetia furfuracea* e *Xylopia emarginata* (Annonaceae). Redigido segundo as normas da Flora.

CAPÍTULO I

**Morfoanatomia, ontogênese e histoquímica do pericarpo de *Annona dioica* A. St.-Hil.,
Duguetia furfuracea (A. St.-Hil.) Saff. e *Xylopia emarginata* Mart. (Annonaceae)**

NATÁLIA ARIAS GALASTRI¹ E DENISE M. T. OLIVEIRA^{2*}

¹Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, UNESP-Universidade Estadual Paulista, CP 510, 18618-000 Botucatu, SP, Brasil

²Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, UFMG, Avenida Antônio Carlos, 6627, Pampulha, 31270-901 Belo Horizonte, MG, Brasil

Palavras-chave: *Annona*, Annonaceae, desenvolvimento, *Duguetia*, pericarpo, *Xylopia*

Título resumido: Ontogênese do pericarpo de Annonaceae

Seção da Academia: Biological Sciences

*Correspondência para: Denise Maria Trombert Oliveira

Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, UFMG

Avenida Antônio Carlos, 6627, Pampulha, 31270-901 Belo Horizonte, MG, Brasil

Fone: (31) 3409-2673

Fax: (31)3409-2671

E-mail: dmtoliveira@icb.ufmg.br

RESUMO

Aspectos estruturais de frutos contribuem para estudos filogenéticos e ecológicos. Este trabalho objetiva descrever a morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de *Annona dioica*, *Duguetia furfuracea* e *Xylopia emarginata*, comparando-as entre si e com a literatura. O material foi processado segundo técnicas convencionais. O gineceu é apocárpico, com ovários súperos e unicarpelares, de epiderme externa unisseriada, com tricomas tectores, em *Annona dioica* e *Xylopia emarginata*, e escamas estreladas em *Duguetia furfuracea*; o mesofilo é parenquimático, com grupos de braquiesclereídes apenas em *Annona dioica*, e a epiderme interna é unisseriada, similar à externa. O fruto é carnoso, múltiplo estrobiliforme em *Annona dioica* e *Duguetia furfuracea*, e múltiplo simples, polifolículo, em *Xylopia emarginata*, com exocarpo unisseriado e fenólico. No mesocarpo externo, ocorre parênquima, idioblastos fenólicos, braquiesclereídes e feixes vasculares; no mediano, *Annona dioica* apresenta esclereídes gelatinosas e *Duguetia furfuracea* é colenquimatosa, ambas com cordões floemáticos; em *Xylopia emarginata*, é predominantemente fenólico, com poucos idioblastos pécticos; o mesocarpo interno é parenquimático, com espaços evidentes. O endocarpo é unisseriado, apresentando-se fibroso exclusivamente em *Duguetia furfuracea*. Estes dados corroboram, em muitos aspectos, os descritos para a família; destaca-se que esclereídes gelatinosas são típicas de *Annona dioica* e escamas estreladas e endocarpo fibroso são caracteres encontrados apenas em *Duguetia furfuracea*.

INTRODUÇÃO

O bioma cerrado é um tipo de vegetação que se restringe ao Brasil, tendo somente pequenas áreas na Bolívia e no Paraguai (Ratter 2004) e é reconhecido como a savana mais rica do mundo em biodiversidade (Coutinho 2002). Dentre as famílias mais representadas no cerrado, Annonaceae figura em nono lugar (Mendonça et al. 1998). De acordo com Souza & Lorenzi (2005), a família apresenta distribuição predominantemente tropical, incluindo aproximadamente 130 gêneros e 2.200 espécies. No Brasil, Annonaceae conta com 33 gêneros e 250 espécies.

Muitas espécies da família apresentam importância econômica, devido aos frutos comestíveis, à madeira, dentre outros; mais recentemente, sua importância farmacológica

tem sido detectada em pesquisas sobre a capacidade antifúngica e bacteriostática de alguns constituintes químicos das folhas e da casca (Judd et al. 1999, Chatrou 2006).

As Annonaceae apresentam frutos múltiplos, originados de gineceus apocárpicos. São encontrados dois subtipos: fruto múltiplo livre, em que os frutíolos são livres entre si e assentados sobre receptáculo plano ou ligeiramente convexo, e fruto múltiplo estrobiliforme, em que os frutíolos estão dispostos sobre receptáculo piramidal, cônico ou cilíndrico, e podem ser livres ou concrecidos. Nos frutos múltiplos, o número de frutíolos pode variar, mas em geral, é constante dentro de um mesmo táxon. Os frutíolos podem ser deiscentes, constituindo folículos, ou indeiscentes (nucóides, bacóides ou drupóides), contendo uma ou mais sementes (Barroso et al. 1999).

Em *Annona*, ocorrem frutíolos concrecidos entre si, formando um sincarpo mais ou menos estrobiliforme ou globoso, de superfície lisa, verrucosa ou areolada. Em *Duguetia*, os frutíolos são apiculados ou rostrados, livres entre si na maturação do fruto. Já em *Xylopia*, os frutos são deiscentes e os frutíolos são oblongos, mais ou menos carnosos, externa e internamente purpúreos, com poucas a muitas sementes com arilóide (Barroso et al. 1999).

Embora muitas espécies de Annonaceae tenham sido estudadas morfoanatomicamente, para espécies nativas dos cerrados ainda há grandes lacunas, especialmente no que se concerne aos órgãos reprodutivos.

Caracteres anatômicos de frutos ainda têm sido pouco utilizados em análises sistemáticas e filogenéticas, não porque esse órgão tenha menor potencial, mas porque o conhecimento sobre sua estrutura é bem mais escasso. Estudos morfológicos e anatômicos de frutos, sementes e plântulas são importantes para a compreensão de muitos processos ecológicos, como sucessão ecológica, frugivoria, dispersão e germinação de sementes, abordagens de extrema importância para trabalhos envolvendo, por exemplo, a recuperação de áreas degradadas (Garwood 1995).

Frente ao exposto, este trabalho objetiva descrever anatomicamente as etapas de desenvolvimento do pericarpo de *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata*, comparando-as entre si e com a literatura.

MATERIAL E MÉTODOS

O material vegetal foi coletado em fragmentos de cerrado nas proximidades do município de Botucatu, estado de São Paulo, Brasil. *Annona dioica* A.St.-Hil. foi coletada

no distrito de Rubião Júnior, Botucatu, SP (22°53'5"S e 48°30'35"W), *Duguetia furfuracea* (A.St.-Hil.) Saff., na estrada do Rio Bonito, Botucatu, SP (22°42'5,2"S e 48°20'31"W) e *Xylopia emarginata* Mart., no Condomínio de Chácaras da Mina, Botucatu, SP (22°41'26"S e 48°18'14"W). Ramos férteis foram herborizados e incluídos no Herbário "Irina Delanova Gemtchujnicov" (BOTU), do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, registrados sob os números 25.611, 25.367 e 25.366 respectivamente.

Foram coletados ovários de botões florais em diversos estágios de desenvolvimento, flores em antese e pós-antese, além de frutos nas diferentes fases de desenvolvimento, utilizando-se vários indivíduos de cada espécie.

Os estudos morfoanatômicos foram realizados em material fixado em FAA 50 (Johansen 1940) por 48 horas, e conservados em etanol 70% (Jensen 1962).

Para elaboração do laminário permanente, após desidratação em série etílica e inclusão em metacrilato (Leica®), conforme protocolo do fabricante, o material foi seccionado em micrótomo rotativo com cerca de 8 µm de espessura, para obtenção de séries transversais e longitudinais. As lâminas obtidas foram coradas com Azul de Toluidina a 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien et al. 1964) e montadas em resina sintética.

Testes histoquímicos foram realizados em amostras fixadas reidratadas e também em material fixado e incluído em metacrilato (Leica®). Para identificar polissacarídeos diversos e pectinas, utilizou-se vermelho de rutênio (Jensen 1962); para evidenciar paredes lignificadas, floroglucinol em meio ácido (Sass 1951); Sudan IV, para a localização de substâncias lipídicas (Johansen 1940); lugol, para a detecção de amido (Johansen 1940); cloreto férrico, acrescido de carbonato de sódio, para verificar a ocorrência de compostos fenólicos (Johansen 1940); para detecção de açúcares redutores, utilizou-se o reagente de Fehling (Purvis & Collier 1964); e, para localizar proteínas, foi utilizado azul mercúrio de bromofenol (Mazia et al. 1953).

O laminário preparado foi analisado em microscópio de luz, sendo as imagens obtidas digitalmente em fotomicroscópio Olympus.

RESULTADOS

Ovário

Nas três espécies estudadas o gineceu é apocárpico com ovários súperos,

unicarpelares e uniloculares (Figs. 1-2). Em *Annona dioica* e *Duguetia furfuracea*, ocorre apenas um óvulo por lóculo, raramente dois, e a placentação é basal (Figs. 2-3), já em *Xylopia emarginata*, cada lóculo pode ter de três a cinco óvulos (Fig. 4), de placentação parietal (Fig. 5).

A epiderme ovariana externa é unisseriada nas três espécies, composta por células cubóides justapostas, de citoplasma pouco denso e núcleo evidente, com paredes delgadas (Figs. 6-7), e em *X. emarginata*, observam-se algumas células de paredes levemente espessadas e lignificadas (Fig. 8). Em *A. dioica*, observam-se estômatos (Fig. 9) e tricomas tectores unisseriados e pluricelulares, em diversos estágios de diferenciação, desde aqueles com paredes delgadas até tricomas de paredes espessadas e lignificadas, alguns apresentando conteúdo fenólico (Figs. 6, 10). Em *D. furfuracea*, ocorrem escamas estreladas curto-pedunculadas e multicelulares, em várias fases de diferenciação, as quais formam paredes espessadas e lignificadas, algumas também com conteúdo fenólico (Figs. 7, 11). A epiderme externa de *X. emarginata* possui células fenólicas e numerosos tricomas tectores unisseriados e pluricelulares, também em diversas fases de diferenciação, parte deles com conteúdo fenólico (Figs. 5, 8). Nesta mesma espécie, nota-se uma região carpelar em que a epiderme ovariana externa e a hipoderme não apresentam paredes espessadas nem fenólicas, correspondendo à região de fusão carpelar (Fig. 5).

O mesofilo ovariano de *D. furfuracea* e *X. emarginata* é constituído por uma camada hipodérmica, as vezes duas, de células cubóides de paredes delgadas e conteúdo fenólico (Figs. 7-8), e inúmeras camadas parenquimáticas compostas por células de variados formatos e tamanhos, entremeadas por poucos idioblastos fenólicos, com conteúdo de aspecto floculado ou amorfo, e por células secretoras de pectatos (Figs. 7-8, 13) que, nas regiões dorsal (Fig. 5) e próxima ao estilete (Figs. 4, 12), são maiores e mais freqüentes. Imersos no mesofilo ocorrem diversos feixes vasculares colaterais (Fig. 14) de calibres variáveis e também se observam cristais do tipo drusa em idioblastos espalhados por todo o parênquima (Fig. 13). Em *A. dioica*, o mesofilo ovariano é similar ao descrito (Figs. 6, 14), mas são observadas braquiesclereídes em grupos ou isoladas (Fig. 15), de paredes lignificadas, ainda em espessamento, com pontoações evidentes; em alguns casos, há citoplasma nítido, com substâncias fenólicas ou drusas, em diferentes estágios de diferenciação, além de muitas células contendo drusas. Nesta espécie, os idioblastos pécticos são distribuídos uniformemente e têm pequena dimensão.

A epiderme ovariana interna é unisseriada, composta por células justapostas, de paredes delgadas, vacuolizadas e com núcleos evidentes, cubóides em *A. dioica* (Fig. 16) e

alongadas tangencialmente em *X. emarginata* e *D. furfuracea* (Figs. 7-8).

Na região placentária, assim como em todo canal estilar das três espécies, ocorrem numerosas papilas, formando um tecido de transmissão, que é secretor de substâncias pécticas (Figs. 2-3, 12).

Os receptáculos de *D. furfuracea* (Fig. 1) e de *A. dioica* (Fig. 17) são cônicos, constituindo um sifonostelo típico. Periféricamente, são inseridos os carpelos; no córtex, ocorrem células parenquimáticas entremeadas por idioblastos fenólicos e pécticos, além de numerosos traços carpelares, dos quais partem os dos óvulos; a vascularização é feita por feixes maiores que os traços e com procâmbio evidente (Fig. 18); a medula apresenta, principalmente, células parenquimáticas de diversos tamanhos e formatos, com pequenos espaços intercelulares, idioblastos fenólicos (Fig. 17) e pécticos, podendo ocorrer braquiesclereídes isoladas ou em grupos. O receptáculo de *X. emarginata* é plano e exposto, independente dos carpelos, não participando da formação do fruto.

Desde os botões florais, há intensa atividade mitótica em todas as regiões ovarianas e no receptáculo.

Fruto em desenvolvimento

A epiderme ovariana externa dá origem ao exocarpo que continua unisseriado, passando a apresentar cutícula delgada, que surge logo no início do desenvolvimento pericárpico de *X. emarginata* (Fig. 19), formando-se posteriormente em *A. dioica* e *D. furfuracea* (Fig. 20). Em *D. furfuracea* e *X. emarginata*, ocorre impregnação fenólica e deposição de compostos fenólicos nas células exocárpicas; além disso, desenvolvem-se alguns estômatos (Fig. 21) que se mantêm nítidos, aspectos não observados em *A. dioica*. O indumento persiste como descrito, havendo menor densidade de tricomas em *A. dioica* e *X. emarginata*.

Durante o desenvolvimento, ocorre intensa atividade mitótica no mesocarpo, derivado do mesofilo ovariano, resultando no aumento do número de células e camadas pericárpicas e originando a porção carnosa do fruto. Assim, observam-se divisões em sentidos variáveis nas porções mais externas do mesocarpo, e divisões periclinais restritas às camadas mesocárpicas internas (Fig. 22); no exocarpo (Fig. 19) e endocarpo (Fig. 22), ocorrem apenas divisões anticliniais.

No mesocarpo de *A. dioica* e *D. furfuracea*, a região mais externa apresenta aumento na quantidade de idioblastos fenólicos e pécticos. Em *A. dioica* observa-se, nesta região, ampliação do número de braquiesclereídes em grupos ou isoladas, com paredes

bem espessadas, lignificadas e pontoadas; e, em *D. furfuracea*, desenvolvem-se braquiesclereídes em grupos ou isoladas que, com o desenvolvimento seminal, aumentam em quantidade (Fig. 20). Na região mediana, as células parenquimáticas tornam-se mais volumosas e alongadas radialmente durante o desenvolvimento, entremeadas às quais ocorrem idioblastos pécticos e fenólicos (Fig. 23), em ampliação numérica progressiva, e feixes vasculares colaterais. Em *A. dioica*, há ainda grupos de esclereídes gelatinosas em formação (Fig. 24) e, em *D. furfuracea*, braquiesclereídes de paredes espessadas e lignificadas, em grupos ou isoladas (Fig. 25), e células parenquimáticas que começam a apresentar espessamento parietal péctico.

Xylopiá emarginata mostra, na região mais externa, intensa deposição fenólica e grande quantidade de braquiesclereídes em grupos ou isoladas, de paredes espessadas, pontoadas e lignificadas, algumas com conteúdo fenólico (Fig. 19). Entre a região externa e mediana estão localizados muitos feixes vasculares colaterais de grande calibre, com formação de fibras ao redor do floema e idioblastos fenólicos no parênquima floemático (Fig. 26). Na região mediana, a grande maioria das células torna-se preenchida por compostos fenólicos, de modo que a região passa a ser constituída basicamente por idioblastos fenólicos e pécticos (Fig. 27); alguns feixes colaterais de menor calibre podem ser também observados dispersos por essa região (Fig. 27). Mais internamente, ocorre aumento dos espaços intercelulares (Fig. 28), aumento do número de braquiesclereídes similares às da região externa, muitas células acumulando substâncias fenólicas e ocorrem alguns idioblastos pécticos (Fig. 28) e cristalíferos.

Nas regiões intercarpelares de *A. dioica*, no início do desenvolvimento pericárpico, observam-se células parenquimáticas menores e mais justapostas que as adjacentes, delimitando a região de fusão entre frutíolos (Fig. 29). Em *D. furfuracea*, a fusão pode ser observada apenas na base dos frutíolos e entre estes e o receptáculo. Os frutíolos de *X. emarginata* não apresentam concrecimento.

O endocarpo origina-se da epiderme ovariana interna e mantém-se unisseriado nas três espécies, sendo que, em *D. furfuracea*, começa a ocorrer espessamento das paredes celulares.

O receptáculo forma a região axial do fruto de *A. dioica* e *D. furfuracea* e mantém as características descritas para a fase ovariana, com atividade mitótica mais intensa, aumento na quantidade de idioblastos pécticos e fenólicos, e maior quantidade de braquiesclereídes.

Em *X. emarginata*, o feixe dorsal começa a se dividir em duas porções

individualizadas por células parenquimáticas (Fig. 30).

Fruto maduro

Annona dioica e *D. furfuracea* apresentam fruto carnosos, múltiplo e estrobiliforme, com frutíolos indeiscentes e facilmente separáveis na maturidade desta última, enquanto *X. emarginata* apresenta fruto carnosos, múltiplo livre, constituindo um polifolículo. Em *A. dioica*, os frutíolos são totalmente concrecidos entre si, enquanto, em *D. furfuracea*, os frutíolos são individualizados, embora parcialmente conatos. O fruto de *A. dioica* é globoso, levemente piloso, verde-claro, com um leve aroma; o fruto de *D. furfuracea* é recoberto por escamas estreladas, verde-avermelhado externamente, com polpa amarela e forte odor; *X. emarginata* apresenta frutíolos glabros, externamente verdes, e internamente avermelhados, sem odor perceptível.

Os resultados obtidos nos testes histoquímicos realizados nos pericarpos maduros podem ser verificados na Tabela 1.

O exocarpo das três espécies é unisseriado, formado por células cubóides, justapostas, de paredes delgadas e recobertas por delgada cutícula (Fig. 31). Em *A. dioica*, as células são vacuolizadas, com núcleos evidentes, algumas com conteúdo fenólico; observam-se estômatos e tricomas tectores unisseriados e pluricelulares (Fig. 32), com paredes espessadas e lignificadas, alguns com conteúdo fenólico, porém em menor densidade que na epiderme ovariana. Em *D. furfuracea*, muitas das células exocárpicas apresentam conteúdo fenólico de aspecto floculado ou amorfo; observam-se estômatos e inúmeras escamas estreladas curto-pedunculadas e multicelulares (Fig. 33), com paredes espessadas e lignificadas, algumas também com conteúdo fenólico. *Xylopiya emarginata* possui exocarpo formado por células contendo reserva de açúcares redutores, na sua maioria fenólicas, estômatos e, na maturidade, não mais ocorrem tricomas (Fig. 31).

Na maturação, o mesocarpo das três espécies é multisseriado e dividido em três regiões. Em todas as espécies, suas células são preenchidas por amido e apresentam açúcares redutores, sendo que, em *A. dioica*, a reserva amilífera é bem mais abundante que nas outras espécies (Fig. 34).

A região externa do mesocarpo de *A. dioica* e *D. furfuracea*, mantém as características descritas durante o desenvolvimento pericárpico (Figs. 35-36), com exceção das células parenquimáticas ao redor das esclereídes, que passam a estar dispostas radialmente a estas (Fig. 36), do surgimento de esclereídes gelatinosas nesta região em *A. dioica* (Fig. 35), de alguns feixes vasculares, que passam a apresentar maior quantidade de

floema que xilema, e da maior quantidade de drusas.

A região mais externa do mesocarpo de *X. emarginata*, além das características já descritas, apresenta poucos idioblastos pécticos e cristalíferos, e grande quantidade de braquiesclereídes isoladas ou em grupos (Fig. 31).

Na região mediana de *A. dioica*, o parênquima exhibe células bem mais volumosas, de delgadas paredes pécticas, vacuolizadas, com núcleo e espaços intercelulares evidentes (Fig. 37). Dispersos por essa região, encontram-se grupos de esclereídes gelatinosas, com paredes lignificadas e menos espessadas que as das braquiesclereídes, ao redor dos quais as células se dispõem radialmente; a porção interna da parede é péctica e nota-se atividade celular até a maturidade (Fig. 38). Inúmeros idioblastos com drusas (Fig. 34), numerosos feixes vasculares colaterais com floema mais abundante e cordões exclusivamente floemáticos também ocorrem (Fig. 39).

Em *D. furfuracea*, a região mediana apresenta parênquima colenquimatoso de células volumosas de paredes pécticas irregularmente espessadas (Fig. 40) que, na maturação, começam a se desintegrar (Fig. 41). Ocorrem poucos idioblastos fenólicos e poucas braquiesclereídes em grupos ou isoladas (Fig. 40), ao redor dos quais a disposição celular é radial. Observam-se numerosos feixes vasculares colaterais com câmbio ativo, idioblastos fenólicos no parênquima floemático e células mucilaginosas associadas ao xilema (Fig. 42). Nota-se, em alguns feixes, maior quantidade de elementos floemáticos em relação à quantidade de elementos xilemáticos (Fig. 43). Também ocorrem cordões floemáticos por essa região.

Entre as regiões externa e mediana do mesocarpo de *X. emarginata*, ocorrem feixes vasculares de grande calibre que apresentam fibras gelatinosas ao redor do floema, idioblastos fenólicos no parênquima floemático e elementos traqueais com conteúdo mucilaginoso (Fig. 44). A região mediana é constituída principalmente por células fenólicas e idioblastos pécticos, mas também se observam poucas braquiesclereídes isoladas. Observam-se poucos feixes colaterais de menor calibre, alguns deles também com fibras gelatinosas associadas ao floema.

