



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Embriologia de *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan e *S. fruticosa* (Vell.) D. J. N. Hind & Semir e suas implicações na sistemática dos grupos basais de Asteraceae

Stéphani Karoline de Vasconcelos Bonifácio

Dra. Juliana Marzinek

Orientadora

UBERLÂNDIA - MG

2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Embriologia de *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan e *S. fruticosa* (Vell.) D. J. N. Hind & Semir e suas implicações na sistemática dos grupos basais de Asteraceae

Stéphani Karoline de Vasconcelos Bonifácio

Dra. Juliana Marzinek

Orientadora

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

UBERLÂNDIA - MG

2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

- B715e
2015
- Bonifácio, Stéphanie Karoline de Vasconcelos, 1992-
Embriologia de *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan e *S. fruticosa* (Vell.)
D. J. N. Hind & Semir e suas implicações na sistemática dos grupos
basais de Asteraceae / Stephani Karoline de Vasconcelos Bonifacio. -
2015.
40 f. : il.
- Orientadora: Juliana Marzinek.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.
Inclui bibliografia.
1. Biologia vegetal - Teses. 2. Sementes - Teses. 3. Compostas -
Teses. I. Marzinek, Juliana. II. Universidade Federal de Uberlândia.
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. III. Título.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
Instituto de Biologia
Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal

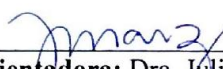


“Embriologia de *Stiffia chrysantha* J.C.Mikan e *S. fruticosa* (Vell.) Hind & Semir e suas implicações na sistemática dos grupos basais de Asteraceae”

Stéphani Karoline de Vasconcelos Bonifácio


COMISSÃO EXAMINADORA

Presidente:


Orientadora: Dra. Juliana Marzinek
Universidade Federal de Uberlândia – UFU

Examinadores:


Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira
Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG


Dr. João Dozinete Denardi
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul - UEMS

Dissertação aprovada em 26 / 02 / 2015

UBERLÂNDIA - MG

- 2015 -

Dedicatória

Aos meus pais, Voinice e José Bonifácio, dedico.

Agradecimentos

A Deus pelas graças recebidas e pela vida daqueles que me ajudaram.

À CAPES pela bolsa concedida.

À prof. Dra. Juliana Marzinek, pela maravilhosa orientação, liberdade e confiança, e ao prof. Dr. Orlando Cavallari De Paula pelas coletas, imagens em MEV e repetidas explicações; agradeço aos dois por mostrar o quão fascinante a embriologia, assim como a Botânica, podem ser. Sou grata por todos os ensinamentos, por toda a paciência, e pelas saudáveis discussões que me fizeram mudar a minha perspectiva sobre o Mundo e a Ciência.

Aos membros da banca, Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira e Dr. João Donizete Denardi por aceitarem o convite. Com carinho ao 'professor Denardi', eterno orientador, que me mostrou pela primeira vez o 'maravilhoso mundo das plantas', motivou e me encaminhou para o mestrado e pelas valiosas lições e disponibilidade.

Aos funcionários da Universidade Federal de Uberlândia, em especial à Márcia e à Nívia por toda a ajuda quando precisei e pelas agradáveis conversas.

A todos os professores que me acompanharam até aqui, em particular aos da Bioveg por todos os aprendizados, e em particular às professoras Dra. Neuza Castro e Dra. Rosana Romero por fazerem parte da minha banca de qualificação.

Aos amigos da Bioveg/ LAMOV/ UFU: Aninha, Angélica, Fernanda, Jéssyca, Lígia, Marília, Mariana Alves, Mariana Duarte, Manoela, Myke, Nayara, Kléber, Pâmella, Renata, Taynara, Thaís, Wesley e aos amigos do GOU Santo Inácio de Loyola, pela amizade e prontidão. Agradeço em especial à Ludimila (que me acolheu tão bem em Uberlândia e se mostrou uma grande amiga) e ao Rafael (por me socorrer sempre que necessário, pelas conversas filosóficas sobre a vida e pelos cafés). Carrego de todos uma memória feliz de tantos risos e 'comes e bebes'.

Às amigas Luciana e Leila, pelas alegrias compartilhadas.

Ao Vagner pela paciência e apoio que me fortaleceram em tantos momentos, e pelo empréstimo do computador durante a reta final do mestrado. À Vanessa, ao Rafael, D. Sueli e Alice (mesmo sem dizer uma palavra) por todo o incentivo.

Às amigas Carolini, Mariane, Kamila, Karol, Mackeit e Sinthia, e aos amigos da UEMS (Witer, Jozafan, Fabrício, Marcus, bem como corpo docente e funcionários, com carinho à Rosemary Mochi) que mesmo tão distantes continuaram a fazer parte da minha vida e que me encorajaram por tantas vezes.

E por fim, agradeço à razão de eu ter chegado até aqui: à minha família. Ao meu irmão Nícolas e com muito carinho e gratidão aos meus pais, Voinice e José Bonifácio, pelo suporte inquestionável, pelo apoio financeiro e por sempre acreditarem no meu potencial e em meus sonhos.

A todos que de alguma forma contribuíram com este trabalho, meu muito obrigada.

Sumário¹

Resumo	1
Abstract	2
Introdução	3
Material e Métodos	8
Resultados	9
Antera	9
Ovário	10
Óvulo	10
Fruto e semente	11
Discussão	13
Referências Bibliográficas	22
Ilustrações	34

¹Dissertação elaborada de acordo com as normas de formatação da Revista Acta Botanica Brasilica

RESUMO - (Embriologia de *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan e *S. fruticosa* (Vell.) D. J. N. Hind & Semir e suas implicações na sistemática dos grupos basais de Asteraceae) - Estudos que enfoquem caracteres embriológicos são importantes para o entendimento das relações filogenéticas por se tratarem de características conservativas e pouco suscetíveis a alterações fenotípicas. Trabalhos desse cunho em grupos basais são significantes por ampliarem o conhecimento dos táxons contribuindo para a compreensão a respeito da diversidade, biologia, evolução e conservação dos mesmos. Deste modo, foram selecionadas duas espécies: *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan e *S. fruticosa* (Vell.) D. J. N. Hind & Semir, devido à sua distribuição e posição dentro da família Asteraceae, especialmente por apresentar problemas de concordância entre dados moleculares e morfológicos, a fim de contribuir com informações para futuros estudos comparativos. O material coletado foi processado segundo técnicas usuais de microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura. As espécies são homogêneas e exibem características embriológicas comuns à Asteraceae, como tapete secretor e megagametofito do tipo *Polygonum*, porém, o desenvolvimento das camadas parietais do tipo básico, grãos de pólen dispersos com duas células, a vascularização do óvulo que se estende apenas até à calaza, presença de obturador, pericarpo parenquimático com costelas indistintas, semente com estrofiolo e tricomas na base, diferenciam o gênero dos demais da família, e indicam possíveis caracteres plesiomórficos para Asteraceae.

Palavras chave: Compositae, semente, cipsela, microsporogênese, microgametogênese, megasporogênese, megagametogênese.

ABSTRACT - (Embryology of *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan and *S. fruticosa* (Vell.) D. J. N. Hind & Semir and its implications to the systematic of early divergent Asteraceae) - Researches focusing on embryological features are important to the understanding of phylogenetic relationships because they are more conservatives and less susceptible to phenotypic changes. Embryological studies in basal groups are significant because they increase the knowledge about taxa, contributing to the comprehension about their diversity, biology, evolution and conservation. Thus, *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan and *S. fruticosa* (Vell.) D. J. N. Hind & Semir were chosen, due their distribution and position within Asteraceae, specially because both genus and tribe present disagreement between molecular and morphological data, contributing with information for future comparative studies. The material was collected and processed according to usual techniques of light and scanning electron microscopy. The species are homogenous and exhibit embryological data common to Asteraceae members like secretory tapetum and *Polygonum* megagametophyte. However, the anther wall development of the basic type, bicelled pollen grains, ovule vascularization that extends just to chalaza, obturator presence, parenchymatic pericarp with non prominent ribs, strophiolate seed with trichomes on funicule, differentiate the genus from among Asteraceae members and indicate potencial plesiomorphic characters for the family.

Keywords: Compositae, seeds, cypsela, microsporogenesis, microgametogenesis, megasporogenesis, megagametogenesis.

Introdução

A filogenia e a relação evolutiva das angiospermas apresentam problemas que têm gerado dúvidas ao longo dos anos (Maheshwari 1950). Muitas vezes os resultados obtidos a partir dos estudos moleculares não são totalmente satisfatórios, pois não refletem as características morfológicas, tornando a relação entre morfologia e dados moleculares incerta (Ortiz *et al.* 2009). Um dos casos mais controversos é o que ocorre na família Asteraceae, uma das mais derivadas dentro das fanerógamas, cujas classificações taxonômicas e relações infragenéricas ainda apresentam lacunas, especialmente entre seus grupos basais (Funk *et al.* 2009).

Asteraceae é a maior família de Eudicotiledôneas, ocorre em todos os continentes, com exceção da Antártida, com representação mais ampla nas regiões temperadas e semiáridas dos trópicos e subtropicais. Compreende cerca de 24.000 a 30.000 espécies, distribuídas em aproximadamente 1.600 a 2000 gêneros (Roque & Bautista 2008; Funk *et al.* 2009).

No Brasil, a família é representada por, aproximadamente, 300 gêneros e 2.000 espécies, distribuídas em diferentes domínios vegetais, como Mata Atlântica, Pampas, e, sobretudo Cerrado, onde se destaca como o grupo mais frequente entre as espécies do estrato herbáceo e subarbustivo (Barroso *et al.* 1991; Ratter *et al.* 1997; Batalha & Mantovani 2001; Nakajima & Semir 2001; IBGE 2004; Souza & Lorenzi 2005), distinguindo-se marcadamente pelos seus caracteres reprodutivos, como flores dispostas em capítulos centrípetos, com ovário bicarpelar ínfero, e frutos (cipselas) com presença de pápus e carpopódio (Funk *et al.* 2009).

As Asteraceae apresentam anteras unidas em um tubo, que circunda o estilete, e que exibem desenvolvimento do tipo dicotiledôneo; são caracterizadas pela parede constituída por epiderme, endotécio fibroso, uma camada média temporária e tapete formado por células binucleadas. Os grãos de pólen são tricolporados, frequentemente caveados (Pereira 2009). O óvulo é anátropo, unitegumentado, provido de endotélio e tenuinucelar. O tipo de desenvolvimento do saco embrionário pode variar, entretanto, o mais comum é do tipo

Polygonum. Há variações na vascularização da semente, que é exotestal e que comporta um grande embrião reto (Davis 1966; Johri *et al.* 1992; Jeffrey 2006).

Conhecer os grupos basais de Asteraceae é fundamental para a compreensão da sistemática, das tendências evolutivas e biogeografia da própria família, pois esses ocupam os primeiros ramos da árvore filogenética do grupo (Ortiz *et al.* 2009).

Panero & Funk (2007) a partir de estudos filogenéticos baseados em DNA de cloroplastos identificaram diversas linhagens, dentre elas as subfamílias Stifftioideae e Wunderlichioideae. Stifftioideae no trabalho referido é composta por 10 gêneros: *Achnopogon* Maguire, Steyermark & Wurdack, *Dinoseris* Griseb., *Duidaea* S. F. Blake, *Eurydochus* Maguire & Wurdack, *Glossarion* Maguire, *Gongylolepis* R. H. Schomb, *Hyaloseris* Griseb., *Neblinae* Maguire & Wurdach, *Quelchia* N. E. Br. e *Stifftia* J. C. Mikan.

