

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Embriologia de *Acicarpa bonariensis* (Pers.) Herter (Calyceraceae)

Ruan Lucas Morigi

Monografia apresentada à Coordenação do
Curso de Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Uberlândia, para a
obtenção do grau de Licenciado em
Ciências Biológicas.

Uberlândia – MG
Junho – 2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Embriologia de *Acicarpa bonariensis* (Pers.) Herter (Calyceraceae)

Ruan Lucas Morigi

Prof. Dr. Orlando Cavalari de Paula

Monografia apresentada à Coordenação do
Curso de Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Uberlândia, para a
obtenção do grau de Licenciado em
Ciências Biológicas.

Uberlândia – MG
Junho – 2018

AGRADECIMENTOS

Primeiramente quero agradecer à Deus e à Nossa Senhora Aparecida, por todas as graças concedidas e preces atendidas, pela fé que me manteve firme e pelo auxílio em todas as dificuldades e desafios ao longo da graduação e de minha vida.

À minha avó Pascoalina, minha base e exemplo de vida, mulher batalhadora e companheira desde o início de minha vida escolar e acadêmica, agradeço por toda ajuda recebida em todas as necessidades ao longo do caminho, sendo inúmeras vezes fonte de sabedoria e aconchego. À minha mãe Mariza, pelo apoio incondicional com meus estudos, por ser sempre compreensiva, por todos os conselhos e por estar ao meu lado em todos os momentos importantes de minha vida. Aos meus irmãos, Rayane e Matheus (*in memoriam*), por todos os aprendizados e momentos vividos até aqui. À Marina, por ser minha principal companheira desde o início da graduação, por ser meu porto seguro nas horas difíceis, por todos os momentos de estudo e tudo que aprendemos juntos e vivemos até aqui. Aos meus primos Soaid Jr, Gabriela, Layne e Lays, que cresceram comigo e viveram muitos momentos especiais ao meu lado. E aos demais integrantes de minha família, que sempre me desejaram coisas positivas e torceram pelo meu sucesso.

À todos os meus amigos, em especial ao Lucas, por ter sido o principal incentivador para continuação de meus estudos após a conclusão do ensino médio, compartilhando inúmeros momentos de aprendizado e crescimento intelectual ao meu lado, dividindo uma amizade repleta de histórias felizes.

Ao meu orientador Prof. Dr. Orlando Cavalari de Paula, um exemplo de profissional que desejo seguir, por ter sido um ótimo professor e orientador, cumprindo sempre com suas responsabilidades acadêmicas de forma exemplar, por tudo que aprendi ao longo da orientação, por atender de forma atenciosa todas as dúvidas que surgiram ao longo do caminho, e por ter acrescentado tanto para o meu crescimento intelectual. Agradeço também pelo projeto de iniciação científica que conseguimos desenvolver, e a FAPEMIG, pela bolsa concedida durante a realização do projeto.

À Prof. Dr. Juliana Marzinek, por ter sido uma ótima professora e ter ajudado imensamente em todas as dificuldades e dúvidas referentes a monografia, por ter sido atenciosa em todos os momentos e até mesmo uma conselheira em situações de indecisão.

À todos os professores que tive contato ao longo da graduação, agradeço por tudo que aprendi, vocês são os principais responsáveis pelo meu crescimento/evolução intelectual e também minha maior motivação para me tornar um professor que ama o que faz, lecionar.

À todos os funcionários do INBIO, em especial ao Leandro, que sempre me ajudou a resolver todas as questões burocráticas, pelas conversas e por todas as sugestões que facilitaram a realização e conclusão do curso.

Aos colegas de LAMOVI, Andressa, Ana, Ailton, Bárbara, Danilo, Karine, Larissa, Mateus e Rafael, por todos os momentos vividos, e por tudo que me acrescentaram ao longo de minha formação, e em especial ao Marco Thulio, por ter sido meu parceiro em inúmeros momentos de dúvida, de dificuldade, de clareza, de almoço, e por ter dividido tantos momentos de gargalhada e alegria.

À todas as colegas de PIBID, AnaEliza, Isabela e Rejane, e demais pessoas que tive contato durante minha permanência no programa, que acrescentaram muitas experiências positivas para minha formação como futuro professor, e em especial à minha supervisora Beatriz, por todos os momentos de aprendizagem e de descontração, e ao meu primo Soaid Jr, parceiro em todos os projetos realizados no programa e na vida. Agradeço também a CAPES, pela bolsa concedida durante toda minha permanência no programa.