A região mais interna de *A. dioica* concentra muitos espaços intercelulares, ocorrendo idioblastos fenólicos e cordões floemáticos (Fig. 45).

Em *D. furfuracea*, a região interna é constituída por várias camadas de células parenquimáticas alongadas longitudinalmente, de paredes impregnadas por pectatos, delimitando espaços intercelulares evidentes; ocorrem poucos idioblastos fenólicos (Fig. 46).

Xylopi *emarginata* também apresenta, na maturidade, região interna com muitos espaços intercelulares, constituída por células de variados formatos e tamanhos, de paredes delgadas, muitas delas com impregnação fenólica (Fig. 47). Imersos nessa região estão idioblastos pécticos (Fig. 47) e braquiesclereídes isoladas ou em grupos, de paredes bem espessadas e lignificadas, algumas com conteúdo fenólico (Fig. 48). Cristais do tipo drusa continuam a ser observados.

O endocarpo de *A. dioica* é unisseriado, formado por células alongadas tangencialmente, de paredes delgadas, vacuolizadas (Fig. 45) e com núcleo evidente. Em *D. furfuracea*, o endocarpo é unisseriado, com trechos bisseriados, e constituído por fibras de paredes levemente espessadas (Fig. 46). *Xylopi* *emarginata* apresenta endocarpo unisseriado, indistinto do mesocarpo interno (Fig. 47).

A região axial dos frutos de *A. dioica* e *D. furfuracea* mantém as características descritas para a fase ovariana, porém com maior quantidade de idioblastos fenólicos e pécticos, e vascularização formada por feixes de maior calibre, que apresentam atividade cambial, floema secundário, idioblastos fenólicos dispersos pelo parênquima floemático e células xilemáticas com conteúdo mucilaginoso (Fig. 49). Em *A. dioica*, observam-se braquiesclereídes e esclereídes gelatinosas em grupos ou isoladas e, em *D. furfuracea*, ocorrem apenas braquiesclereídes em grupos ou isoladas.

Os frutíolos de *X. emarginata* apresentam deiscência passiva, expondo as sementes por meio de uma única abertura longitudinal, que ocorre no parênquima que atravessa o feixe dorsal (Fig. 50).

DISCUSSÃO

Todas as espécies estudadas apresentam gineceu apocárpico, característico da família (Judd et al. 1999, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006), com ovários súperos, unicarpelares e uniloculares, conforme descrito por Mohana Rao (1979, 1982). Em *Annona dioica* e *Duguetia furfuracea*, a placentação é basal como descrito por Mohana Rao (1975, 1979) para *Artabotrys odoratissimus* e *Polyalthia longifolia*; já em *Xylopi emarginata*, a placentação é parietal, conforme relatado por Judd et al. (1999) para a família. Analisando-se os dados aqui obtidos e a literatura, nota-se relação direta entre o número de óvulos por ovário e a placentação, estando vinculada a formação de um ou poucos óvulos à placentação basal e de mais óvulos à parietal nas Annonaceae.

Verificou-se que *A. dioica* e *D. furfuracea* apresentam fruto múltiplo

estrobiliforme, composto por frutíolos indeiscentes e bacóides, e *X. emarginata* forma fruto múltiplo livre, com frutíolos espessos e deiscentes, corroborando a generalização de Barroso et al. (1999) de que os frutos de Annonaceae podem ser múltiplos livres ou múltiplos estrobiliformes.

Na família, existe grau variável de conação dos frutíolos. Ocorrem desde espécies com frutíolos justapostos mas livres, em que apenas suas partes basais estão imersas no receptáculo, espécies com 90% de conação entre os frutíolos, sendo livres apenas as extremidades apicais, até espécies com frutíolos completamente conatos (Svoma 2003). Os frutíolos podem ser deiscentes, constituindo folículos, ou indeiscentes (nucóides, bacóides ou drupóides), contendo uma ou mais sementes (Barroso et al. 1999). De acordo com Durigan et al. (2004), *D. furfuracea* apresenta frutíolos livres na maturação, ao contrário do observado no presente trabalho, em que foi verificado que *D. furfuracea* apresenta frutíolos parcialmente concrecidos, pois são facilmente separáveis. Frutos múltiplos estrobiliformes ou globosos, carnosos, não drupóides e concrecidos entre si são descritos para *A. crassiflora*, *A. squamosa* e *A. muricata* por Lima-Brito et al. (2006), assim como aqui observado para *A. dioica*, que apresenta frutíolos totalmente conatos. Castellani et al. (2001) descreveram, para *X. aromatica*, *X. sericea* e *X. emarginata*, frutos do tipo polifolículo, não drupóides, carnosos, com endocarpo róseo-avermelhado e epicarpo verde-avermelhado na maturidade, concordando com as observações deste trabalho.

Em *A. dioica*, o receptáculo alongado, com inúmeros frutíolos completamente conatos uns aos outros e ao receptáculo, compõem o fruto múltiplo carnosos, similar à baga, assim como generalizado por Roth (1977) para espécies de *Annona*.

Os frutos de *X. emarginata*, por consistirem de frutíolos carnosos com deiscência longitudinal única e coloração vermelho-intensa do seu interior, são muito procurados por pássaros, atraídos pela coloração, quando o folículo se abre (Lorenzi 1992). É provável que a coloração vermelha dos frutos seja devida à presença de antocianina, substância polifenólica do grupo dos flavonóides, que são amplamente encontradas nas plantas e que possuem pigmentação do vermelho ao azul (Harborne 1979).

Em *A. dioica*, foram observadas regiões mesocárpicas entre os frutíolos constituídas por células parenquimáticas menores e mais justapostas que as células adjacentes, indicando a região de fusão entre frutíolos, assim como observado para *A. cherimola* (Schroeder 1951) e para *D. salicifolia* (Svoma 2003). No entanto, em *D. staudtii*, as paredes laterais dos carpelos vizinhos são encaixadas por pequenas papilas formadas pela cutícula que reveste a epiderme externa. Em *Fusaea longifolia*, os carpelos são

completamente concrecidos sem o envolvimento do receptáculo (Svoma 2003). Dessa forma, fazem-se necessários estudos ontogenéticos de maior número de espécies, para se elucidar a participação dos diferentes tecidos na conação carpelar e reconhecer tendências evolutivas.

O exocarpo das espécies estudadas apresenta certa homogeneidade com o de outras Annonaceae, estudadas por Schroeder (1951), Mohana Rao (1975, 1979, 1982), Rao & Kothagoda (1984) e Svoma (2003).

Em *D. furfuracea*, foram encontradas escamas estreladas na superfície do fruto. De acordo com Setten & Koek-Noorman (1992), os frutos do *Duguetia* apresentam-se recobertos por tricomas ou escamas estrelados, o que corrobora os resultados obtidos. Svoma (2003) descreveu, para as espécies estudadas de *Duguetia*, a presença de tufo de tricomas na superfície do fruto, constituídos por dois a quatro tricomas em *D. latifolia* e em número maior que dez em *D. salicifolia*, sendo simples, unicelulares e de paredes fortemente espessadas e lignificadas, o que não foi observado em *D. furfuracea*.

Os tricomas tectores unisseriados e pluricelulares, observados no ovário de *X. emarginata* e de *A. dioica*, bem como no exocarpo desta última, foram descritos previamente em *Fusaea longifolia* por Svoma (2003). Também *A. cherimola* possui tricomas simples e afilados (Schroeder 1951) e *Asimina triloba* apresenta este tipo de tricoma tector com duas a quatro células (Mohana Rao 1982).

Estômatos foram observados no exocarpo de *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata*, assim como foram encontrados em *A. cherimola* (Schroeder 1951). Roth (1977) destacou que os estômatos tendem a ser restritos à epiderme externa em bagas, drupas e nozes, enquanto ocorrem tanto no exocarpo quanto no endocarpo de cápsulas e síliquas, embora menos freqüentes internamente. Considerando-se os tipos de frutos formados nas três espécies estudadas, a ausência de estômatos endocárpicos era esperada.

Em *A. cherimola* (Schroeder 1951) e em *A. squamosa* (Rao & Kothagoda 1984), observa-se, internamente ao exocarpo, uma região constituída por colênquima, não encontrada em nenhuma das três espécies descritas no presente trabalho. Segundo Mohana Rao (1975), frutos de *Artabotrys odoratissimus* apresentam camadas hipodérmicas constituídas por células pequenas e justapostas entremeadas por idioblastos oleíferos e taniníferos e grupos de braquiesclereídes. Contudo, hipoderme distinta só foi encontrada no ovário de *D. furfuracea* e *X. emarginata*, não se mantendo durante o desenvolvimento do fruto.

Rao & Kothagoda (1984) descreveram, para *A. muricata*, a presença de cloroplastos

nas células que constituem a hipoderme, não observados nas três espécies aqui estudadas, nem naquelas espécies analisadas por Schroeder (1951), Mohana Rao (1975, 1979, 1982) e Svoma (2003). A ocorrência de cloroplastos em frutos jovens pode ser indevidamente indicada em função de sua coloração verde, muitas vezes derivada das células fenólicas presentes nestes órgãos. Nas Annonaceae, a interpretação pode ser induzida, ainda, pelo freqüente aspecto floculado observado, resultante da retenção de substâncias fenólicas em pequenos vacúolos.

O mesocarpo de *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata* apresenta três regiões bem distintas, assim como descrito para *Annona cherimola* (Schroeder 1951), *Cananga odorata*, *Miliusa wightiana* (Periasamy & Swamy 1961), *Artabotrys odoratissimus*, *Polyalthia longifolia* e *Asimina triloba* (Mohana Rao 1975, 1979, 1982).

Assim como em *Asimina triloba* (Mohana Rao 1982), nas três espécies estudadas encontram-se idioblastos fenólicos por todo o pericarpo. Tal dado difere do que Svoma (2003) descreveu para as espécies de *Duguetia* e *Fusaea* estudadas, nas quais a presença de taninos estava limitada às células do exocarpo, à parte mais externa do mesocarpo e às esclereídes. Nas espécies aqui estudadas, ocorrem taninos no exocarpo, em todas as regiões do mesocarpo e também nas esclereídes.

Em todas as espécies de *Duguetia* e *Fusaea* estudadas por Svoma (2003), o tecido esclerenquimático está distribuído por todo o mesocarpo, assim como aqui documentado para *Xylopiya emarginata*, que possui braquiesclereídes nas três regiões do mesocarpo. *Annona dioica* e *D. furfuracea* apresentam esclereídes nas porções externa e mediana do mesocarpo, diferentemente do descrito para *Asimina triloba* (Mohana Rao 1982), *Polyalthia longifolia* (Mohana Rao 1979) e *Artabotrys odoratissimus* (Mohana Rao 1975), que possuem tecido esclerenquimático apenas na região externa do mesocarpo, e para *Annona cherimola* (Schroeder 1951), que só apresenta esclereídes na porção mediana.

Segundo Svoma (2003), são encontrados dois tipos de esclereídes imersos no mesocarpo: braquiesclereídes e esclereídes de grande lúmen, cujos diferentes graus de espessamento e lignificação das paredes sugerem que as braquiesclereídes começam a se diferenciar muito antes das esclereídes de grande lúmen. Outros autores descrevem apenas a presença de braquiesclereídes de paredes espessadas e lignificadas, como é o caso de Mohana Rao (1975, 1979, 1982) e Schroeder (1951). *Duguetia furfuracea* e *X. emarginata* apresentam apenas braquiesclereídes isoladas ou em grupos, como visto em *D. latifolia* e *D. staudtii* (Svoma 2003). Em *A. dioica*, contudo, observam-se braquiesclereídes em grupos ou isoladas na região externa do mesocarpo e esclereídes gelatinosas, em grupos ou

isoladas, nas porções externa e mediana do mesocarpo; estas últimas apresentam grande lúmen mas, não poderiam ser denominadas apenas “esclereídes de grande lúmen”, como indicado por Svoma (2003), devido à porção interna da parede ser pectocelulósica e as células se manterem vivas até a maturidade.

Nas três espécies estudadas, nota-se a disposição radial das células ao redor dos grupos de braquiesclereídes, assim como também observado por Schroeder (1951) e Svoma (2003). Essas células, nas três espécies estudadas, são parenquimáticas de paredes delgadas e vacuolizadas, diferentemente do descrito por Schroeder (1951), que relatou células parenquimáticas de paredes mais espessadas que as das células adjacentes.

Para todas as espécies de *Duguetia* e *Fusaea* descritas por Svoma (2003), foram relatadas células de óleo espalhadas pelo mesocarpo, de frequência e localização variável entre as regiões. Células de conteúdo lipídico esparsas no mesocarpo também foram descritas para *Annona cherimola* (Schroeder 1951), *Polyalthia longifolia* (Mohana Rao 1979) e para *Annona reticulata* (Rao & Kothagoda 1984). Porém, essas células não foram observadas em *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata*, nem a presença de hipoderme constituída por células taniníferas e de óleo, como observado por Mohana Rao (1975) em *Artabotrys odoratissimus*.

Espalhados pelo mesocarpo das três espécies estudadas observaram-se cristais do tipo drusa, assim como observado para *Fusaea longifolia* (Svoma 2003), que apresenta drusas nas células das camadas subepidérmicas e nas esclereídes de grande lúmen. Para as demais espécies de Annonaceae registradas na literatura, não se encontrou referência a cristais.

Nas três espécies aqui avaliadas, o mesocarpo apresenta reserva de amido, como em *Annona cherimola* (Schroeder 1951), *A. reticulata* (Rao & Kothagoda 1984), *Duguetia salicifolia*, *D. eximia*, *D. confinis* e *D. staudtii* (Svoma 2003). *Annona squamosa* (Schroeder 1951) apresenta amido apenas na região interna do mesocarpo e, *Artabotrys odoratissimus* (Mohana Rao 1975), na região mediana. No entanto, Svoma (2003) não encontrou amido nos pericarpos de *Duguetia latifolia* e *Fusaea longifolia*.

Neste trabalho, testes histoquímicos indicaram a ocorrência de açúcares redutores no exocarpo de *X. emarginata*, e no mesocarpo das três espécies, sendo a principal reserva pericárpica de *D. furfuracea*. Reservas desta natureza não foram relatadas previamente para nenhuma espécie de Annonaceae.

Um aspecto que chama a atenção nos frutos estudados é a presença de feixes vasculares de calibres variáveis. Nos mais amplos em *A. dioica* e *D. furfuracea*, o câmbio

entra em atividade, produzindo, principalmente, floema secundário, o que faz sentido quando se analisa que os frutos crescem muito e se faz necessária maior alocação de recursos para garantir tal crescimento. A presença de cordões apenas floemáticos, em *A. dioica* e *D. furfuracea*, também é devida à necessidade de alocação de recursos para o desenvolvimento do fruto.

O endocarpo variou de unisseriado em *A. dioica* e *X. emarginata*, formado, respectivamente, por células alongadas transversalmente e de paredes delgadas, e alongadas longitudinalmente, cuticuladas durante o desenvolvimento, a parcialmente bisseriado em *D. furfuracea*, constituído por fibras de paredes levemente espessadas. Nas espécies estudadas por Svoma (2003), o endocarpo é formado por células isodiamétricas a axialmente alongadas e sem cutícula. Em *Polyalthia longifolia* e *Asimina triloba*, o endocarpo é limitado por cutícula bem definida (Mohana Rao 1979, 1982), enquanto *Annona cherimola* apresenta endocarpo constituído por células alongadas, que podem conter grãos de amido (Schroeder 1951). A partir desses dados, conclui-se que não há uniformidade anatômica do endocarpo nas Annonaceae já estudadas.

Apesar de apresentarem algumas características comuns, os frutos das espécies estudadas evidenciaram diversas particularidades. Novos estudos anatômicos e ontogenéticos de frutos de Annonaceae são indispensáveis para verificar se essas características podem ser utilizadas para a identificação de gêneros e espécies, bem como para se reconhecerem tendências evolutivas nesta família basal incluída nas Magnoliales (APG II 2003).

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelas bolsas concedidas a Natália Arias Galastri e Denise Maria Trombert de Oliveira. À Profa. Dra. Silvia Rodrigues Machado pela cessão de equipamentos do Projeto FAPESP/BIOTA. À Fundação de Amparo à pesquisa de Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pelo auxílio financeiro. Ao Prof. Dr. Renato de Mello Silva, da Universidade de São Paulo, São Paulo, pela identificação das espécies utilizadas neste projeto.

REFERÊNCIAS

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot J Linn Soc* 141: 399-436.
- BARROSO GM, MORIM MP, PEIXOTO, AL AND ICHASO CLF. 1999. Frutos e sementes. Morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Viçosa: Editora UFV, 443 p.
- CASTELLANI ED, DAMIÃO-FILHO CF AND AGUIAR IB. 2001. Caracterização morfológica de frutos e sementes de espécies arbóreas do gênero *Xylopia* (Annonaceae). *Rev Bras Sementes* 23(1): 205-211.
- CHATROU LW. 2006. Molecular Systematics of Annonaceae. Disponível em: <<http://www.nationaalherbarium.nl/taskforcemolecular/annonaceae.htm>>. Acesso em: 27.nov.2006.
- CORRÊA MP. 1926. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas, vol.1. Rio de Janeiro: Imprensa Nacional, p.151-162, 308-309.
- COUTINHO LM. 2002. O bioma do cerrado. In: Klein AL (Org), Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois, São Paulo: Editora UNESP/Imprensa Oficial do Estado, p.77-91.
- DURIGAN G, BAITELLO JB, FRANCO GADC AND SIQUEIRA MF. 2004. Plantas do cerrado paulista. Imagens de uma paisagem ameaçada. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica, 475p.
- GOTTSBERGER G AND SILBERBAUER-GOTTSBERGER I. 2006. In the evening when the beetles come: Pollination in Annonaceae e *Philodendron* in Life in the Cerrado: a South American Tropical Seasonal Vegetation, vol.2. Pollination and Seed Dispersal. Kempten: AZ Druck und Datentechnik GmbH, 138-159p.
- HARBORNE JB. 1979. Flavonoid pigments. In: ROSENTHAL GA AND JANZEN DH (EDS.). Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites. New York: Academic Press, 619-655p.
- JENSEN WA. 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. San Francisco: W.H.

Freeman, 408p.

JOHANSEN DA. 1940. Plant microtechnique. New York: McGraw-Hill Book, 523p.

JUDD WS, CAMPBELL CS, KELLOGG EA AND STEVENS PF. 1999. Plant Systematics. A phylogenetic approach. Sunderland: Sinauer Associates, 464p.

KOEK-NOORMAN J AND MAAS PJM. 2003. Internal relationships in *Duguetia*. Flora neotropica: *Duguetia* (Annonaceae) – monograph 88: 59-274.

LIMA-BRITO A, BELLINTANI MC, RIOS APS, SILVA JRS AND DORNELLES ALC. 2006. Morfologia de fruto, semente e plântula de três espécies de *Annona* (Annonaceae). Sitientibus. Ser Cienc Biol 6(2): 119-128.

LORENZI H. 1992. Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Editora Plantarum, p.35.

MAZIA D, BREWER PA AND ALBERT M. 1953. The cytochemistry staining and measurement of protein with mercuric bromophenol blue. Biol Bull 104: 57-67.

MENDONÇA RC, FELFILI JM, SILVA JR MC, REZENDE AV, NOGUEIRA PE, WALTER BMT AND FILGUEIRAS TS. 1998. Flora vascular do cerrado. In: Sano SM and Almeida SP (Eds), Cerrado: Ambiente e Flora, Planaltina: Embrapa/CPAC, p. 289-539.

MOHANA RAO PR. 1975. Seed anatomy of *Artabotrys odoratissimus* with a discussion on chalaza, integumentary bundles and ruminant endosperm. Phytomorphology 25: 215-228.

MOHANA RAO PR. 1979. Seed and fruit anatomy in *Polyalthia longifolia* (Annonaceae). Bot Jahrb Syst 101(1): 83-89.

MOHANA RAO PR. 1982. Seed and fruit anatomy in *Asimina triloba*, with a discussion on the affinities of Annonaceae. Bot Jahrb Syst 103(1): 47-57.

O'BRIEN TP, FEDER N AND MCCULLY ME. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. Protoplasma 59: 368-373.

