

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

NATHÁLIA APARECIDA VITÓRIA SOUZA

DESENVOLVIMENTO DO FRUTO DE *CARYOCAR BRASILIENSE* E SUA
IMPORTÂNCIA NA SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO DE MALPIGHIALES

UBERLÂNDIA – MG
DEZEMBRO – 2019

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

NATHÁLIA APARECIDA VITÓRIA SOUZA

DESENVOLVIMENTO DO FRUTO DE *CARYOCAR BRASILIENSE* E SUA
IMPORTÂNCIA NA SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO DE MALPIGHIALES

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

Orientador: Orlando Cavalari de Paula

UBERLÂNDIA – MG
DEZEMBRO – 2019

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DESENVOLVIMENTO DO FRUTO DE *CARYOCAR BRASILIENSE* E SUA
IMPORTÂNCIA NA SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO DE MALPIGHIALES

Monografia aprovada para a obtenção do título de
graduanda em Bacharelado no Curso de Ciências
Biológicas da Universidade Federal de Uberlândia
(MG) pela banca examinadora formada por:

Uberlândia, 05 de dezembro de 2019.

Prof. Dr. Orlando Cavalari de Paula
Universidade Federal de Uberlândia - UFU

Dr. Danilo Marques
Universidade Federal de Uberlândia - UFU

Me. Rafael de Oliveira Franca
Universidade Estadual de Maringá - UEM

Dedico este trabalho aos meus
pais, Maura e Natal.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Diretoria de Pesquisa por me conceder a oportunidade de realizar uma Iniciação Científica Voluntária.

A todos os professores e funcionários do curso de Ciências Biológicas, em especial, ao Prof. Dr. Orlando Cavalari de Paula, pela orientação e generosidade em compartilhar seus conhecimentos para o sucesso deste trabalho.

A todos do LAMОВI, principalmente ao Marco Thulio, Rafael e Ruan por sempre estarem dispostos no esclarecimento de dúvidas.

A minha família, em especial minha mãe, Maura, e meu pai, Natal, por todo apoio, carinho e dedicação, eles são essenciais para esta conquista.

Ao meu namorado Roger, pelo apoio e por ter me ajudado a seguir em frente nos momentos difíceis.

A todos os meus amigos, André, Bárbara, Julia, Karoline, Kassio, Luísa, Maria Vitória, Rodolfo e Vinícius, sem o apoio diário deles não seria possível chegar até aqui. Em especial a Tawane, que foi uma pessoa muito importante e que se tornou uma grande amiga.

SUMÁRIO

	página
Resumo	1
Abstract	2
Introdução	3
Material e métodos	5
Resultados	6
Discussão	8
Referências bibliográficas	10
Figuras	14

RESUMO

As características do fruto são de grande importância na sistemática de *Caryocar*, inclusive dando o nome do gênero que é derivado do grego *Karyon*, que significa noz e do latim *Caro* que remete à carne, referindo às suas drupas. Apesar de sua importância, o fruto de *Caryocar* é pouco conhecido e a origem de suas camadas não foram propriamente estudadas. Assim, como (i) estudos baseados em caracteres moleculares têm sido insuficientes para sugerir hipóteses sobre as relações de parentesco de Caryocaraceae. E que (ii), os órgãos reprodutivos da ordem Malpighiales são desconhecidos ou pobremente conhecidos. E, ainda, que (iii) seu conhecimento pode ser importante para esclarecer as relações de parentesco na ordem. O presente trabalho realizou um estudo mais detalhado do fruto de Caryocaraceae, descrevendo o desenvolvimento do pericarpo de *Caryocar brasiliense* e detalhando a origem de suas camadas. Para isso, flores em antese, pós-antese e frutos foram processados segundo técnicas usuais de corte e coloração em resina histológica. Nossos resultados mostraram que *Caryocar* possui uma grande quantidade de feixes além do padrão encontrado para angiospermas com um feixe dorsal e dois ventrais para cada carpelo. A vascularização atípica do ovário encontrada em Caryocaraceae, é também encontrada em Putranjivaceae e sugere uma aproximação das duas famílias. Em relação ao fruto, o pirênio de *Caryocar brasiliense* tem origem do mesocarpo e não do endocarpo, como descrito anteriormente. *Caryocar brasiliense* apresentou algumas semelhanças com as drupas e os esquizocarpos de Malpighiaceae. Nossos resultados, também, sugerem que o desenvolvimento dos frutos pode ajudar a resolver as relações de Malpighiales, ordem de relações tão complexas.

Palavras-chaves: Ontogênese. Anatomia. Pequi.

