



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Embriologia e ocorrência de fitomelanina em frutos de *Wunderlichia senaeii* (Glaz.) ex
Maguire & G.M. Barroso (Asteraceae)

Ludimila Lemes Moura

Orientadora:
Dra. Juliana Marzinek

Uberlândia – MG

2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Embriologia e ocorrência de fitomelanina em frutos de *Wunderlichia senaeii* (Glaz.) ex
Maguire & G.M. Barroso (Asteraceae)

Ludimila Lemes Moura

Orientadora:
Dra. Juliana Marzinek

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Uberlândia como parte dos
requisitos para 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.

M929e Moura, Ludimila Lemes, 1990
2015 Embriologia e ocorrência de fitomelanina em frutos de *Wunderlichia senaei* (Glaz.) ex Maguire & G.M. Barroso (Asteraceae) / Ludimila Lemes Moura. - 2015.
39 p. : il.

Orientadora: Juliana Marzinek.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.
Inclui bibliografia.

1. Botânica - Teses. 2. Compostas - Teses. 3. Embriologia vegetal - Teses. I. Marzinek, Juliana. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. III. Título.

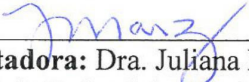
CDU: 581



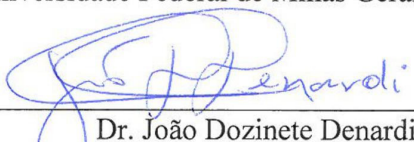
**“Embriologia e ocorrência de fitomelanina em frutos de *Wunderlichia senaeii*
(Glaz.) ex Maguire & G.M. Barroso”**

Ludimila Lemes Moura

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 25 / 02 / 2015

*Dedico aos meus pais Natal e Valtuira, a minha
irmã Daniely e meu sobrinho Arthur*

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por ter me dado força e saúde para superar os desafios que surgiram durante o mestrado.

A minha orientadora Juliana Marzinek, não só pela nossa parceria, que vem desde a graduação, mas também por todo apoio e paciência com tantas crises existenciais pelas quais passei neste período. Obrigado por dividir comigo seu conhecimento e seu tempo.

A Capes pelo apoio financeiro, por meio da bolsa.

Aos membros da banca, Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira e Dr. João Donizete Dernardi por aceitaram participar desse momento.

A Universidade Federal de Uberlândia, ao Instituto de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal pela oportunidade de concluir este curso. Meus agradecimentos aos professores do programa que trilharam comigo essa jornada, em especial a professora Neuza Maria de Castro que desde a graduação foi uma fonte de inspiração, de conhecimento e de muitos sorrisos também. Agradeço aos funcionários, em especial a Nívea que em tantos momentos me alertou dos esquecimentos em meio as atribulações do dia-a-dia e a Márcia que sempre ofereceu suporte. Ao professor Orlando, por todas as contribuições com meu trabalho.

A todos os colegas com quem convivi no Lamovi por todos esses anos, Stéphanie, Rafael, Nayara, Angélica, Lígia, Taynara, Jessyca, Mário, Marco Túlio, Wesley, Mariana Alves, Mariana Duarte, Manoela, Marília, Pamella, Fernanda, Thais, Rodrigo Pacheco, Paula, Jamile e Renata Castro. Em especial a Izabella Franco e ao Kleber por terem me ajudado na coleta do material em Diamantina. Amigos, eu sentirei uma imensa falta de vocês, das nossas conversas, dos nossos almoços e das nossas idas ao cinema.

Aos meus amigos, de todos os grupos! Ao Coral Irmão Sol Irmã Lua, que foi onde em muitos momentos busquei inspiração, energia e fé para ir até o fim, em especial a Aninha, que foi a responsável por esse lindo presente. Aos meus amigos da minha cidade Castelândia, que mesmo longe, estão perto do coração. Aos colegas de graduação, em especial, Ana Carolina, Renata, Pedro, Jovânia, Gisele Alves, Verena, Daniele, Lamartine e Ariadne que ainda com frequência suportam a minha chatice. Ao grupo de oração Santo Inácio de Loyola. As pessoas com quem mais convivo durante a semana, Silas, Bethânia, Gabriley e Miguel, vocês me dão uma força que você nem imaginam.