No ano seguinte, foi realizada a análise filogenética da família e a subfamília Stifftioideae foi mantida, e passou a circunscrever os gêneros *Stifftia*, *Gongylolepis*, *Duidaea*, *Hyaloseris* e *Dinoseris* (Panero & Funk 2008). Embora a subfamília seja fortemente apoiada pelos dados moleculares, a sua relação com as demais subfamílias ainda não fica muito bem entendida (Katinas *et al.* 2008).

Um dos estudos pioneiros na classificação de grupos basais de Asteraceae é de Cabrera (1977), que circunscreveu o táxon Mutisieae (s. l.; também chamado de *senso* Cabrera), caracterizando-o pelas corolas bilabiadas, anteras caudadas e formato do estilete. Este compreendia quatro subtribos: Barnadesiinae, Gochnatiinae, Mutisiinae e Nassauviinae; e até esse momento, *Stifftia* não está circunscrito em nenhum desses grupos.

A classificação atual aponta a presença de dois grupos monofiléticos nos ramos basais de Asteraceae, um dos quais a tribo Stifftieae (subfamília Stifftioideae), que abrange três clados: o ramo basal, onde se insere o gênero *Stifftia* (caracterizado pela corola actinomorfa), e mais dois grupos irmãos, o clado *Gongylolepis* e clado *Hyaloseris* (ambos com corola bilabiada).

Nos três casos, os representantes apresentam morfologia distinta, entretanto, não há caracteres que possam reuni-los em um único grupo (Panero & Funk 2008; Ortiz *et al.* 2009).

Recentemente, Roque & Funk (2013) publicaram trabalho sobre caracteres morfológicos que dão suporte ao posicionamento de alguns membros basais de Asteraceae: Stifftioideae, Wunderlichioideae e Gochnatioideae. As autoras analisaram caracteres morfológicos vegetativos e reprodutivos que eram plesiomórficos para a família. Para Stifftioideae analisaram nove espécies, dentre elas *Stifftia chrysantha*, *S. hatschbachii* H. Rob. e *S. uniflora* Ducke. De acordo com o estudo, Wunderlichioideae e Stifftioideae compartilham duas sinapormofias: dez nervuras no fruto e exibem de 100-150 (200) elementos do pápus, arranjados em (três) quatro ou cinco séries; essas características apontam uma possível relação de grupo irmão entre as duas subfamílias.

A posição do gênero *Stifftia* dentro da família é problemática. Se por um lado *Stifftia* é considerado como “gênero primitivo” entre as compostas por apresentar características plesiomórficas como involúcro imbricado, com lobos fortemente revolutos e hábito arborescente (Maguire 1956; Maguire & Wurdack 1957), por outro pode ser considerado derivado dos membros da subtribo Mutisiiane, por apresentar corola actinomorfa, o que também não o relaciona com outros grupos que apresentam essa mesma característica (Robinson 1991).

Bremer (1994) o classificou dentro da tribo Mutiseae, subfamília Cichorioideae e relacionado ao grupo *Stenopadus*; de acordo com Panero & Funk (2002) constituía o “grupo *Stifftia*”, dentro da tribo Mutiseae, não sendo reconhecido, portanto, como subfamília ou tribo. Jeffrey (2006) o elevou como tribo Stifftieae, subfamília Mutisioideae.

Panero & Funk (2007), a partir de estudos moleculares, circunscreveram a subfamília Stifftioideae. Essa classificação foi corroborada por Panero & Funk (2008), e em 2009, Ortiz *et al.*, mantiveram-no na tribo Stifftieae (subfamília Stifftioideae), como um clado órfão.

Tradicionalmente, *Stiffia* pode ser relacionado ao clado Mutiseae (s. l.) que abrange representantes com corola tubular, o que seria justificado por algumas de suas espécies apresentarem estiletes regulosos (*S. chrysantha*), ao mesmo tempo em que pode ser ligado ao clado *Gongylolepis* por essa mesma característica e também por caracteres palinológicos, número de cerdas do pápus, frutos glabros (exceto *Chimantea*) e apêndices agudos do conectivo das anteras, o que ainda o relaciona ao clado *Wunderlichia* (Katinas *et al.* 2008; Tellería 2008; Ortiz *et al.* 2009).

Com relação aos estudos sobre o gênero, Robinson (1991) afirmou que o grupo chamou a atenção de taxonomistas ainda no século XIX, quando Johann Christian Mikan o descreveu em 1820; na ocasião, esse mesmo autor oficializou uma nova espécie, denominada de *Stiffia chrysantha* numa alusão às flores amarelo-alaranjadas.

Esse mesmo autor empreendeu um estudo sobre duas novas espécies do gênero: *Stiffia hatschbachii* e *S. racemosa*; destacou ainda a relação de *Stiffia* e gêneros como *Gongylolepis* Schomb., *Stenopadus* Blake, *Stomatochaeta* (Blake) Maguire & Wundack e *Wunderlichia* Riedel (Robinson 1991).

Stiffia J. C. Mikan é um gênero sul-americano, atualmente composto por oito *taxa*: *Stiffia cayennensis* H. Rob. & B. Kahn, *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan var. *chrysantha*, *Stiffia chrysantha* var. *oligantha* Baker, *Stiffia fruticosa* (Vell.) D. J. N. Hind & Semir (= *S. grazielae* Leitão Filho), *Stiffia hatschbachii* H. Robinson, *Stiffia parviflora* (Leandro) D. Don, *Stiffia racemosa* H. Robinson, *Stiffia uniflora* Ducke. Todos caracterizados pela corola actinomorfa e estiletes glabros (raramente sub-regulosos) (Ortiz *et al.* 2009; Pereira *et al.* 2010).

A maioria das espécies distribui-se pelo Brasil, desde o Amazonas e Amapá ao Paraná, mas há uma espécie endêmica da Guiana Francesa (*Stiffia cayannensis*; Robinson 1991).

As espécies pertencentes a esse gênero habitam bordas e interior das matas, em vegetações do Cerrado e Mata Atlântica. Podem se apresentar como arbustos, trepadeiras ou árvores, exibindo capítulos com pápus bem desenvolvido, frequentemente coloridos, arranjos em cimas axilares ou isolados (Bremer 1994; Pereira *et al.* 2010).

Stiffia chrysantha e *S. fruticosa* encontram-se nas listas de espécies ameaçadas de extinção da flora brasileira; a primeira é indicada como uma espécie vulnerável à extinção, e reconhece-se a falta de dados de ambas as espécies para manejo e conservação (MMA 2008; Nakajima *et al.* 2012).

Apenas três das oito espécies de *Stiffia* tiveram dados moleculares analisados, e as relações evolutivas entre elas não são evidentes. O gênero compartilha algumas características com os membros do seu clado irmão *Gongylolepis*, e há duas hipóteses com relação à origem de ambos: os dois grupos se originaram numa mesma região (o tepui do Escudo das Guianas) ou um evento isolou as populações de um ancestral comum, resultando a evolução separada de cada grupo (Ortiz *et al.* 2009).

Embora os clados de Stifftieae não tenham características apomórficas, uma análise mais aprofundada das características potencialmente plesiomórficas poderá ajudar na resolução deste táxon e no entendimento da evolução da própria família (Ortiz *et al.* 2009).

Uma das ferramentas que podem ser adotadas nessa investigação é a embriologia, que tem sido importante na revelação de inter-relações dos taxa em todos os níveis e suas contribuições têm sido usadas por diversos autores (Johri 1984), uma vez que os caracteres reprodutivos são usualmente constantes dentro de um gênero, funcionando como significativos indicadores da afinidade taxonômica (Davis 1962; Von Teichman & Van Wyk 1991), além de oferecerem outros aspectos que podem ser analisados.

Deste modo, propôs-se um estudo da embriologia de duas espécies do gênero, *Stiffia chrysantha* e *S. fruticosa*, escolhidas em função da ocorrência e distribuição dessas, a fim de

contribuir para a caracterização do grupo e entendimento das relações infragenéricas, buscando caracteres que possam distinguir ou aproximar os grupos a ele relacionados.

Material e métodos

Botões florais, flores em antese e frutos em diferentes estágios de desenvolvimento, de *Stiffia chrysantha* J. C. Mikan e *S. fruticosa* (Vell.) D. J. N. Hind & Semir, foram coletados na cidade de Botucatu, São Paulo, Brasil, fixados em FAA 50 por 48h (Johansen 1940) e conservados em álcool etílico 50% (Berlyn & Miksche 1976).

O material testemunho foi herborizado e incorporado ao *Herbarium Uberlandense* sob os números de registro HUFU 68.004 (*S. chrysantha*) e HUFU 68.005 (*S. fruticosa*).

Foram confeccionadas lâminas permanentes, partindo da desidratação das amostras em série etílica e sua inclusão em 2-hidroxietil-metacrilato (Leica[®]), conforme as orientações do fabricante. Em micrótomo rotativo foram obtidas secções longitudinais e transversais com espessuras de 4–10 µm, que posteriormente foram coradas em azul de toluidina em tampão 0,05% acetato, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964 modificado) e montadas em Entellan[®]. A documentação foi realizada por meio do fotomicroscópio Olympus BX51.

Foram realizados testes histoquímicos utilizando-se: azul de anilina solúvel para evidenciar esporopolenina (Bhandari e Kishori 1973), vermelho de rutênio para polissacarídeos e pectinas (Jensen 1962); floroglucinol acrescido de ácido clorídrico para paredes lignificadas (Sass 1951); Sudan III para substâncias lipídicas; lugol para amido; cloreto férrico acrescido de carbonato de sódio para compostos fenólicos (Johansen 1940) e azul de bromofenol para proteínas (Mazia *et al.* 1953).

A análise da micromorfologia de superfície das cipselas foi realizada com o material seco, montado em suporte de alumínio, metalizado com ouro e examinadas em microscópio eletrônico de varredura Zeiss EVO MA100. As imagens foram obtidas digitalmente.

Os resultados foram descritos ontogeneticamente. Considerando a origem ínfera do ovário, adotou-se para o fruto a definição de pericarpo *s. l.* de Roth (1977). Para a descrição da semente a terminologia utilizada está de acordo com Corner (1976) e Grau (1980), enquanto a caracterização embriológica e do ângulo de inserção das cerdas com relação ao eixo do pápus baseia-se em Johri (1984) e Hickey (1979), respectivamente.

Resultados

Antera

Em estágios iniciais a antera é constituída por tecido meristemático, e nela são distintas a camada parietal primária e a célula arquesporial (Fig. 1a). Em seguida, são distintas a epiderme e adjacente a essa são observadas divisões periclinais na camada parietal primária, que origina as camadas parietais secundárias externa e interna (Fig. 1b).

Posteriormente, ambas as camadas parietais secundárias sofrem divisões transversais e originam o endotécio, duas camadas médias e o tapete (Fig. 1c-d). Antes do final da maturação, a antera já exibe duas tecas e quatro esporângios (Fig. 1c), e é revestida por uma camada epidérmica, cujas células são achatadas periclinamente, e entre as quais são observados tricomas na região entre as anteras (Fig. 1g). As células do endotécio são cuboides, com espessamento radial (Fig. 1i). As camadas médias são comprimidas e reabsorvidas (Fig. 1e-g). O tapete permanece intacto a maior parte do desenvolvimento, contudo, a partir do momento em que ocorre a vacuolização dos microsporos começa a ser absorvido, perdendo as paredes de suas células, ao mesmo tempo em que exibe pequenos corpúsculos de Ubisch (Fig. 1h; j). Nesta fase são observados cristais no endotécio e no conectivo (Fig. 1h).