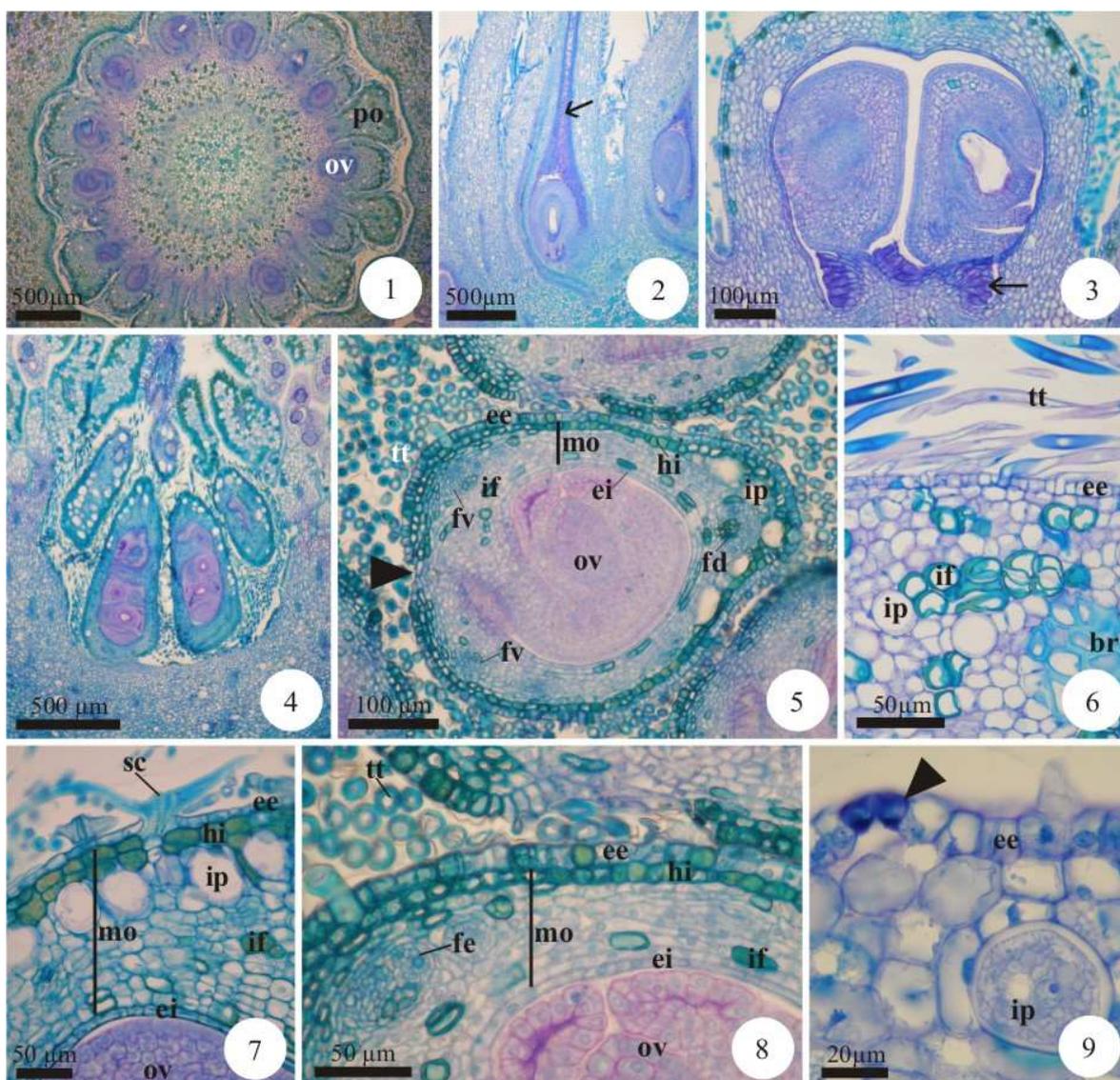
PERIASAMY K AND SWAMY BGL. 1961. Studies in the Annonaceae II. The development of ovule and seed in *Cananga odorata* and *Milium wightiana*. J Indian Bot Soc 40: 206-216.

- POTT A AND POTT VJ. 1994. Plantas do Pantanal. Brasília: Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal, Serviço de Produção de Informação, p.34 *apud* Santos PRD, Morais AA and Braz-Filho R. 2003. Alkaloids from *Annona dioica*. J Braz Chem Soc 4(3): 396-400.
- PURVIS MJ AND COLLIER DC. 1964. Walls. D. Laboratory techniques in botany. London: Butterwoths, p. 153 *apud* Kraus JE and Arduin M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica: Editora Universidade Rural, 198p.
- RAO AN AND KOTHAGODA N. 1984. Anatomy of certain tropical fruits. J Pl Anat Morph 1(2): 83-137.
- RATTER JA. 2004. Prefácio. In: Durigan JB et al. (Eds), Plantas do cerrado paulista: imagens de uma paisagem ameaçada, São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica, p.vii-viii.
- RICHARDS AJ. 1986. Plant breeding systems. Winchester: Allen & Unwin *apud* Neto-Paulino HF and Teixeira RC. 2005. Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. Acta Bot Bras 20(2): 405-409.
- ROTH I. 1977. Fruits of Angiosperms (Handbuch der Pflanzenanatomie). Berlin: Gebrüder Borntraeger, 675p.
- SASS JE. 1951. Botanical microtechnique. Iowa: State University Press, 228p.
- SETTEN K VAN AND KOEK-NORMAN J. 1992. Fruits and seeds of Annonaceae. Morphology and its significance for classification and identification. Bibl Bot 142: 1-101.
- SCHROEDER CA. 1951. Fruit morphology and anatomy of the cherimoya. Bot Gaz 112(4): 436-446.
- SOUZA VC AND LORENZI H. 2005. Botânica Sistemática. Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa: Instituto Plantarum, p.82-85.
- SVOMA E. 2003. Fruit anatomy in the *Duguetia* alliance. Flora neotropica: *Duguetia* (Annonaceae) – monograph 88: 32-36.

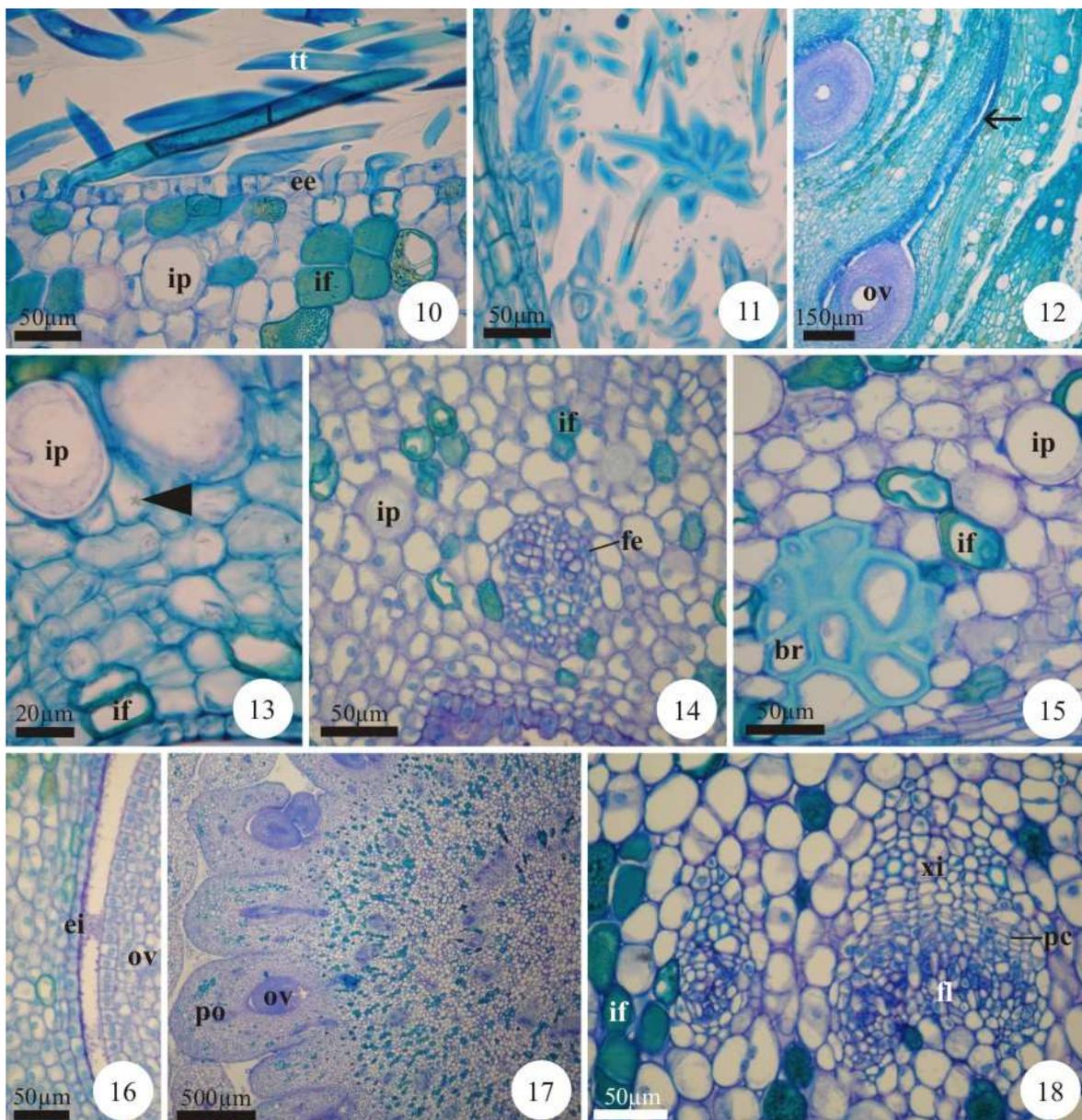
TABELA E ILUSTRAÇÕES

Tabela 1. Testes histoquímicos realizados no pericarpo maduro das três espécies em estudo. (en: endocarpo; ex: exocarpo; cut: cutícula; me: mesocarpo; (-): reação não detectada; (+): presente).

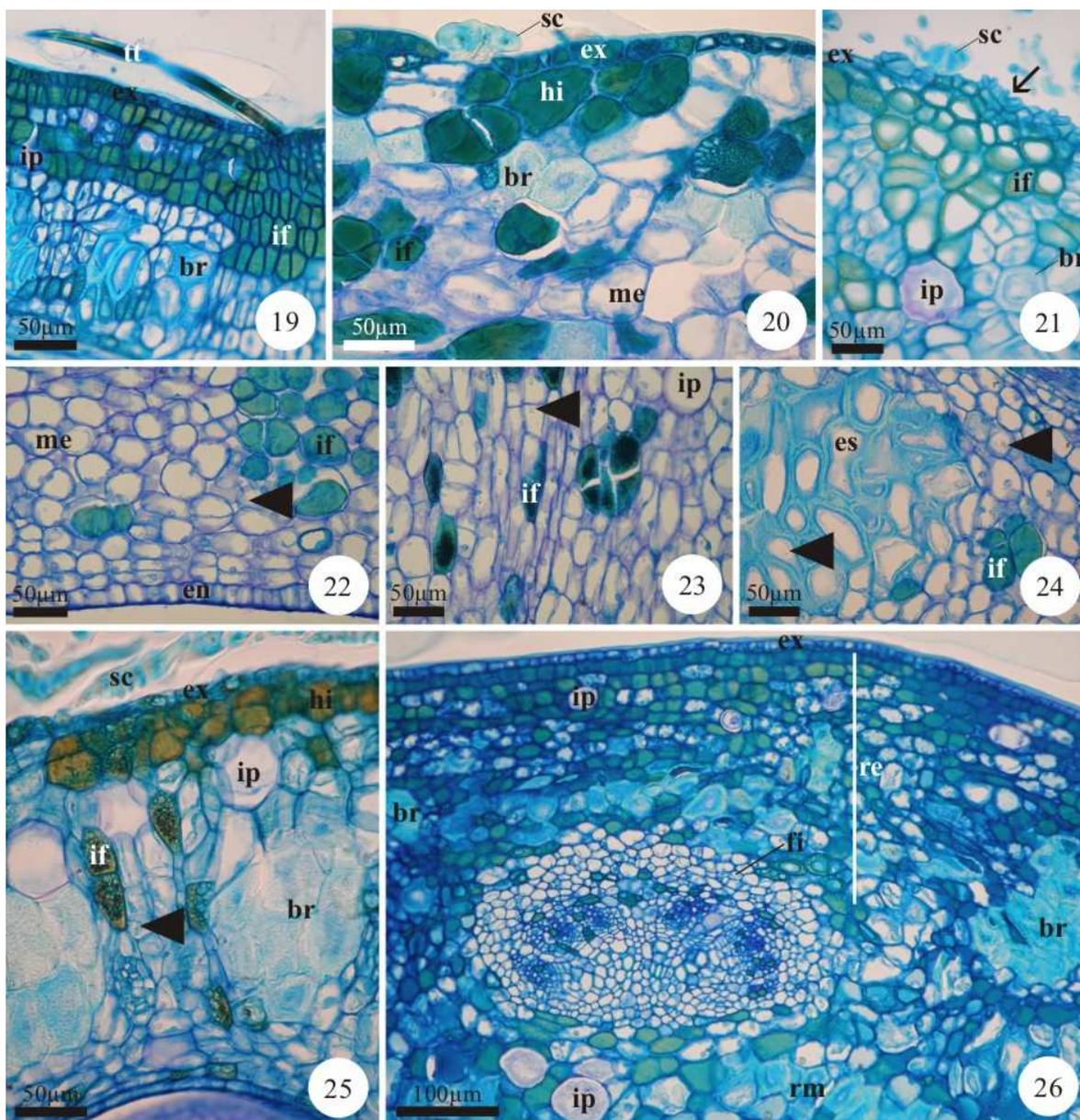
Reagentes/Corantes	<i>Annona dioica</i>	<i>Duguetia furfuracea</i>	<i>Xylopia emarginata</i>
Vermelho de Rutênio	(+) me (porção interna das paredes celulares de esclereídes gelatinosas); leve reação generalizada (lamela mediana)	(+) leve reação generalizada (lamela mediana)	(+) me (porção interna das paredes celulares das fibras gelatinosas); leve reação generalizada (lamela mediana)
Lugol	(+) me (muito intenso)	(+) me (escasso)	(+) me (escasso)
Cloreto férrico	(+) ex, me (idioblastos fenólicos)	(+) ex, me (idioblastos fenólicos)	(+) ex, me (idioblastos fenólicos)
Azul mercúrio de bromofenol	(-)	(-)	(-)
Floroglucinol em meio ácido	(+) ex (tricomias); me (braquiesclereídes e porção externa da parede celular das esclereídes gelatinosas)	(+) ex (escamas estreladas); me (braquiesclereídes); en (fibras)	(+) me (braquiesclereídes e porção externa da parede celular das fibras gelatinosas)
Sudan IV	(+) ex (cutícula)	(+) ex (cutícula)	(+) ex (cutícula)
Reagente de Fehling	(+) me (frequente)	(+) me (frequente)	(+) ex (células comuns); me (frequente)



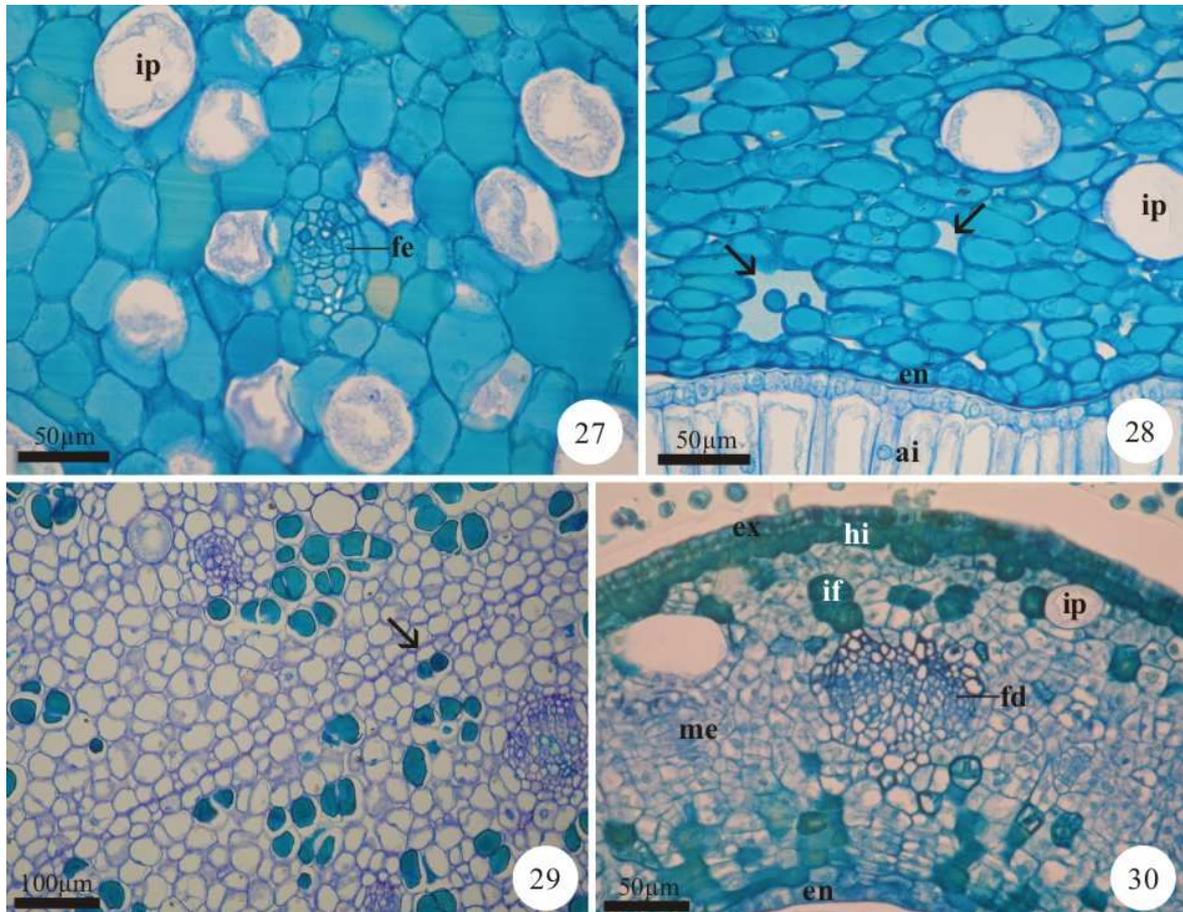
Figuras 1-9. Ovarios de botões florais e flores em antese de *Annona dioica* (2, 6, 9), *Duguetia furfuracea* (1, 3, 7) e *Xylopia emarginata* (4-5, 8). Secções transversais (1, 3, 5, 8-9). Secções longitudinais (2, 4, 6-7). 1. Aspecto geral do gineceu apocárpico, destacando o receptáculo, com sifonostelo típico. 2. Aspecto do carpelo, evidenciando placentação basal; notar a presença de papilas na região de placentação e em todo canal estilar (seta). 3. Detalhe mostrando a presença de dois óvulos por lóculo e de papilas na região placentária (seta). 4. Aspecto geral dos carpelos livres entre si, com vários óvulos por carpelo e placentação parietal. 5. Aspecto geral do carpelo, evidenciando idioblastos pécticos maiores na região dorsal, e a região de fusão carpelar (ponta de seta). 6. Detalhe da epiderme externa com tricomas tectores e do mesofilo ovariano. 7. Detalhe da epiderme externa com escamas estreladas e do mesofilo ovariano. 8. Aspecto geral da parede ovariana, destacando hipoderme fenólica. 9. Detalhe da epiderme externa, com estômato (ponta de seta). (br = braquiesclereídes; ee = epiderme externa; ei = epiderme interna; fd = feixe dorsal; fe = feixe vascular; fv = feixe ventral; hi = hipoderme; if = idioblasto fenólico; ip = idioblasto péctico; mo = mesofilo ovariano; ov = óvulo; po = parede ovariana; sc = escama estrelada; tt = tricoma tector).



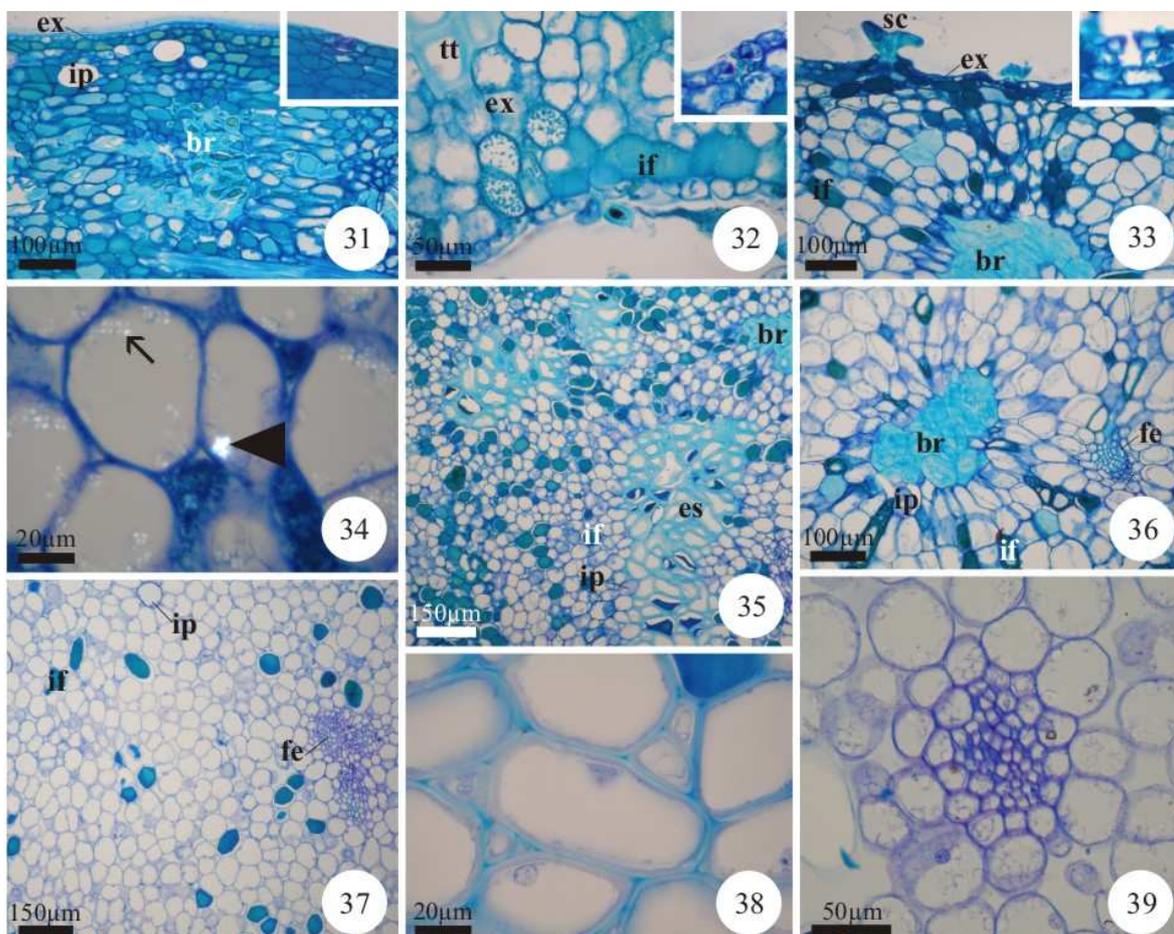
Figuras 10-18. Ovários de botões florais e flores em antese de *Annona dioica* (10, 14-18) e *Duguetia furfuracea* (11-13). Secções transversais (14, 17-18). Secções longitudinais (10-13, 15-16). 10. Detalhe da parede ovariana com tricoma tector unisseriado e pluricelular, com conteúdo fenólico. 11. Detalhe das escamas estreladas curto-pedunculadas. 12. Aspecto do carpelo, evidenciando papilas no canal estilar (seta) e idioblastos pécticos maiores e em maior quantidade na região dorsal e no estilete. 13. Detalhe do mesofilo ovariano com idioblastos pécticos, fenólicos e cristalíferos (ponta de seta). 14. Mesofilo ovariano, destacando feixe vascular colateral. 15. Detalhe das braquiesclereídes do mesofilo, ainda com conteúdo celular. 16. Detalhe da epiderme interna. 17. Aspecto geral do receptáculo. 18. Detalhe dos feixes vasculares no receptáculo, evidenciando o procâmbio. (br = braquiesclereídes; ee = epiderme externa; ei = epiderme interna; fe = feixe vascular; fl = floema; if = idioblasto fenólico; ip = idioblasto péctico; ov = óvulo; pc = procâmbio; po = parede ovariana; tt = tricoma tector; xi = xilema).