A minha família, Natal, Valtuira, Daniely e Arthur. Aos meus parentes, avó, tios, tias, primos, primas, padrinho e madrinhas. Cada um de vocês contribuiu de alguma forma para que eu chegasse até aqui, seja com uma palavra amiga, com um sorriso, com um colo. Vocês são meu esteio.

SUMÁRIO

Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução.....	5
Material e métodos.....	7
Resultados.....	9
Discussão.....	12
Referências bibliográficas.....	19
Ilustrações.....	28

Embriologia e ocorrência de fitomelanina em frutos de *Wunderlichia senaeii* (Glaz.) ex Maguire & G.M. Barroso (Asteraceae)¹

RESUMO – (Embriologia e ocorrência de fitomelanina em frutos de *Wunderlichia senaeii* (Glaz.) ex Maguire & G.M. Barroso) – Os grupos basais de Asteraceae apresentam divergências quanto a filogenia de suas espécies. Mutisieae *s.l.* faz parte desses grupos basais sendo de grande importância para o entendimento da filogenia da família. Dados embriológicos são conservativos e conhecidos por possuírem grande potencial taxonômico. Assim, podem fornecer importantes resultados que ajudem a esclarecer as divergências filogenéticas na família, especialmente em Mutisieae *s.l.* Deste modo, o estudo embriológico de *Wunderlichia senaeii*, espécie rara e endêmica da região de Diamantina, Minas Gerais, foi realizado buscando levantar características que auxiliem nesses esclarecimentos. O material foi coletado e processado com técnicas usuais de inclusão e microtomia. As anteras são tetrasporangiadas e bitecas, o tipo de desenvolvimento da parede da antera é básico, o tapete é secretor. O endotécio é fibroso e nele são observados cristais. A microsporogênese é sucessiva, formando tétrades tetraédricas. O grão de pólen é bicelular. O ovário é ínfero, bicarpelar, unilocular, com um óvulo anátropo, tenuinucelado, unitegumentado de placentação basal. A espécie possui obturador de origem funicular. O megagametofito é do tipo *Polygonum*. O endosperma é celular. O carpopódio é simétrico e lignificado. A cipsela possui pericarpo parenquimático com deposição de fitomelanina e sem formação de espaço esquizógeno. A exotesta possui espessamento lignificado, o endosperma é persistente e envolve o embrião com dois cotilédones plano-convexos. Algumas características encontradas confirmam o padrão da família como parede da antera com o tipo de desenvolvimento básico,

¹ Manuscrito elaborado de acordo com as normas da revista Acta Botanica Brasilica

o tapete secretor, endotécio fibroso, microsporogênese sucessiva e tétrades tetraédricas, ovário ínfero, bicarpelar, unilocular, com um óvulo anátropo, tenuinucelado, unitegumentado de placentação basal e endosperma celular. Já o grão de pólen bicelular e a presença de obturador são características pouco relatadas em Asteraceae. O trabalho também relata, pela primeira vez, a presença de fitomelanina em espécie basal de Asteraceae. Tal composto anteriormente só era descrito para a Aliança Heliantheae e o gênero *Heterocoma*, tribo Vernonieae.

Palavras-chave: Mutisieae, Wunderlichioideae, cipsela, carpópódio, obturador, microsporogênese, megagametogênese.

ABSTRACT - (Embryology and occurrence of phytomelanin in fruit *Wunderlichia senaeii* (Glaz.) ex Maguire & GM Barroso) - Basal groups of Asteraceae have controversial phylogeny. Mutisieae *s.l.* belong to these groups basal and is of great importance for the understanding of the phylogeny of the family. Embryological data are conservative and are known to have great potential for taxonomy. Therefore, they can provide important arguments that help to clarify the phylogenetic controversy in the family, especially in Mutisieae *s.l.* Thus, the embryological study *Wunderlichia senaeii*, a rare and endemic species of the region of Diamantina, Minas Gerais, was performed searching for features that help these clarifications. The material was collected and processed according to standard techniques of inclusion and microtomy. Anthers are tetrasporangiate biteca and the type of development of the anther wall is basic and the tapetum is secretory. The endothecium is fibrous with crystals. The microsporogenesis is successive and tetrads are tetrahedral. The pollen grain is two-celled. The ovary is inferior, bicarpelate, unilocular, with one anatropous ovule, tenuinucellate, unitegmic with basal placentation. The studied species has an obturator of funicular origin. The megagametophyte is the *Polygonum* type. The endosperm is cellular. The carpopodium is symmetrical and lignified. The cypsela has parenchymatous pericarp with phytomelanin deposition without forming schizogenous space. The exotesta has lignified thickening, the endosperm is persistent and surrounds the embryo with two plano-convex cotyledons. Some features found confirm the pattern of the family as the basic anther wall development, the secretory tapetum, fibrous endothecium, successive cytokinesis and tetrahedral tetrads. The ovary is inferior, bicarpellate, unilocular, with a anatropous ovule, tenuinucellate, unitegmic basal placentation and cellular endosperm. Other features like pollen grain bicelled and the obturator are rarely described for Asteraceae. The study also reports for the first time the presence of phytomelanin in basal species Asteraceae. This