E para finalizar, agradeço à todos os meus colegas de turma, por todos os momentos vividos ao longo desses anos de curso, em especial aos “Parças da 80ª”, Ângelo, João Pedro, Lucas, Luciano, Marcos Alexandre, Marco Aurélio, Tales e Vitor, pelas conversas, risadas e momentos de estudos, vou levar uma lembrança positiva de cada um por toda minha vida, agradeço por terem feito parte desta etapa muito importante para mim, que foi a graduação em Ciências Biológicas.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO	3
MATERIAL E MÉTODOS	4
RESULTADOS	5
Antera	5
Óvulo	6
DISCUSSÃO	7
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	9
ILUSTRAÇÕES	12

RESUMO

A embriologia de Calyceraceae é pouco conhecida, principalmente, em relação ao desenvolvimento da antera. Com o intuito de aumentar o conhecimento e melhorar o entendimento da história de vida, diversidade e evolução de Asterales, nós estudamos a embriologia de *Acicarpha bonariensis* (Pers.) Herter. O material foi coletado na praia de Mariscal no município de Bombinhas em Santa Catarina. Ramos férteis foram herborizados e incorporados ao *Herbarium Uberlandense* (HUFU). Inflorescências em diversos estádios de desenvolvimento foram fixadas em FAA 50 por 48 horas e conservadas em etanol 50%. Flores foram incluídas em resina histológica e seccionadas em série nos planos longitudinal e transversal com cerca de 6 μm . As lâminas foram coradas com azul de toluidina e montadas usando resina sintética. As flores de *A. bonariensis* apresentam de 4–5 estames com anteras tetrasporangiadas. O desenvolvimento da sua parede é do tipo Dicotiledôneo, com epiderme persistente, endotécio fibroso, uma camada média efêmera e tapete unisseriado e glandular com células com núcleo aparentemente poliploide. Os grãos de pólen são formados por meiose dos microsporócitos com citocinese simultânea, formando tétrades tetraédricas de micrósporos. Esses originam grãos de pólen psilados, tricolporados e bicelulares, que são dispersos por anteras latrorsas. Após sair das anteras, o pólen é apresentado secundariamente pela protrusão do estilete. O ovário é ínfero e possui um único óvulo anátropo, unitegumentado e tenuinucelado com placentação apical. O megagametófito é do tipo Polygonum, formado por uma meiose do megasporócito originando uma tétrade linear de megásporos. Desses, somente o calazal é funcional e origina três antípodas, uma célula central binucleada, uma oosfera e duas sinérgides com aparato filiforme. Nossos resultados mostraram que a embriologia de *A. bonariensis* é similar as demais Asterales e diferente em alguns aspectos aos grupos basais de Asteraceae. Em uma próxima análise avaliaremos qual o significado evolutivo das nossas descobertas.

Palavras-chaves: Antera, ontogenia, óvulo.

ABSTRACT

The embryology of Calyceraceae is poorly known, mainly, concerning the anther development. To increase this knowledge and improve the understanding of the life history, diversity, and evolution of Asterales, we studied the embryology of *Acicarpa bonariensis* (Pers.) Herter. The plant material was collected on the Mariscal beach, Bombinhas, Santa Catarina. Fertile branches were herborized and incorporated into the *Herbarium Uberlandense* (HUFU). Inflorescences at various stages of development were fixed at FAA 50 for 48 hours and stored in 50% ethanol. Their flowers and buds were embedded in histological resin and serially sectioned in longitudinal and transverse planes with about 6 μm . The slides were stained with toluidine blue and mounted using synthetic resin. *Acicarpa bonariensis* flowers have 4–5 stamens with tetrasporangiate anthers. The anther wall development is of the Dicotyledonous-type, with the persistent epidermis, fibrous endothecium, an ephemeral middle layer, and uniseriate and secretory tapetum with cells with a polyploid nucleus. The pollen grains are formed by meiosis of microsporocytes with simultaneous cytokinesis, forming tetrahedral tetrads of microspores. These originate psilate, tricolporate and bi-celled pollen grains, which are exposed by anthers longitudinal lateral openings. After leaving the anthers, the pollen is presented secondarily by protrusion of the style. The ovary is inferior with a single, anatropous, unitegmic, and tenuinucellate ovule with apical placentation. The megagametophyte is of the Polygonum-type, formed by megasporocyte meiosis originating a linear tetrad of megaspores. Of these, only the chalazal is functional and generating three antipodals, one binucleate central cell, one oosphere and two synergids with filiform apparatus. Our results showed that the embryology of *A. bonariensis* is similar to the other Asterales and is different in some aspects to the basal groups of Asteraceae. In a next analysis, we will evaluate the evolutionary meaning of our findings.