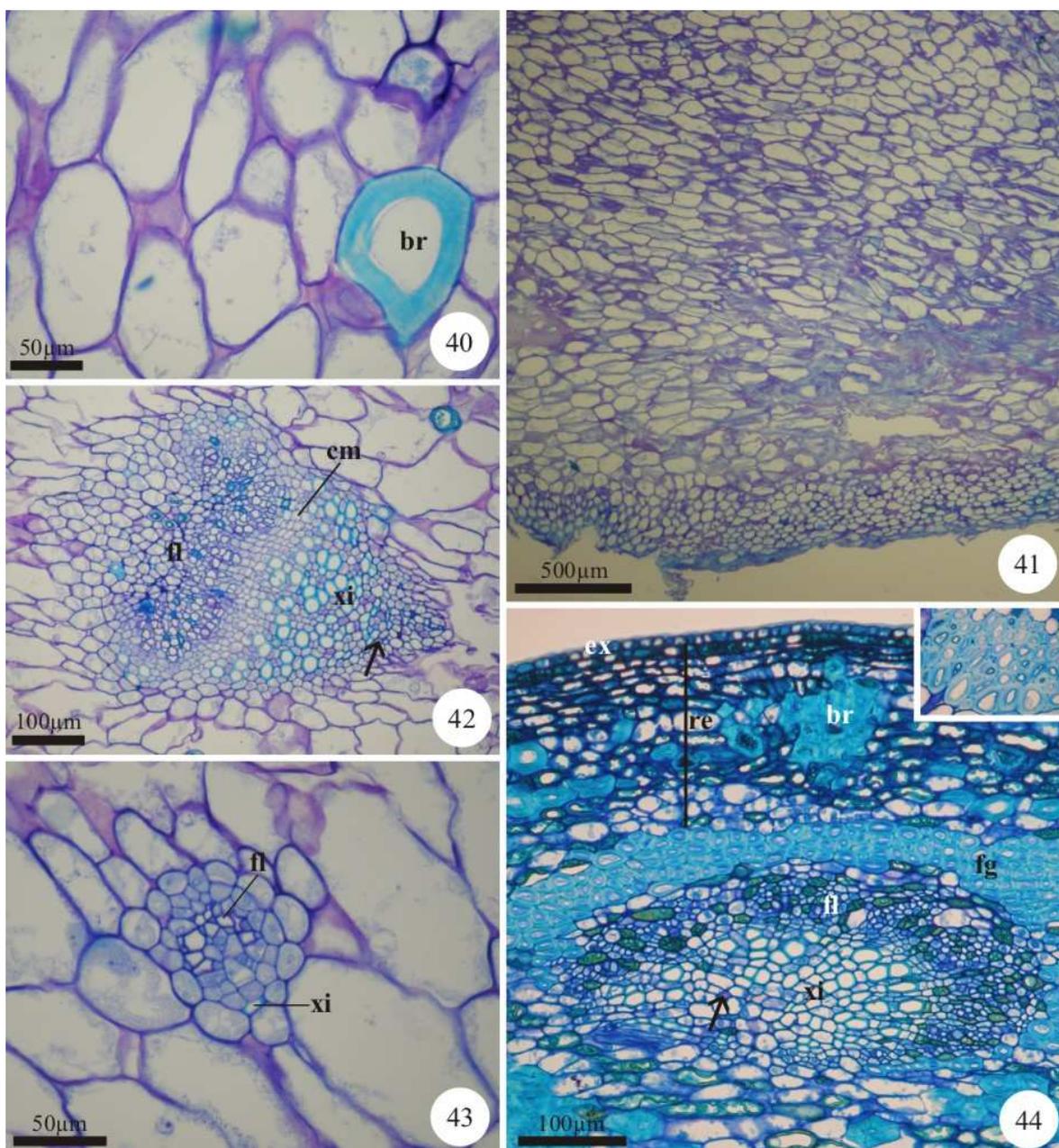
Figuras 19-26. Fruto em desenvolvimento de *Annona dioica* (22-24), *Duguetia furfuracea* (20-21, 25) e *Xylopia emarginata* (19, 26). Seções transversais (22-24, 26). Seções longitudinais (19-21, 25). 19. Detalhe do exocarpo, evidenciando cutícula e tricoma tector de conteúdo fenólico, e da região externa do mesocarpo. 20. Aspecto geral do exocarpo e mesocarpo, destacando a hipoderme fenólica e escamas estreladas. 21. Exocarpo com estômatos (seta) e mesocarpo composto por idioblastos pécticos, fenólicos e braquiesclereídes. 22. Região interna do mesocarpo, evidenciando divisões periclinais; no endocarpo, notar apenas divisões anticlinais. 23. Detalhe da região mediana do mesocarpo, mostrando células com alongamento radial. 24. Detalhe das esclereídes gelatinosas da região mediana do mesocarpo. 25. Detalhe do pericarpo. 26. Aspecto geral do exocarpo e parte do mesocarpo, destacando feixe vascular de grande calibre, situado entre as regiões externa e mediana do mesocarpo; notar cutícula exocárpica e fibras em diferenciação ao redor do floema. (br = braquiesclereíde; en = endocarpo; es = esclereíde gelatinosa; ex = exocarpo; fi = fibra; hi = hipoderme; if = idioblastos fenólicos; ip = idioblasto péctico; me = mesocarpo; re = região externa do mesocarpo; rm = região mediana do mesocarpo; sc = escama estrelada; tt = tricoma tector; ponta de seta = cristais).



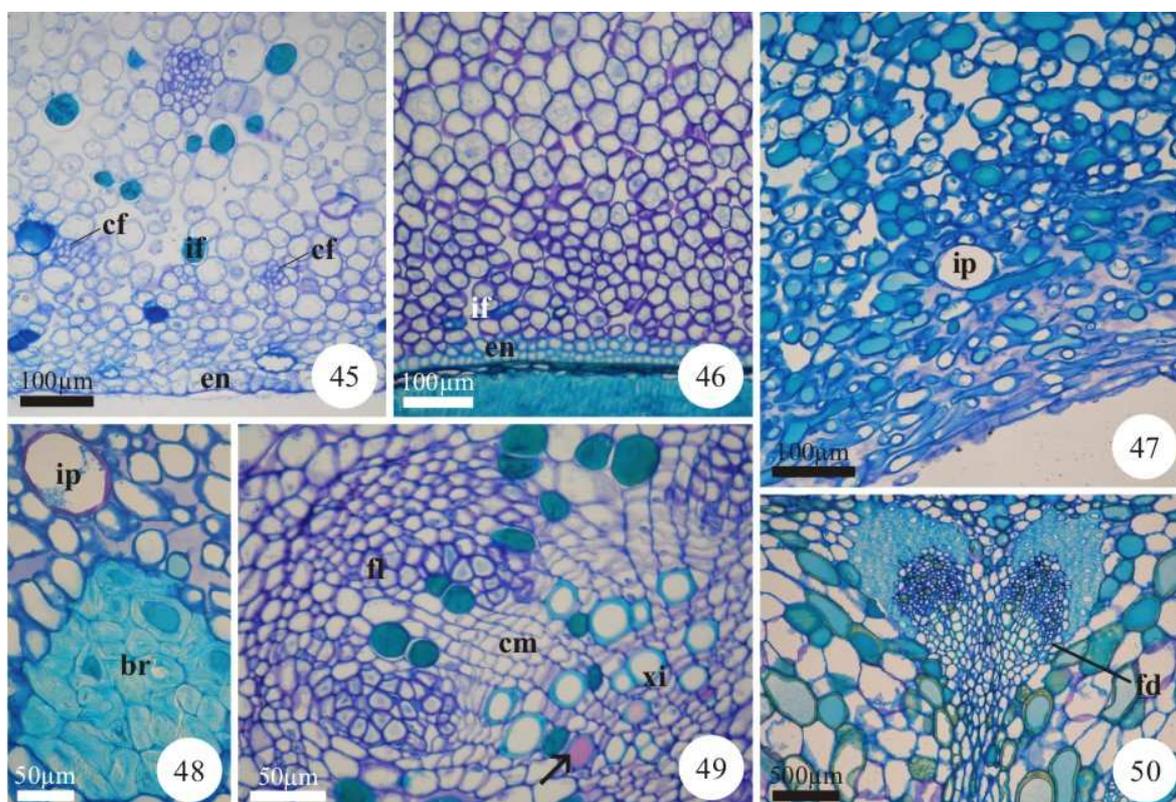
Figuras 27-30. Fruto em desenvolvimento de *Annona dioica* (29) e *Xylopia emarginata* (27-28, 30). Secções transversais (27-28, 30). Secção longitudinal (29). 27. Detalhe da região mediana do mesocarpo, destacando feixe vascular de pequeno calibre. 28. Região interna do mesocarpo, mostrando espaços intercelulares (seta). 29. Detalhe da região de fusão entre frutíolos (seta). 30. Detalhe do feixe dorsal começando a se dividir. (ai = arilo; en = endocarpo; ex = exocarpo; fd = feixe dorsal; fe = feixe vascular; hi = hipoderme; if = idioblasto fenólico; ip = idioblasto péctico; me = mesocarpo).



Figuras 31-39. Fruto maduro de *Annona dioica* (32, 34-35, 37-39), *Duguetia furfuracea* (33, 36) e *Xylopia emarginata* (31). Secções transversais (32-39). Secção longitudinal (31). 31. Exocarpo com cutícula e região externa do mesocarpo, evidenciando braquiesclereídes em grupos de conteúdo fenólico; no detalhe, estômato exocárpico. 32. Exocarpo com tricomas tectores e região externa do mesocarpo; no detalhe, estômato exocárpico. 33. Exocarpo com escamas estreladas e região externa do mesocarpo; no detalhe, estômato exocárpico. 34. Mesocarpo com reserva amilífera (seta) e cristais (ponta de seta). 35. Aspecto da região externa do mesocarpo, evidenciando grupos de braquiesclereídes e de esclereídes gelatinosas. 36. Detalhe do mesocarpo, destacando a disposição radial das células em relação às braquiesclereídes. 37. Aspecto geral da região mediana do mesocarpo. 38. Detalhe das esclereídes gelatinosas do mesocarpo. 39. Detalhe de cordão floemático. (br = braquiesclereíde; ex = exocarpo; es = esclereíde gelatinosa; fe = feixe vascular; hi = hipoderme; if = idioblasto fenólico; ip = idioblastos péctico; sc = escama estrelada; tt = tricoma tector).



Figuras 40-44. Fruto maduro de *Duguetia furfuracea* (40-43) e *Xylopia emarginata* (44). Seções transversais. 40. Detalhe da região mediana do mesocarpo, destacando o espessamento irregular das paredes celulares. 41. Mesocarpo em processo de desintegração. 42. Detalhe de feixe vascular observado na região mediana do mesocarpo, destacando o câmbio ativo, bem como células mucilaginosas associadas ao xilema (seta). 43. Detalhe de feixe vascular encontrado na região mediana do mesocarpo, mostrando maior quantidade de floema que xilema. 44. Detalhe de feixe vascular de grande calibre, entre as regiões mesocárpicas externa e mediana, evidenciando elementos traqueais com conteúdo mucilaginoso (seta); no detalhe, fibras gelatinosas externas ao floema. (br = braquiesclereíde; cm = câmbio; ex = exocarpo; fg = fibra gelatinosa; fl = floema; re = região externa do mesocarpo; xi = xilema).



Figuras 45-50. Fruto maduro de *Annona dioica* (45, 49), *Duguetia furfuracea* (46) e *Xylopia emarginata* (47-48, 50). Secções transversais (46, 49-50). Secções longitudinais (45, 47-48). 45. Aspecto geral da região mesocárpica interna e endocarpo, evidenciando cordões floemáticos e espaços intercelulares. 46. Aspecto da região interna do mesocarpo e endocarpo fibroso. 47. Aspecto da região mesocárpica interna e endocarpo indistinto, evidenciando espaços intercelulares. 48. Detalhe da região interna do mesocarpo, destacando grupo de braquiesclereídes e idioblasto péptico. 49. Detalhe de feixe vascular da região axial do fruto, mostrando câmbio ativo e elementos traqueais com conteúdo mucilaginoso (seta). 50. Detalhe da região de deiscência do frutíolo. (br = braquiesclereíde; cf = cordão floemático; cm = câmbio; en = endocarpo; fd = feixe dorsal; fl = floema; if = idioblasto fenólico; ip = idioblasto péptico; xi = xilema).

CAPÍTULO II

Morfoanatomia e ontogênese das sementes de *Annona dioica*, *Duguetia furfuracea* e *Xylopia emarginata* (Annonaceae)

NATÁLIA ARIAS GALASTRI¹, DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA^{2*}

1. Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, UNESP – Universidade Estadual Paulista, Caixa Postal 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, Caixa Postal 486, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

*Autor para correspondência. Tel.: +55 3134092673; fax: +55 3134092671. E-mail: dmtoliveira@icb.ufmg.br (D.M.T. Oliveira).

Resumo

Sementes de Annonaceae têm importância econômica e farmacológica e o objetivo deste trabalho é descrever a morfoanatomia e ontogênese das sementes de *Annona dioica*, *Duguetia furfuracea* e *Xylopia emarginata*, por meio de técnicas usuais para microscopia de luz. As espécies apresentam óvulo bitegumentado, crassinucelado, anátropo em *A. dioica* e *X. emarginata*, anacompilótropo em *D. furfuracea*, com funículo curto; observa-se hipóstase pouco conspícua em *D. furfuracea* e *X. emarginata*. A semente das três espécies é achatada dorsiventralmente, glabra, mesotestal, ruminada, pericalazal e albuminosa, com arilo rudimentar em *A. dioica* e *D. furfuracea* e bem desenvolvido em *X. emarginata*. A exotesta é unisseriada e fenólica, a mesotesta é fibrosa, dividida em três regiões em *A. dioica* e em duas regiões em *D. furfuracea* e *X. emarginata*, e a endotesta é indistinta na maturidade. O tégmen é bisseriado, diferenciando-se exotégmen e endotégmen, este com espessamento das paredes periclinais, em *D. furfuracea* e *X. emarginata*. As ruminações estendem-se ao longo do comprimento da semente, sendo interrompidas apenas pela pericalaza; são formadas por parte da mesotesta, pela endotesta e pelo tégmen. O endosperma volumoso e predominantemente protéico, dado inédito para as Annonaceae. Na região micropilar, a mesotesta, o tégmen e a endotesta proliferam. As três espécies apresentam plugue micropilar, com região de fratura, formado pela proliferação da endotesta. Também se observa a capa nucelar. O embrião é diminuto e reto, com eixo embrionário pouco diferenciado e dois cotilédones foliáceos.

Palavras-chave: Annonaceae; *Annona*; *Duguetia*; *Xylopia*; óvulo; semente

Introdução

Óvulos e sementes apresentam pequena plasticidade fenotípica e grande diversidade morfológica (Von Teichman e Van Wyk, 1991), podendo, em conjunto com dados afins, ajudar a elucidar muitas relações de caráter filogenético (Boesewinkel e Bouman, 1984). No entanto, aspectos estruturais de óvulos e sementes são ainda muito pouco conhecidos (Von Teichman e Van Wyk, 1991), o que dificulta sobremaneira tal exercício.

Annonaceae é a nona família em representatividade no cerrado (Mendonça et al., 1998), segunda maior formação vegetal brasileira, superada apenas pela floresta amazônica (Machado et al., 2005). De acordo com Souza e Lorenzi (2005), a família apresenta distribuição predominantemente tropical incluindo aproximadamente 130 gêneros e 2200 espécies; no Brasil, ocorrem 33 gêneros e 250 espécies. De acordo com Ribeiro et al.

(1999), as Annonaceae podem ser reconhecidas pelo odor forte exalado pelo tronco ou ramos cortados, pela presença de fibras longas e resistentes na casca e pela filotaxia dística.

Segundo Corner (1949, 1976), as Annonaceae apresentam de um a vários óvulos por carpelo, anátropos, pericalazais, bi ou tritegumentados, crassinucelados, transversos ou sub-basais, eretos e com a micrópila formada pelo endóstoma, pois o tegumento interno excede o externo; o saco embrionário apresenta desenvolvimento do tipo *Polygonum* (Svoma 1998b).

As sementes possuem de 5 a 30 mm de comprimento, são sésseis, elipsóides, maciças, albuminosas, apresentam endosperma ruminado e, em alguns casos, possuem delgada sarcotesta, que é carnosa e envolve toda a semente, desenvolvendo-se da camada mais externa da testa (Corner, 1949; Garwood, 1995; Judd et al., 1999). O funículo é muito curto, e por isso a semente é praticamente séssil (Corner, 1949, 1976).

O embrião é pequeno, reto, com pequena diferenciação do eixo embrionário, plúmula rudimentar e dois cotilédones foliáceos, desenvolvendo-se posteriormente à completa formação da semente (Corner, 1949; Garwood, 1995; Judd et al., 1999). De acordo com Setten e Koek-Noorman (1992), as sementes de Annonaceae, quando dispersadas, ainda apresentam o embrião muito pequeno, sendo considerado pouco desenvolvido ou imaturo. Devido a essa imaturidade, é necessário um tempo para o seu crescimento após a dispersão e a germinação de sementes desta família é, normalmente, um processo demorado.

Embora diversas espécies de Annonaceae tenham suas sementes estudadas do ponto de vista estrutural, para espécies do cerrado os dados são ainda muito escassos. Dentre as espécies frequentes no bioma, *Annona dioica* A. St.-Hil. e *Duguetia furfuracea* (A. St.-Hil.) Saff. são encontradas em fisionomias campestres de cerrado, em cerrado típico e em bordas ou áreas perturbadas de cerradão (Durigan et al., 2004), enquanto *Xylopia emarginata* Mart. é mais frequente em matas de galerias e brejos (Mendonça et al., 1998). As duas primeiras apresentam frutos comestíveis e saborosos, de interesse comercial, aspecto pelo qual o conhecimento da estrutura seminal torna-se mais relevante; *X. emarginata* é espécie recomendada para a formação de florestas heterogêneas destinadas à recuperação de áreas ciliares degradadas (Lorenzi, 1992), o que também torna relevante a análise seminal.

Frente ao exposto, este trabalho tem como objetivo descrever anatomicamente as etapas do desenvolvimento seminal de *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata*, caracterizando, histoquimicamente, as sementes na maturação.

Material e métodos

As coletas foram realizadas em diversos fragmentos de cerrado existentes nas proximidades do município de Botucatu, estado de São Paulo, Brasil. *A. dioica* foi coletada no distrito de Rubião Júnior, Botucatu (22°53'5''S e 48°30'35''W), *D. furfuracea*, na estrada do Rio Bonito, Botucatu (22°42'5,2''S e 48°20'31''W) e *X. emarginata*, no Condomínio de Chácaras da Mina, Botucatu (22°41'26''S e 48°18'14''W). Ramos férteis foram herborizados e incluídos no Herbário “Irina Delanova Gemtchujnicov” (BOTU), do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu, registrados sob os números 25.611, 25.367 e 25.366 respectivamente.

Foram coletados óvulos de botões florais em diversos estágios de desenvolvimento, de flores em antese e pós-antese e sementes em diferentes fases de desenvolvimento até a maturação, de vários indivíduos de cada espécie.

A fixação do material foi feita em FAA 50 (Johansen, 1940) por 48 horas, conservando-se as amostras em etanol 70% (Jensen, 1962).

Para os estudos anatômicos, as amostras fixadas foram desidratadas em série etílica e incluídas em metacrilato (Leica®), conforme protocolo do fabricante, sendo seccionadas em micrótomo rotativo com cerca de 8 µm de espessura, obtendo-se séries transversais e longitudinais. As lâminas foram coradas com Azul de Toluidina a 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien et al., 1964) e montadas em resina sintética.