compound was previously only described for Heliantheae Alliance and the *Heterocoma* genus belonging to Vernonieae tribe.

Keywords: Mutisieae, Wunderlichioideae, cypsela, carpopodium, obturator. microsporogenesis, megagametogenesis.

Introdução

Asteraceae (=Compositae) é uma família que tem representantes distribuídos por todo mundo com exceção da Antártida. Possui cerca de 1.700 gêneros e mais de 30.000 espécies, configurando-se como a maior família dentre as Eudicotiledôneas (Judd *et al.* 2009). No Brasil, são encontrados cerca de 275 gêneros e 2.045 espécies (Nakajima *et al.* 2012). É um grupo monofilético e tem predominância nas regiões tropicais e subtropicais e seus representantes são, em sua maioria, plantas herbáceas, subarbustos e arbustos (Judd *et al.* 2009).

Os representantes de Asteraceae são facilmente reconhecidos por sua morfologia característica contendo flores agregadas em capítulos terminais ou axilares e envolvidas por brácteas. As flores são monóclinas ou díclinas, actinomorfas ou zigomorfas. As sépalas são modificadas formando o pápus, que pode ser ausente. As pétalas são conatas e formam uma corola tubular. Os capítulos são formados por um número de 1-1.500 flores. As anteras são geralmente bitecas e tetrasporangiadas, em alguns casos bisporangiadas, se abrem longitudinalmente para liberar grãos de pólen tricolporados. O ovário é ínfero, bicarpelar, unilocular com um óvulo de placentação basal (Anderberg *et al.* 2007).

O fruto de Asteraceae é do tipo cipsela. Esse termo é adotado seguindo a indicação proposta por Marzinek *et al.* (2008), que consideram a cipsela como o fruto formado a partir da união do receptáculo floral e os tecidos do ovário ínfero como ocorre em Asteraceae.

Apesar de não haver dúvidas sobre o monofiletismo de Compositae, dentro da família a circunscrição de alguns grupos é ainda complexa, sendo que, nos grupos basais, estão as principais divergências. O estudo de Panero & Funk (2002), baseado em dados moleculares é responsável pela mais recente classificação, que reconhece 12 subfamílias e 43

tribos. Nos clados basais de Compositae estão: Barnadesioideae, Stiffioideae, Mutisioideae, Wunderlichioideae e Gochnatioideae.

Dentre os grupos basais da família, a tribo Mutisieae *sensu lato* (Cabrera 1977), proposta com base em dados morfológicos é considerada um dos mais importantes clados para entender a sistemática e evolução de Asteraceae (Kim *et al.*, 2002, Ortiz *et al.* 2009). Cabrera (1977) reconhece quatro subtribos: Barnadesiinae, Mutisiinae, Nassauviinae e Gochnatiinae, esta última na qual está o gênero *Wunderlichia*.

Baseados em dados moleculares, Panero & Funk (2002, 2007, 2008) propuseram uma segunda classificação, denominada Mutisiae *sensu stricto* que restringe o grupo a três gêneros: *Onoseris*, *Mutisia* e *Nassauvia*. Nesta classificação, *Wunderlichia* encontra-se na subfamília Wunderlichioideae.

No Brasil, ocorrem seis espécies de *Wunderlichia*, distribuídas nos estados de Goiás, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro e Bahia (Panero & Funk 2008). Elas apresentam características adaptativas de ambientes xéricos e rupestres. O hábito é arbustivo, as folhas pubescentes, coriáceas e caducas. A corola de *Wunderlichia* é actinomorfa, tubular, a porção apical da antera possui uma projeção, estilete é rugoso próximo ao ponto de bifurcação do estigma (Anderberg *et al.* 2007). Ainda segundo os autores, a cipsela de *Wunderlichia* é paleácea.