A microsporogênese inicia-se com a divisão das células arqueporiais que originam microsporocitos por meio de citocinese simultânea (Fig. 1b-f); em seguida, inicia-se a microgametogênese, com os microsporos arranjados em tétrades tetraédricas (Fig. 1g). Os grãos de pólen em dispersão são tricolporados, com exina e intina espessas e apresentam duas células (uma vegetativa e outra generativa) (Fig. 1k) e são liberados através da abertura longitudinal lateral das anteras (Fig. 1l).

Ovário

O ovário de *Stiffia* é ínfero, bicarpelar e unilocular (Fig. 2a-c). A epiderme externa é unisseriada, cuticularizada, composta por células com núcleos proeminentes; nesse tecido, algumas células apresentam divisões anticlinais, oblíquas e periclinais (Fig. 2e-f) e diferenciam-se em tricomas glandulares bisseriados (Fig. 2g-i) que permanecem até o fruto maduro (Fig. 2j-k). As células das camadas externas do mesofilo ovariano são maiores que as da epiderme, com pouco espaço intercelular, ao contrário das camadas mais internas (Fig. 2d). No mesofilo são observados dez feixes vasculares, acrescidos de dois feixes paralelos e próximos ao tecido de transmissão (Fig. 2c-d). A epiderme interna do ovário é composta por uma única camada de células justapostas e alongadas longitudinalmente, recobertas por cutícula delgada e ornamentada (Fig. 2b; d).

Óvulo

O óvulo é anátropo, unitegumentado, tenuinucelado (Fig. 2a; c) com placentação basal. A epiderme externa do tegumento é unisseriada, composta por células achatadas radialmente e alongadas longitudinalmente, com núcleo pouco volumoso (Fig. 2d). O mesofilo é composto por cerca de vinte camadas de células, que exibem formatos diferentes e mostram-se menores na porção interna. A vascularização é feita por um feixe vascular que se estende desde o

funículo até à calaza. A epiderme interna, caracterizada como endotélio, é composta por uma a duas camadas de células alongadas, de citoplasma denso e núcleo volumoso (Fig. 2d).

Na porção basal da rafe, é observada a proliferação de um conjunto de células da epiderme externa do óvulo (Fig. 3a-b); que se dividem anticlinalmente (Fig. 3c) e, em seguida, aumentam em comprimento e volume (Fig. 3d). Enquanto isso, na região da micrópila é observado um grupamento de células de conteúdo denso que se alongam longitudinalmente (Fig. 3a-c), e que obstruem a região micropilar (Fig. 3d).

A megasporogênese tem início quando, no nucelo, uma célula arquesporial (Fig. 4a-c) diferencia-se em célula-mãe de megasporo (Fig. 4d), que por sua vez dá origem a uma tétrade de megasporos, dos quais o calazal é o funcional (Fig. 4e-f). Esse aumenta de volume (Fig. 4g-h) dando início à megagametogênese e se divide mitoticamente, originando uma fase binucleada, (Fig. 4i), que por nova mitose incompleta forma quatro núcleos que se pareiam, metade no polo calazal e metade micropilar, (Fig. 4j-k); a partir deles, nova cariocinese produz oito núcleos, que ao final compõem o megagametofito maduro, organizado em três antípodas (dispostas linearmente no polo calazal), uma célula média com dois núcleos, duas sinérgidas e a oosfera no polo micropilar (Fig. 4l-n). Nas sinérgidas é observada a região de transferência do aparato filiforme (Fig. 4o).

Durante a fecundação, o tubo polínico percorre a micrópila e o endosperma celular e o zigoto são formados (Fig. 5a).

Fruto e semente

No fruto maduro, o exocarpo uniestratificado é constituído por células alongadas radialmente, recobertas por cutícula delgada e ornamentada, com face periclinal externa espessa, e poucos tricomas glandulares (Fig. 2j-k; 5b-c). O mesocarpo externo é formado por células volumosas e pouco espaço intercelular e é multiplicativo na região do carpopódio,

enquanto o interno é aerenquimático. O endocarpo, nesta fase, foi em sua maior parte rompido em virtude do alongamento excessivo, mantendo-se íntegro somente na porção do tecido de transmissão (Fig. 5b; d).

Durante a dispersão, o pericarpo consiste do exocarpo intacto e de células remanescentes do mesocarpo externo e interno; nele estão imersos cerca de dez feixes vasculares, e não são distintas costelas (Fig. 5e-h).

Os cristais observados no mesofilo do ovário e do óvulo persistem no pericarpo e também no tegumento da semente (6a).

Na semente madura, as faces anticlinais das células da exotesta apresentam espessamento lignificado (Fig. 6a-b). A mesotesta e a endotesta tornam-se colapsadas (Fig. 5h, 6b). O sistema vascular do tegumento da semente de *Stiffia* exibe o feixe rafeal bem diferenciado, com xilema e floema distintos, e estende-se até a região calazal. Na base da semente, são observados tricomas tectores de origem funicular, formados a partir da diferenciação de um grupo de células epidérmicas (Fig. 3e-f).

O endosperma persistente é escasso, consistindo de uma a duas camadas de células (Fig. 5h), que circundam o embrião reto, rico em lipídios (Fig. 5f), que apresenta plúmula pouco diferenciada e cotilédones plano-convexos que ocupam a maior parte da cavidade da semente.

O pápus é persistente, com superfície lisa, formato cilíndrico, e constituído de cerca de cinco a seis séries de células periféricas que projetam-se para fora; as cerdas são cilíndricas e o ângulo de inserção dessas com relação ao eixo do pápus não excede 45° (Fig. 6d-e); no ápice as cerdas são mais congestionadas (Fig. 6f-g) e reagem positivamente ao Sudan III (Fig. 6h) e ao vermelho de rutênio (Fig. 6i). O carpopódio é curto, e em sua base o exocarpo apresenta espessamento (Fig. 6j-k).

Discussão

As características do androceu observadas em *Stiffia chrysantha* e *S. fruticosa* como antera tetrasporangiada e biteca são as usuais para a família (Davis 1968; Johri *et al.* 1992).

O tipo de desenvolvimento dos estratos parietais da antera é do tipo Básico, contrastando com a literatura que apresenta o tipo Dicotiledôneo como o característico de Asteraceae (Davis 1966; Johri *et al.* 1992).

As células-mãe de microsporo em *Stiffia* não formam parede durante a fase da divisão meiótica constituindo, portanto, citocinese simultânea (Maheshwari 1950; Davis 1968; Bhandari 1984). Liu *et al.* (2012) em seus estudos sobre a microsporogênese e microgametogênese de *Ambrosia artemisiifolia* (Heliantheae) descrevem a formação de uma fase intermediária semelhante às díades, porém os autores a classificam como citocinese sucessiva. A maioria das eudicotiledôneas (incluindo as Asteraceae) apresenta citocinese do tipo simultânea (raras exceções) sendo, portanto a citocinese sucessiva plesiomórfica para Angiospermas (Davis 1966; Furness *et al.* 2002; Furness & Rudall 2004).

O endotécio é fibroso e exhibe espessamento do tipo radial (Johri *et al.* 1992). Na família (incluindo Mutisieae *s. l.*) o espessamento mais comum é o tipo polarizado, exceto nas tribos Eupatorieae (Dormer 1962; Franca *et al.* 2015), Astereae, Anthemidieae e Senecioneae (Dormer 1961).

Em *Stiffia chrysantha* o tapete é composto por uma única camada de células, contudo esse padrão é interrompido por regiões nas quais são observadas divisões periclinais, mas que não se estendem por toda a camada do tapete; esse comportamento é observado em *Carthamus tinctorius* L. (Cardueae) e pode estar relacionado à nutrição dos microsporos (Yeung *et al.* 2011).

O tapete é do tipo secretor, uma vez que suas células permanecem na periferia do lóculo até o momento em que são produzidos os microsporos uninucleados (Gupta & Nanda 1972;

Bhandari 1984). Essa característica está presente em *Ainsliaea aptera* (tribo Pertyeae; Kapil & Sethi 1962), *Emilia flammea* (tribo Senecioneae; Prakasa Rao *et al.* 1979), *Platycarpha carlinoides* (tribo Platycarpha; Ahlstrand 1979), *Sonchus arvensis* e *S. asper* (tribo Cichorieae; Kaul *et al.* 1975).

Tal classificação é corroborada pela observação dos corpúsculos de Ubisch, que estão diretamente relacionados ao tapete do tipo secretor (Heslop-Harrison 1968), e cuja composição (esporopolenina) é similar à parede dos grãos de pólen (Bhandari e Kishori 1973); os corpúsculos podem estar presentes tanto no tapete quanto na parede polínica (Ubisch 1927).

Gupta & Nanda (1972), em análises feitas com *Cosmos bipinnatus* Cav. e *Helianthus annuus* L. (Coreopsidae) classificaram o tapete como ameboide (ou periplasmodial) e não relataram a presença de corpúsculos.

Alguns autores consideraram a presença dos corpúsculos uma informação taxonômica valiosa, contudo, há divergências (Huysmans *et al.* 1998). Banerjee (1967), por exemplo, apoia a utilização taxonômica em gramíneas, a partir do tamanho, formato, e variedade entre as espécies. O que é comprovado em Chloanthaceae, que era comumente incluída em Verbenaceae (Raj & El-Ghazaly 1987; Huysmans *et al.* 1998). Inclusive, Huysmans *et al.* (1997) em seus estudos delimitam estados de caractere para os corpúsculos em Cinchonoideae-Rubiaceae com base em observações feitas por meio de microscopia eletrônica de varredura, e concluem que os corpúsculos podem ser usados a nível genérico e de tribo.

Contudo, algumas ressalvas devem ser feitas com relação à aplicabilidade taxonômica, uma vez que pode haver variações, como diferentes tipos de corpúsculos entre as espécies, como também sua ausência (Huysmans *et al.* 1998).

Nas espécies de *Stiffia* estudadas, a deiscência da antera é lateral, liberando o grão de pólen bicelular, como em *Lecocarpus decaisne* (aliança Heliantheae; Eliasson 1971), ao contrário do que ocorre comumente na família, que é o grão de pólen tricelular (Johri *et al.* 1992).

Ocasionalmente em *S. fruticosa* grãos de pólen são liberados contendo uma única célula. Casos em que os grãos de pólen são liberados ainda imaturos podem estar relacionados a estratégias evolutivas das plantas, ou a escassez de nutrientes, como apontado para *Eupatorium* (Eupatorieae) por Skvarla *et al.* (2003).

A presença de cristais estiloides no endotécio e no conectivo das anteras, observada neste trabalho, é comum em Asteraceae. Em *Helianthus annuus* L. e *H. tuberosus* (Heliantheae), cristais estão marcadamente presentes no conectivo e endotécio, onde o formato de cristal mais comumente observado é o estiloide (Horner 1977; Meric & Dane 2004; Meric 2009).

Com relação ao gineceu, as características como óvulo anátropo, unitegumentado e tenuinucelar estão de acordo com aquelas descritas para a família (Davis 1966; Johri *et al.* 1992).

Em *Stiffia*, o tecido arquesporial feminino é unicelular, o que é comum para a família (Pullaiah 1981, Johri *et al.* 1992), e eventualmente são observadas duas células arquesporais, assim como em *Dasyphyllum brasiliense* e em *Schlechtendalia luzulaefolia* (Barnadesioideae; Costa 2014), porém em casos excepcionais como em *Launaea nudicaulis* (Cichorieae) são vistas de duas a oito células desse tipo (Chikkannaiah & Hiremath 1982).