Keywords: Anther, ontogeny, ovule.

INTRODUÇÃO

Calyceraceae tem cerca de 60 espécies (Hellwig, 2007) distribuídas em seis gêneros *Acarpha* Griseb, *Acicarpha* Juss, *Boopis* Juss, *Calycera* Cav, *Gamocarpha* DC, e *Moschopsis* Phil (Stevens, 2001). A família pertence a ordem Asterales e é grupo irmão de Asteraceae (Lundberg, 2009), uma das cinco grandes famílias de angiospermas. As espécies de Calyceraceae estão distribuídas por toda a América do Sul (Chiapella 1999a, b; Zanotti; Pozner, 2008) e somente uma espécie é encontrada nas Ilhas Malvinas (Hellwig, 2007). No Brasil, ocorrem três gêneros (*Acicarpha*, *Boopis*, *Calycera*), e sete espécies (Flora do Brasil, 2020). Seus representantes apresentam uma grande variedade de hábitos, desde ervas anuais até alguns arbustos com ciclo de vida longo (Hellwig, 2007). Calyceraceae pode ser reconhecida pela presença de caule estriado ou liso, folhas alternas que podem formar rosetas basais, sendo sésseis ou pecioladas, com margem espatulada, lobada, pinatissecta ou denteada (Magenta, 2015). Suas brácteas involucrais na base podem ser conatas ou unisseriadas livres, o receptáculo floral é cônico e as flores pentâmeras ou hexâmeras (Magenta, 2015). Pode-se citar como característica marcante de muitas espécies de Calyceraceae, a inflorescência condensada, por vezes com muitas flores (Hellwig, 2007). Suas flores são geralmente hermafroditas, sendo as flores masculinas funcionalmente encontradas de forma regular no centro do capítulo em *Acicarpha* (Miers, 1870). São actinomorfas ou zigomorfas, organizadas em capítulos envoltos por algumas brácteas seriadas semelhante a folhas (Hind, 2009). Apresentam estilete filiforme, ovário ínfero, bicarpelar e unilocular, óvulo anátropo e apical (Flora do Brasil, 2020; Hind, 2009; Stevens, 2001). Possuem de quatro a cinco estames que se alternam com os lóbulos da corola (Hind, 2009), e a antera apresenta abertura longitudinal (Hellwig, 2007). Possuem cerca de cinco os nectários florais, seu fruto é do tipo aquênio (Hellwig, 2007) e a semente possui um endosperma bem desenvolvido (Cronquist, 1981).

Dentro do gênero *Acicarpha*, temos *Acicarpha bonariensis* (Pers.) Herter que é uma espécie não endêmica do Brasil, mas pode ser encontrada na região Nordeste (Bahia e Maranhão),

Sudeste (Minas Gerais, São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo) e Sul (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) sendo popularmente conhecida como carrapicho-de-praia (Magenta, 2015). *Acicarpa bonariensis* são plantas herbáceas, terrícolas que podem ocorrer eretas ou pendentes sobre o solo (Magenta, 2015).

A literatura atual apresenta poucas informações de Calyceraceae, acerca do desenvolvimento das estruturas reprodutivas. A antera foi pouco estudada, e informações como a quantidade de esporângios e o tipo de desenvolvimento da parede, ainda são desconhecidas (Tobe; Morin, 1996). Calyceraceae apresenta óvulos com uma placentação incomum dentro de Asterales. Os óvulos são inseridos na região apical do ovário, diferentemente de Asteraceae, que possui placentação basal. Assim como a antera, algumas informações sobre o óvulo são desconhecidas. Não há informações sobre a espessura do tegumento em relação ao número de células que o compõe, bem como, se ocorre formação de endotélio (Tobe; Morin, 1996).