As cipselas de Asteraceae são cilíndricas e apresentam partes acessórias como o carpopódio, também chamado de zona de abscisão da cipsela (Roth 1977). Esta estrutura situa-se entre o eixo da inflorescência e o pericarpo e está relacionada à sua dispersão (Haque & Godward 1984). A outra parte acessória é o pápus, que seria uma modificação do cálice (Ramiah & Sayeeduddin 1958). Ambas as partes acessórias possuem importância taxonômica para a família (por exemplo Haque & Godward 1984, Mukherjee & Sarkar 2001).

O pericarpo pode se apresentar predominantemente parenquimático como em *Stiffia fruticosa* (Bonifácio, comunicação pessoal), com camadas de esclerênquima e parênquima como em *Vernonia platensis* (Galastri & Oliveira 2010), ou ainda com fitomelanina entre camadas de esclerênquima e parênquima como em *Campuloclinum macrocephalum* (Marzinek & Oliveira 2010). A fitomelanina é uma substância preta e insolúvel, provavelmente secretada pelas fibras que compõem o pericarpo (De-Paula *et al.* 2013). Sua presença é relatada na maioria dos gêneros da Aliança Heliantheae (Anderberg *et al.* 2007), um dos clados mais derivados de Asteraceae (Pandey *et al.* 2014).

Há décadas, estudos embriológicos são utilizados para elucidar características que apresentam valor taxonômico e que podem contribuir com a filogenia de diferentes grupos (Stuessy 2009). Características como tipo de desenvolvimento da antera, desenvolvimento do microsporos, tipo de óvulo, placentação, desenvolvimento do gametofito, do fruto e da semente são dados que podem dar pistas sobre evolução dos grupos, viabilizando os estudos taxonômicos (Stuessy 2009).

Von Teichman & Van Wyk (1991) ressaltaram que as características reprodutivas são conservativas e não estão sujeitas a plasticidade fenotípica como as características vegetativas, configurando se como ponto confiável para inferências taxonômicas.

Existem incertezas quanto às circunscrições para os grupos basais de Asteraceae e considerando que o entendimento destes grupos é a chave para compreensão da evolução e filogenia da família, este trabalho apresenta o estudo da embriologia de *Wunderlichia senaeii* (Glaz.) ex Maguire & G.M. Barroso, visando a levantar características embriológicas que possam contribuir para o entendimento da evolução desses grupos.

Material e métodos

Foram coletados botões florais, flores em antese, frutos jovens e maduros de espécimes de *Wunderlichia senaeii* (Glaz.) ex Maguire & G.M. Barroso no Parque Estadual do Biribiri (18°09'26.0"S e 43°36'16.0"W) localizado em Diamantina, Minas Gerais, Brasil. O voucher foi incorporado ao herbário no *Herbarium Uberlandense* (HUFU) sob os números 67.422 e 67.425.

Para verificar a ocorrência de fitomelanina no pericarpo da espécie, além do material acima descrito, foram analisadas outras coletas de localidades distintas (números de registro: 60.415, 60.576, 61.864, 63.758, 64.919, 66.319, 66.424) que estão depositadas no HUFU.

O material fresco foi fixado em formaldeído ácido acético (FAA) 50 (Johansen 1940) e, posteriormente, conservado em etanol 50% (Jensen 1962). O material herborizado foi colocado em NaOH 5N durante 36 horas (Anderson 1963). Ambos materiais, posteriormente, foram desidratados em série etílica e incluídas em metacrilato, conforme a orientação do fabricante. As secções transversais e longitudinais do material foram feitas em micrótomo rotativo com espessura entre 3–8µm.

Para coloração das lâminas obtidas foi utilizado azul de toluidina 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964 modificado). A montagem foi realizada com Entellan®.

As lâminas foram analisadas em microscopia de luz e fotografadas nos fotomicroscópios Olympus BX 41 e Zeiss Axioplan.

Para a microscopia de varredura, as amostras foram coladas em suportes de alumínio e cobertas com ouro. As amostras foram examinadas em um microscópio eletrônico de varredura Zeiss EVO MA100 e as imagens foram obtidas digitalmente.

Os resultados foram descritos ontogeneticamente seguindo Johri *et al.* (1992) para a embriologia e Corner (1976) para o desenvolvimento seminal. Para o pericarpo adotou-se sua definição *lato sensu* (Roth 1977). A terminologia adotada para as projeções das cerdas do pápus foi adaptada de Hickey (1979).