A degeneração da epiderme nucelar, simultânea à fase de diferenciação do megasporo funcional, ocorre em muitos membros da família (Pullaiah 1981).

O megagametofito de ambas as espécies é monospórico, e seu desenvolvimento é do tipo *Polygonum*, que é o principal entre as compostas. No entanto, há relatos de

megagametofitos do tipo *Allium* (Millerieae, Gnaphalieae, Anthemideae, Astereae) *Adoxa* (*Rudbeckia hirta*, Heliantheae), *Frutillaria* (Heliantheae) e *Drusa* (Anthemideae, Astereae, Gnaphalieae) (Davis 1966, Johri *et al.* 1992). Em *Chrysanthemum*, inclusive, observa-se a formação tanto do tipo *Drusa* quanto *Allium* (Davis 1966), esse último também observado em *Dasyphyllum brasiliense* (Costa 2014).

Como frequentemente ocorre, nas sinérgides de *Stiffia chrysantha* e *S. fruticosa* foi observado o aparato filiforme. Suas possíveis funções são de absorver nutrientes das paredes celulares, secretar substâncias quimiotrópicas para atrair o tubo polínico e servir de passagem para a entrada desse (Lersten 2004). Em espécies apomíticas de *Taraxacum* (Cichorieae) as sinérgides persistentes podem desempenhar um papel na nutrição do embrião em desenvolvimento (Płachno *et al.* 2014).

Em *Stiffia*, as antípodas não permanecem após a fecundação, assim como em outros membros de Mutisieae, à exceção de *Ainsliaea* (Pertyoideae, tribo Pertyeae) em que as antípodas continuam até a fase de embrião globular (Kapil & Sethi 1962).

A diferenciação do endotélio nas espécies estudadas ocorre durante o estágio de tétrade de megasporos, assim como em *Erigeron bonariensis* e *Felicia bergeriana* (Astereae; Sharma & Murty 1978). O endotélio é a epiderme interna do óvulo e se distingue em uma camada especializada de células alongadas radialmente com citoplasma denso e proeminente. Entre suas funções, destaca-se a transferência de nutrientes do tegumento para o megagametofito, entre outras (Kapil & Tiwari 1978). Normalmente é constituído por uma única camada de células, mas ocasionalmente pode se tornar bisseriado ou multisseriado, o que é constante em Asteraceae (Bouman 1984).

Nos óvulos das espécies estudadas, preenchendo a micrópila é observado o obturador, de origem é funicular. Esse pode diferir em estrutura e origem: em óvulos com funículo distinto, o obturador tem geralmente origem funicular, enquanto que, em óvulos sésseis, é

derivado da placenta ou da combinação da placenta e funículo. Pode ser proeminente, muitas vezes subdérmico, protuberante, coberto por pelos secretores, ou simplesmente uma região papilosa de camada epidérmica (Tilton & Horner 1980, Werker 1997).

Peterson *et al.* (1979), em pesquisa detalhada da ultraestrutura desse tecido, caracterizam suas células como sendo de transferência. Tais unidades estão envolvidas no transporte a curta distância dos metabólitos e/ou da secreção de substâncias quimiotrópicas para o crescimento do tubo polínico. Comumente o obturador se degenera após a fecundação (Berg 1959, Johri 1984), porém, em *Stiffia* é persistente em fases iniciais do desenvolvimento da semente.

Ainsliaea aptera (Pertyeae) também apresenta obturador, o que, segundo Kapil & Sethi (1962), não é muito comum para a família. Contudo, Dahlgren (1920, 1924) mencionou a presença de pelos no canal da micrópila de *Lactuca muralis* (Cichorieae) e *Mutisia candolliana* (Mutisieae).

São observados cristais prismáticos (Dormer 1961) no mesofilo do ovário, do óvulo, do pericarpo e no tegumento da semente. Em Asteraceae, os cristais presentes nos ovários são compostos em sua maioria de oxalato de cálcio. Em *Stiffia* sua formação ocorre antes da antese, assim como em *Centaurea* (Dormer 1961).

Nas espécies estudadas, a quantidade de cristais no pericarpo é consideravelmente menor se comparadas ao ovário, restringindo-se em sua maioria ao tegumento da semente. Dormer (1961) descreveu a presença de cristais na camada parenquimática de frutos, assim como Drury & Watson (1966), que ainda relatam a existência desses na parede externa do ovário. Em *Stiffia*, os cristais não estão presentes na epiderme das cipselas, porém, em *Polymnia macroscypha* (Polymnieae) esses podem ser observados nesse tecido (Saenz 1981).

Tricomas glandulares bisseriados estão presentes em *Stiffia* na epiderme externa do ovário e do fruto, e tricomas tectores na base de sementes. Entre os diferentes tipos de

tricomas existentes nos frutos de Asteraceae, é de particular importância o tipo característico da família, denominado *Zwillingshaare* (*twin hairs*; Kraus 1867). Ainda no século XIX, Macloskie (1883) afirmou que os tricomas podem ser 'duplos' e, em seus estudos com *Senecio vulgaris* (Senecioneae), esses se bifurcam, e podem ser multicelulares e apresentar elatérios. O autor menciona a existência dessas estruturas em Asteroideae, Vernonieae, Eupatorieae, Helenoideae, Arctotideae, Cynaroideae e Mutisieae, e que esses 'tricomas duplos' normalmente se bifurcavam, muitas vezes de forma desigual.

Em *Stiffia*, a estrutura inicial dos tricomas bisseriados assemelha-se àquela descrita por Hess (1938), no qual o tipo básico é constituído por um complexo de quatro células: duas células basais e duas apicais, a partir das quais outros tipos de tricomas se diferenciam, tanto unicelulares quanto pluricelulares. Desse modo, embora os tricomas das espécies não se bifurquem, eles constituem *twin hairs*.

No estudo da ontogênese de tricomas glandulares de Heliantheae (subtribo Madinae), por exemplo, constata-se que mesmo os mais complexos tricomas multicelulares glandulares, apresentam uma mesma origem básica, semelhante àquela proposta por Hess (1938) pois em estágios iniciais a estrutura bisseriada simples está presente (Carlquist 1958).

Em sementes maduras os tricomas são células mortas, que podem ter se desenvolvido durante a ontogenia do óvulo ou após a fecundação. No entanto, a presença deles em sementes é pouco frequente, sendo característicos de algumas famílias como Malvaceae, Asclepiadaceae e Salicaceae, enquanto aparece esporadicamente ou é ausente em outras (Werker 1997).

Sua função pode estar relacionada à dispersão, o que não é o caso das espécies aqui estudadas, uma vez que a unidade de dispersão é o fruto, ou podem ser formas transicionais entre pelos e outras estruturas como arilos e asas (Werker 1997).

Tricomas podem ser caracteres taxonômicos importantes, pois sua diversidade pode coincidir com problemas taxonômicos e corroborar com classificações (Tadesse *et al.* 1995, Davies & Facher 2001). Sobhan *et al.* (2012) em estudo sobre a diversidade de tricomas na superfície da cipsela de tribos basais de Asteraceae conclui que a nível genérico e infragenérico os tricomas são úteis, desde que outros dados morfológicos (como estilopódio, pápus, carpopódio, pericarpo, entre outros) sejam acrescentados.

Em *Stiffia*, a presença de um estrofiolo poderia classificá-la como semente com arilo (Corner 1976; Van der Pijl 1982).

O termo estrofiolo é controverso, e tem sido usado num sentido mais amplo como uma excrescência na rafe (Van der Pijl 1972, Fahn 1990). Para as leguminosas, é citado num sentido mais restrito como uma zona elevada da rafe que geralmente aparece externamente como uma estrutura em forma de lente, próxima ao hilo (Gunn 1981). Essa estrutura também tem recebido vários nomes, como "plage subhilar", marca rafeal, traço rafeal, "rapheole" e "lens" (Cavanagh 1980; Werker 1997).

O estrofiolo pode variar quanto ao tamanho, formato, ao grau de saliência em relação à superfície da semente, à natureza das células que o constituem, e quanto à sua coloração (Werker 1997).

Pitot (1935) sugeriu que o estrofiolo deve desempenhar um papel no suporte e proteção, e que funcione como um contrapeso para o crescimento da semente. As células epidérmicas do estrofiolo podem ser mais alongadas ou mais curtas que as demais da testa. Também tem sido proposto, que em muitas espécies ele se torna eventualmente o sítio de entrada da água (Hamly 1932, Tran 1979, Gunn 1981) e que controla a taxa de movimento dessa para o interior da semente (Manning & Van Staden 1987). Contudo, o estrofiolo não é, necessariamente, funcional em todas as espécies (Lersten *et al.* 1992).

A presença do estrofiolo não é comumente citada em trabalhos da família. Contudo, em *Cooperhookia* (Goodeniaceae; grupo irmão de Asteraceae + Calyceraceae) esse apêndice é tido como uma redução da ala da semente envolvido na dispersão dessa (Gustafsson *et al.* 1996).

Com relação ao tipo de endosperma, tanto o endosperma nuclear quanto o celular são comuns para Asteraceae; em Mutisieae *s.l.* é relatado o tipo nuclear (*Gerbera*) (Devi 1957, Kapil & Sethi 1962).

A semente é albuminosa e o endosperma escasso, tal característica já é conhecida desde 1849 para as Compostas. Em todas as tribos, o embrião é envolto por uma ou três camadas de endosperma, que consiste de células vivas ricas em proteínas e óleos (Johri *et al.* 1992).

O espessamento das paredes anticlinais das células da testa da semente de *Stiffia* o coloca no subgrupo Mutisia, concordando com a classificação proposta por Grau (1990), e de certa forma refletindo a classificação proposta por Cabrera (1977).

O sistema vascular do tegumento da semente de *Stiffia* exibe o feixe rafeal bem diferenciado, com xilema e floema distintos, e estende-se até a região calazal.

O tipo de vascularização observado em *Stiffia* não consta nos trabalhos de Corner (1976) que classifica três tipos de vascularização nas sementes de Asteraceae: um único cordão que se estende do funículo até a micrópila, um cordão com ramificações pós-calazais e dois cordões funiculares, que se dividem uma vez e emitem vários pequenos cordões pós-calazais

Venkateswarlu (1941) afirmou que a vascularização seminal pode ser variável na família. Em *Ainsliaea aptera* (Pertyoideae, Pertyeae) a vascularização estende-se até quase a micrópila (Kapil & Sethi 1962), em *Schlechtendalia luzulifolia* (Barnadesioideae) segue da rafe até a antirrafe chegando próximo à micrópila (Mello *et al.* 2009), em Eupatorieae foram descritos três tipos diferentes de vascularização em apenas seis espécies (Marzinek 2008), e

em *Gaillardia picta* (Helenieae), *Eclipta erecta* (aliança Heliantheae) e *Launaea pinnatifida* (Cichorieae) o feixe vascular vai até à calaza (Venkateswarlu 1941).

Não foi estabelecido se os cordões vasculares que terminam na calaza é o estado de caráter mais primitivo entre as Angiospermas (Werker 1997), desse modo, até mesmo dentro da família é necessário ampliar os estudos sobre a evolução da vascularização seminal das compostas (Marzinek 2008; Marzinek & Oliveira 2010).