Assim, foi estudado o desenvolvimento da antera e óvulo de *Acicarpa bonariensis* (Pers.) Herter, descrevendo as semelhanças e diferenças com Asteraceae, seu grupo irmão, contribuindo para um melhor entendimento da família dentro da ordem Asterales, acrescentando informações relevantes da embriologia de Calyceraceae na literatura.

MATERIAL E MÉTODOS

Inflorescências de *Acicarpa bonariensis* (Pers.) Herter foram coletadas na praia de Mariscal, município de Bombinhas, Santa Catarina (27°11'21"S; 48°29'58"W). Parte das amostras coletadas, passaram por processo de herborização e foram incorporadas ao *Herbarium Uberlandense* (Thiers, 2010) com o número de registro 72.199. O processo de herborização baseia-se na desidratação das amostras, com uso de jornais e papelões, que cobrem o material prensado por grades de madeira, colocadas em estufa com temperatura aproximada de 60 a 70°C.

Outra parte das amostras foram processadas para estudo anatômico. Inflorescências, em

diversos estágios de desenvolvimento, foram fixadas em FAA 50 por 48 horas (Johansen, 1940) e, posteriormente, conservadas em álcool 50% (Berlyn; Miksche, 1976). Para a inclusão em metacrilato (Leica®), as amostras foram separadas em diferentes estádios de desenvolvimento, desde botões florais a flores em antese que depois foram desidratadas gradualmente até álcool 95%. Após inclusão, o material foi seccionado em micrótomato rotativo (RM 2235, Leica) para obtenção de cortes transversais e longitudinais à 6 µm de espessura.

Em seguida, o material foi corado com azul de toluidina 0,05% e pH 4,7 (O'Brien et al. 1964 modificado). As lâminas foram montadas com Entellan®, e analisadas utilizando microscópio de luz. O registro das imagens foi feito no fotomicroscópio Olympus BX 51. As fotomicrografias foram estabelecidas a partir de escalas apropriadas com o uso de uma lâmina com escala padrão, e organizadas com uso de programas de edição de imagem não vetorial (Adobe Photoshop®). Os resultados ontogênicos foram descritos a partir de Johri et al. (1992).

RESULTADOS

Antera

Logo no início do seu desenvolvimento, pode-se reconhecer as anteras de *Acicarpa bonariensis* como tetrasporangiadas (Fig. 1a). Nesse estágio, as anteras são revestidas por protoderme e, mais internamente em cada esporângio, podem ser observadas uma camada parietal primária acompanhadas por algumas células arquesporais subjacentes (Fig. 1b). Em um estágio posterior, o esporângio torna-se mais evidente e a camada parietal primária divide-se periclinalmente, originando duas camadas parietais secundárias, a externa e a interna. A externa divide-se periclinalmente novamente, dando origem ao endotécio e a uma camada média (Fig. 1c). Enquanto que a interna, diferencia-se diretamente no tapete, caracterizando o desenvolvimento da parede como do tipo Dicotiledônio (Fig. 1c).

Na antera madura, as células da epiderme são persistentes e espaçadas (Fig. 1d). O

endotécio possui células de tamanhos similares e paredes com fitas de lignina caracterizando o espessamento fibroso (Fig. 1d). A camada média é efêmera (Fig. 1d-j) O tapete é do tipo glandular com citoplasma denso e núcleos evidentes, aparentemente polipoides (Fig. 1e). O tapete também é efêmero, sendo consumido durante a formação do grão de pólen (Fig. 1e-j).

A célula arquesporrial passa por mitose para originar células mãe de micrósporos (Fig. 1c). Até a meiose I, a divisão das células mãe de micrósporos ocorre sem formação de parede, o que caracteriza a citocinese simultânea (Fig. 1f). As tétrades originadas são tetraédricas (Fig. 1g).

As anteras são latrorsas, ou seja, abrem-se lateralmente para liberar os grãos de pólen (Fig. 1h-i). Os grãos de pólen são tricolporados e possuem duas células no momento da dispersão, uma vegetativa e outra generativa (Fig. 1j).