ABSTRACT

The features of the fruit are of great importance in the *Caryocar* systematics, including giving the name of the genus which is derived from the Greek *Karyon*, which means nut and the Latin *Caro* refer to the flesh, referring to its drupes. Despite its importance, the fruit of *Caryocar* is poorly known, and the origin of its layers was not appropriately studied. Thus, as (i) studies based on molecular characters have been insufficient to suggest hypotheses about Caryocaraceae kinship relations. Moreover, that (ii) the reproductive organs of the order Malpighiales are unknown or poorly known. Besides that (iii) your knowledge may be relevant to clarifying kinship relations in the order. The present work realized a more detailed study of the Caryocaraceae fruit, describing the development of the *Caryocar brasiliense* pericarp and detailing the origin of its layers. For this, anthesis, post-anthesis flowers, and fruits were processed according to usual techniques of cut and coloring on the histological resin. Our results showed that *Caryocar* has a large number of vascular bundle beyond the standard found for angiosperms with one dorsal vascular bundle and two ventral vascular bundles for each carpel. The atypical ovary vascularization found in Caryocaraceae is also found in Putranjivaceae and suggests an approximation of the two families. Concerning the fruit, the *Caryocar brasiliense* pyrene comes from the mesocarp and not from the endocarp, as described previously. *Caryocar brasiliense* showed some similarities to Malpighiaceae drupes and schizocarps. Our results, too, suggest that fruit development may help solve Malpighiales relations, an order of such a complex relation.

Keywords: Ontogenesis. Anatomy. Pequi.

INTRODUÇÃO

Caryocaraceae é uma família neotropical presente desde a Costa Rica até o sul do Brasil e Paraguai, ocorrendo, também, na parte oriental dos Andes (Prance e Silva, 1973). Essa família pertence à ordem Malpighiales e é composta por dois gêneros, *Anthodiscus* G.F.W. Meyer, com 18 espécies e *Caryocar* L., com 9 espécies (Stevens, 2001 atualizado constantemente). Grande parte das espécies da família são encontradas na floresta amazônica, mas alguns representantes podem ocorrer em outros biomas, como é o caso de *Caryocar brasiliense* Cambess. que ocorre regularmente em fisionomias do cerrado (Prance e Silva, 1973). As espécies de Caryocaraceae desempenham papel importante na ecologia e na economia das regiões onde ocorrem, visto que seus frutos são utilizados na alimentação e sua madeira é usada na construção civil e na fabricação de embarcações rústicas (Prance e Silva, 1973).

O nome do gênero *Caryocar* é derivado do grego *Karyon*, noz, e do latim *Caro*, carne, referindo-se aos seus frutos que possuem a parte externa carnosa e a parte interna lenhosa (Prance e Silva, 1973). O fruto de *Caryocar brasiliense* (o pequi) é uma drupa globular com cerca de quatro a cinco centímetros de diâmetro (Prance e Silva, 1973). Seu exocarpo é glabro, liso, podendo conter lenticelas ou não (Prance e Silva, 1973). O mesocarpo é carnoso e o endocarpo duro (Prance e Silva, 1973). A parte mais interna do mesocarpo e o endocarpo destacam-se do restante do pericarpo no fruto maduro (Prance e Silva, 1973). O mesocarpo interno tem coloração amarelo alaranjada e é a parte utilizada na alimentação (Prance e Silva, 1973). Já o endocarpo é constituído por numerosos espinhos finos, duros e lenhosos com cerca de dois a três milímetros de comprimento (Prance e Silva, 1973). Os frutos possuem geralmente dois lóculos, cada um contendo uma semente (Prance e Silva, 1973).

Apesar da descrição de Prance e Silva (1973) ser uma descrição bem detalhada, ela é baseada somente na aparência dos tecidos. Como o desenvolvimento dos frutos é complexo e passa por diversos estádios de desenvolvimento, como a formação de meristemas com divisões, alongamento e diferenciação de células (Roth, 1977), descrições que não baseadas no desenvolvimento são pouco precisas e dificultam comparações entre as camadas de frutos de grupos próximos. Para solucionar esse problema, Roth (1977) propõe que a descrição dos tecidos do pericarpo seja baseada no seu desenvolvimento e que, o exocarpo seja o tecido originário somente da epiderme externa do ovário, o mesocarpo é oriundo do mesofilo ovariano e o endocarpo é o tecido originário exclusivamente da epiderme interna do ovário. A proposta de Roth (1977) refina a descrição dos frutos e evita comparações errôneas.

Desde os primeiros estudos taxonômicos, a família Caryocaraceae é uma família de difícil circunscrição, apresentando um histórico taxonômico bastante complexo (Prance e Silva, 1973). De acordo com Prance e Silva (1973) a primeira publicação que se referia a um membro de Caryocaraceae provavelmente foi o trabalho “Exoticorum” de Clusius (1605). Bauhin (1650) e Cherler (1650) fizeram uma descrição similar ao de Clusius. Aublet (1775) descreveu dois novos gêneros, o qual ele colocou em Polyandria tetragynia que mais tarde foi referido como *Caryocar*. Jussieu (1789), em “Genera plantarum” classificou *Caryocar* como “Genera incertae sedis” que até hoje é usado para designar a incapacidade de se estabelecer a posição correta de um gênero. Meyer (1818) descreveu o único outro gênero de Caryocaraceae reconhecido hoje, quando ele publicou “Anthodiscus”. De Candolle (1824), em seu “Prodromus”, foi o primeiro a classificar *Caryocar* em uma família separada, que se chamava Rhizoboleae. Bentham e Hooker (1862) reduziram Rhizoboleae para uma tribo da família Ternstroemiaceae e separaram Caryocaraceae em outra família. Baillon (1872) tratou