Testes histoquímicos foram realizados em sementes maduras fixadas e incluídas em metacrilato (Leica®). Para identificar polissacarídeos diversos e pectinas, utilizou-se vermelho de rutênio (Jensen, 1962); para evidenciar paredes lignificadas, floroglucinol em meio ácido (Sass, 1951), seguido de imediata observação; Sudan IV, para a localização de substâncias lipídicas (Johansen, 1940); lugol, para a detecção de amido (Johansen, 1940); cloreto férrico, acrescido de carbonato de sódio, para verificar a ocorrência de compostos fenólicos (Johansen, 1940); e, para localizar proteínas, foi utilizado azul mercúrio de bromofenol (Mazia et al., 1953).

O laminário produzido foi analisado em microscópio de luz, sendo as imagens obtidas digitalmente em fotomicroscópio Olympus.

Resultados

Óvulo

Os óvulos das três espécies são bitegmentados, crassinucelados (Fig. 1) e

pericalazais. *Annona dioica* e *X. emarginata* apresentam óvulo anátropo (Fig. 1-2), enquanto *D. furfuracea* produz óvulo anacampilótropo (Fig. 3). Os óvulos possuem curto funículo (Fig. 2-3), sendo formados em placentação basal em *A. dioica* e *D. furfuracea* (Fig. 2-3) e parietal em *X. emarginata*.

Nas três espécies estudadas, o tegumento externo é formado por cinco a sete camadas de células cubóides, de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleos bem evidentes (Fig. 4-5).

O tegumento interno é constituído por duas camadas de células cubóides, de paredes delgadas, citoplasma pouco denso e núcleos evidentes (Fig. 4-5), sendo multisseriado junto ao endóstoma (Fig. 4). Em *A. dioica* e *X. emarginata*, podem ocorrer células fenólicas, a maioria situadas na epiderme interna do tegumento interno (Fig. 5).

O nucelo das três espécies apresenta de três a quatro camadas de células cubóides de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleos bem evidentes (Fig. 4-5).

Na região calazal, observam-se alguns poucos idioblastos fenólicos, intensa atividade mitótica (Fig. 6) e ampla vascularização (Fig. 7). Já se observa a pericalaza (Fig. 7-9). Nota-se, também, a presença de hipóstase pouco conspícua em *D. furfuracea* e *X. emarginata*, formada por algumas células fenólicas (Fig. 1, 8).

O poro micropilar, nas três espécies, é constituído apenas pelo endóstoma, pois o tegumento interno excede o tegumento externo (Fig. 1-2, 8-9).

Desenvolvimento Seminal

A testa é multiplicativa, visto que ocorre grande proliferação celular, aumentando o número de camadas de células, por divisões em planos variados; a mesotesta é a região que mais se amplia (Fig. 10).

Não ocorrem divisões periclinais na epiderme externa do tegumento externo, que origina a exotesta, unisseriada durante todo o desenvolvimento seminal, embora divisões anticlinais possam ser observadas em *A. dioica* (Fig. 11). Em *D. furfuracea* e *X. emarginata*, as células exotestais começam a apresentar alongamento periclinal e anticlinal, respectivamente (Fig. 12-13). Em todas as espécies, as células exotestais tornam-se fenólicas (Fig. 11-13).

Nas três espécies, a proliferação do mesofilo do tegumento externo produz a ampla mesotesta (Fig. 11-13), cujas células começam a se alongar e a apresentar espessamento e lignificação das paredes celulares (Fig. 12-13), exceto em *A. dioica*, na qual não ocorre lignificação das paredes celulares (Fig. 11). Em *A. dioica*, células hipodérmicas começam a

se alongar radialmente (Fig. 14).

A epiderme interna do tegumento externo também não apresenta divisões periclinais e origina a endotesta, que se torna indistinta da mesotesta ao longo do desenvolvimento (Fig. 11-13).

Na região micropilar, tanto a mesotesta quanto a endotesta tornam-se proliferativas (Fig. 15), além de apresentarem espessamento (Fig. 16) e lignificação das paredes de suas células.

O tégmen permanece bisseriado durante todo o desenvolvimento seminal nas três espécies (Fig. 11-13). Em *D. furfuracea* e *X. emarginata*, ocorre espessamento das paredes anticlinais das células do endotégmen (Fig. 17). *Duguetia furfuracea* apresenta impregnação fenólica das paredes do exotégmen (Fig. 17). Em *X. emarginata*, ocorrem cristais nas células do exotégmen e as do endotégmen tornam-se fenólicas (Fig. 18).

A pericalaza continua se desenvolvendo, restrita ao plano longitudinal mediano da semente. É constituída por células parenquimáticas de paredes delgadas, com pequenos espaços intercelulares, que se desenvolve ao longo de todo o comprimento da semente e inclui o sistema vascular (Fig. 19). Internamente ao tecido parenquimático, observam-se de cinco a sete camadas de células que são fenólicas, compondo a hipóstase desenvolvida (Fig. 19). Em *D. furfuracea* e *X. emarginata*, este tecido fenólico é observado desde o início do desenvolvimento seminal (Fig. 20), ampliando-se gradativamente. No entanto, em *A. dioica*, o tecido fenólico distingue-se apenas quando a semente já apresenta início da formação de rumações, em estágios mais avançados do desenvolvimento seminal.

Após a fecundação, o nucelo prolifera bastante, simultaneamente ao aumento do tamanho da semente (Fig. 10), mas logo começa a ser reabsorvido pelo endosperma. Em *X. emarginata*, ocorrem cristais do tipo drusa no nucelo (Fig. 21).

O endosperma se forma de modo celular (Fig. 10) e se desenvolve amplamente (Fig. 22), sendo o principal tecido de reserva da semente.

Durante o desenvolvimento seminal das três espécies, o endosperma torna-se ruminado devido à proliferação de parte da mesotesta, da endotesta e do tégmen, formando dobras transversais do tegumento, sem vascularização, voltadas para o interior do endosperma (Fig. 22). Nesta fase, o endosperma apresenta epiderme com células tipicamente meristemáticas, pequenas, de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleo evidente, as quais se dividem constantemente no sentido anticlinal, acompanhando o desenvolvimento das invaginações tegumentares (Fig. 11-13, 22).

Na região micropilar de *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata*, verifica-se a

formação de um arilo, pela proliferação e alongamento das células hipodérmicas da testa (Fig. 23); é constituído por um tecido de células alongadas e paralelas umas às outras, de paredes muito delgadas e núcleo evidente (Fig. 23-24). A exotesta forma a epiderme que recobre o arilo (Fig. 23-25), na base do qual existem fibras mesotestais conferindo suporte mecânico (Fig. 24-25).

O embrião de todas as espécies apresenta desenvolvimento muito lento (Fig. 26-27), sendo que, apenas no final do desenvolvimento seminal, é que se pode observar o eixo embrionário e dois cotilédones foliáceos distintos.

Semente madura

As sementes das três espécies são achatadas dorsiventralmente, glabras, sem ornamentações superficiais, mesotestais, ruminadas, pericalazais e amplamente albuminosas. Os resultados dos testes histoquímicos encontram-se compilados na Tabela 1.

A exotesta é unisseriada. Em *A. dioica* apresenta células mais ou menos cubóides, de delgadas paredes, impregnadas por substâncias fenólicas, que preenchem os vacúolos da maioria das células, cujos núcleos são pouco evidentes (Fig. 28). *Duguetia furfuracea* possui exotesta com células alongadas tangencialmente, de paredes fenólicas delgadas, algumas com conteúdo fenólico (Fig. 29). Já em *X. emarginata*, a exotesta é composta por células fenólicas, de aspecto paliádico, de paredes pécticas delgadas, com reserva amilífera e sem núcleo evidente (Fig. 30).

Todas as espécies estudadas apresentam mesotesta multisseriada e, principalmente, fibrosa (Fig. 28-30).

Annona dioica possui mesotesta formada por uma camada hipodérmica de células muito volumosas de paredes delgadas e conteúdo péctico, interrompidas, em algumas áreas, por fibras mesotestais (Fig. 28). Internamente à hipoderme, a mesotesta pode ser dividida em três regiões: a região externa, formada por fibras dispostas horizontal e obliquamente, a mediana constituída por fibras verticalmente orientadas e a região interna, por fibras horizontalmente dispostas (Fig. 28). Estas fibras não são típicas, pois possuem paredes levemente lignificadas e com intensa impregnação fenólica, algumas delas também com conteúdo fenólico (Fig. 28).

A mesotesta de *D. furfuracea* e de *X. emarginata* apresenta camada hipodérmica constituída por células isodiamétricas de paredes espessadas e lignificadas com um grande cristal prismático preenchendo o pequeno lúmen (Fig. 30). No entanto, em *D. furfuracea*, a camada hipodérmica é descontínua, não estando diferenciada em todo o comprimento da

semente. Internamente à hipoderme, a mesotesta de ambas as espécies pode ser dividida em duas regiões. Em *D. furfuracea*, a região externa é formada por fibras vertical e obliquamente alongadas, e a região interna, por fibras dispostas horizontalmente (Fig. 29). Já em *X. emarginata*, a camada externa é constituída por fibras horizontalmente alongadas, e a camada interna, por fibras dispostas verticalmente (Fig. 30). As fibras possuem paredes muito espessadas e lignificadas, com pontoações, algumas de conteúdo fenólico.

Na região micropilar, a mesotesta torna-se ainda mais espessa (Fig. 31), constituída por fibras de paredes espessadas, lignificadas e pontoadas.

A endotesta das três espécies apresenta-se indistinta da mesotesta (Fig. 28-30). Contudo, na região micropilar, a endotesta se multiplica por divisões periclinais e anticlinais, e forma o plugue micropilar, estrutura cônica constituída por células de paredes muito espessadas e lignificadas, com pontoações (Fig. 31-32). Algumas das células do plugue micropilar de *A. dioica* e *X. emarginata* possuem conteúdo fenólico (Fig. 32) e, em *D. furfuracea*, observa-se grande quantidade de cristais prismáticos (Fig. 33). Nas três espécies, o plugue micropilar apresenta uma região de fratura (Fig. 34). Na base do plugue micropilar de *A. dioica*, podem-se observar células com reserva de amido.

Na região micropilar, entre a mesotesta e o plugue micropilar, *A. dioica* apresenta um tecido parenquimático frouxo, formado por células de paredes delgadas, vacuolizadas sem núcleo evidente, e alguns idioblastos fenólicos e pécticos (Fig. 32, 35). Já em *X. emarginata*, esse tecido é constituído basicamente por células fenólicas (Fig. 36). Em *D. furfuracea*, nota-se a presença de poucas células parenquimáticas nesta interface.

Em *A. dioica*, o tégmen é constituído por duas camadas de células parenquimáticas (Fig. 28). Em *D. furfuracea*, o exotégmen é unisseriado e parenquimático, enquanto o endotégmen, também unisseriado (Fig. 29), apresenta células de paredes anticlinais espessadas. *Xylopiia emarginata* apresenta exotégmen unisseriado, pontualmente bisseriado, formado por células fenólicas de paredes delgadas, e endotégmen unisseriado (Fig. 30), formado por células fenólicas de paredes anticlinais espessadas. Na região micropilar das três espécies, o tégmen mostra-se multisseriado, constituído por células de paredes e conteúdo fenólicos (Fig. 37), sendo menos desenvolvido em *A. dioica* (Fig. 38).

As três espécies têm sementes intensamente ruminadas. As ruminações são formadas pela mesotesta interna, endotesta e pelo tégmen em *D. furfuracea* e *X. emarginata* (Fig. 29, 39-40) e, em *A. dioica*, além dessas regiões, a mesotesta mediana também constitui as ruminações (Fig. 41). Elas se estendem ao longo de todo o comprimento da semente, exceto no plano longitudinal mediano, em que são interrompidas

pela pericalaza (Fig. 42).

A pericalaza é bem desenvolvida nas três espécies e inclui o sistema vascular. É constituída por células parenquimáticas de paredes delgadas, com muitos espaços intercelulares, internamente à qual observa-se a hipóstase, tecido fenólico constituído por cinco a sete camadas de células (Fig. 42). Recobrendo a região parenquimática e vascular, observam-se camadas com características similares às da testa diferenciada nas laterais da semente (Fig. 42). Apenas na região micropilar, a pericalaza não é desenvolvida, reconhecendo-se os dois tegumentos.

O nucelo é quase completamente reabsorvido em *D. furfuracea* e *X. emarginata*. Em *A. dioica*, observa-se um resquício nucelar na região interna ao tecido fenólico pericalazal (Fig. 43). Nas três espécies, observam-se de três a quatro camadas de células nucleares entre o plugue micropilar e a radícula do embrião, a capa nucelar, que apresenta células de paredes delgadas e fenólicas, algumas com conteúdo também fenólico (Fig. 37-38).

O endosperma é composto por epiderme unisseriada cuticulada e células volumosas, de formatos e tamanhos variados. Em *A. dioica*, apresenta células de paredes levemente espessadas (Fig. 44), com núcleos evidentes e conteúdo predominantemente protéico; constatou-se, ainda, a presença de lipídios e, na região endospermica próxima ao tegumento, de grãos de amido; também ocorrem algumas células mais volumosas e de conteúdo péctico, esparsas pelo endosperma (Fig. 43). As células endospermicas de *D. furfuracea* e *X. emarginata* possuem paredes pécticas irregularmente espessadas (Fig. 45), mais espessas em *X. emarginata*, e apresentam reserva de proteínas e lipídios em células cujos núcleos não são evidentes. Nas três espécies, observam-se cristais prismáticos esparsos pelo endosperma (Fig. 44-45), mais freqüentes em *A. dioica* e *X. emarginata*. A região mediana do endosperma das três espécies apresenta células de paredes mais delgadas e pécticas e conteúdo péctico (Fig. 46).

Na região micropilar, as células hipodérmicas se alongam e formam, em *A. dioica* e *D. furfuracea*, um arilo rudimentar (Fig. 47-48), mais proeminente em *A. dioica*; em *X. emarginata*, o arilo (Fig. 49) recobre cerca de um quarto do comprimento da semente. O arilo de *X. emarginata* e o arilo rudimentar de *A. dioica* são revestidos pela epiderme de origem exotestal (Fig. 47, 49), que recobre as células hipodérmicas de paredes delgadas, conteúdo lipídico e núcleos bem evidentes. Na base dos arilos das três espécies observam-se fibras de origem mesotestal, de paredes espessadas e lignificadas com pontoações (Fig. 47-49). Em *D. furfuracea*, não se distingue epiderme no arilo, que fica revestido pelo

endocarpo (Fig. 48). Em *A. dioica* e em *D. furfuracea*, ocorrem fibras mesotestais por entre as células hipodérmicas do arilo rudimentar (Fig. 47-48). As fibras da base do arilo de *X. emarginata* podem apresentar conteúdo fenólico. As três espécies apresentam arilo de conteúdo lipídico. Em *A. dioica*, o arilo rudimentar apresenta nítida cutícula. *Annona dioica* e *X. emarginata* apresentam amido na base dos arilos e, em *A. dioica*, ocorre amido também na região entre os lobos do arilo. A epiderme do arilo de *X. emarginata* apresenta reserva amilífera (Fig. 50).

O embrião é diminuto e reto (Fig. 51-52). O eixo embrionário apresenta pequeno grau de diferenciação celular e nele se inserem dois cotilédones foliáceos (Fig. 51, 53). Tanto o eixo embrionário quanto os cotilédones são constituídos basicamente por células meristemáticas, isodiamétricas, de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleo evidente. Em *D. furfuracea*, observa-se procâmbio evidente (Fig. 54), que não é distinto em *A. dioica* e *X. emarginata*.

Discussão

Os óvulos das três espécies estudadas são bitegmentados e crassinucelados, assim como descrito por Corner (1949, 1976) para outras Annonaceae. *Annona dioica* e *X. emarginata* apresentam óvulos anátropos, conferindo com as generalizações para a família (Corner, 1949, 1976; Svoma, 1997, 1998b); *Duguetia furfuracea*, contudo, apresenta óvulos anacampilótropos, variação não registrada anteriormente para Annonaceae. As espécies deste trabalho apresentam óvulos pericalazais, conforme Corner (1949, 1976) descreveu para as espécies de Annonaceae por ele estudadas, contrastando com *Artabotrys hexapetalus*, cujo óvulo não possui pericalaza evidente (Svoma, 1997). De acordo com Corner (1949, 1976) e Svoma (1998b), a micrópila é formada apenas pelo endóstoma, pois o tegumento interno excede o externo, como ocorre nas espécies estudadas.

Duguetia furfuracea e *X. emarginata* apresentam óvulo com hipóstase pouco conspícua, formada por algumas células fenólicas. Nos óvulos da maioria das espécies estudadas por Svoma (1998b) observa-se hipóstase bem desenvolvida, a qual não ocorre em uma espécie não identificada de *Uvaria* e em *X. malayana*. Tais dados indicam que a ocorrência e grau de diferenciação da hipóstase são variáveis na família, mesmo ao nível genérico.

As sementes das espécies estudadas mostram grande elaboração nos envoltórios, resultando em sementes estruturalmente complexas.

Annona dioica, *D. furfuracea* e *X. emarginata* apresentam testa multiplicativa e

fibrosa, conferindo proteção mecânica à semente e ao embrião, assim como descrito para outras Annonaceae (Corner, 1949, 1976; Schroeder, 1951; Mohana Rao, 1975, 1979, 1982; van der Heijden e Bouman, 1988; Svoma, 1997, 1998a). Segundo Rao e Kothagoda (1984), em *A. muricata* e *A. reticulata*, a testa é constituída por esclereídes impregnadas por taninos e, em *A. squamosa*, internamente à exotesta, observa-se um tecido colenquimatoso. No entanto, não é o que a maioria dos trabalhos descreve para a testa das Annonaceae, que se mostram similares ao descrito neste trabalho.

A exotesta de *X. emarginata* é composta por células fenólicas de aspecto paliçádico, formato diferente do descrito para esta espécie por Svoma (1998a), que relatou células cubóides. Nesta espécie, a exotesta apresenta reserva amilífera, assim como já observado por Svoma (1998a) para a espécie e para *X. aromatica*. Garwood (1995) descreveu semente sarcotestal para *X. frutescens* e Svoma (1998a) relatou, para *X. aromatica*, a presença de exotesta carnosa, aspectos não observados em *X. emarginata*; é possível que a presença de reserva na exotesta das espécies de *Xylopi*a tenha induzido a classificação da camada como carnosa nos referidos trabalhos, o que não se aplica a *X. emarginata* que, em função do depósito simultâneo de substâncias fenólicas na exotesta, não exibe suculência.

Segundo Svoma (1998a), em *Bocageopsis canescens*, duas espécies não identificadas de *Unonopsis* e *Ancana stenopetala*, observam-se células exotestais volumosas, situadas acima das rumações, que nunca sofrem divisão celular; em espécie não identificada de *Ancana*, as células volumosas apresentam divisões celulares, estendendo-se, desta forma, para o interior da testa. Isso não é observado para as espécies do presente estudo, em que a exotesta não está relacionada às rumações.

O formato das células exotestais em Annonaceae mostra-se variável entre as espécies deste estudo e na literatura. Há registros de exotesta com células cubóides (Corner, 1949; Mohana Rao, 1975, 1979, 1982; van der Heijden e Bouman, 1988; Svoma, 1998a), células alongadas tangencialmente (Schroeder, 1951; van der Heijden e Bouman, 1988), células isodiamétricas com espessamento da parede periclinal externa (Corner, 1949), de células papilosas, em forma de cone ou cúpula, eventualmente alongadas formando tricomas (Svoma, 1998a) e, ainda, de células colapsadas na maturidade (Corner, 1949); estas três últimas possibilidades não são observadas neste trabalho.

A mesotesta das três espécies apresenta camada hipodérmica, como é comum em Annonaceae (Corner, 1949; van der Heijden e Bouman, 1988; Svoma, 1998a). Podem ocorrer células alongadas e lignificadas (van der Heijden e Bouman, 1988), podendo conter

um grande cristal e reserva de amido, enquanto as sementes são jovens (Svoma, 1998a); pode haver amido no início do desenvolvimento seminal, ocorrendo espessamento das paredes interna e radiais na maturidade (Svoma, 1997). Segundo van der Heijden e Bouman (1988), espécies de *Annona*, *Raimondia* e *Rollinia* podem apresentar hipoderme com cristais, como observado em *D. furfuracea* e *X. emarginata* neste trabalho; a estrutura de *Annona dioica* não coincide com as espécies do gênero estudadas por van der Heijden e Bouman (1988), já que esta possui hipoderme formada por células volumosas, de paredes delgadas e conteúdo péctico que se distribuem por todo o comprimento da semente, o que não foi observado nas espécies de Annonaceae já descritas.

Segundo van der Heijden e Bouman (1988), em *A. tenuiflora*, *Rollinia emarginata*, uma espécie não identificada de *Rollinia* e em *Rolliniopsis discreta*, ocorrem células volumosas situadas solitariamente ao nível de inserção das rumações, originadas da camada hipodérmica. Svoma (1998a) também observou a ocorrência dessa célula em *X. aromatica*, em que essa célula apresenta divisões mitóticas e origina um complexo de células parenquimatosas, que se estende para o interior da testa. Nas três espécies aqui estudadas, a hipoderme não apresenta esse tipo celular.

Em Annonaceae, a mesotesta é fibrosa e, geralmente, consiste de duas camadas distintas, a externa composta por fibras longitudinais e a interna, por fibras transversais (Corner, 1949; van der Heijden e Bouman, 1988; Svoma, 1998a), como o descrito para *D. furfuracea* e *X. emarginata*. Nem sempre a mesotesta apresenta duas camadas, podendo ser heterogênea, formada por fibras longitudinais interrompidas por áreas de fibras transversais, exibir entrelaçamento das fibras, com as fibras transversais e oblíquas da camada interna atravessando a externa em muitos pontos (van der Heijden e Bouman, 1988) ou ser composta por três regiões como relatado por van der Heijden e Bouman (1988) e observado em *Annona dioica* neste trabalho. Em algumas espécies, a mesotesta não se diferencia em regiões (Corner, 1949; van der Heijden e Bouman, 1988). O gênero *Annona* é bastante variável quanto à composição da mesotesta, havendo espécies com todos os tipos, estudadas por Corner (1949) e van der Heijden e Bouman (1988), exceto a organização em duas camadas.