Óvulo

O óvulo de *A. bonariensis* é anátropo, unitegumentado, tenuinucelado com placentação apical (Fig. 2a-b). O tegumento apresenta cerca de 20-30 camadas de células com formato variado (Fig. 2c-d). O óvulo é vascularizado por um feixe que percorre a rafe e ramifica-se na calaza, estendendo-se até a região anti-rafeal do tegumento (Fig. 2c-d). As células epidérmicas da região do funículo são volumosas e alongadas, e formam o obturador (Fig. 2e).

A célula arquesporrial diferencia-se em uma única célula mãe de megásporo, que apresenta um citoplasma denso (Fig. 2f). Ao final da divisão meiótica da célula mãe de megásporo, é possível observar a formação de uma tétrade linear de megásporos, onde o calazal é funcional e os micropilares se degeneram (Fig. 2g). O megásporo funcional passa por três divisões mitóticas e forma o megagametófito do tipo Polygonum, com sete células e oito núcleos: três antípodas na região calazal, uma célula central com dois núcleos, uma oosfera e duas sinérgides na região micropilar (Fig. 2h-i).

DISCUSSÃO

A antera de *Acicarpa bonariensis* é tetrasporangiada, assim como a maioria das anteras de Asteraceae, salvo poucas exceções (Davis, 1966). O desenvolvimento da parede da antera de *A. bonariensis* é do tipo dicotiledônio, o mesmo tipo é descrito para a maioria das espécies de Asteraceae (Davis, 1966; Johri et al. 1992). *Acicarpa tribuloides* apresenta um espessamento fibroso do endotécio (Juel 1915; Schnarf, 1931) o mesmo visto em nosso estudo para *A. bonariensis*. Em Asteraceae, a maioria das espécies possuem mesmo tipo de espessamento do endotécio (Johri et al. 1992), entretanto, em espécies como *Gerbera jamesonii* (Maheswari Devi, 1957) o espessamento é ausente. Maheshwari (1950), afirma que o espessamento do endotécio tem importância na deiscência das anteras, visto que, não há endotécio espessado em plantas que não se abrem ou que possuem abertura por poros apicais. Em *A. bonariensis*, a camada média é efêmera como ocorre em Asteraceae (Johri et al. 1992). O tapete presente em *A. bonariensis* é do tipo glandular, assim como encontrado também em *A. tribuloides* (Juel, 1915; Schnarf, 1931). Em Asteraceae o tipo de tapete mais comum é o periplasmoidal, mas em algumas espécies como *Emilia flammaea* (Prakasa Rao et al. 1979), *Sonchus arvensis* (Kaul et al. 1975) e *Platycarpha carlinoides* (Ahlstrand, 1979) também é observado o tapete glandular. Segundo Johri et al. (1992), na maior parte das Angiospermas, o tapete se enquadra como característica diagnóstica das famílias.

A citocinese de *A. bonariensis* é do tipo simultânea, assim como na maioria das Asteraceae (Davis, 1966). Em *Conyza stricta*, há ocorrência de citocinese sucessiva e simultânea (Sharma; Murty 1978). A tétrade encontrada em *A. bonariensis* é tetraédrica e, também, é o tipo mais comumente visto em Asteraceae (Davis, 1966; Johri et al. 1992). O grão de pólen em *A. bonariensis* é bicelular na dispersão. Em Asteraceae, porém, o grão de pólen bicelular é incomum, prevalecendo o grão de pólen tricelular no momento da dispersão (Johri et al. 1992).

O óvulo de *A. bonariensis* é anátropo, unitegumentado e tenuinucelado. Eles são semelhantes aos de Asteraceae (Davis, 1966; Johri et al. 1992). A única diferença entre eles é a

placentação é que é apical em Calyceraceae e basal em Asteraceae, sendo esta, uma das características diagnósticas para as famílias. As células epidérmicas da região do funículo são alongadas radialmente e formam o obturador. O obturador também foi observado em algumas espécies de Asteraceae como em *Prenanthes brunoniana* (Sood; Thakur, 1985) e *Ainsliaea aptera* Kapil e Sethi (1962). Segundo Maheshwari (1950) e Bouman (1984), o obturador pode ser guia ou facilitar a passagem do tubo polínico através da micrópila.