Caryocaraceae como uma parte da Ternstroemiaceae. Szyszlowicz (1895) em seu trabalho inovou ao chamar Caryocaraceae de família. Hutchinson (1926) classificou Caryocaraceae na ordem Theales. Wettstein (1935) classificou Caryocaraceae na ordem Guttiferales. Gundersen (1950), Cronquist (1968) e Takhtajan (1969) em seus sistemas filogenéticos posicionaram Caryocaraceae na ordem Theales. Atualmente, Caryocaraceae pertence à ordem Malpighiales (Stevens, 2001 atualizado constantemente), mas sua a posição exata dentro da ordem ainda não é muito bem definida (Stevens, 2001 atualizado constantemente). Segundo Endress et al. (2013), estudos comparativos de anatomia e de desenvolvimento de órgãos reprodutivos das espécies de Malpighiales podem dar indícios da posição das famílias dentro da ordem. Os mesmos autores afirmam que tal abordagem ainda não é possível devido ao pouco conhecimento dos órgãos reprodutivos na ordem (Endress et al., 2013). Dentre elas, os autores destacam que em Caryocaraceae, Centroplacaceae, Euphroniaceae, Goupiaceae, Ixonanthaceae, Lacistemataceae, Lophopyxidaceae, Malesherbiaceae, Medusagynaceae, Pandaceae, Peraceae e Quiinaceae; os órgãos reprodutivos são desconhecidos ou pobremente conhecidos e que estudos de anatomia e desenvolvimento seriam de grande valia para a sistemática da ordem (Endress et al., 2013).

Sendo assim, o presente trabalho teve como objetivo realizar um estudo mais aprofundado do fruto de Caryocaraceae, descrevendo o desenvolvimento do pericarpo de *Caryocar brasiliense* e detalhando a origem de suas camadas. Os resultados foram discutidos e comparados com outras famílias, com o intuito de oferecer indícios de parentesco para tentar entender as relações dentro da ordem.

MATERIAL E MÉTODOS

Flores em antese, pós-antese e frutos em diferentes fases de desenvolvimento de *Caryocar brasiliense* foram coletados em fragmentos de cerrado no município de Uberlândia,

Minas Gerais. Ramos com flores foram incluídos como material testemunho na coleção do Herbário Uberlandense (HUFU), com o número de tombo 79568, no Instituto de Biologia (INBIO) da Universidade Federal de Uberlândia (UFU) e processados para os estudos anatômicos. Ovários e frutos foram medidos, separados por tamanho, dissecados e imediatamente colocados em fixador Trump (MacDowell e Trump, 1976) por 24 horas sob vácuo. Após a fixação, o material foi desidratado em série etílica crescente até etanol 50% para armazenamento (Berlyn e Miksche, 1976).

O material foi desidratado em série etílica crescente até etanol PA e incluído em resina histológica conforme indicação do fabricante. O material incluído foi seccionado em série no plano transversal com 6 μ m de espessura com auxílio de um micrótomo rotativo Leica RM 2135. As secções foram distendidas e fixadas em lâminas histológicas com água a aproximadamente 50°C. As secções foram coradas com azul de toluidina 0,05% (O'Brien et al., 1964, modificado com tampão acetato e pH 4,7), as lâminas foram montadas permanentemente com Entellan® e analisadas em microscópio de luz. As regiões mais relevantes foram fotografadas em fotomicroscópio Olympus BX51 e as imagens foram organizadas no programa de edição de imagem não vetorial (Adobe Photoshop®).

RESULTADOS

Ovário

O ovário de *Caryocar brasiliense* é súpero e constituído por cerca de quatro carpelos conatos, quatro lóculos e um óvulo por lóculo (Fig. 1a). A epiderme externa é unisseriada, com células justapostas de formato cuboide, não foram observados tricomas e estômatos (Fig. 1a–b). O mesofilo é composto por células parenquimáticas de paredes primárias variando sua forma em quatro regiões. Na mais externa, são observadas cerca de 11 camadas de células isodiamétricas e menores do que as demais regiões. No mesofilo ovariano

mediano externo e interno foram observadas cerca de 16 e 12 camadas respectivamente, eles apresentam células maiores e a vascularização é dada por três séries concêntricas de feixes vasculares (Fig. 1b–c). Os feixes mais externos do mesofilo e os mais internos são procambiais, os medianos são colaterais (Fig. 1a–c). Os mais internos circundam os lóculos e possivelmente constituem os feixes dorsais dos carpelos (Fig. 1b–c), pois permanecem até o estilete. O mesofilo interno possui células alongadas com espaços intercelulares reduzidos e dispostas em sentidos variados, com cerca de dez camadas. A epiderme interna é composta por células alongadas periclinalmente (Fig. 1a–c). Na região mais distal nas laterais dos lóculos, ela é composta por duas camadas e na região mais proximal por uma camada. Os feixes ventrais são oriundos de um eustelo restrito à região central e a porção basal do ovário (Fig. 1 a–c).

Estádio I (Fruto imaturo com 1 e 1,5cm de diâmetro)

A epiderme externa, o mesofilo e a epiderme interna originam o exocarpo, mesocarpo e endocarpo, respectivamente. Nessa fase, não há diferenças significativas entre a epiderme externa do ovário e o exocarpo (Fig. 2b). No mesocarpo, ocorrem algumas divisões celulares em diversos planos aumentando o tamanho do fruto (Fig. 2b, d–e). Todos os feixes vasculares apresentam células mais diferenciadas (Figs. 2c, e–f, h–i; 3b, e–f). O mesocarpo mediano apresenta uma faixa de células formando um tecido de separação (Figs. 2a; 3a, c). O mesocarpo interno é constituído por fibras dispostas em diversos sentidos na base e alongadas radialmente em sua porção mediana e apical (Figs. 2d–e; 3d). Nesta fase, o endocarpo desaparece, pois ele não acompanha o desenvolvimento do fruto (Fig. 3d).