As fibras que constituem essa região, normalmente, apresentam paredes espessadas e lignificadas (Svoma, 1997, 1998a), concordando com o observado para *D. furfuracea* e *X. emarginata*. Porém, van der Heijden e Bouman (1988) descreveram para espécies como *A. bicolor*, *A. cherimola*, *Rollinia mucosa* e *R. emarginata* a presença de “fibras parenquimáticas”, as quais assemelham-se às aqui relatadas para *A. dioica*, em que as

paredes celulares são levemente lignificadas, mas possuem impregnação fenólica e, algumas vezes, também conteúdo fenólico.

É interessante destacar que algumas Annonaceae apresentam-se tritegmentadas, com o tegumento mediano descrito nas sementes de *Canangium odoratum* (Corner, 1949; Periasamy e Swamy, 1961), *Mezzettia leptopoda* e *Xylopia Curtisii* (Corner, 1949), e nos óvulos de *Tetrameranthus umbellatus* e *T. duckei* (Svoma 1998b). No entanto, não se observa o tegumento mediano em *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata*, que apresentam óvulos e sementes bitegmentados.

A endotesta das três espécies estudadas é indistinta da mesotesta, exceto na região micropilar, onde se apresenta multisseriada e forma o plugue micropilar cônico, assim como Svoma (1997, 1993, 1998a) relatou para a maioria das espécies estudadas em seus trabalhos, exceto para duas espécies de *Ancana*, cujos plugues micropilares são formados pelo tégmen múltiplo e não pela endotesta. Os dados obtidos neste trabalho discordam dos de van der Heijden e Bouman (1988), os quais relatam o plugue micropilar formado pela porção micropilar do tegumento externo. *Duguetia furfuracea* apresenta plugue micropilar bem desenvolvido, contrariando o que Setten e Koek-Noorman (1992) descreveram para o gênero, como plugue micropilar ausente ou diminuto.

Nas espécies deste trabalho observou-se uma região de fratura no plugue micropilar que possivelmente está relacionada com o processo de germinação. Segundo Svoma (1993, 1997), o plugue micropilar não é expelido durante a germinação, mas se quebra ao longo dessa linha de ruptura permitindo a protrusão da raiz primária.

Em *Artabotrys hexapetalus*, além do plugue micropilar, também ocorre formação de um opérculo recobrimdo a endotesta múltipla, o arilo rudimentar e o hilo, formado por uma massa compacta de células taniníferas sem paredes lignificadas (Svoma, 1997). De acordo com Svoma (1998a), em *Annona cherimola*, *A. montana*, *A. muricata* e *A. squamosa* ocorre, na região micropilar, uma massa pegajosa de células formando um incipiente opérculo que fecha parcialmente a abertura da testa. Essa estrutura não é observada em nenhuma das três espécies estudadas, que apresentam apenas o plugue micropilar.

Em *A. dioica*, o tégmen é constituído por duas camadas de células parenquimáticas, assim como em *Artabotrys hexapetalus* (Svoma, 1997). Em *D. furfuracea* e *X. emarginata*, há exotégmen e endotégmen diferenciados, o que não se observa na maioria das Annonaceae até então estudadas, que, em geral, apresentam tégmen colapsado na maturidade (Periasamy e Swamy, 1961; Mohana Rao, 1975, 1979, 1982; Corner, 1976;

van der Heijden e Bouman, 1988).

Na região micropilar das três espécies, o tégmen mostra-se multisseriado, constituído por células de parede e conteúdo fenólicos, concordando com Setten e Koek-Noorman (1992), que descreveram o tegumento interno como, normalmente, espessado na região ao redor da micrópila, e com Svoma (1998a), que descreveu para todas as espécies estudadas, que o tégmen colapsa, exceto na região micropilar da semente, onde se torna multiplicativo. Svoma (1998a) também descreveu, para *X. emarginata*, uma extensão do tégmen para dentro do plugue micropilar e, para uma espécie não identificada de *Ancana*, tégmen notavelmente desenvolvido na região da micrópila fechando a semente.

Annona dioica, *D. furfuracea* e *X. emarginata* apresentam semente pericalazal, assim como descrito para outras Annonaceae (Corner, 1949, 1976; Schroeder, 1951; Mohana Rao, 1975, 1979, 1982; van der Heijden e Bouman, 1988; Svoma, 1997, 1998a). A pericalaza se desenvolve ao longo de todo o comprimento da semente no plano longitudinal mediano, inclui o sistema vascular, é constituída por células parenquimáticas de paredes delgadas e muitos espaços intercelulares, internamente às quais se observa a hipóstase. As características observadas nas espécies do presente trabalho são comuns às Annonaceae, como descrito por Corner (1949, 1976), Mohana Rao (1979, 1982), van der Heijden e Bouman (1988) e Svoma (1997, 1998a). De acordo com Boesewinkel e Bouman (1984), sementes pericalazais são um tanto raras e conhecidas principalmente em Annonaceae e Meliaceae, nas quais a calaza se estende apenas no plano longitudinal mediano e a vascularização circunda a semente do funículo à micrópila, assim como foi observado neste trabalho.

Segundo Von Teichman e Van Wyk (1991), a hipóstase pode ser caracterizada no *sensu stricto*, consistindo de um grupo de células nucelares, de paredes levemente espessadas na região calazal, que não apresentam proliferação secundária, não fazendo parte da formação do envoltório seminal e participando apenas do processo de nutrição do saco embrionário, e no *sensu lato*, em que é formada por células fenólicas do nucelo na região calazal, que proliferam junto com a calaza, fazendo parte do envoltório da semente, cuja função é a de conferir proteção ao embrião. Em vista destes conceitos, as sementes de *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata* apresentam hipóstase *sensu lato*, uma vez que é constituída por células fenólicas e se desenvolve concomitantemente à pericalaza no plano longitudinal mediano da semente. A hipóstase, segundo Boesewinkel e Bouman (1984), é interpretada como um tipo de tecido glandular secretor de hormônios, eventualmente requeridos para o desenvolvimento do saco embrionário, como um tecido que conecta o

feixe vascular calazal ao saco embrionário, facilitando o transporte de materiais nutritivos, regulando a perda de água e a dormência da semente. De acordo com Werker (1997), em muitos casos as células da hipóstase tornam-se preenchidas por compostos fenólicos, cuja quantidade vai aumentando com o desenvolvimento seminal, assim como observado nas três espécies estudadas. As paredes das células da hipóstase podem, ainda, ser impregnadas por suberina, lignina, cutina ou calose (Corner, 1976; Von Teichman e Van Wyk, 1991), porém nenhuma dessas impregnações foi reconhecida no presente trabalho.

Muitas espécies de Annonaceae apresentam arilo avascular, variadamente reduzido nos frutos indeiscentes, ou um arilo rudimentar (Corner, 1949; Setten e Koek-Noorman, 1992). Conforme Setten (1990), um distinto e suculento arilo, normalmente é encontrado em gêneros que apresentam frutíolos deiscentes, como *Xylopia*. *Xylopia emarginata* apresenta arilo micropilar bem desenvolvido que recobre cerca de um quarto do comprimento da semente e possui epiderme de células pequenas e isodiamétricas preenchidas por grãos de amido, assim como descrito para *X. aromatica* (Svoma, 1998a). *Annona dioica* e *D. furfuracea* apresentam arilos rudimentares, tipo frequentemente encontrado em *Annona* (Setten, 1990). De acordo com Garwood (1995), desenvolve-se da testa e se diferencia das outras partes do tegumento pelo arranjo celular, uma vez que suas células apresentam-se longitudinalmente paralelas umas às outras, conforme observado neste trabalho. Segundo van der Heijden e Bouman (1988), o arilo consiste de células grandes, isodiamétricas ou alongadas que se continuam com a hipoderme da testa e que podem ser separadas por fibras da mesotesta, como observado em *A. dioica* e *D. furfuracea*. Os arilos das três espécies do presente trabalho são formados por células repletas de gotículas de óleo, que têm origem das células hipodérmicas testais que se alongaram grandemente, concordando com o encontrado em *Xylopia aromatica* (Svoma, 1998a), *A. squamosa* e em *Canangium odoratum* (Corner, 1949). Na base dos arilos das três espécies aqui estudadas, observam-se fibras mesotestais similares às descritas por Svoma (1998a), que conferem apoio ao arilo. Os arilos de *Canangium odoratum* (Corner, 1949) e *Artabotrys hexapetalus* (Svoma, 1997) apresentam células de paredes espessadas, diferentemente do encontrado nos arilos das espécies deste trabalho, que apresentam paredes delgadas. Em *A. dioica* existe nítida cutícula recobrindo o arilo, aspecto não relatado anteriormente para a família.

Segundo Corner (1949) e van der Heijden e Bouman (1988), o nucelo das Annonaceae é absorvido ou quase completamente absorvido, podendo ser observada, em algumas espécies, a cutícula, a epiderme nucelar e alguns idioblastos oleíferos. Svoma

(1998a, 1998b) afirmou que, durante o desenvolvimento da semente, as células da capa nucelar podem persistir, tornando-se, na maioria das espécies estudadas, lignificadas e taniníferas, assim como ocorre nas espécies do presente trabalho.

Uma característica pouco freqüente é a formação de cristais no nucelo, registrada para Annonaceae apenas em *Xylopia*. Svoma (1998a) registrou que o nucelo de *X. aromatica*, contém muitos cristais nos estágios iniciais do desenvolvimento, exceto na epiderme, assim como aqui documentado em *X. emarginata*.

O endosperma das espécies estudadas é celular e amplo, corroborando o descrito para outras Annonaceae (Corner, 1949, 1976; Schroeder, 1951; Svoma, 1997). A literatura da família registra apenas dois tipos de reserva endospermica, lipídica e amilífera (Corner, 1949, 1976; Periasamy e Swamy, 1961; Mohana Rao, 1975, 1979, 1982; van der Heijden e Bouman, 1988; Svoma, 1997, 1998a; Lima-Brito et al., 2006), porém as sementes de *A. dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata* possuem endosperma com conteúdo predominantemente protéico, embora lipídios ocorram nas três espécies e amido também em *A. dioica*. Svoma (1998a) relatou, para *X. emarginata*, endosperma com conteúdo apenas amilífero, diferentemente do observado para a mesma espécie neste trabalho.

Em *Annona dioica*, *D. furfuracea* e *X. emarginata*, ocorrem cristais prismáticos esparsos pelo endosperma, assim como observado em *Bocageopsis canescens* (Svoma, 1998a) e em *Artabotrys hexapetalus* (Svoma, 1997). O endosperma de *Annona cherimola* (Schroeder, 1951) apresenta epiderme que, nas três espécies estudadas, é cuticulada na maturidade, embora pouco distinta das camadas fundamentais.

É consensual que Annonaceae apresenta sementes ruminadas, assim como verificado nas espécies em estudo. Em *D. furfuracea* e *X. emarginata*, as ruminações são formadas pela mesotesta interna, endotesta e pelo tégmen, e, em *A. dioica*, além dessas regiões, a região mediana da mesotesta também faz parte das ruminações. Estes dados estão de acordo com Corner (1949), que descreveu que as ruminações são produzidas por dobras transversais do tégmen ou ainda da testa ou do tegumento intermediário, diferentemente do que Mohana Rao (1975, 1979, 1982) relatou; para este autor, as Annonaceae apresentam ruminações formadas apenas pela testa na maturidade, pois o tégmen torna-se colapsado. Nas espécies estudadas, as ruminações não apresentam vascularização, e se distribuem ao longo de todo o comprimento da semente, estando interrompidas apenas no plano longitudinal mediano pela pericalaza, corroborando dados da literatura (Corner, 1949; Mohana Rao, 1975, 1979, 1982; Svoma, 1997, 1998a).

Segundo Bayer e Appel (1996), são encontradas algumas explicações para a

ocorrência do endosperma ruminado. Primeiro, o fato das ruminações frequentemente serem constituídas por substâncias fenólicas ou óleos etéreos, que tornam as sementes menos atrativas aos predadores. Segundo, o aumento da área de contato entre os tegumentos e o endosperma, facilitando o suprimento de água, oxigênio e nutrientes necessários para o endosperma e para o desenvolvimento do embrião. Terceiro, as ruminações se mostram mais permeáveis a gases que o endosperma, facilitando as trocas gasosas.

A região mediana do endosperma das três espécies apresenta células de paredes mais delgadas e pécticas e de conteúdo péctico. Essa região não é descrita para outras Annonaceae e possivelmente está relacionada com a nutrição do embrião, pois células de paredes mais delgadas e pécticas são mais facilmente consumidas, favorecendo o crescimento embrionário na fase pós-maturação seminal.

As características do embrião das três espécies estudadas corroboram os dados da literatura da família (Corner, 1949; Hayat, 1963; Garwood, 1995; Svoma 1997, 1998a; Judd et al., 1999). As sementes de Annonaceae, quando dispersadas, ainda apresentam o embrião pequeno, considerado pouco desenvolvido ou imaturo. Devido a essa imaturidade, é necessário um tempo para o seu crescimento após a dispersão (Setten e Koek-Noorman, 1992). Hayat e Canright (1965) descreveram, para *A. squamosa*, a presença de epiderme e procâmbio diferenciados no embrião; no entanto, no presente estudo, o embrião não apresenta diferenciação de tecidos, exceto em *D. furfuracea*, em que se observa procâmbio evidente.

Apesar de Annonaceae apresentar maior quantidade de estudos morfológicos e anatômicos que a maioria das famílias, este estudo destacou diversos aspectos inéditos, em especial a grande quantidade de reserva protéica no endosperma. Além disso, ainda há discordância sobre a origem de algumas estruturas seminais, como o plugue micropilar, e novos estudos ontogenéticos são importantes para seu esclarecimento.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelas bolsas concedidas a N.A. Galastri e D.M.T. Oliveira. À Dra. Silvia R. Machado, pela cessão de equipamentos do Projeto FAPESP/BIOTA. À Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais, pelo apoio financeiro. Ao Dr. Renato de Mello Silva, da Universidade de São Paulo, São Paulo, pela identificação das espécies.

Referências

- Bayer, C., Appel, O. 1996. Ocurrence and taxonomic significance of ruminant endosperm. *Bot. Rev.* 62, 301-310.
- Boesewinkel, F.D., Bouman, F., 1984. The seed: structure. In: Johri, B.M. (ed.). *Embryology of angiosperms*. Springer-Verlag, Berlin.
- Corner, E.J.H., 1949. The Annonaceous seed and its four integuments. *New Phytol.* 48, 332-346.
- Corner, E.J.H., 1976. *The seeds of dicotyledons*, 2.v. Cambridge, University Press.
- Durigan, G., Baitello, J.B., Franco, G.A.D.C., Siqueira, M.F. 2004. *Plantas do cerrado paulista. Imagens de uma paisagem ameaçada*. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica.
- Garwood, N.C., 1995. Studies in Annonaceae. XX. Morphology and ecology of seedlings, fruits and seeds of selected Panamanian species. *Bot. Jahrb. Syst.* 117, 1-152.
- Hayat, M.A., 1963. Morphology of seed germination and seedling in *Annona squamosa*. *Bot. Gaz.* 124, 360-362.
- Hayat, M.A., Canright, J.E., 1965. The developmental anatomy of the Annonaceae. I. Embryo and early seedling structure. *Am. J. Bot.* 52, 228-237.
- Heijden, E. van der, Bouman, F., 1988. Studies in Annonaceae. X. Seed anatomy of the *Annona* group. *Bot. Jahrb. Syst.* 110, 117-135.
- Jensen, W.A., 1962. *Botanical histochemistry: principles and practice*. San Francisco, W.H. Freeman.
- Johansen, D.A., 1940. *Plant microtechnique*. New York, McGraw-Hill Book.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F., 1999. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. Massachusetts, Sinauer Associates.
- Lima-Brito, A., Bellintani, M.C., Rios, A.P.S., Silva, J.R.S., Dornelles, A.L.C., 2006. Morfologia de fruto, semente e plântula de três espécies de *Annona* (Annonaceae).

Sitientibus. Ser. Cienc. Biol. 6, 119-128.

Lorenzi, H. 1992. Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Editora Plantarum.

Machado, R.S., Barbosa, S.B., Campos, C.J., 2005. Cerrado Palmeira da Serra. São Carlos, Editora Rima.

Mazia, D., Brewer, P.A., Albert, M., 1953. The cytochemistry staining and measurement of protein with mercuric bromophenol blue. Biol. Bull. 104, 57-67.

Mendonça, R.C., Felfili, J. M., Silva Jr., M.C., Rezende, A.V., Nogueira, P.E., Walter, B.M.T., Filgueiras, T.S., 1998. Flora vascular do cerrado. In: Sano, S.M., Almeida, S.P. (Eds), Cerrado: ambiente e flora. Embrapa/CPAC, Planaltina, pp. 289-539.

Mohana Rao, P.R., 1975. Seed anatomy of *Artabotrys odoratissimus* with a discussion on chalaza, integumentary bundles and ruminant endosperm. Phytomorphology 25, 215-228.

Mohana Rao, P.R., 1979. Seed and fruit anatomy in *Polyalthia longifolia* (Annonaceae). Bot. Jahrb. Syst. 101, 83-89.

Mohana Rao, P.R., 1982. Seed and fruit anatomy in *Asimina triloba*, with a discussion on the affinities of Annonaceae. Bot. Jahrb. Syst. 103, 47-57.

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

Periasamy, K., Swamy, B.G.L., 1961. Studies in the Annonaceae II. The development of ovule and seed in *Cananga odorata* and *Miliusa wightiana*. J. Indian Bot. Soc. 40, 206-216.

Rao, A.N., Kothagoda, N., 1984. Anatomy of certain tropical fruits. J. Plant Anat. Morph. 1, 83-137.

Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H.P., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.C.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M.R., Procópio, L.C., 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.

Manaus, Inpa.

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

Setten, A.K. van, 1990. Fruits and seeds in Annonaceae. *Annonaceae Newslett.* 8, 29-34.

Setten, A.K. van, Koek-Noorman, J., 1992. Fruits and seeds of Annonaceae. Morphology and its significance for classification and identification. *Bibl. Bot.* 142, 1-101.

Schroeder, C.A., 1951. Fruit morphology and anatomy of the Cherimoya. *Bot. Gaz.* 112, 436-446.

Souza, V.C., Lorenzi, H., 2005. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa, Instituto Plantarum.

Svoma, E., 1993. Contribution to the ontogenetic development and organization of Annonaceae seeds. *Annonaceae Newslett.* 9, 67-70.

Svoma, E. 1997. Seed development and function in *Artabotrys hexapetalus* (Annonaceae). *Plant Syst. Evol.* 207, 205-223.

Svoma, E., 1998a. Seed morphology and anatomy in some Annonaceae. *Plant Syst. Evol.* 209, 177-204.

Svoma, E., 1998b. Studies on the embryology and gynoecium structures in *Dryms winteri* (winteraceae) and some Annonaceae. *Plant Syst. Evol.* 209, 205-229.

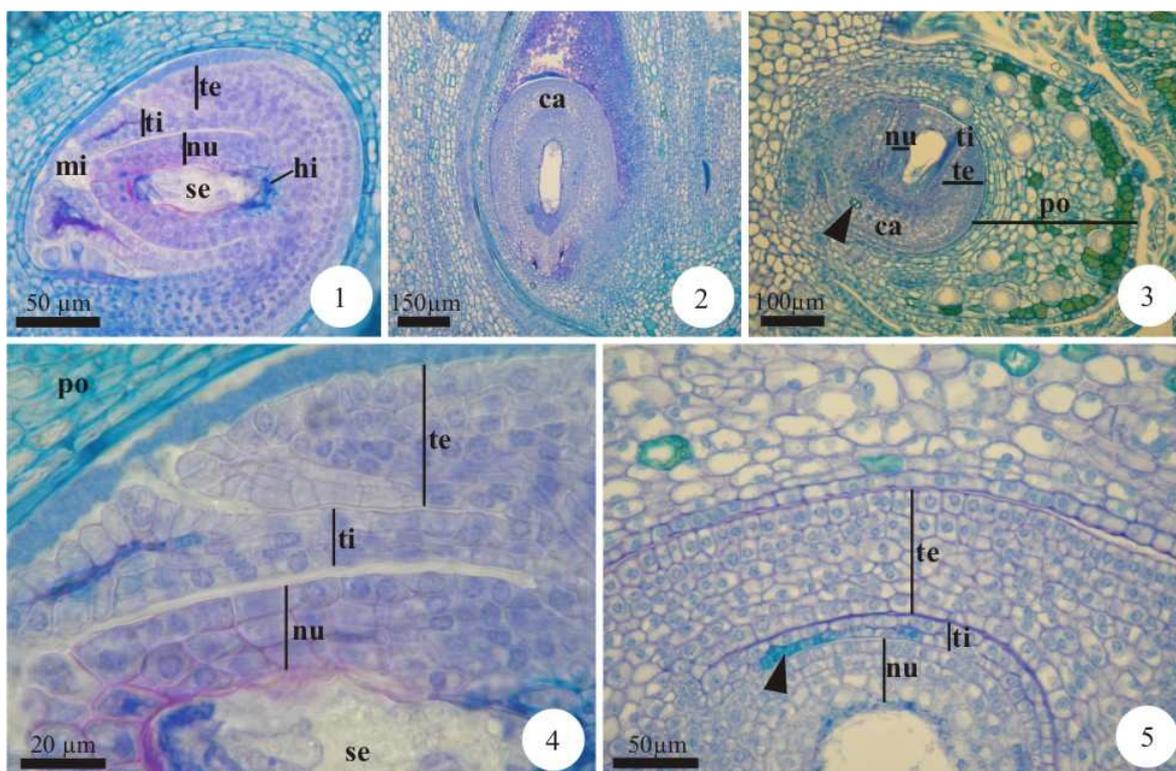
Von Teichman, I., Van Wyk, A.E., 1991. Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy and recalcitrance. *Bot. J. Linn. Soc.* 105, 211-237.