O pericarpo parenquimático das cipselas de *Stiffia* é semelhante ao de outros grupos da família, e sua estrutura pode estar relacionada à esclerificação da exotesta (Werker 1997). Em frutos de *Dasyphyllum brasiliense* e *Schlechtendalia luzulaefolia*, o pericarpo e a testa da semente exibem organização parenquimática. Tal disposição é tida como característica de Barnadesioideae e plesiomórfica para a família (Costa & Oliveira 2011, Mello *et al.* 2009).

Em *Stiffia*, o endocarpo é ausente em frutos em dispersão, assim como em frutos jovens de Astereae (Julio 2008) e Eupatorieae (Ritter & Miotto 2006; Marzinek 2008). Em *Schlechtendalia luzulaefolia*, por outro lado, o endocarpo é tido como descontínuo (Mello *et al.* 2009).

O ângulo de divergência das projeções com relação ao eixo do pápus é estreito (angulação inferior a 45°; Hickey 1979), e o número de séries de cerdas do pápus está de acordo para Stifftioideae (Roque & Funk 2013).

O carpópódio é curto e simétrico, assim como em *Crepis japonica* (L.) Benth (Cichorieae) e *Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. (Tageteae), conforme relataram Frangiote-Pallone & Souza (2014).

Com relação às costelas do pericarpo, Roque e Funk (2013) relatam que as costelas de *Stiffia*, *Hyaloseris* e *Dinoseris* são indistintas, e em outros membros de Stifftieae, *Achnopogon*, *Duidaea* e *Gongylolepis*, apresentam dez costelas, enquanto em Calyceraceae esse caractere é ausente.

Marzinek *et al.* (2010) em estudo sobre as costelas em Eupatorieae concluíram que o número de costelas está mais relacionado à posição do fruto no capítulo que à ocorrência de feixes vasculares. Em Stifftieae, a ausência de costelas pronunciadas pode estar ligada a relação número de flores pelo tamanho do capítulo.

As espécies estudadas são muito similares entre si, o que reflete a constância dos caracteres embriológicos.

A presença de anteras tetrasporangiadas e bitecas, endotécio fibroso, presença de cristais na antera, tapete secretor, citocinese simultânea, óvulo anátropo, unitegumentado e tenuinucelar, endotécio, arquespório uni ou bicelular, megagametofito do tipo *Polygonum*, fertilização porogâmica, endosperma celular e persistente, embrião reto e plúmula pouco evidente, bem como tricomas bisseriados no fruto, são características compartilhadas por *Stifftia* com o restante da família.

Já as características apresentadas nesse trabalho como desenvolvimento das camadas parietais do tipo básico, grãos de pólen dispersos com duas células, a vascularização do óvulo que se estende apenas até à calaza, presença de obturador, pericarpo parenquimático com costelas pouco proeminentes, semente com estrofíolo e tricomas na base, diferenciam o gênero dos demais da família, e podem indicar caracteres plesiomórficos para Asteraceae.

Referências Bibliográficas

- Ahlstrand L. 1979. Embryology of *Arctotideae gundeliinae* (Compositae). Botaniska Notiser 132: 377-380.
- Banerjee UC. 1967. Ultrastructure of the tapetal membranes in grasses. Grana 7: 365-377.
- Barroso GM, Peixoto AL, Costa, CG, Ichaso CLF.; Guimarães EF, Lima HC. 1991. Sistemática de Angiospermas do Brasil. 3ª edição. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa.

- Batalha MA, Mantovani W. 2001. Floristic composition of the cerrado in the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, Southeastern Brazil). *Acta Botanica Brasilica* 15: 289-302.
- Berg RY. 1959. Seed dispersal, morphology, and taxonomic position of *Scoliopus* Liliaceae. *Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse 4*: 1-56.
- Berlyn GP, Miksche JP. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa, University Press.
- Bhandari NN, Kishori R. 1973. Development of tapetal membrane and Übisch granules in *Nigella damascena*: a histochemical approach. *Beitrage zur Biologie der Pflanzen* 49: 59–72.
- Bhandari NN. 1984. The microsporangium. In: Johri BM. 1st. edn. Embryology of angiosperms. Berlin, Springer-Verlag. p. 53-121.
- Bouman F. 1984. The ovule. In: Johri BM. 1st. edn. Embryology of angiosperms. Berlin, Springer-Verlag. p. 123-157.
- Bremer K. 1994. Asteraceae. Cladistics and classification. Portland, Timber Press.
- Cabrera AL. 1977. Mutisieae - Systematic review. In: Heywood VH, Harborne JB & Turner BL (eds.) The Biology and Chemistry of the Compositae. 2nd. edn. London, Academic Press. p. 1039–1066.
- Carlquist S. 1958. Anatomy of the Guayana Mutisieae Part II. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10: 157–184.
- Cavanagh AK. 1980. A review of some aspects of the germination of acacias. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 91: 161-180.
- Chikkannaiah PS, Hiremath BS. 1982. Embryological studies in *Launaea nudicaulis* Hook. *Proceedings of the Indian Academy of Science (Plant Science)* 91: 519–527.

- Corner EJH. 1976. The seeds of Dicotyledons. 1st. edn. Cambridge, Cambridge University Press.
- Costa PK, Oliveira JMS. 2011. Caracterização estrutural do fruto de *Dasyphyllum brasiliense* (Spreng) Cabrera (Barnadesioideae, Asteraceae) com considerações evolutivas. *Iheringia Série Botânica* 66(2): 277–282.
- Costa PK. 2014. Aspectos da ontogenia, ginosporogênese e ginogametogênese em *Dasyphyllum brasiliense* (Spreng.) Cabrera e *Schlechtendalia luzulaefolia* Less. (Barnadesioideae-Asteraceae). Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Santa Maria, Brasil.
- Dahlgren. 1920. Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endosperm-bildung. Austria, Zeitschrift für Botanische.
- Dahlgren. 1924. Studien über die Endosperm-bildung der Kompositen. Sweden, Svensk Botanisk Tidskrift.
- Davis GL. 1962. Embryological studies in the Compositae. I. Sporogenesis, gametogenesis, and embryogeny in *Cotula australis* (Less.) Hook. F. *Australian Journal of Botany* 10:1-12.
- Davis GL. 1966. Systematic Embryology of the Angiosperms. (1 ed). New York, John Wiley & Sons.
- Davis GL. 1968. Systematic Embryology of the Angiosperms. New York, John Wiley & Sons.
- Davies AMR, Facher E. 2001. Achene hairs and their diversity in the genus *Chaetanthera* Ruiz & Pav. (Mutisieae, Asteraceae). *Sendtnera* 7: 13-33.
- Devi MH. 1957. Embryological studies in Compositae III *Gerbera jamesonii* Bolws. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences* 46B: 68-74

- Dormer KJ. 1961. The fibrous layer in the anthers of Compositae. *New Phytologist* 61(2): 150-153.
- Drury DG, Watson L. 1966. Taxonomic implications of a comparative anatomical study of Inuloideae - Compositae. *American Journal of Botany* 53:828-833
- Eliasson U. 1971. Studies in Galapagos plants. X. The genus *Lecocarpus decaisne*. *Svensk Botanisk Tidskrift* 65: 245–277.
- Fahn A. 1990. Plant anatomy. (4.Ed). Pergamon Press, Oxford.
- Franca RO, De-Paula OC, Carmo-Oliveira R, Marzinek. 2015. Embryology of *Ageratum conyzoides* L. and *A. fastigiatum* R.M. King & H. Rob. (Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica* 29(1): 8-15.
- Frangiote-Pallone S, Souza AS. 2014. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 62-77.
- Funk VA, Susanna A, Stuessy T, Bayer R. 2009. Systematics, Evolution, and Biogeography of the Compositae. Vienna, IAPT.
- Furness CA, Rudall PJ, Sampson FB. 2002. Evolution of microsporogenesis in Angiosperms. *International Journal of Plant Science* 163: 235–260.
- Furness CA, Rudall PJ. 2004. Pollen aperture evolution – a crucial factor for Eudicot success? *Trends in Plant Science* 9: 1360-1385.
- Grau J. 1980. Die Testa der Mutisieae und ihre systematische Bedeutung. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München* 16: 269-332.
- Gunn CR. 1981. Seeds of the Leguminosae. In: Polhill RM, Raven PH. *Advances in legume systematics*. Kew, Crown Copyright. p. 913-926.
- Gupta SC, Nanda K. 1972. Occurrence and histochemistry of the anther tapetal membrane. *Grana* 12: 99-104.

- Gustafsson MHG, Backlund A, Bremer B. 1996. Phylogeny of the *Asterales* sensu lato based on rbcL sequences with particular reference to the Goodeniaceae. *Plant Systematics and Evolution* 199: 217-242.
- Hamly DH. 1932. Softening of the seeds of *Melilotus alba*. *Botanical Gazette* 93: 345-375.
- Heslop-Harrison J. 1968. Pollen wall development. *Science* 161: 230-237.
- Hess R. 1938. Vergleichende untersuchungen über die zwillingshaare der Compositen. *Botanische Jahrbucher fur systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 68: 435-496.
- Hickey LJ. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalf CR, Chalk L. (Eds.). *Anatomy of the dicotyledons*. Claredon Press, Oxford p. 25-39.
- Horner HT. 1977. A comparative light and electron microscopic study of microsporogenesis in male-fertile and cytoplasmic male-sterile sunflower (*Helianthus annuus*). *American Journal of Botany* 64:745-759.
- Huysmans S, El-Ghazaly G, Nilsson S, Smets E. 1997. Systematic value of tapetal orbicules: A preliminary survey of the Cinchonoideae (Rubiaceae). *Canadian Journal of Botany* 75: 815-826.
- Huysmans S, El-Ghazaly G, Smets E. 1998. Orbicules in Angiosperms: morphology, function, distribution, and relation with tapetum types. *The Botanical Review* 64: 240-272.
- IBGE 2004. Disponível em <ftp://ftp.ibge.gov.br/Cartas_e_Mapas/Mapas_Murais/>. Acessado em: julho 2013.

- Jeffrey C. 2006. Compositae: introduction with keys to tribes. In: Kadereit JW, Jeffrey C. The families and genera of vascular plants (K. Kubitzki – series editor), Flowering plants: Eudicots: Asterales. Berlin, Springer 8: 61-77.
- Jensen WA. 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. San Francisco, W.H. Freeman.
- Johansen DA. 1940. Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill.
- Johri BM. 1984. Embryology of angiosperms. Berlin, Springer-Verlag.
- Johri BM, Ambegaokar KB, Srivastava PS. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. Berlin, Springer-Verlag.
- Julio PGS. 2008. Morfoanatomia e ontogênese de frutos e sementes de espécies de Astereae e Heliantheae (Asteraceae). Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Brasil.
- Kapil RN, Sethi SB. 1962. Gametogenesis and seed development in *Ainsliaea aptera*. Phytomorphology 12: 222-234.
- Kapil RN, Tiwari SC. 1978. The integumentary tapetum. The Botanical Review 44:457-490.
- Katinas L, Pruski JF, Sancho G, Telleria MC. 2008. The subfamily Mutisioideae (Asteraceae). Botanical Review 74: 469-716.
- Kaul V, Dathan ASR, Singh D. 1975. Embryological studies in the genus *Sonchus*. The Journal of Indian Botany Society 54: 238–245.
- Kraus G. 1867. Über den Bau trockner Pericarprien. Jahrbücher für wissenschaftliche. Botanik 5: 83-126.
- Lersten NR, Gunn CR, Brubaker CL. 1992. Comparative Morphology of the Lens on Legume (Fabaceae) Seeds, with Emphasis on Species in Subfamilies Caesalpinioideae and Mimosoideae. (Washington, DC: United States Department of Agriculture) 44. (Technical Bulletin No. 1791).