Resultados

As anteras de *Wunderlichia senaeii* são tetrasporangiadas e bitecas (Fig. 1a). Na fase jovem, o esporângio é formado pela protoderme, por uma camada parietal primária que se divide dando origem às camadas parietais secundárias externa e interna (Fig. 1b). Estas, por sua vez, dividem-se periclinalmente formando outras duas camadas cada. A camada parietal secundária externa origina uma camada de endotécio e uma camada média. A camada parietal secundária interna dá origem a uma camada média e uma camada de tapete, este mais interno caracterizando o desenvolvimento da antera como do tipo básico. Internamente à parede da antera, pode-se observar a célula mãe de micrósporo (Fig. 1c).

As células da epiderme e do endotécio possuem parede delgada, são levemente alongadas no sentido anticlinal e possuem tamanhos semelhantes. As células das camadas médias são alongadas periclinalmente. As células do tapete são mais volumosas quando comparadas às células dos demais estratos (Fig. 1c). A divisão da célula mãe de micrósporo para formar a díade é seguida por formação de parede, caracterizando a citocinese sucessiva (Fig. 1d-e).

Ao longo do desenvolvimento, as camadas médias são comprimidas pelo crescimento das demais camadas e as células do tapete apresentam citoplasma denso. Nesta fase, observa-se a formação de tétrade de formato tetraédrico (Fig. 1f). Cristais podem ser vistos no conectivo e no endotécio (Fig. 1g). Posteriormente, as células do tapete perdem as

paredes, mas se mantém circundando o lóculo da antera até seu consumo total (Fig. 1g–h). Este tipo de desenvolvimento do tapete é chamado glandular.

As anteras se abrem por fenda longitudinal entre os dois esporângios de cada teca (Fig. 1h–i). O grão de pólen é liberado contendo duas células, uma vegetativa e uma generativa (Fig. 1i). Na fase de abertura da antera, o endotécio adquire espessamento espiralado. O grão de pólen é tricolporado (Fig. 1h–i).

O gineceu de *Wunderlichia senaeii* é bicarpelar, unilocular contendo um óvulo de placentação basal. Apresenta carpopódio pouco distinto. O óvulo é anátropo, unitegumentado, tenuinucelado (Fig. 2a–b).

A epiderme ovariana externa é unisseriada e apresenta tricomas dispersos, que são bisseriados na base e unisseriados na extremidade (Fig. 2c). As células são achatadas radialmente e são menores quando comparadas às da epiderme interna, as paredes são delgadas e os núcleos evidentes. O mesofilo ovariano apresenta células de formatos irregulares, paredes delgadas e núcleos evidentes. Em algumas células, foram observados cristais. A epiderme interna apresenta células de formato cuboide e parede delgada (Fig. 2b).

Ao longo do desenvolvimento ocorrem intensas divisões anticlinais nas epidermes externa e interna do ovário. As células da epiderme interna tornam-se alongadas no sentido anticlinal. As células do mesofilo dividem-se em vários planos, alongam-se e acumulam cristais (Fig. 2d).

As células do óvulo também apresentam divisões anticlinais e periclinais e durante seu desenvolvimento ocorre acúmulo de cristais (Fig. 2d). Na região do funículo, as células da epiderme se diferenciam formando o obturador, tornando-se alongadas em direção a micrópila e o citoplasma passa apresentar coloração diferenciada das demais células. (Fig. 2f–g).

No nucelo, observa-se inicialmente uma única célula arquesporial com o núcleo evidente (Figs. 2f–3a). Essa célula dá origem à célula-mãe de megasporo (Fig. 3b) que por sua vez, passa por meiose dando origem a uma tétrade linear. Três megasporos voltados para região micropilar são reabsorvidas restando apenas o micrósporo calazal que se desenvolve para formar o megagametofito (Fig. 3c–d).

O megasporo desenvolve-se e após passar por mitoses incompletas (Fig. 3e) dá origem a um megagametofito maduro com sete células e oito núcleos: três antípodas dispostas linearmente (Fig. 3f), uma célula central (Fig. 3g), duas sinérgides (Fig. 3g–h) e a oosfera (Fig. 3i–j). Logo após a fecundação (Fig. 3i), observam-se as antípodas em degeneração, a célula central com núcleo bastante proeminente, e o zigoto ainda indiviso (Fig. 3k).