Werker, E., 1997. Seed anatomy. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

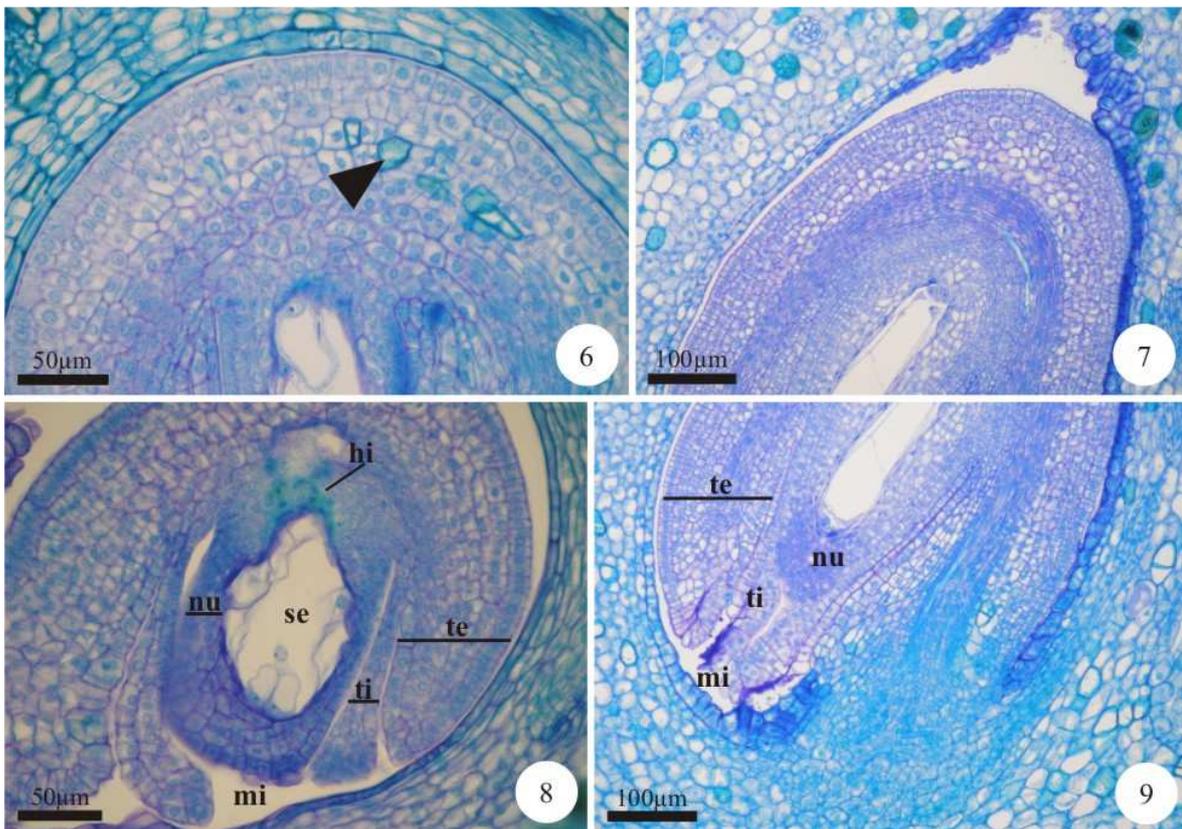
Tabela e Ilustrações

Tabela 1. Testes histoquímicos realizados na semente madura das três espécies em estudo. (ai: arilo; ar: arilo rudimentar; cn: capa nucelar; ee: endotesta; en: endosperma; et: exotesta; hi: hipóstase; mt: mesotesta; pe: pericalaza; pm: plugue micropilar; ru: ruminação; tg: tégmen; (-): reação não detectada; (+): presente).

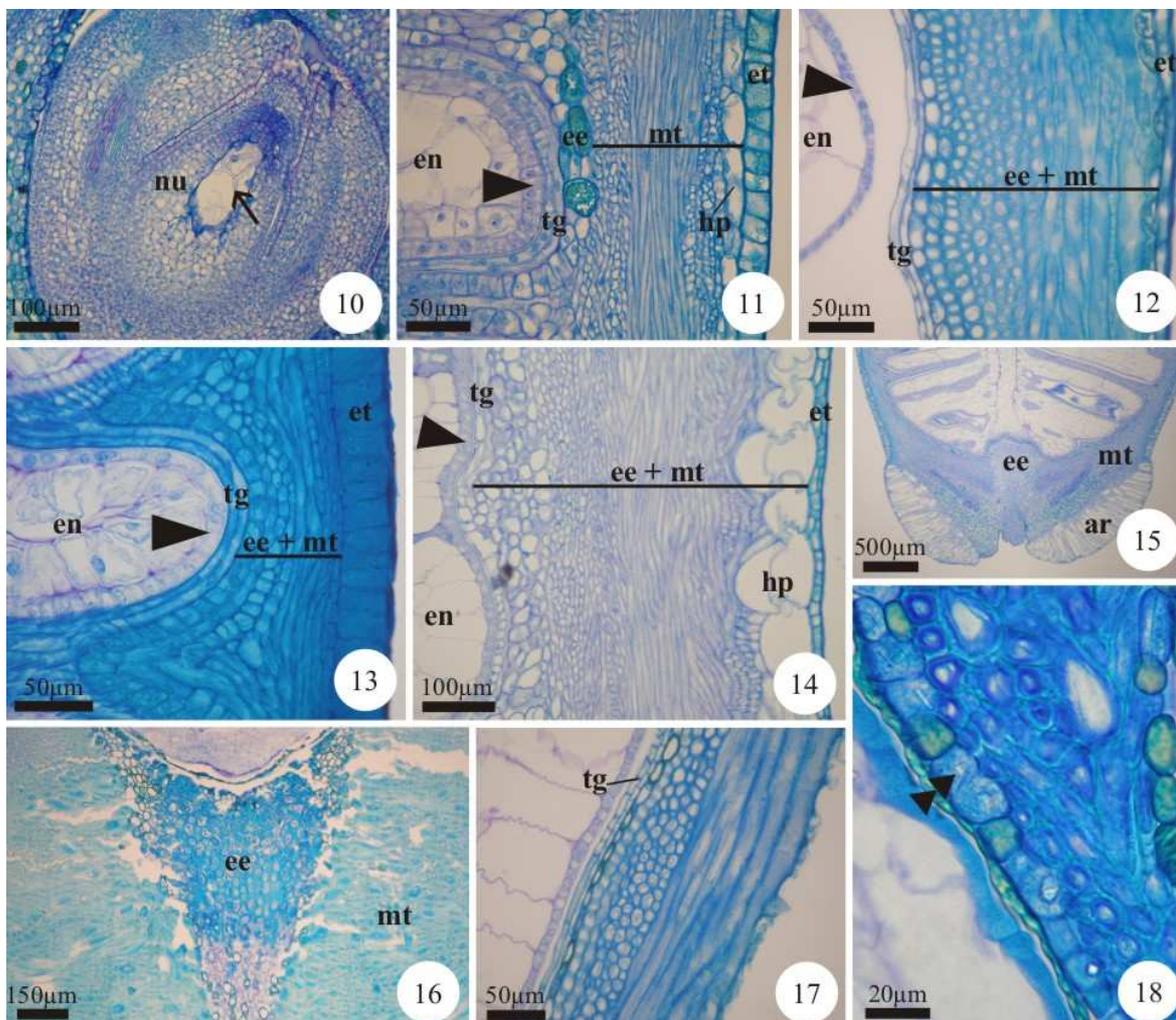
Reagentes/Corantes	<i>Annona dioica</i>	<i>Duguetia furfuracea</i>	<i>Xylopiya emarginata</i>
Vermelho de Rutênio	(+) mt (hipoderme); entre mt e pm (idioblastos pécticos); ar (menos intenso); en (células esparsas)	(+) ar (intenso); en (paredes celulares)	(+) et; mt; ee; ar (todos em paredes celulares)
Lugol	(+) pm (região basal com grãos); ar (base); en (grãos na região periférica);	(-)	(+) et; ar (epiderme e base)
Cloreto férrico	(+) et (parede celular e vacúolos); mt (parede celular e vacúolos); ee; hi; ru; pm (algumas células); entre mt e pm; cn	(+) et (parede celular e vacúolos); tg (só endóstoma); pm (algumas células); cn	(+) et (vacúolos); hi; tg; pm (algumas células); entre mt e pm; cn
Azul mercúrio de bromofenol	(+) en (reação intensa)	(+) en (reação intensa)	(+) en (reação menos intensa)
Floroglucinol em meio ácido	(+) mt (leve reação); pe (xilema); pm	(+) mt; ee; ru; pe (xilema); pm; ar (base)	(+) et; mt; pe (xilema); ru; pm
Sudan IV	(+) ex (cutícula); ar (cutícula e hipoderme); en (cutícula e gotículas freqüentes)	(+) ex (cutícula); ar (cutícula e hipoderme); en (cutícula e gotículas bem freqüentes)	(+) ex (cutícula); ar (cutícula e hipoderme); en (cutícula e gotículas intensas)



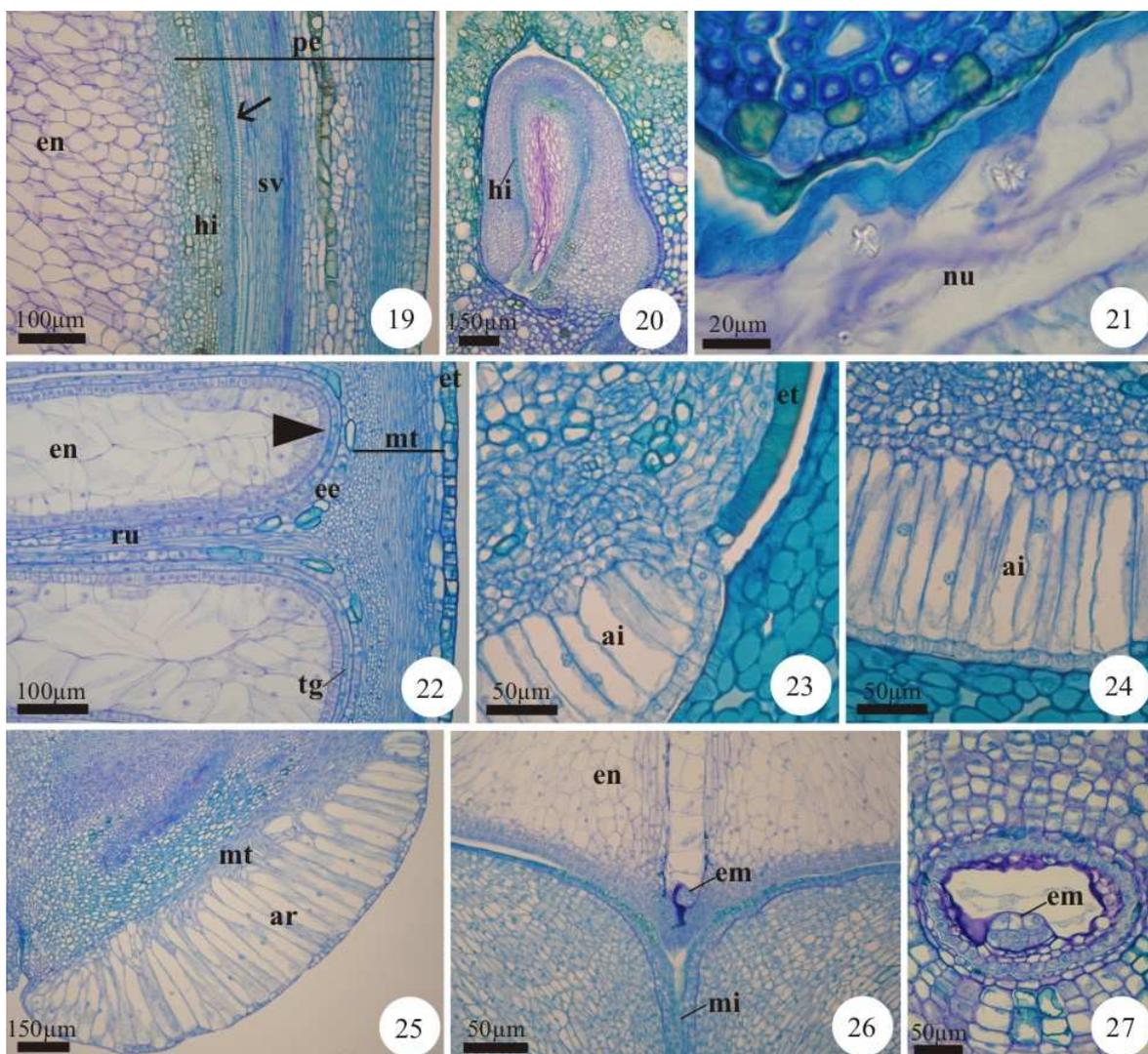
Figuras 1-5. Óvulos de botões florais e flores em antese de *Annona dioica* (2, 5), *Duguetia furfuracea* (3) e *Xylopia emarginata* (1, 4). Secções transversais (5). Secções longitudinais (1-4). 1. Aspecto geral do óvulo, destacando a presença de hipóstase; notar a micrópila formada apenas pelo tegumento interno. 2. Aspecto geral do óvulo, evidenciando o curto funículo e a placentação basal. 3. Aspecto geral do óvulo, mostrando idioblastos fenólicos (ponta de seta) na pericalaza. 4. Detalhe do óvulo, mostrando os tegumentos, nucelo e parte do saco embrionário. 5. Detalhe do óvulo, destacando células fenólicas (ponta de seta) na epiderme interna do tegumento interno, menos espesso que o externo. (ca = calaza; hi = hipóstase; mi = micrópila; nu = nucelo; po = parede ovariana; se = saco embrionário; te = tegumento externo; ti = tegumento interno).



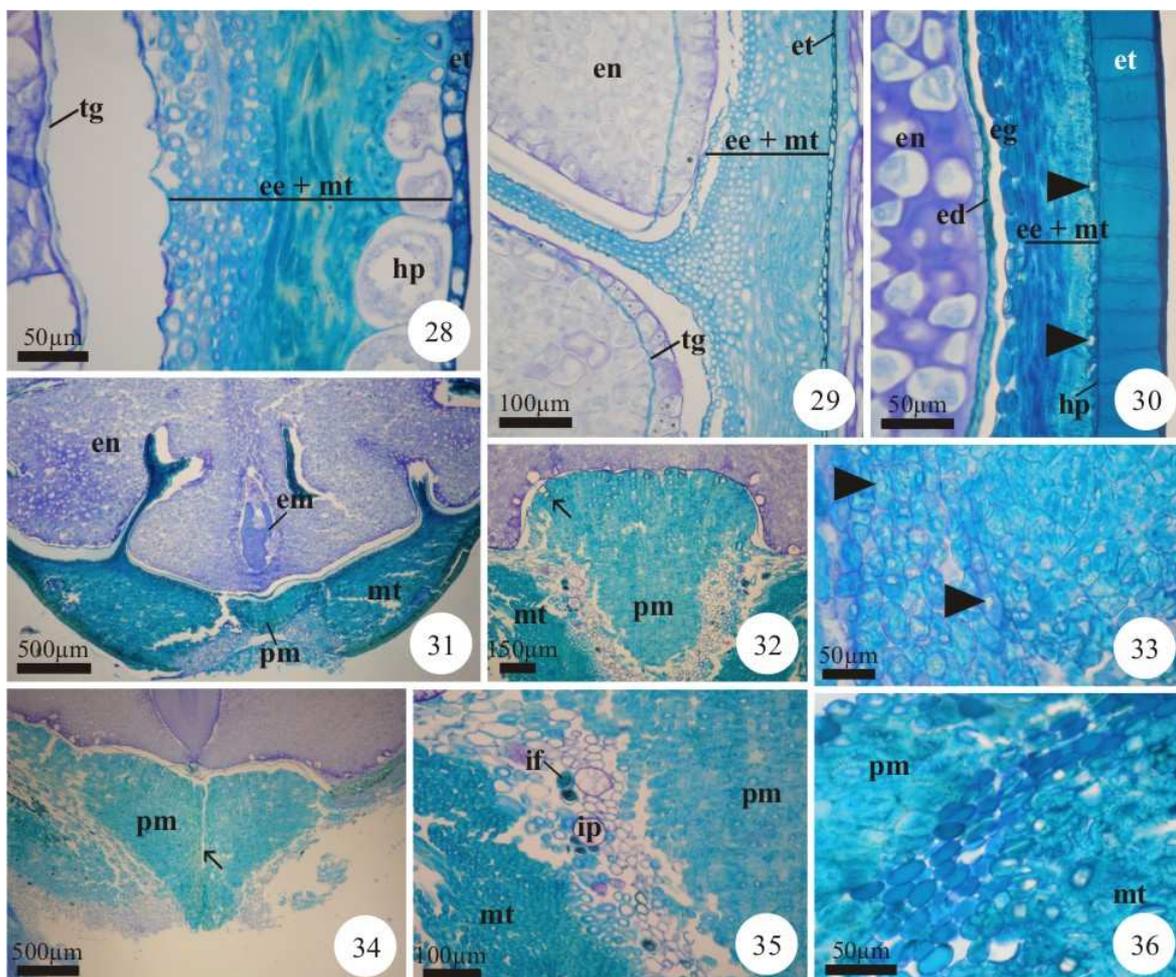
Figuras 6-9. Óvulos de botões florais e flores em antese de *Annona dioica* (7, 9) e *Duguetia furfuracea* (6, 8). Secções longitudinais. 6. Detalhe da região calazal com idioblastos fenólicos (ponta de seta) e intensa atividade mitótica. 7. Região calazal, destacando ampla vascularização. 8. Aspecto geral do óvulo, mostrando saco embrionário e hipóstase conspícua. 9. Detalhe da região micropilar, evidenciando que o tegumento externo não constitui a micrópila. (hi = hipóstase; mi = micrópila; nu = nucelo; se = saco embrionário; te = tegumento externo; ti = tegumento interno).



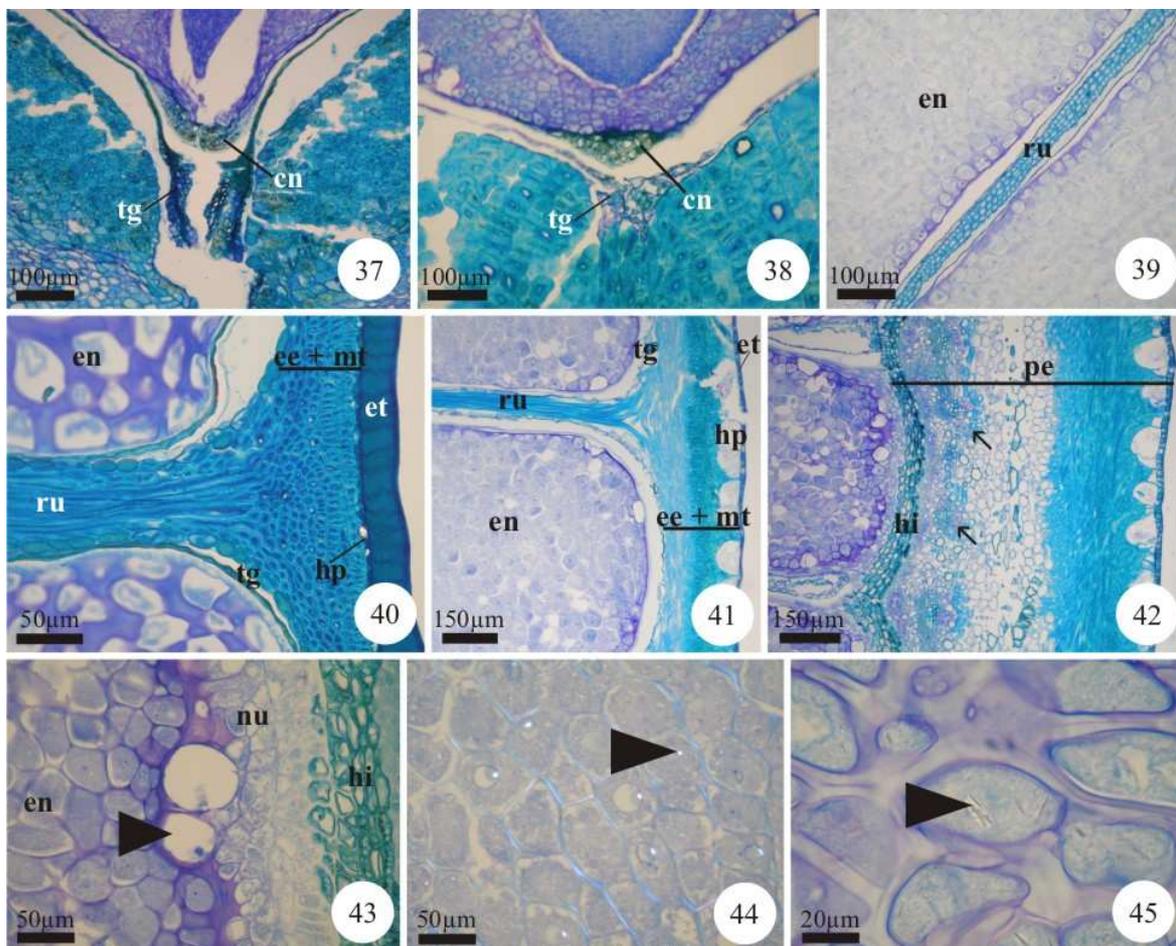
Figuras 10-18. Semente em desenvolvimento de *Annona dioica* (10-11, 14-15), *Duguetia furfuracea* (12, 16-17) e *Xylopia emarginata* (13, 18). Secções longitudinais. 10. Semente no início do desenvolvimento, destacando a ampliação do nucelo e o endosperma celular (seta). 11-13. Envoltório seminal e endosperma, com destaque para a epiderme do endosperma (ponta de seta). 14. Envoltório seminal, destacando o alongamento radial das células hipodérmicas. 15-16. Região micropilar, evidenciando a proliferação da mesotesta e da endotesta, e o espessamento e lignificação de suas células. 17. Detalhe do envoltório seminal, evidenciando o espessamento das paredes anticlinais das células do endotégmen. 18. Detalhe do tégmen, mostrando a presença de cristais prismáticos (dupla ponta de seta). (ar = arilo rudimentar; ee = endotesta; en = endosperma; et = exotesta; hp = hipoderme; mt = mesotesta; nu = nucelo; tg = tégmen).