- Lersten NR. 2004. Flowering Plant Embryology. Iowa, USA, Blackwell Publishing.
- Liu JX, Wang M, Chen BX, Jin P, Li JY, Zeng K. 2012. Microsporogenesis, microgametogenesis, and pollen morphology of *Ambrosia artemisiifolia* L. China. Plant Systematics and Evolution 298: 43–50.
- Macloskie G. 1883. Achenial hairs and fibers of Compositae. American Naturalist 17: 31–36.
- Maguire B. 1956. Distribution, endemism, and evolution patterns among Compositae of the Guayana Highland of Venezuela. Proceedings of the American Philosophical Society 100: 467–475.
- Maguire B, Wurdack JJ. 1957. Compositae. In: Maguire B, Wurdack JJ & collaborators. The botany of the Guayana Highland-II, eds., Memoirs New York Botanical Garden 9(3): 366-392.
- Maheshwari P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. New Dehli, Tata McGraw-Hill.
- Manning JC, Van Staden J. 1987. The development and mobilization of seed reserves in some African orchids. Australian Journal of Botany 35: 343–353.
- Marzinek J. 2008. Aspectos estruturais de órgãos reprodutivos de seis espécies de Eupatorieae (Asteraceae), com ênfase na ontogênese das cípselas e sementes. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista, Brasil.
- Marzinek J, De-Paula OC, Oliveira DMT. 2010. The ribs of Eupatorieae (Asteraceae): of wide taxonomic value or reliable characters only among certain groups? Plant Systematics and Evolution 285: 127–130.
- Marzinek J, Oliveira DMT. 2010. Structure and ontogeny of the pericarp of six Eupatorieae (Asteraceae) with ecological and taxonomic considerations. Anais da Academia Brasileira de Ciências 82: 279–291.

- Mazia JC, Bremer PA, Alfer, M. 1953. The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromophenol blue. *Biological Bulletin* 104: 57-67.
- Mello MC, Fior CS, Oliveira JMS. 2009. Anatomia do fruto de *Schlechtendalia luzulifolia* Less. (Barnadesioideae, Asteraceae Bercht. & J. Presl). *Iheringia Série Botânica* 64(1): 77-80.
- Meric C, Dane F. 2004. Calcium oxalate crystals in floral organs of *Helianthus annuus* L. and *H. tuberosus* L. (Asteraceae). *Acta Biologica Szegediensis* 48(1-4): 19-23.
- Meric C. 2009. Calcium oxalate crystals in *Aster squamatus* and *Bellis perennis* (Asteraceae: Astereae). *Phytologia Balcanica* 15(2): 255-259.
- MMA. 2008. Reconhece como espécies da flora brasileira ameaçada de extinção aquelas constantes do Anexo I e reconhece como espécies da flora brasileira com deficiência de dados aquelas constantes do Anexo II a esta Instrução. IN – Instrução Normativa, n. 6, p.55. Disponível em: http://www.mma.gov.br/estruturas/ascom_boletins/_arquivos/83_19092008_034949.pdf. Acesso em 14 de agosto de 2013.
- Nakajima JN, Semir J. 2001. Asteraceae do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24(4): 471-478.
- Nakajima JN, Junqueira TV, Freitas FS, Teles AM. 2012. Comparative analysis of red lists of the Brazilian flora: Asteraceae. *Rodriguésia* 63(1): 39-54.
- O'Brien TP, Feder N & McCully ME. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368-373.
- Ortiz J, Bonifacino M, Crisci JV, Funk VA, Hansen HV, Hind DJN, Katinas L, Roque N, Sancho G, Susanna A, Tellería MC. 2009. The basal grade of Compositae: Mutisieae (*sensu* Cabrera) and Carduoideae. In: Funk VA, Susanna A, Stuessy T, Bayer R, eds. *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Vienna, IAPT. p. 193–213.

- Panero JL, Funk VA. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115: 909-922.
- Panero JL, Funk VA. 2007. New infrafamilial taxa in Asteraceae. *Phytologia* 89: 356–360.
- Panero JL, Funk VA. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 757–782.
- Pereira ACM. 2009. Palinologia e taxonomia de espécies brasileiras de *Stiffia* Mikan (Mutisieae s. l. – Asteraceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil.
- Pereira ACM, Esteves RL, Mendonça CBF, Gonçalves-Estevez V. 2010. Notas nomenclaturais em *Stiffia* J. C. Mikan (Stifftieae-Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica* 24(3): 877-881.
- Peterson RL, Scott MG, Miller SL. 1979. Some aspects of carpel structure in *Caltha palustris* L. (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 66: 334-342.
- Pitot A. 1935. Le tegument des graines de Legumineuses. *Bulletin de la Societe Botanique de France* 82: 307-308.
- Płachno BJ, Musiał K, Swiątek P, Tuleja M, Marciniuk J, Grabowska-Joachimciak A. 2014. Synergids and filiform apparatus in the sexual and apomictic dandelions from section *Palustria* (Taraxacum, Asteraceae). *Protoplasma* 251: 211–217.
- Prakasa Rao PS, Sundari KT, Narayana LL. 1979. Some embryological features of *Emilia flammaea*. *Current Science* 48: 129–131.
- Pullaiah T. 1981. Studies in the embryology of Heliantheae (Compositae). *Plant Systematics and Evolution* 137(3): 203-14.

- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgwater S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80: 223-30.
- Raj B, El-Ghazaly G. 1987. Morphology and taxonomic application of orbicules (Ubisch bodies) in Chloanthaceae. *Pollen Spores* 29: 151-166.
- Ritter MR, Miotto STS. 2006. Micromorfologia do fruto de espécies de *Mikania* Willd. (Asteraceae) ocorrentes no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(1): 241-247.
- Robinson H. 1991. Two new species of *Stiffitia* with notes on relationships of the genus (Asteraceae: Mutisieae). *Systematic Botany* 16(4): 685-692.
- Roque N, Bautista H. 2008. Asteraceae: caracterização e morfologia floral. Salvador, Editora da Universidade Federal da Bahia.
- Roque N, Funk VA. 2013. Morphological characters add support for some members of the basal grade of Asteraceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 568-586.
- Roth I. 1977. *Fruits of Angiosperms*. Berlin, Gebrüder Borntraeger.
- Saenz AA. 1981. Anatomía y morfología de frutos de Heliantheae (Asteraceae). *Darwiniana* 23(1): 37-117.
- Sass JE. 1951. *Botanical microtechnique*. Ames, Iowa State University.
- Sharma HP, Murty YS. 1978. Embryological studies in the Composite Astereae II. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Springer India* 87(5): 149-156.
- Skvarla JJ, Rowley JR, Chisoe WF, Folley P. 2003. The common occurrence of incompletely developed pollen of *Eupatorium* (Compositae: Eupatorieae). *Plant Systematics and Evolution* 243: 1-11.
- Sobhan KR, Mi'khi RI, Bertil N. 2012. Diversity of trichomes from mature cypselar surface of some taxa from the basal tribes of Compositae. *Compositae Newsletter* 50: 78-124.

- Souza VC, Lorenzi H. 2005. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira baseado em APG II. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Tadesse M, Crawford DJ, Smith EB. 1995. Comparative capitular morphology and anatomy of *Coreopsis* L. and *Bidens* L. (Compositae), including a review of generic boundaries. *Brittonia* 47 (1): 61-91.
- Tellería MC. 2008. Taxonomic significance of pollen types in the Guyana Highland-centered composite genera of Mutisioideae (Asteraceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 327–340.
- Tilton VR, Horner HT. 1980. Calcium oxalate, raphide crystals and crystalliferous idioblasts in the carpels of *Ornithogalum caudatum*. *Annals of Botany* 46: 533–539.
- Tran VN. 1979. Effects of microwave energy on the strophiole, seed coat and germination of *Acacia* seeds. *Australian Journal of Plant Physiology* 6: 277-287.
- Ubisch GV. 1927. Kurze Mitteilungen Zur Entwicklungsgeschichte Tier Antheren. *Planta* 3: 490-495.
- Van der Pijl L. 1972. Principles of dispersal in higher plants (2. ed). Berlin, Springer-Verlag.
- Van der Pijl L. 1982. Principles of dispersal in higher plants (3ed). Berlin, Springer-Verlag.
- Venkateswarlu J. 1941. Vascular supply in the ovules of some Compositae. *Current Science* 8: 367-68.
- Von Teichman I, Van Wyk AE. 1991. Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy and recalcitrance. *Botanical Journal of the Linnean Society* 105: 211-237.
- Werker E. 1997. Seed anatomy. Berlin, Gebrüder Borntraeger. (Handbuch der Pflanzenanatomie).

Yeung EC, Oinam GS, Yeung SS, Harry I. 2011. Anther, pollen and tapetum development in safflower *Carthamus* L. Sexual plant reproduction. 24:307–317.

Ilustrações

Figura 1. Secções transversais de antera de *Stiffia chrysantha* (c-g, k). *S. fruticosa* (a-b, h-j, l-m) sob microscopia de luz (a-g, i, k), luz polarizada (h;l) e fluorescência (j). (a) Primórdio da antera. (b) Antera jovem com divisão da camada parietal primária; ponta de seta mostrando célula arquesporial. (c) Detalhe da antera, exibindo as duas tecas e os quatro esporângios. (d) Detalhe das divisões das camadas parietais secundárias externa e interna; notar o microsporocito. (e) Parede da antera sem a presença de camadas médias; notar o microsporo se dividindo. (f) Detalhe do esporângio, exibindo tétrade de microsporos ainda sem a presença de parede entre eles. (g) Detalhe do esporângio; notar a tétrade tetraédrica e o tapete degenerando. (h) Detalhe dos corpúsculos de Ubisch no tapete secretor do esporângio; notar os grãos de pólen em formação e cristais do endotécio e conectivo. (i) Detalhe de grãos de pólen imaturos. (j) Detalhe do esporângio exibindo grãos de pólen, tapete secretor e corpúsculos de Ubisch (seta). (k) Grãos de pólen em dispersão. (l) Detalhe da antera exibindo abertura lateral e do espessamento do endotécio (seta). *ac* célula arquesporial, *cr* cristal, *en* endotécio, *ep* epiderme, *mm* microsporocito, *ml* camadas médias, *pe* pétala, *pg* grão de pólen, *pp* camada parietal primária, *ta* tapete, *te* tétrade de microsporos, *tr* tricoma, *vc* célula vegetativa, *setas* corpúsculos de Ubisch.