Estádio II (Fruto imaturo com 4,7 cm de diâmetro)

Nesta fase, é possível observar que a camada mais externa do mesocarpo externo apresenta divisões periclinais dando início à formação da periderme (Fig. 4a). No mesocarpo, os feixes vasculares mais externos apresentam um maior grau de diferenciação dos seus tecidos (Fig. 4b). Algumas células parenquimáticas do mesocarpo externo e médio próximas aos feixes diferenciam-se em esclerênquima (Fig. 4a–b). As células do mesocarpo mediano externo ficam mais volumosas, algumas alongadas em sentidos diversos e o tecido de separação possui algumas células cuboides (Fig. 4c–d). No mesocarpo interno, as células alongadas dos espinhos iniciam a formação de parede lignificada (Fig. 4e–f).

DISCUSSÃO

Os resultados foram comparados com Malpighiaceae, Lophopyxidaceae e Putranjivaceae, que são famílias próximas de Caryocaraceae.

No ovário, a organização dos tecidos de *Caryocar brasiliense*, principalmente a vascularização, é semelhante à *Drypetes*, *Putranjiva* e *Sibangea* (Putranjivaceae), com uma quantidade de feixes maior do que o padrão descrito para outras angiospermas, em que cada carpelo apresenta um feixe dorsal e dois ventrais (Puri, 1951). Em Malpighiaceae, o ovário possui variação na vascularização, com presença de feixes dorsais como em *Byrsonima intermedia* (Souto e Oliveira, 2005), feixes dorsais ausentes em *Banisteriopsis* e *Diplopterys* (Souto e Oliveira, 2012), e uma região meristemática na porção dorsal dos carpelos como em *Janusia*, *Mascagnia* e *Tetrapteryx* (Souto e Oliveira, 2013). Em Lophopyxidaceae (Matthews e Endress, 2013), a vascularização do ovário é semelhante à *Byrsonima* (Souto e Oliveira, 2005).

Caryocar brasiliense possui fruto do tipo drupa, como registrado em Putranjivaceae (Levin, 2014), Lophopyxidaceae (Webster, 1994b) e em espécies de Malpighiaceae, como *Byrsonima intermedia* (Souto e Oliveira, 2005). Já *Banisteriopsis*,

Diplopterys, *Janusia mediterranea*, *Janusia occhionii*, *Mascagnia cordifolia* e *Tetrapteryx chamaecerasifolia*, possuem o fruto do tipo esquizocarpo (Souto e Oliveira, 2012; Souto, 2011).

Em *Caryocar brasiliense* o exocarpo se diferencia em periderme. Em espécies de Malpighiaceae, como *Janusia mediterranea*, *Janusia occhionii*, *Mascagnia cordifolia* e *Tetrapteryx chamaecerasifolia*, o exocarpo é unisseriado com presença de divisões anticlinais (Souto, 2011). Em *Banisteriopsis* e *Diplopteryx* o exocarpo permanece unisseriado, possuindo estômatos, tricomas e vacúolos (Souto e Oliveira, 2012). Em *Byrsonima intermedia* o exocarpo também é unisseriado (Souto e Oliveira, 2005).

Caryocar brasiliense possui células vacuoladas no mesocarpo, com divisões em diversos planos. Em Malpighiaceae, nas espécies *Janusia mediterranea*, *Janusia occhionii*, *Mascagnia cordifolia* e *Tetrapteryx chamaecerasifolia* as células também são vacuoladas, de citoplasma reduzido e núcleo conspícuo (Souto, 2011). Os feixes vasculares em *Caryocar brasiliense* são procambiais e colaterais. Em *Janusia mediterranea*, *Janusia occhionii*, *Mascagnia cordifolia* e *Tetrapteryx chamaecerasifolia* foram encontrados cordões procambiais e feixes vasculares (Souto, 2011). *Caryocar brasiliense* apresenta mesocarpo interno com fibras e células alongadas dispostas em diversos sentidos. *Janusia mediterranea*, *Janusia occhionii*, *Mascagnia cordifolia* e *Tetrapteryx chamaecerasifolia* possuem mesocarpo interno com células de menor lúmen, alongadas oblíqua e tangencialmente e a parede dessas células começam a se espessar e lignificar (Souto, 2011). Em *Byrsonima intermedia*, as células do mesocarpo interno alongam-se em sentidos variáveis e ocorre lignificação de algumas células (Souto e Oliveira, 2005). Em *Banisteriopsis* e *Diplopteryx* o mesocarpo interno possui um número diverso de camadas de células que são tangencialmente alongadas com paredes espessas, além de ter duas ou três camadas de células de formato irregular, com presença de vacúolos e paredes finas contendo substâncias fenólicas (Souto e Oliveira, 2012).