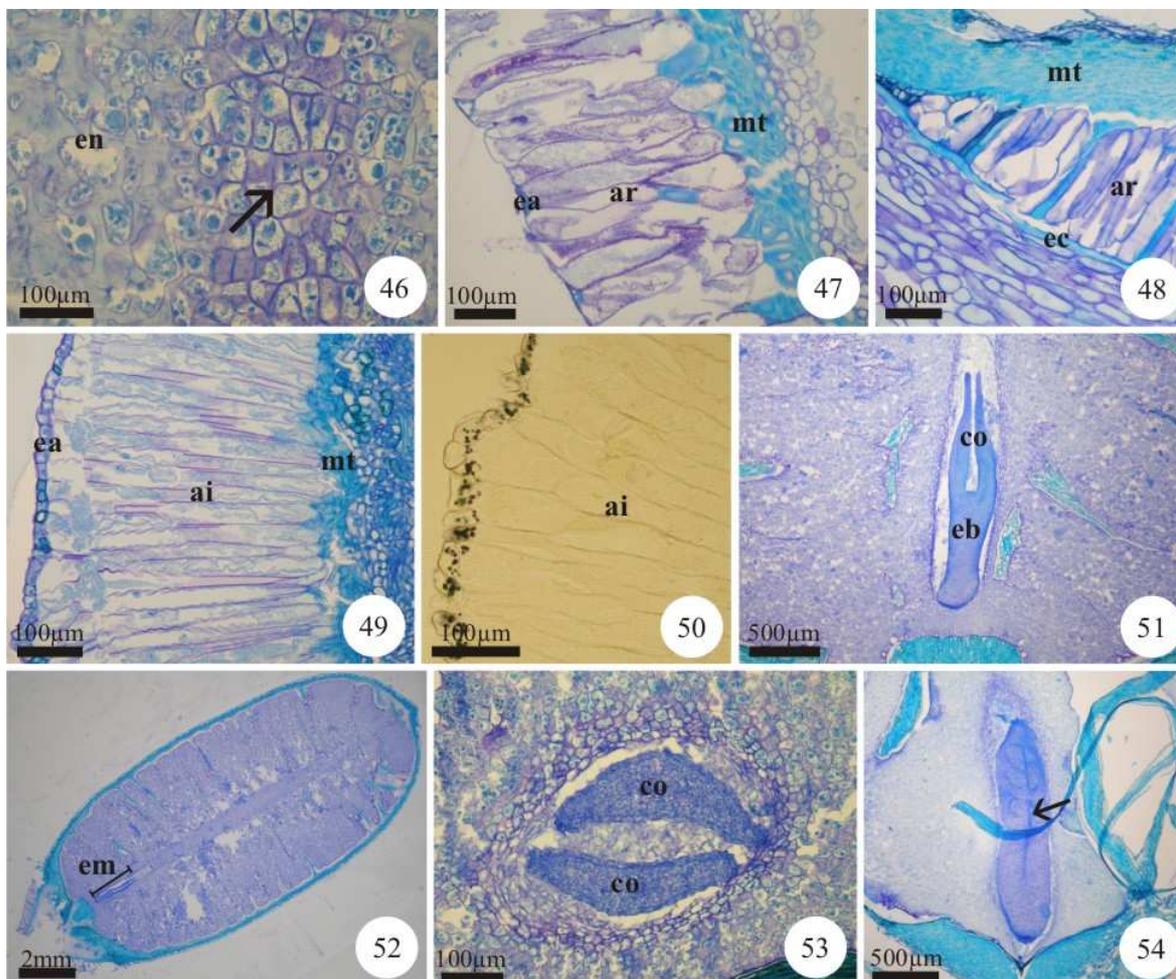
Figuras 19-27. Semente em desenvolvimento de *Annona dioica* (19, 22, 25-26), *Duguetia furfuracea* (20, 27) e *Xylopiya emarginata* (21, 23). Secções transversais (27). Secções longitudinais (19-26). 19. Pericalaza, destacando o sistema vascular e a formação do tecido fenólico na hipóstase (seta = elemento de vaso). 20. Semente em início de desenvolvimento, evidenciando a formação da hipóstase. 21. Detalhe do nucelo com drusas. 22. Formação de ruminação, destacando a epiderme do endosperma (ponta de seta). 23-24. Arilo, mostrando epiderme contínua com a exotesta e células alongadas radialmente de origem mesotestal. 25. Arilo, com fibras mesotestais na base. 26-27. Embrião em início de desenvolvimento. (ai = arilo; ar = arilo rudimentar; ee = endotesta; em = embrião; en = endosperma; et = exotesta; hi = hipóstase; mi = micrópila; mt = mesotesta; nu = nucelo; pe = pericalaza; ru = ruminação; sv = sistema vascular; tg = tégmen).



Figuras 28-36. Semente madura de *Annona dioica* (28, 32, 34-35), *Duguetia furfuracea* (29, 33) e *Xylopia emarginata* (30-31, 36). Seções longitudinais. 28. Envoltório seminal, destacando a hipoderme de células volumosas e as fibras com impregnação fenólica. 29. Envoltório seminal, evidenciando mesotesta com duas regiões. 30. Envoltório seminal, destacando a hipoderme cristalífera (ponta de seta = cristais prismáticos) e o tégmen diferenciado em exo e endotégmen (o espaço entre ambos é artefato). 31. Aspecto geral da região micropilar, mostrando a mesotesta ampliada e o plugue micropilar. 32. Detalhe do plugue micropilar (seta = célula de conteúdo fenólico). 33. Detalhe do plugue micropilar com cristais prismáticos (ponta de seta). 34. Plugue micropilar, evidenciando a região de fratura (seta). 35-36. Região entre o plugue micropilar e a mesotesta. (ed = endotégmen; en = endosperma; eg = exotégmen; em = embrião; et = exotesta; ee = endotesta; hp = hipoderme; if = idioblasto fenólico; ip = idioblasto péctico; mt = mesotesta; pm = plugue micropilar; tg = tégmen).



Figuras 37-45. Semente madura de *Annona dioica* (38, 41-44), *Duguetia furfuracea* (39) e *Xylopia emarginata* (37, 40, 45). Secção transversal (44). Secções longitudinais (37-43, 45). 37-38. Região micropilar, evidenciando tégmen multisseriado e o “cap nucelar”. 39. Detalhe de uma rumação. 40-41. Rumações, destacando as regiões do tegmento que as constituem. 42. Pericalaza, evidenciando o sistema vascular (seta) e a hipóstase com células fenólicas. 43. Detalhe da região pericalazal, mostrando hipóstase, células nucleares remanescentes e o endosperma com células volumosas (ponta de seta). 44. Endosperma com paredes levemente espessadas (ponta de seta = cristais). 45. Endosperma de paredes bem espessadas, com cristais prismáticos esparsos (ponta de seta). (cn = “cap nucelar”; en = endosperma; ee = endotesta; et = exotesta; hi = hipóstase, hp = hipoderme; mt = mesotesta; nu = nucelo; pe = pericalaza; ru = rumação; tg = tégmen).



Figuras 46-54. Semente madura de *Annona dioica* (47, 51-52), *Duguetia furfuracea* (48, 54) e *Xylopia emarginata* (46, 49-50, 53). Secções transversais (49, 53). Secções longitudinais (46-48, 50-52, 54). 46. Detalhe da região mediana do endosperma (seta). 47. Arilo rudimentar, destacando a epiderme e a mesotesta formando a base do arilo. 48. Arilo rudimentar, mostrando epiderme indiferenciada, sendo revestido pelo endocarpo. 49. Arilo, evidenciando a epiderme e a base de origem mesotestal. 50. Detalhe do arilo, mostrando epiderme com reserva amilífera, evidenciada pelo lugol. 51. Embrião; notar eixo embrionário e cotilédones. 52. Aspecto geral, destacando o tamanho do embrião em relação à semente. 53. Detalhe do endosperma e embrião, mostrando os cotilédones. 54. Detalhe do embrião, com procâmbio diferenciado no cotilédone (seta). (ai = arilo; ar = arilo rudimentar; co = cotilédone; ea = epiderme do arilo; eb = eixo embrionário; ec = endocarpo; en = endosperma; em = embrião; mt = mesotesta).



Considerações Finais

Analisando-se o conjunto dos resultados obtidos, pode-se concluir que os frutos e sementes das espécies de Annonaceae estudadas assemelham-se em vários aspectos estruturais, mas apresentam diferenças marcantes que possibilitam diferenciá-las.

Para o fruto, são comuns características como a origem apocárpica, o exocarpo com células fenólicas e estômatos e o mesocarpo mais espesso e amplamente vascularizado. A formação de polifolículo distingue *X. emarginata* das demais, a presença de esclereídes gelatinosas é exclusiva de *A. dioica*, espécie que, como *D. furfuracea*, forma fruto carnoso estrobiliforme e, esta última, apresenta escamas estreladas e endocarpo fibroso como particularidades.

Dentre os caracteres seminais, evidenciam-se aspectos típicos da família, bem como peculiaridades não documentadas anteriormente. Apesar da literatura destacar apenas dois tipos de substâncias de reserva endospermica em Annonaceae, lipídica e amilífera, nas três espécies estudadas observou-se endosperma constituído principalmente por proteínas, ocorrendo também amido e lipídios em *A. dioica*, e lipídios em *D. furfuracea* e *X. emarginata*.

O embrião das Annonaceae é diminuto e reto, com eixo embrionário pouco diferenciado, no qual se inserem dois cotilédones foliáceos, aspectos corroborados por este trabalho. Dados estes caracteres embrionários, considera-se que as sementes da família apresentam dormência morfológica, pois o embrião necessita de tempo, após a dispersão seminal, para crescer e se desenvolver antes que a germinação seja reconhecida. Há registros de longos períodos para que sementes de Annonaceae germinem e é muito importante a realização de trabalhos que avaliem aspectos estruturais do processo de germinação, checando as modificações ocorrentes no embrião entre a semeadura e a protrusão da raiz primária, e aspectos histoquímicos, visando ao reconhecimento da remoção das reservas seminais.

O plugue micropilar, estrutura típica das sementes de Annonaceae, ainda apresenta grande divergência na literatura quanto à sua origem, por isso a necessidade de mais estudos anatômicos.

Apesar de haver numerosos estudos estruturais com sementes de Annonaceae, quando comparado com a quantidade desse tipo de análise em outras famílias, novos projetos desta natureza fazem-se necessários, especialmente de espécies brasileiras, muitas delas endêmicas, e muito pouco estudadas, a fim de se obter maior entendimento de aspectos ecológicos e filogenéticos do grupo.



Referências Bibliográficas

ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.141, p.399-436, 2003.

BARROSO, G.M.; MORIM, M.P.; PEIXOTO, A.L.; ICHASO, C.L.F. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. 2.ed. Viçosa: Editora UFV, 1999. 443p.

BOESEWINKEL, F.D.; BOUMAN, F. The seed structure. In: JOHRI, B.M. **Embryology of angiosperms**. Berlin: Springer-Verlag, 1984. p.567-610.

BRIECHLE-MÄCK, M. Aspects of floral ontogeny and comparative anatomy of gynoecium and fruit in the genera *Annona* and *Rollinia*. **Annonaceae Newsletter**, v.9, p.48-50, 1993.

CHATROU, L.W. 2006. Molecular Systematics of Annonaceae. Disponível em: <<http://www.nationaalherbarium.nl/taskforcemolecular/annonaceae.htm>>. Acesso em: 27 nov. 2006.

CARVALHO, R; WEBBER, A.C. Biologia floral de *Unonopsis guatterrioides* (A.D.C.) R.E. Fr., uma Annonaceae polinizada por *Euglossini*. **Revista Brasileira de Botânica**, v.23, n.4, p.421-425, 2000.

CASTELLANI, E.D.; DAMIÃO-FILHO, C.F.; AGUIAR, I.B. Caracterização morfológica de frutos e sementes de espécies arbóreas do gênero *Xylopia* (Annonaceae). **Revista Brasileira de Sementes**, v.23, n.1, p.205-211, 2001.

CORNER, E.J.H. The Annonaceous seed and its four integuments. **New Phytologist**, v.48, n.3, p.332-346, 1949.

CORNER, E.J.H. **The seeds of dicotyledons**. v.1. Cambridge: University Press, 1976. 311p.

CORRÊA, M.P. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas**. v.1. Rio de Janeiro: Imprensa Nacional, 1926. p.151-162, 308-309.

DURIGAN, G.; BAITELLO, J.B.; FRANCO, G.A.D.C.; SIQUEIRA, M.F. **Plantas do**

cerrado paulista: imagens de uma paisagem ameaçada. São Paulo: Páginas & Letras Editora e Gráfica, 2004. 475p.

GARWOOD, N.C. Studies in Annonaceae. XX. Morphology and ecology of seedlings, fruits and seeds of selected Panamanian species. **Botanische Jahrbücher für Systematik**, v.117, p.1-152, 1995.

GOTTSBERGER, G. As Anonáceas do cerrado e sua polinização. **Revista Brasileira de Biologia**, v.54, p.391-402, 1994.

GOTTSBERGER, G.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. In the evening when the beetles come: Pollination in Annonaceae e *Philodendron*. In: **Life in the Cerrado**: a South American Tropical Seasonal Vegetation v.2. Kempten: AZ Druck und Datentechnik GmbH, 2006. p.138-159.

HAYAT, M.A. Morphology of seed germination and seedling in *Annona squamosa*. **Botanical Gazette**, v.124, p.360-362, 1963.

HEIJDEN, E. van der; BOUMAN, F. Studies in Annonaceae. X. Seed anatomy of the *Annona* group. **Botanische Jahrbücher für Systematik**, v.110, n.1, p.117-135, 1988.

JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A.; STEVENS, P.F. **Plant Systematics**: a phylogenetic approach. Massachusetts: Sinauer Associates, 1999. 598p.

KOEK-NOORMAN, J.; MAAS, P.J.M. Internal relationships in *Duguetia*. **Flora neotropica: Duguetia** (Annonaceae) – monograph 88, p.59-274, 2003.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. v.2. Nova Odessa: Editora Plantarum, 1992. p.35.

MAAS, P.J.M.; KAMER, H.M. van der; JUNIKKA, L.; MELLO-SILVA, R.; RAINER, H. Annonaceae from Central-eastern Brazil. **Rodriguésia**, v.52, n.80, p.65-98, 2001.

MAAS, P.J.M.; WESTRA, L.Y.Th.; CHATROU, L.W. **Flora neotropica: Duguetia** (Annonaceae) – monograph 88, p.1-274. 2003.

MACHADO, R.S.; BARBOSA, S.B.; CAMPOS, C.J. **Cerrado Palmeira da Serra**. São Carlos: Editora Rima, 2005. 150p.

MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J. M.; SILVA JR., M.C.; REZENDE, A.V.; NOGUEIRA, P.E.; WALTER, B.M.T.; FILGUEIRAS, T.S. Flora vascular do cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (Eds). **Cerrado: ambiente e flora**. Planaltina: Embrapa/CPAC, 1998. p.289-539.

MOHANA RAO, P.R. Seed anatomy of *Artabotrys odoratissimus* with a discussion on chalaza, integumentary bundles and ruminant endosperm. **Phytomorphology**, v.25, p.215-228, 1975.

MOHANA RAO, P.R. Seed and fruit anatomy in *Polyalthia longifolia* (Annonaceae). **Botanische Jahrbücher für Systematik**, v.101, n.1, p.83-89, 1979.

MOHANA RAO, P.R. Seed and fruit anatomy in *Asimina triloba*, with a discussion on the affinities of Annonaceae. **Botanische Jahrbücher für Systematik**, v.103, n.1, p.47-57, 1982.

MORAWETZ, W.; BENKO-ISEPON, A.M. Karyology. **Flora neotropica: Duguetia** (Annonaceae) – monograph 88, p.36-41. 2003.

PERIASAMY, K.; SWAMY, B.G.L. Studies in the Annonaceae II. The development of ovule and seed in *Cananga odorata* and *Miliusa wightiana*. **Journal Indian Botanic Society**, v.40, p.206-216, 1961.

PIRIE, M.D.; CHATROU, L.W.; ERKENS, R.H.J.; MAAS, J.W.; NIET, T. van der; MOLS, J.B.; RICHARDSON, J.E. Phylogeny reconstruction and molecular dating in four Neotropical genera of Annonaceae: the effect of taxon sampling in age estimations. In: BAKKER, F.T.; CHATROU, L.W.; GRAVENDEEL, B.; PELSER, P.B. (Eds). **Plant species-level systematics: New perspectives on pattern and process regnum vegetabile** 143. Germany: Koeltz Scientific, Koenigstein, 2005. p.149-174.

PONTES, A.F.; BARBOSA, M.R.V.; MAAS, P.J.M. Flora Paraibana: Annonaceae Juss. **Acta Botanica Brasilica**, v.18, n.2, p.281-293, 2004.

POTT, A.; POTT, V.J. **Plantas do Pantanal**. Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal, CPAP. Brasília: Serviço de Produção de Informação, 1994. p.34 *apud* SANTOS, P.R.D.; MORAIS, A.A.; BRAZ-FILHO, R. Alkaloids from *Annona dioica*. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, v.4, n.3, p.396-400, 2003.

RAO, A.N.; KOTHAGODA, N. Anatomy of certain tropical fruits. **Journal of Plant Anatomy and Morphology**, v.1, n.2, p.83-137, 1984.

RIBEIRO, J.E.L.S.; HOPKINS, M.J.G.; VICENTINI, A.; SOTHERS, C.A.; COSTA, M.A.S.; BRITO, J.M.; SOUZA, M.A.D.; MARTINS, L.H.P.; LOHMANN, L.G.; ASSUNÇÃO, P.A.C.L.; PEREIRA, E.C.; SILVA, C.F.; MESQUITA, M.R.; PROCÓPIO, L.C. **Flora da Reserva Ducke**: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Manaus: Inpa, 1999. 800p.

RICHARDS, A.J. Plant breeding systems. Winchester: Allen & Unwin, 1986 *apud* NETO-PAULINO, H. F.; TEIXEIRA, R. C. Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. **Acta Botanica Brasílica**, v.20, n.2, p.405-409, 2005.

RICHARDSON, J.E.; CHATROU L.W.; MOLS, J.B.; ERKENS, R.H.J.; PIRIE, M.D. Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. **Philosophical transactions of the Royal Society B**, v.359, p.1495-1508, 2004.

ROTH, I. **Fruits of Angiosperms**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1977. 675p.

SETTEN, A.K. van. Fruits and seeds in Annonaceae. **Annonaceae Newsletter**, v.8, p.29-34, 1990.

SETTEN, K. van; KOEK-NOORMAN, J. Fruits and seeds of Annonaceae. Morphology and its significance for classification and identification. **Bibliotheca Botanica**, v.142, p.1-101, 1992.

SCHROEDER, C.A. Fruit morphology and anatomy of the cherimoya. **Botanical Gazette**, v.112, n.4, p.436-446, 1951.

SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; GOTTSBERGER, G.; WEBBER, A.C. Morphological and functional flower characteristics of New and Old World Annonaceae with respect to their mode of pollination. **Taxon**, v.52, p.701-718, 2003.

SILVA JÚNIOR, M.C.; SANTOS, G.C.; NOGUEIRA, P.E.; MUNHOZ, C.B.R.; RAMOS, A.E. **100 Árvores do Cerrado**: guia de campo. Brasília: Editora Rede de Sementes do

Cerrado, 2005. 278p.

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. p.82-85.

SVOMA, E. Contribution to the ontogenetic development and organization of Annonaceae seeds. **Annonaceae Newsletter**, v.9, p.67-70, 1993.

SVOMA, E. Seed development and function in *Artabotrys hexapetalus* (Annonaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v.207, p.205-223, 1997.

SVOMA, E. Seed morphology and anatomy in some Annonaceae. **Plant Systematics and Evolution**, v.209, p.177-204, 1998a.

SVOMA, E. Studies on the embryology and gynoecium structures in *Dryms winteri* (Winteraceae) and some Annonaceae. **Plant Systematics and Evolution**, v.209, p.205-229, 1998b.

SVOMA, E. Fruit anatomy in the *Duguetia* alliance. **Flora neotropica: Duguetia** (Annonaceae) – monograph 88, p.32-36. 2003.

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