No fruto de *W. senaeii*, o carpópódio é simétrico e lignificado (Fig. 4a–b) e o pápus (Fig. 4c–d) é persistente. Na base, o pápus é laminar e possui as projeções das cerdas em suas margens. O pericarpo é parenquimático e abriga aproximadamente dez feixes vasculares na região das costelas e outros dois acompanhando o tecido de transmissão (Fig. 4e). Observa-se o espessamento das células do exocarpo e deposição de cutícula na face periférica, alongamento anticlinal das células do mesocarpo que é composto por cerca de sete camadas de células. Nessa fase, as células da semente ainda não se diferenciaram, apresentam paredes delgadas e em algumas delas há cristais (Fig. 4f).

Em um estágio mais avançado do desenvolvimento, a diferenciação mais significativa da parede do fruto ocorre no mesocarpo (Fig. 4g, i–j), onde são formadas fibras bastante espessadas e ao redor delas há deposição de fitomelanina (Fig. 4i–j).

A testa também passa por intensa diferenciação. A exotesta apresenta uma fina cutícula na parede periclinal externa e espessamento nas faces anticlinais das paredes celulares formando contornos espiralados (Fig. 4i–k). A mesotesta é composta por seis a sete camadas de células e apresentam pequenos espaços intercelulares. Pode-se observar alguns

cristais. A endotesta é multiestratificada com células achatadas no sentido anticlinal que vão sendo consumidas ao longo do desenvolvimento da semente. O endosperma é persistente, sendo constituído por duas ou três camadas (Fig. 4h, k). Observa-se que, na semente madura, o embrião tem eixo embrionário curto, dois cotilédones plano-convexos e plúmula indiferenciada (Fig. 4h).

Discussão

Wunderlichia senaeii apresenta tanto características comuns quanto pouco ocorrentes em Asteraceae. O desenvolvimento dos estratos parietais da antera corresponde ao tipo básico, relatado até o momento em apenas mais um integrante da família, *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze (Tageteae) (Liu *et al.* 2011), grupo filogeneticamente distante de *Wunderlichia*. O tipo dicotiledôneo é mais comum na família (Davis 1966; Johri *et al.* 1992).

Ao longo do desenvolvimento o endotécio torna-se espessado, passando a ser chamado de endotécio fibroso, o que é comum na família (Davis 1966). Segundo Maheshwari (1950) o espessamento do endotécio é importante para o processo de deiscência da antera, o que pode ser reforçado pelo fato de que, em plantas que têm abertura da antera por poros apicais ou que não se abrem, não possuem endotécio espessado.

Segundo a classificação proposta por Dormer (1961a), o espessamento do endotécio de *W. senaeii* corresponde ao tipo radial, que se desenvolve no sentido periclinal das células. Dormer (1961a) mencionou que o tipo de espessamento do endotécio mais comum na tribo Mutiseae é o polarizado, que se forma no sentido anticlinal da célula. No entanto, Abid & Qaiser (2004) usaram a classificação proposta por Dormer (1961a) em estudos no gênero *Inula* L. (Inuleae) e observaram que há uma significativa variação no tipo de espessamento do endotécio dentro do gênero. Dessa forma, são necessários estudos com as

demais espécies do gênero *Wunderlichia* para verificar a importância taxonômica dessa característica.

O tapete em *W. senaeii* é do tipo secretor, sendo este o mais comum em Asteraceae. A natureza do tapete é característica diagnóstica na maioria das famílias de Angiospermas (Johri *et al.* 1992).

A presença de cristais no endotécio é comum na família e também foi observada em *Ambrosia trifida* (Heliantheae), na qual os cristais ocorrem no tapete (Lersten & Curtis 1990). Em *Helianthus annuus*, eles aparecem no endotécio (Gotelli *et al.* 2008) e em *Helianthus tuberosus* (Heliantheae) estão presentes no endotécio e tapete (Meric & Dane 2004).

A microsporogênese é do tipo sucessiva na espécie estudada. Esse tipo de citocinese também ocorre em *Ambrosia artemisiifolia* (Heliantheae) (Liu *et al.* 2011), *Conyza stricta* (Astereae) e *Erigeron bonariensis* (Astereae) (Sharma & Murty 1978). Em *Vernonia cinerea* (Vernonieae), ocorrem os dois tipos de citocinese, sucessiva e simultânea (Dakshini & Dadlani 1978). A tétrade é tetraédrica observada em *W. senaeii*, é o mais comum para a família (Davis 1966; Johri *et al.* 1992).