Acicarpa bonariensis apresenta uma única célula arqueosporial, que se diferencia diretamente em célula mãe de megásporo. Em Asteraceae, também ocorre diferenciação da célula arqueosporial em célula mãe de megásporo (Davis, 1966). A divisão meiótica da célula mãe de megásporo origina uma tétrade linear, onde o megásporo calazal é funcional e forma o megagametófito do tipo Polygonum em *Acicarpa bonariensis*. Em Asteraceae, este também é o tipo de desenvolvimento mais comum (Davis, 1962; Johri et al. 1992).

Como abordado anteriormente, Calyceraceae é uma família com poucas informações sobre o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos. Com base nos dados obtidos, foi possível relacionar as semelhanças e diferenças com seu grupo irmão Asteraceae, acrescentando informações relevantes da família e gênero na literatura. Na antera, as semelhanças entre Calyceraceae e Asteraceae estão no desenvolvimento do tipo Dicotiledônio, no tapete glandular, na citocinese simultânea, e na formação da tétrade tetraédrica. A diferença mais relevante está na formação do grão de pólen bicelular em Calyceraceae, sendo o tricelular mais comum em Asteraceae. O óvulo anátropo, unitegumentado, tenuinucelado, o megásporo calazal funcional e a formação do megagametófito do tipo Polygonum, estão entre as semelhanças mais relevantes entre Calyceraceae e Asteraceae. Já a diferença está na placentação apical em Calyceraceae e basal em Asteraceae.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AHLSTRAND, L. Embryology of Arctotideae-Gundeliinae (Compositae). **Bot. Not.**, v. 132, p.

377-380, 1979.

BERLYN, G. P.; MIKSCHE, J. P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. 1 ed. Ames, Iowa: Iowa State University Press, 1976.

BOUMAN, F. The ovule. In: Johri B.M. (ed.), **Embryology of angiosperms**. Berlin, Springer-Verlag, 1984. p. 123-157.

CHIAPELLA, J. Calyceraceae. En: M.N. Correa (ed.), **Flora patagónica. Ericaceae a Calyceraceae. Colección Científica del INTA**, Buenos Aires, Argentina, v. 8, n. 6, p. 492-517, 1999a.

CHIAPELLA, J. Calyceraceae. En: Zuloaga F.O.; Morrone O. (eds.), **Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina**. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden v. 74, p. 490-495, 1999b.

CRONQUIST, A. **An integrated system of classification of flowering plants**. New York: Columbia University Press, 1981.

DAVIS, G. L. Embryological studies in the compositae. II. Sporogenesis, Gametogenesis, and Embryogeny in *Ammobium alatum* R. Br. **Aust. J. Bot.**, v. 10, n. 2, p. 65-75, 1962.

DAVIS, G. L. **Systematic Embryology of the Angiosperms**. 1 ed. John Wiley & Sons, New York, 1966.

FLORA DO BRASIL 2020 EM CONSTRUÇÃO. **Calyceraceae**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB72>>. Acesso em: 31 Out. 2016.

HELLWIG, F. H. Calyceraceae. In: K. Kubitzki, J.W. Kadereit & C. Jeffrey (eds.), The families and genera of vascular plants. **Flowering plants – Eudicots**. Asterales, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, Germany, 2007. p. 19-25.

HIND, D. J. N. (2009). **Neotropical Calyceraceae**. In: Milliken, W., Klitgård, B. & Baracat, A. (2009 onwards), Neotropikey - Interactive key and information resources for flowering plants of

the Neotropics. Disponível em: <<http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Calyceraceae.htm>>. Acesso em 31 Out. 2016.

JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book Company, 1940.

JOHRI, B. M.; AMBEGAOKAR, K.B.; SRIVASTAVA, P.S. **Comparative Embryology of Angiosperms**. Springer-Verlag, Berlin, 1992.

JUEL, H. O. Untersuchungen über die Auflösung der Tapetenzellen in den Pollensäcken der Angiospermen. **Jahrb Wiss. Bot**, v. 56, p. 337-364, 1915.

KAPIL R. N.; SETHI S. B. Gametogenesis and seed development in *Ainsliaea aptera*. **Phytomorphology**, v. 12, p. 222-234, 1962.

KAUL V.; DATHAN A. S. R.; SINGH D. Embryological studies on the genus *Sonchus* L. **J. Indian Bot. Soc.**, v. 54, p. 238–245, 1975.

LUNDBERG, J. Asteraceae and relationships within Asterales. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. (eds.), **Systematics, evolution, and biogeography of Compositae**. Vienna: International Association for Plant Taxonomy (IAPT), 2009. p. 157–169.