Em *Caryocar brasiliense* o endocarpo desaparece. Em *Janusia mediterranea*, *Janusia occhionii* as células do endocarpo aumentam de tamanho (Souto, 2011). Já em *Mascagnia cordifolia* e *Tetrapteryx chamaecerasifolia* o endocarpo apresenta de uma a três camadas com células ligeiramente alongadas longitudinalmente, e na região do feixe dorsal e próxima ao funículo o número de camadas pode chegar a nove (Souto, 2011). Em *Byrsonima intermedia*, o endocarpo é multisseriado, apresentando de três a quatro camadas de células que se alongam longitudinalmente (Souto e Oliveira, 2005). O endocarpo em *Banisteriopsis* apresenta células longitudinalmente alongadas com paredes celulares espessas, vacúolos e núcleos imperceptíveis (Souto e Oliveira, 2012). Já em *Diplopteryx* o endocarpo forma muitas camadas celulares que se ramificam, formando espaços intercelulares que podem acumular substâncias fenólicas (Souto e Oliveira, 2012).

O presente estudo reforça a necessidade de estudos de desenvolvimento para comparações mais precisas entre os órgãos reprodutivos de plantas. O pirênio do fruto de *Caryocar brasiliense* tem origem do mesocarpo e não do endocarpo, como descrito anteriormente. Em relação à importância do desenvolvimento do fruto na sistemática de Malpighiales, a estrutura do ovário aproxima Caryocaraceae de Putranjivaceae. Em relação ao fruto, *Caryocar brasiliense* tem semelhanças com as drupas e os esquizocarpos de Malpighiaceae. Como não há estudos com desenvolvimento de frutos de Putranjivaceae, essa relação não pode ser estabelecida, mas tal comparação seria muito interessante já que os frutos de ambas as famílias são drupas. Como perspectivas futuras, pretendemos terminar o desenvolvimento, investigando como o mesocarpo mediano interno acumula as substâncias ergásticas que são utilizados na culinária e como ocorre a separação do mesocarpo mediano externo e interno pelo tecido de separação. Outra perspectiva é o estudo do desenvolvimento da semente que é pouco conhecida em Malpighiales.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AUBLET, J.B.C.F. **Histoire des plantes de la Guiane francaise**. London, Paris: Pierre-François Didot Jeune, 1775.
- BAILON, H. **Histoire des plantes**. Paris: L. Hachette et Cie, 1872.
- BAUHIN, J; CHERLER, J.H. **Historia plantarum universalis**. Yverdon: Ebroduni, 1650.
- BENTHAM, G; HOOKER, J.D. **Ternstroemiaceae tribus Rhizoboleae**. In: Genera Plantarum 1. London: Reeve, v. 1, p. 180-181, 1862.
- BERLYN, G.P.; MIKSCHE, J.P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames: Iowa State University Press, 1976.
- CLUSIUS, C. **Exoticorum libri decem**. Leiden: Raphelengius, 1605.
- CRONQUIST, A. **The evolution and classification of flowering plants**. Boston: Houghton Mifflin, 1968.
- DE CANDOLLE, A. P. **Rhizoboleae**. Paris: Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis 1, 1824.
- ENDRESS, P.K.; DAVIS, C.C.; MATTHEWS, M.L. **Advances in the floral structural characterization of the major subclades of Malpighiales, one of the largest orders of flowering plants**. Annals of Botany, v. 111, n. 5, p. 969-985, 2013.
- GUNDERSEN, A. **Families of Dicotyledons**. Waltham: Chronica Botanica Co, 1950.
- HUTCHINSON, J. **Families of flowering plants**. London: Oxford Clarendon Press, 1926.
- JUSSIEU, A.L. **Genera Plantarum**. Paris: Herissant, 1789.
- LEVIN, G. **Putranjivaceae**. In: Kubitzki, K. The families and genera of vascular plants, v. XI. Berlin: Springer, 2014.
- MACDOWELL, E.M.; TRUMP, B.F. **Histologic Fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy**. Archives of Pathology & Laboratory Medicine, v. 100, n. 8, p. 405-414, 1976.

- MATTHEWS, M.L.; ENDRESS, P.K. **Comparative floral structure and systematics of the clade of Lophopyxidaceae and Putranjivaceae (Malpighiales)**. Botanical Journal of the Linnean Society, v. 172, n. 4, p. 404-448, 2013.
- MEYER, G.F.W. **Primitiae florae essequeboensis**. Gottingen: Sumptibus H. Dieterich, 1818.
- 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.
- PRANCE, G.T.; SILVA, M.F. **Caryocaraceae**. Flora Neotropica, p. 1-75, 1973.
- PURI, V. **The role of floral anatomy in the solution of morphological problems**. The Botanical Review, v. 17, n.7, p.471, 1951.
- ROTH, T. **Fruits of angiosperms**. Berlin: Borntraeger, 1977.
- SOUTO, L.S.; OLIVEIRA, D.M.T. **Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae)**. Brazilian Journal of Botany, v. 28, p. 697-712, 2005.
- SOUTO, L.S. **Morfoanatomia de órgãos reprodutivos de cinco espécies de Malpighiaceae**. 2011. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2011.
- SOUTO, L.S.; OLIVEIRA, D.M.T. **Pericarp structure in *Banisteriopsis* CB Rob. and *Diplopterys* A. Juss. (Malpighiaceae): new data supporting generic segregation**. Acta Botanica Brasilica, v. 26, n. 3, p. 527-536, 2012.
- SOUTO, L.S.; OLIVEIRA, D.M.T. **Evaluation of the floral vasculature of the *Janusia*, *Mascagnia* and *Tetrapteryx* species as a tool to explain the decrease of floral organs in Malpighiaceae**. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, v. 208, n. 5-6, p. 351-359, 2013.