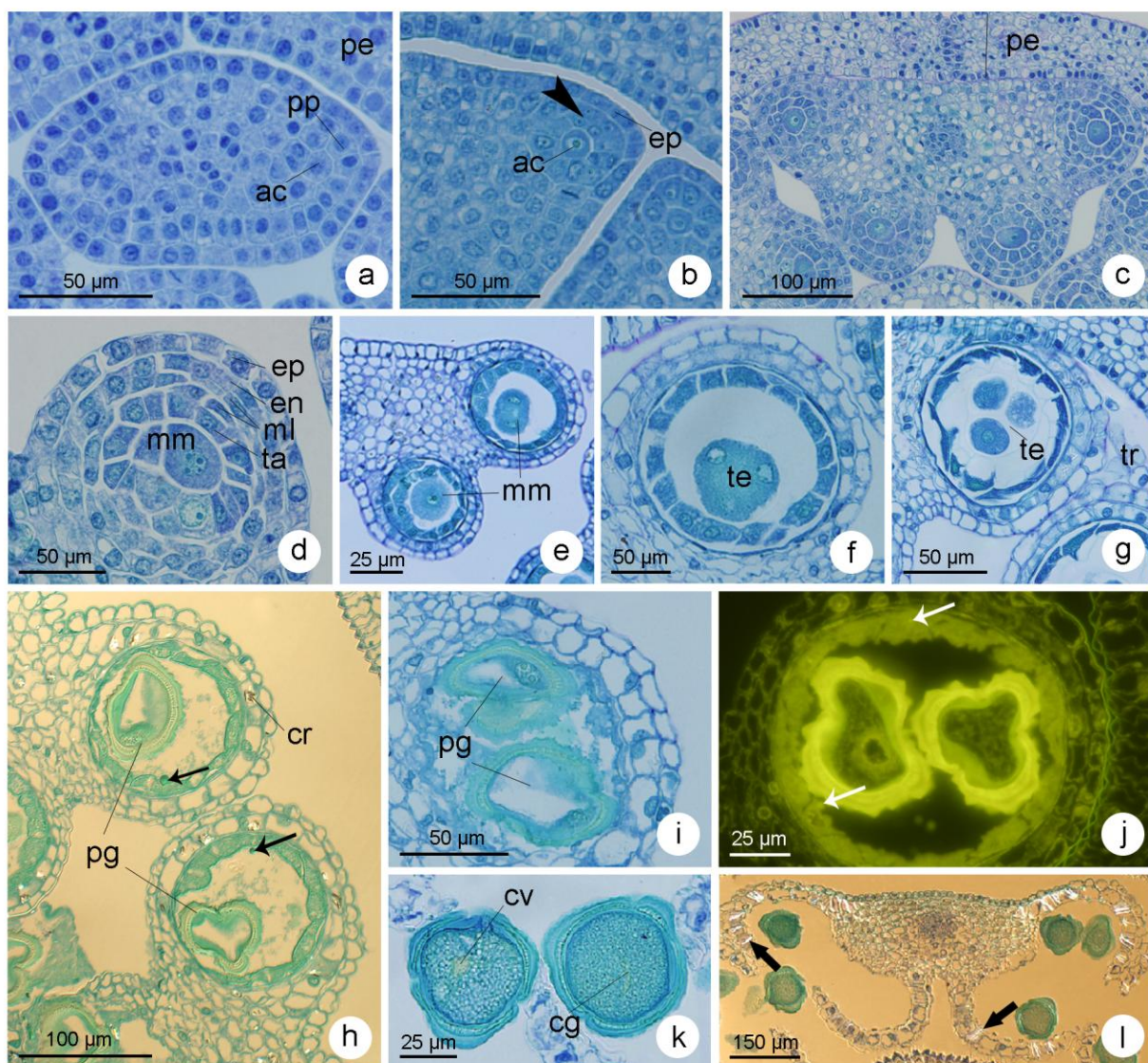


Figura 2. Secções de ovários e frutos de *Stiffia fruticosa* (a-c; i) e *S. chrysantha* (d-h; j-k) em sentido longitudinal (a-b; e-i) e transversal (c; d) e Microscopia eletrônica de varredura (j-k). (a) Visão geral de um ovário em estágio inicial de desenvolvimento. (b) Detalhe de óvulo exibindo curvatura anátropa. (c) Vista geral de ovário de botão floral; notar os feixes vasculares no mesofilo ovariano. (d) Detalhe da parede ovariana e óvulo sob luz polarizada; observar a presença de cristais em ambos. (e-f) Detalhe da formação de tricoma glandular; notar divisões transversais de células do mesofilo ovariano abaixo da epiderme. (g-k) Tricomas glandulares. *ch* calaza, *en* endotélio, *ep* epiderme, *fd* disco floral, *fu* funículo, *ie* epiderme interna, *im* mesofilo interno, *mi* micrópila, *oe* epiderme externa, *om* mesofilo externo, *ov* óvulo, *ow* parede do ovário, *pa* pápus, *pe* pétala, *ra* rafe, *rb* feixe rafeal, *tr* tricoma, *tt* tecido de transmissão, *vb* feixe vascular, *seta* início da formação do tricoma.

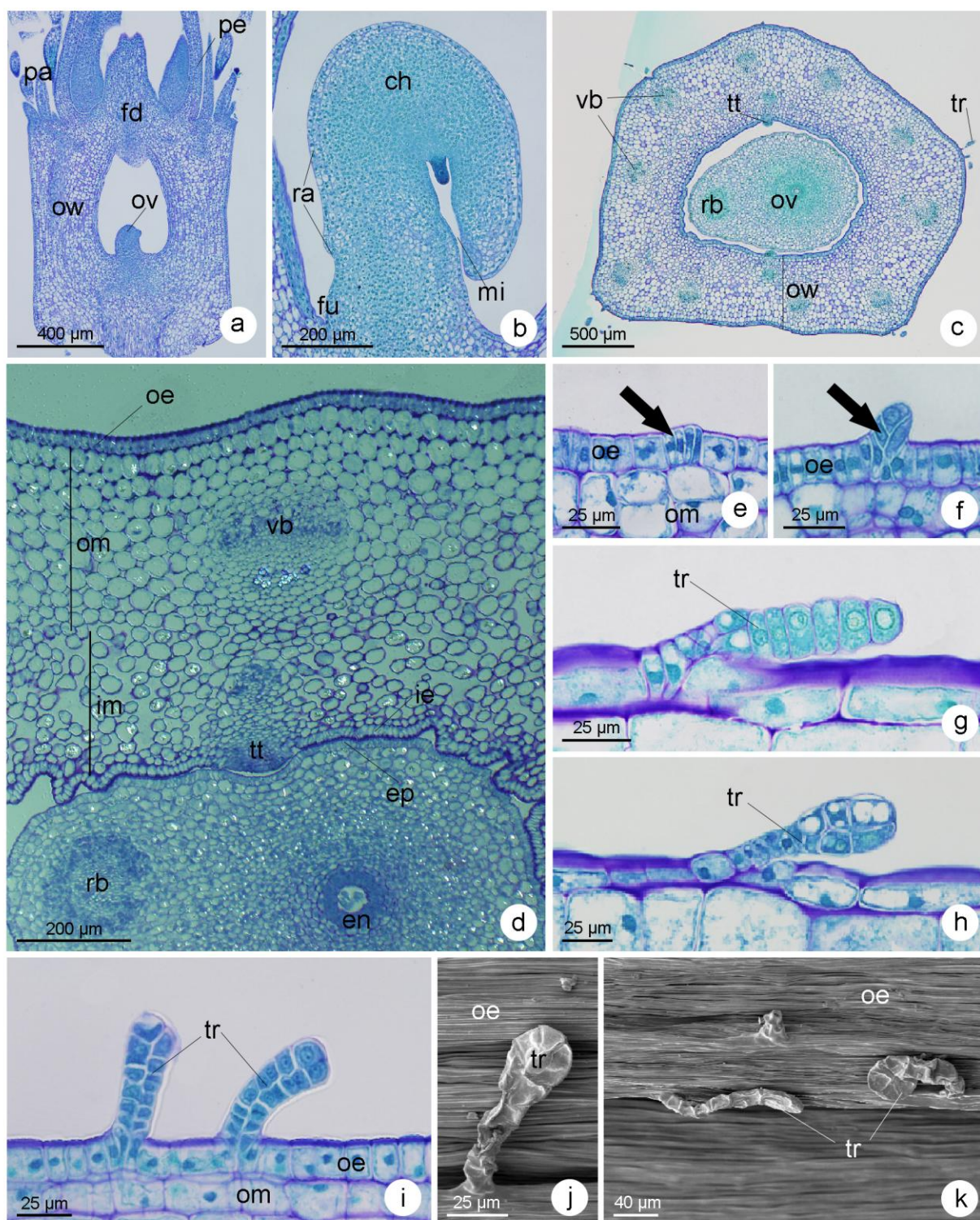


Figura 3. Cortes longitudinais de óvulos de *Stiffia fruticosa* (a-b) e *S. chrysantha* (c-d) e frutos de *S. chrysantha* (e-f). (a-c) Início da multiplicação das células epidérmicas da rafe bem como do alongamento daquelas presentes na região micropilar, produzindo o obturador. (d) Detalhe do estrofíolo. (e) Detalhe da semente apresentando tricomas em sua porção basal. (f) Pormenor dos tricomas tectores na base da semente. *st* estrofíolo, *fu* funículo, *mi* micrópila, *ob* obturador, *ow* parede ovariana, *ra* rafe, *se* semente, *te* tegumento, *tr* tricoma, *asterisco* início da formação do estrofíolo, *ponta de seta* tricoma, *seta* início da formação do obturador.

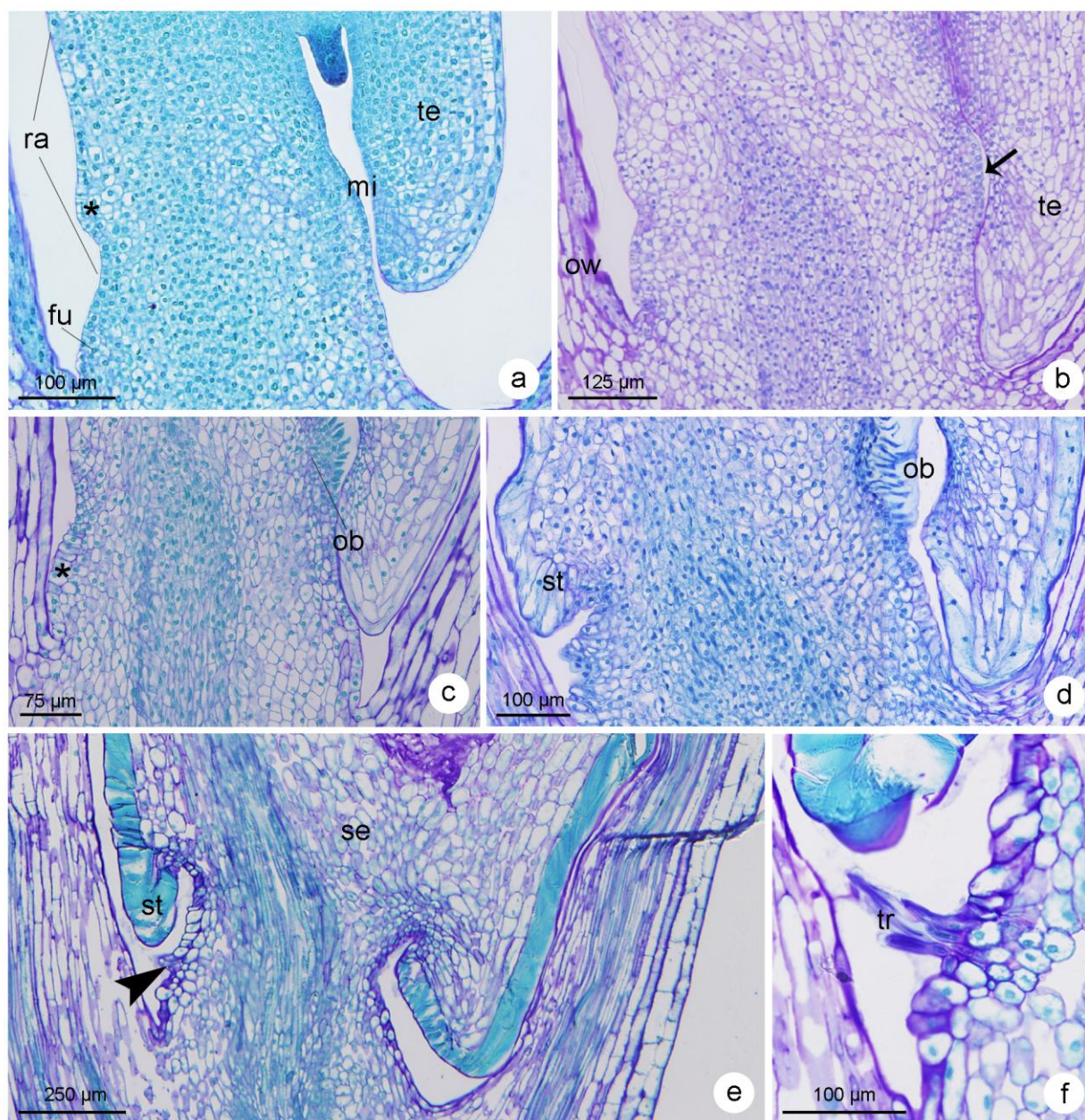


Figura 4. Secções longitudinais de ovários de *Stiffia chrysantha* (a, g-o) e *S. fruticosa* (b-f).