MAGENTA, M. A. G. (2015). **Calyceraceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB130624>>. Acesso em: 31 Out. 2016.

MAHESWARI DEVI, H. Embryological studies in Compositae. III. *Gerbera jamesoni* Bolus. **Proc. Indian Acad. Sci. B**, v. 46, p. 68-74, 1957.

MAHESHWARI, P. **An introduction to the embryology of angiosperms**. New York, McGraw-Hill, 1950.

MIERS, J. **Contributions to Botany**, II. London: Williams and Norgate, 1870.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, v. 59, n. 2, p. 368-373, 1964.

PRAKASA RAO, P. S.; SUNDRI, K. T.; NARAYANA, L. L. Some embryological features of

Emilia flammea Cass. **Curr. Sci**, v. 48, p. 129-131, 1979.

SCHNARF, K. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. **Bornträger, Berlin**, 1931.

SHARMA, H. P.; MURTY, Y. S. Embryological studies in the Compositae, Asteraceae. II. **Proc Indian Acad Sci B**, v. 87, p. 149-156, 1978.

SOOD, S. K.; THAKUR, T. S. Development of male and female gametophytes and integument initiation in *Prenanthes brunoniana* Wall. (Compositae). **Proc. Indian Acad. Sci.**, v. 94, p. 553-559, 1985.

STEVENS, P. F. (2001 onwards). **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. will do. Disponível em: <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. Acesso em: 31 Out. 2016.

THIERS, B. 2010. **Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff**. Disponível em: <<http://sweetgum.nybg.org/ih/>>. Acesso em: 01 Maio 2018.

TOBE, H.; MORIN, N. R. Embryology and circumscription of Campanulaceae and Campanulales: a review of literature. **J. Plant Res.**, v. 109, n. 4, p. 425-435, 1996.

ZANOTTI, C. A.; POZNER, R.E. Calyceraceae. En: F.O. Zuloaga, O. Morrone & M.J. Belgrano (eds.), **Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur**. Dicotyledoneae: Acanthaceae-Fabaceae (*Abarema-Schizolobium*). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, St. Louis, United States, 2008. v. 2, p. 1844-1853.

ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Cortes de botões florais e flores em antese de *Acicarpa bonariensis*. Secções transversais (a–e, h–j) e secções longitudinais (f–g). (a) Visão geral do botão floral, notar os quatro esporângios de cada antera. (b) Detalhe de uma antera jovem, mostrando a divisão da camada parietal primária e a célula arquesporial. (c) Detalhe de um esporângio com as camadas parietais formadas: epiderme, endotécio, camada média e tapete. (d) Epiderme persistente e endotécio com espessamento radial. (e) Camada média achatada e tapete aparentemente poliploide. (f) Primeira divisão meiótica das células mãe de micrósporos. (g) Tétrades tetraédricas. (h) Visão geral da flor em antese, evidenciando as pétalas, anteras e estilete. (i) Detalhe da antera evidenciando a deiscência lateral. (j) Grãos de pólen bicelulares na dispersão. an: antera; ar: célula arquesporial; cg: célula generativa; ci: célula mãe de micrósporo; cm: camada média; cp: camada parietal; cv: célula vegetativa; em: deiscência lateral da antera; en: endotécio; ep: epiderme; es: esporângio; et: estilete; gp: grão de pólen bicelular; pe: pétala; pt: protoderme; ta: tapete; te: tétrade tetraédrica; seta: divisão camada parietal.