STEVENS, P.F. (2001 atualizado constantemente) **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 14, July 2017. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acesso em: 27. nov. 2019.

SZYSZYLOWICZ, I. **Caryocaraceae**. In: Engler, H. G. A. & Prantl, K. A. E. Die natürlichen Pflanzenfamilien. v. 3, n. 6, p. 153-157, 1895.

TAKHTAJAN, A. **Flowering plants origin and dispersal**. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 1969.

WETTSTEIN, R. **Caryocaraceae**. In: Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig, 1935.

FIGURAS

Figura 1. Ovário de *Caryocar brasiliense* em secções transversais **a.** Visão geral do ovário, mostrando os quatro carpelos conatos. **b.** Detalhe da parede ovariana, onde é possível observar as quatro regiões do mesofilo ovariano incluindo seus feixes. **c.** Detalhe da região mais externa da parede ovariana, evidenciando a epiderme externa unisseriada e os feixes mais externos. **d.** Detalhe da região mais interna da parede ovariana, note epiderme interna também unisseriada e os feixes dorsais rodeando o lóculo. **e.** Detalhe da região central do ovário evidenciando o complexo de feixes ventrais formando um eustelo, traços ovulares e feixes laterais. cv: complexo de feixes ventrais, ee: epiderme externa, ei: epiderme interna, fd: feixe dorsal, fl: feixe lateral, mo: mesofilo ovariano, me: mesofilo externo, mi: mesofilo interno, mme: mesofilo mediano externo, mmi: mesofilo mediano interno, ov: óvulo, to: traço ovular.