(a) Aspecto geral de óvulo em início de desenvolvimento. (b-d) Detalhe da célula arquesporial se diferenciando em célula-mãe de megasporo. (e-f) Detalhe do megasporo funcional calazal e três micropilares degenerando. (g) Pormenor do megagametofito jovem. (h-i) Formação do megagametofito em estágio binucleado; em i observar os dois núcleos (setas). (j-k) Detalhe do megagametofito em fase tetranuclear; notar o rompimento da epiderme nucelar. (l-n) Série do megagametofito maduro. (o) Pormenor da região micropilar, evidenciando o aparato filiforme. *ac* célula arquesporial, *an* antípodas, *dm* megasporos degenerando, *en* endotélio, *fa* aparato filiforme, *fm* megasporo funcional, *mc* célula média, *me* célula-mãe de megasporo, *nu* nucelo, *n¹-n⁴* núcleos do megagametofito, *oo* oosfera, *sy* sinérgides.

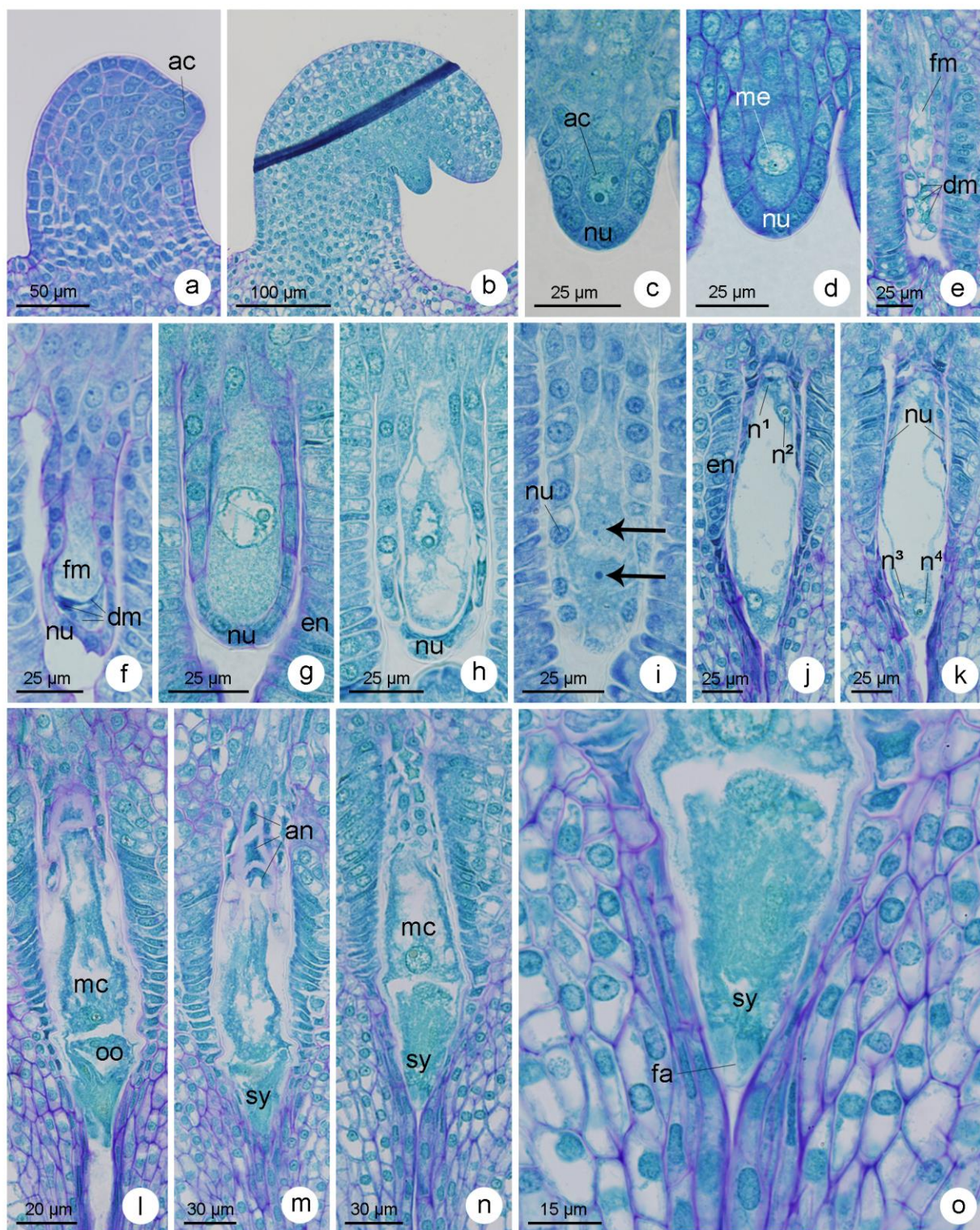


Figura 5. Secções longitudinais (a, d, f, h) e transversais (b-c; e; g) de frutos em dispersão e sementes de *Stiffia chrysantha* (s) e *S. fruticosa* (b-h). (a) Detalhe de tubo polínico passando pela micrópila e início da formação do endosperma. (b-d) Fruto maduro com gradual compressão do mesocarpo e tegumento da semente; em (c) observar o espessamento da face periclinal externa da cutícula e do exocarpo (asterisco). (e) Vista geral de fruto em dispersão; notar os feixes vasculares imersos no mesocarpo (seta). (f) Teste histoquímico com Sudan III, evidenciando gotículas de óleo no cotilédone e pericarpo. (g-h) Detalhe das camadas do pericarpo e da semente; observar que o endocarpo é indistinto e ocorre a presença do endosperma. *co* cotilédone, *en* endotélio, *er* endosperma, *et* exotesta, *ex* exocarpo, *im* mesocarpo interno, *mt* mesotesta, *nt* endotesta, *om* mesocarpo externo, *pe* pericarpo, *se* semente, *zy* zigoto embrionário, *seta* feixe vascular.

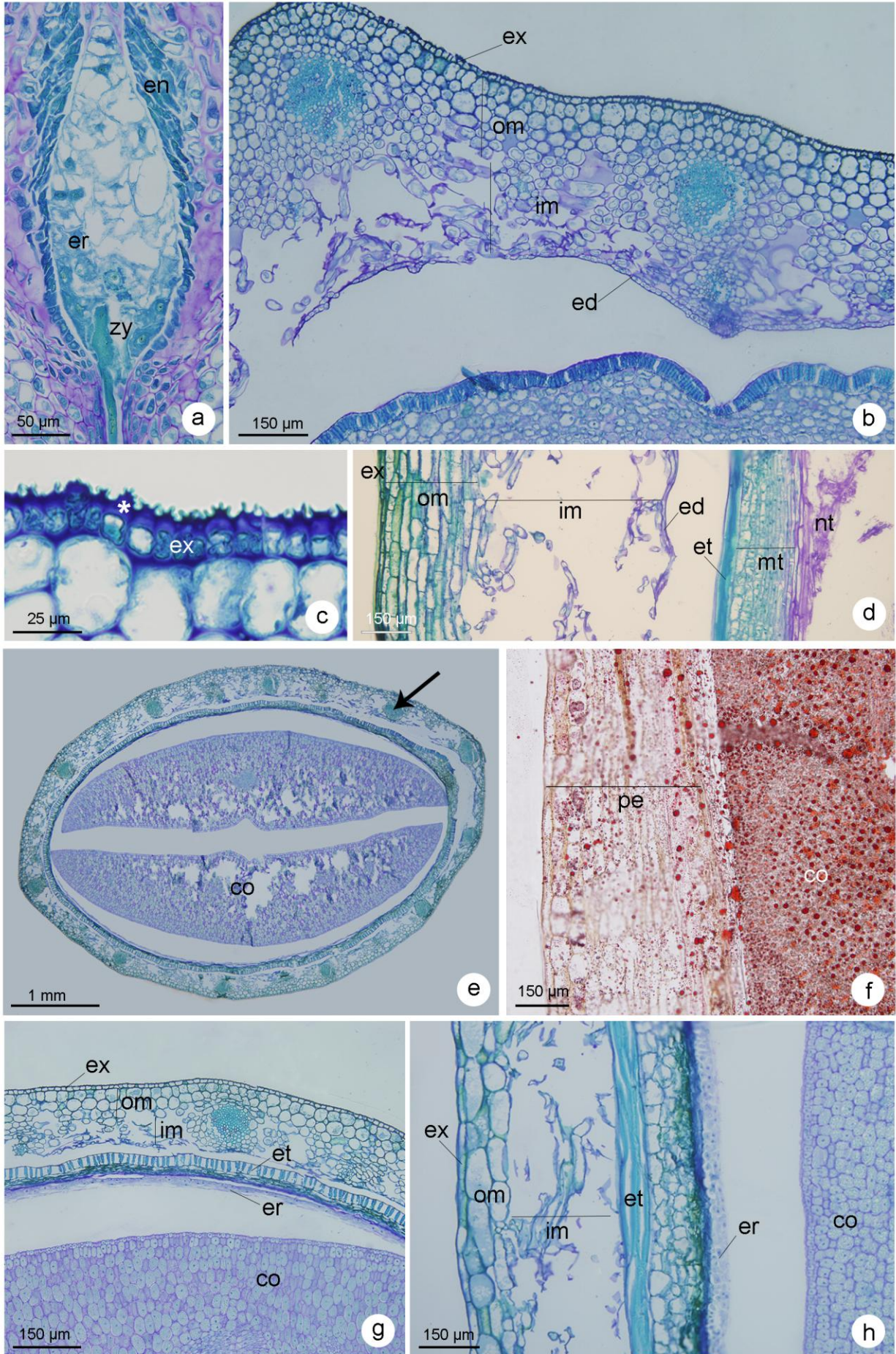


Figura 6. Frutos e sementes de *Stiffia chrysantha* (a, c-d, f, j) e *S. fruticosa* (b, e, g-i, k). (a-b) Secções transversais da testa, detalhando do espessamento das paredes anticlinais das células da exotesta (c) Secção longitudinal do pápus persistente. (d-g) Microscopia eletrônica de varredura; aspecto da região mediana (d-e) e ápice (f-g) das cerdas do pápus. (h-i) Detalhe do ápice do pápus, mostrando células com lipídeos (h), destacados pelo Sudan III, e substâncias pécticas (i) evidenciadas pelo vermelho de rutênio. (j) Vista geral do carpopódio. (k) Detalhe da porção inferior do carpopódio, mostrando o espessamento das células do exocarpo. *et* exotesta, *fd* disco floral, *pa* pápus, *sl* estilopódio.