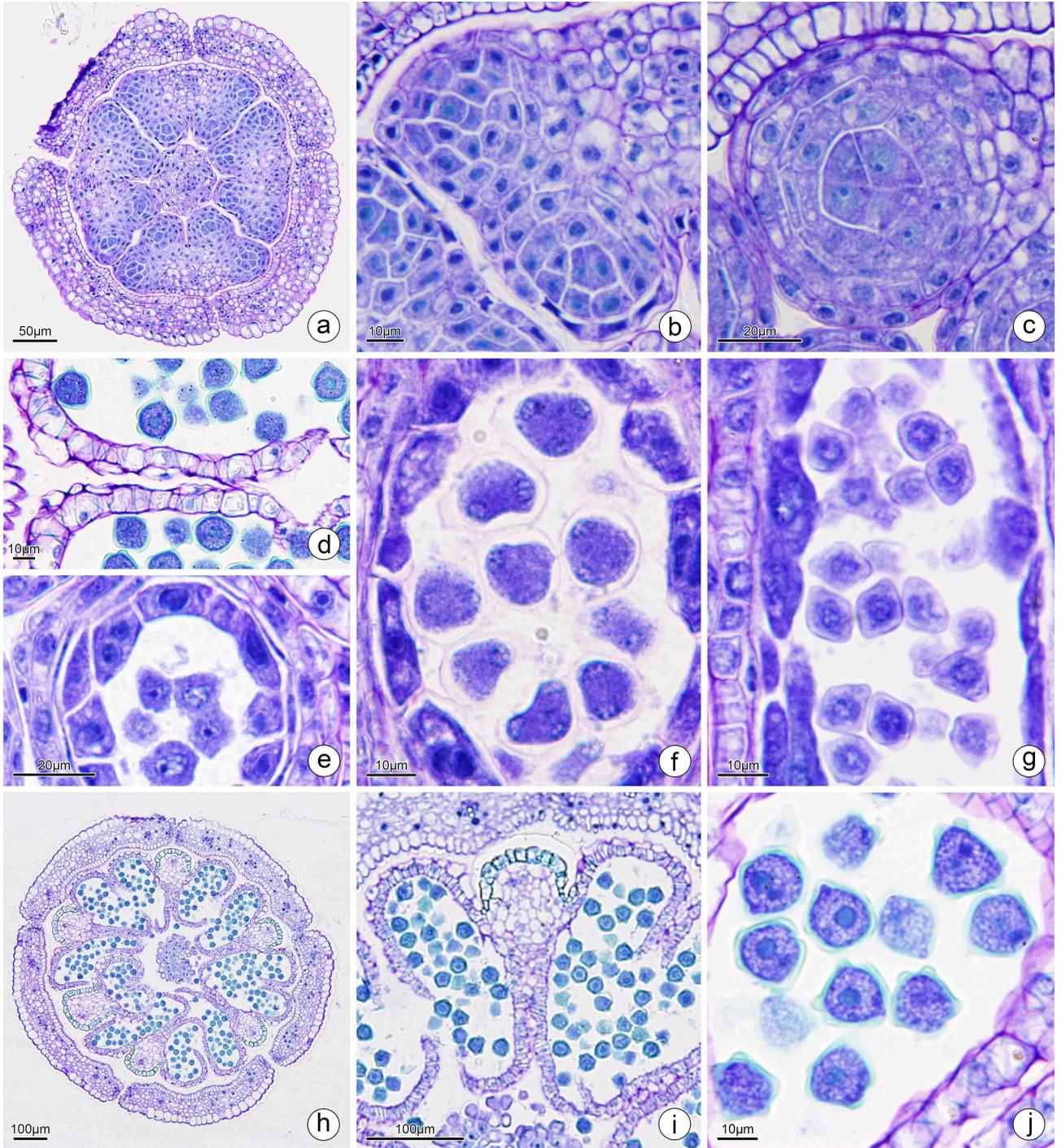


Figura 2. Cortes de botões florais e flores em antese de *Acicarpa bonariensis*. Secção transversal (d) e secções longitudinais (a–c, e–i). (a) Óvulo com início de formação tegumentar e nucelar. (b) Visão geral evidenciando o óvulo anátropo, unitegumentado com placentação apical. (c–d) Feixes da rafe até a porção anti-rafeal do óvulo. (e) Detalhe do obturador com células diferenciadas próximas a micrópila. (f) Nucelo tenuinucelado com uma célula mãe de megásporo logo abaixo. (g) Detalhe da tétrade linear de megásporos com o megásporo funcional evidente. (h) Megagametófito formado evidenciando as três antípodas na porção calazal e a célula central. (i) Megagametófito formado evidenciando a oosfera e as duas sinérgides na porção micropilar. an: antípodas; ca: calaza; cc: célula central; ce: célula mãe de megásporo; et: endotélio; fa: feixe anti-rafeal; fr: feixe rafeal; fu: funículo; md: megásporo degenerado; mf: megásporo funcional; nu: nucelo; ob: obturador; oo: oosfera; sy: sinérgide; te: tegumento.