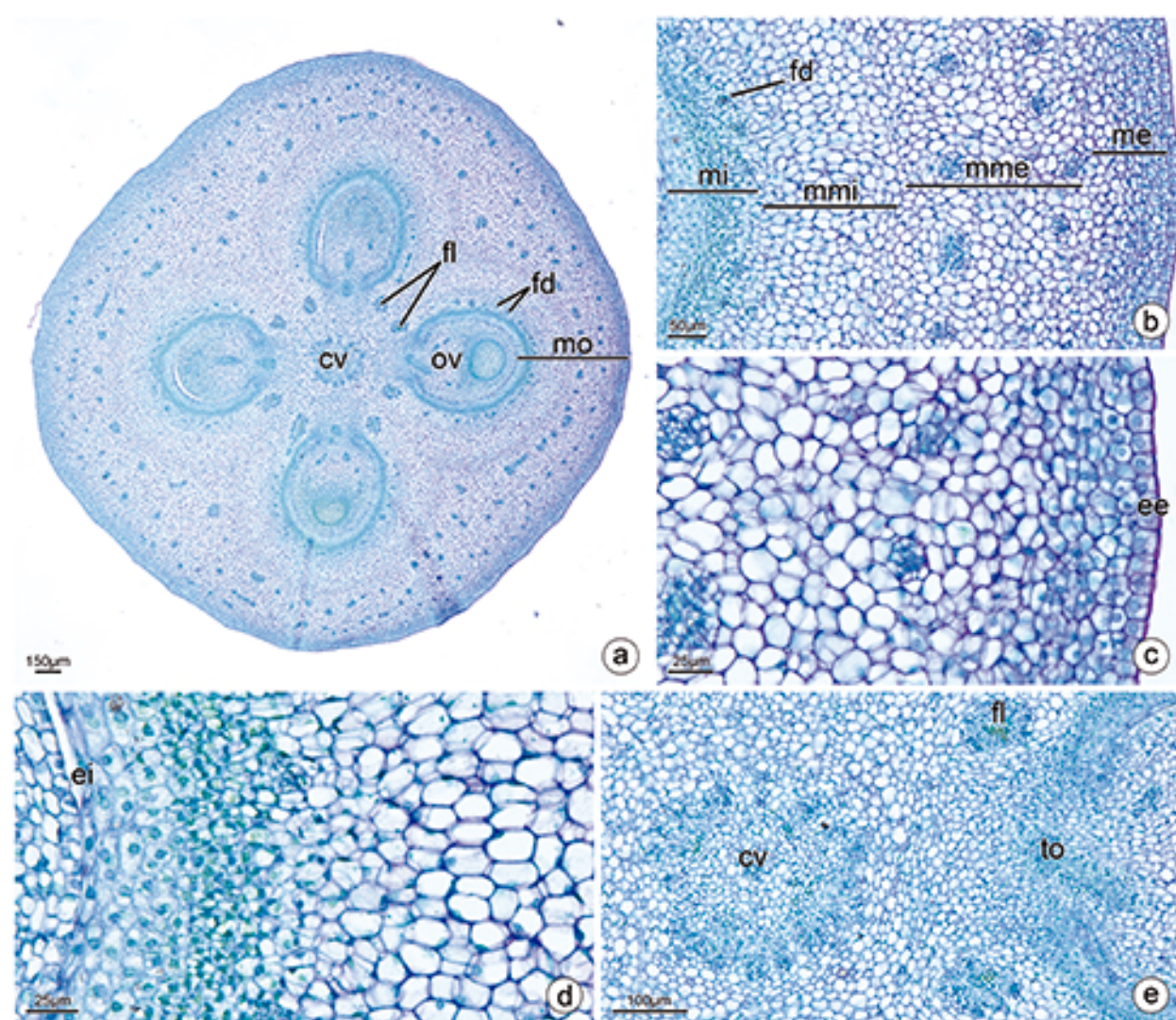


Figura 2. Fruto imaturo com cerca de 1 cm de diâmetro de *Caryocar brasiliense* em secções transversais. **a.** Detalhe do pericarpo, mostrando as divisões do mesocarpo e o tecido de separação. **b.** Detalhe da região externa do pericarpo, onde é possível observar que a parte mais externa do mesocarpo externo apresenta aspecto colenquimatoso. **c.** Detalhe do mesocarpo médio externo, mostrando um dos feixe laterais. **d.** Região interna do mesocarpo, mostrando parte do mesocarpo mediano e o interno. **e.** Detalhe do mesocarpo médio e interno, evidenciando um dos feixes dorsais. **f.** Detalhe da porção interna do pericarpo, mostrando o início de formação dos espinhos, o feixe lateral e o traço ovular. **g.** Detalhe da anterior, detalhando o meristema responsável pela formação dos espinhos. **h.** Detalhe de um feixe lateral interno. **i.** Detalhe de um traço ovular. ex: exocarpo; fd: feixe dorsal; fl: feixe lateral; me: mesocarpo externo; mi: mesocarpo interno; mme: mesocarpo mediano externo; mmi: mesocarpo mediano interno; to: traço ovular; ponta de seta: tecido de separação; seta: espinho.

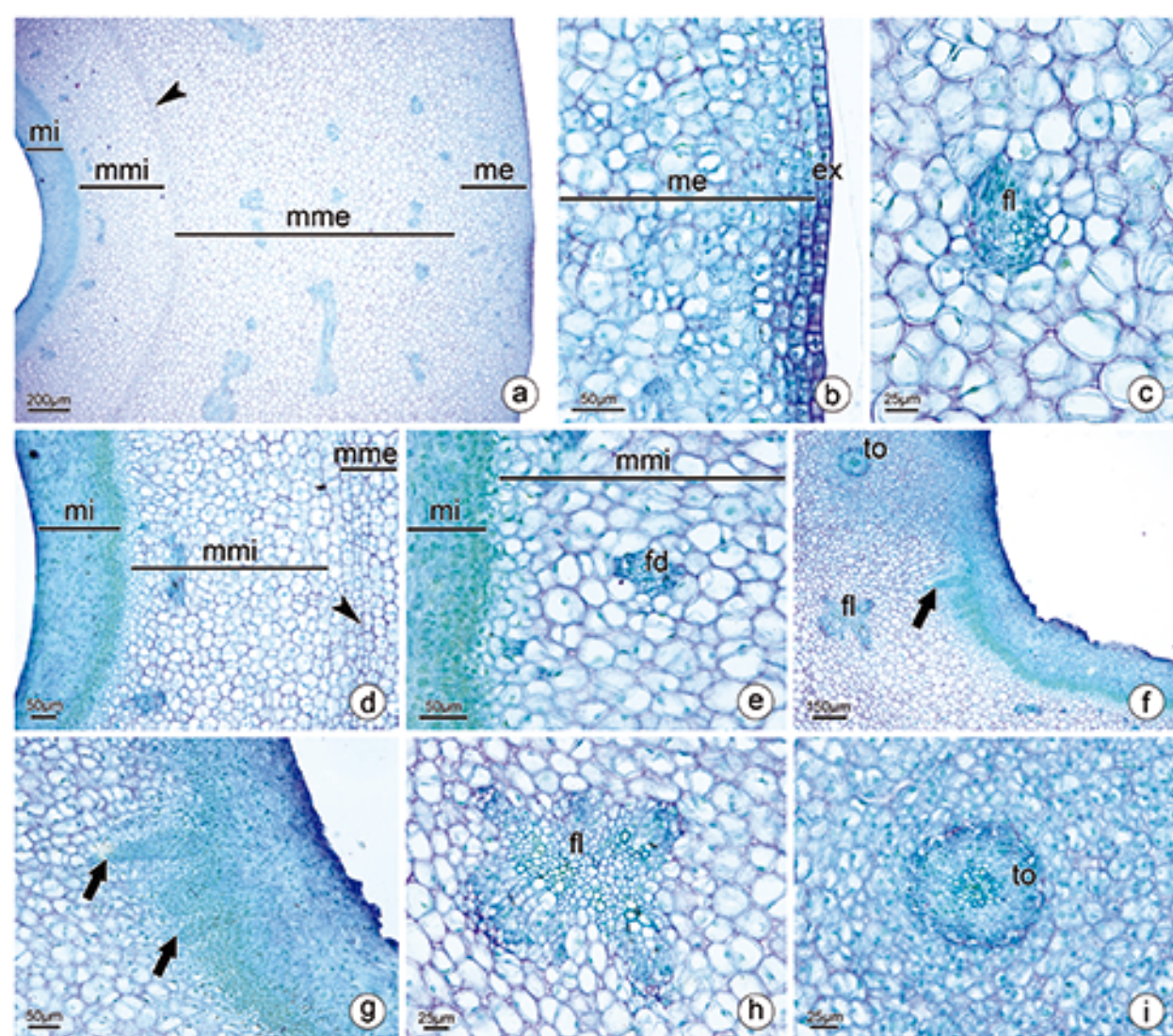


Figura 3. Fruto imaturo com cerca de 1,5 cm de diâmetro de *Caryocar brasiliense* em secções transversais. **a.** Detalhe do pericarpo, mostrando as divisões do mesocarpo e o tecido de separação. **b.** Detalhe de feixes laterais mais externos. **c.** Detalhe do tecido de separação. **d.** Região interna do pericarpo, onde é possível observar fibras com células alongadas dispostas em diversos sentidos. **e.** Detalhe de um feixe lateral mais interno. **f.** Detalhe de um traço ovular. fl: feixe lateral; me: mesocarpo externo; mi: mesocarpo interno; mme: mesocarpo mediano externo; mmi: mesocarpo mediano interno; to: traço ovular; ponta de seta: tecido de separação; seta: espinho.

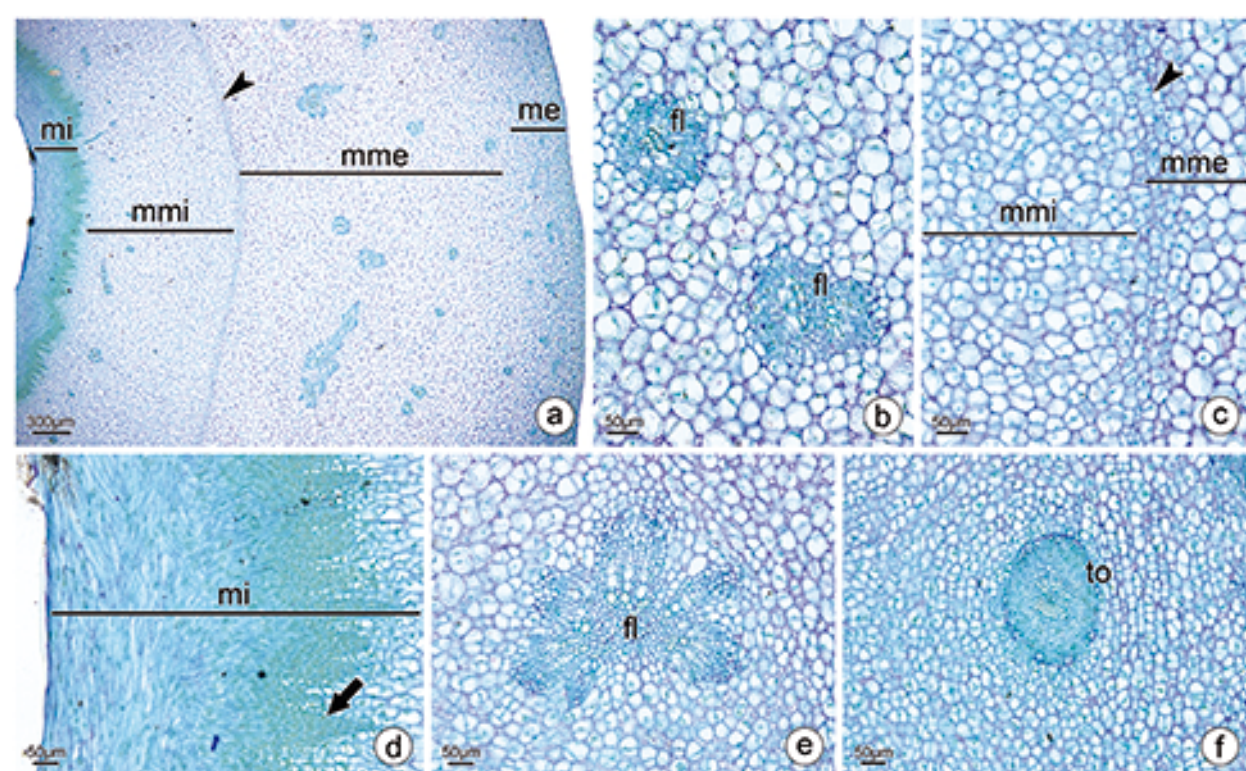


Figura 4. Fruto imaturo com cerca de 4,7 cm de diâmetro de *Caryocar brasiliense* em secções transversais. **a.** Detalhe da região externa do pericarpo, mostrando o início da formação da periderme. **b.** Detalhe de um feixe lateral externo. **c.** Detalhe do mesocarpo mediano, note que as células do tecido de separação estão mais organizadas que na fase anterior (compare com as Figs. 2d e 3c). **d.** Detalhe das células do tecido de separação. **e.** Região interna do pericarpo, onde é possível notar os espinhos. **f.** Detalhe da figura anterior, mostrando as fibras que compõem os espinhos. asterisco: esclereíde; fi: fibras; fl: feixe lateral; me: mesocarpo externo; mme: mesocarpo mediano externo; mmi: mesocarpo mediano interno; pe: periderme; ponta de seta: tecido de separação; seta: espinho.