O grão de pólen é bicelular em *W. senaeii*. O grão de pólen bicelular é uma condição rara na família, tendo sido descrita apenas para *Lecocarpus decaisne* (Heliantheae) (Johri *et al.* 1992) e *Flaveria bidentis* (Tageteae) (Zeng *et al.* 2009).

Wunderlichia senaeii apresenta características que estão de acordo com o descrito para a família Asteraceae no que se refere ao número e fusão de carpelos, número de lóculos, posição do óvulo, número de tegumentos, número de camadas do nucelo e quantidade de óvulos por lóculo (Johri *et al.* 1992).

Cristais foram observados no ovário e óvulo, sendo em menor quantidade no ovário. Essa característica está presente em outros representantes da família como: no

carpopódio de cinco espécies dos gêneros *Aster*, *Solidago* e *Machaeranthera* (Astereae) (Sundberg 1985), em *Dimorphoteca sinuata* no óvulo (Ahlstrand 1985); em *Podolepis jaceoides* (Gnaphalieae) (Davis 1961). Segundo Davis (1961), os cristais surgem em *P. jaceoides* apenas após o óvulo estar maduro sugerindo que as substâncias precursoras dos cristais estariam anteriormente sendo utilizadas no metabolismo para o desenvolvimento do óvulo e do megagametofito.

Franceschi & Horner (1980) fizeram uma extensa revisão sobre a ocorrência de cristais em plantas e relataram que eles ocorrem em cerca de 160 famílias em órgão como caule, raiz, na antera, ovário, óvulo, semente e frutos. Os autores atribuíram diversas funções para os cristais como: excreção de excesso de cálcio na forma tóxica da planta, auxílio no metabolismo de nitrogênio, reserva de cálcio para funções metabólicas e proteção contra animais.

Dormer (1961b) discutiu a relevância da presença de cristais na família, ressaltando que se assume que são formados por oxalato de cálcio, que têm as mais variadas formas e que há desacordo entre os estudiosos sobre a presença dos cristais nos tecidos serem apenas uma consequência do metabolismo da planta, formados a partir de idioblastos ou se caracteriza como uma característica taxonômica. Nesse trabalho, Dormer (1961b) estudou os cristais presentes no ovário de *Centaurea scabiosa* (Inuleae), *Silybum marianum* e *Carthamus tinctorius* (Cardueae) levando em conta o formato dos cristais, bem como a quantidade e local de ocorrência e concluiu que essas características são particulares para alguns grupos, se configurando como válida para a taxonomia.

Em *W. senaeii*, as células do funículo dão origem ao obturador. Na família, o obturador também foi relatado em *Ainsliaea aptera* (Pertyeae) Kapil & Sethi (1962), em *Prenanthes brunoniana* Wall. (Cichorieae) (Sood & Thakur 1985); em *Lactuca dissecta* (Cichorieae), também formado a partir do funículo (Sood *et al.* 2000) e em *Taraxacum*

tenuifolium (Hoppe & Hornsch.) (Musiał *et al.* 2013). Essa estrutura geralmente se forma a partir do funículo e, nos óvulos sésseis, pode se formar a partir da placenta (Maheshwari 1950; Bouman, 1984). Independente da origem, sua função é facilitar ou guiar a entrada do tubo polínico na região da micrópila (Maheshwari 1950; Bouman 1984).

Segundo Bouman (1984) & Tilton *et al.* (1984), as células do obturador se diferenciam das demais por conter muitos dictiossomos que realizariam uma função quimiotática para guiar o crescimento do tubo polínico. O obturador é observado em várias famílias de dicotiledôneas como Magnoliaceae, Ulmaceae, Linaceae, Lamiaceae, Acanthaceae, Rubiaceae e desempenha essa mesma função (Dahlgren 1991).

A diferenciação de uma única célula arquesporial por óvulo como ocorre em *W. senaeii*, é o mais comum na família (Davis 1966). A diferenciação de uma célula arquesporial foi relatada em estudos com várias tribos como Astereae (Sharma & Murty 1978), Inuleae (Pullaiah 1979), Heliantheae (Pullaiah 1981), Senecioneae (Pullaiah 1983).

O desenvolvimento de tétrade linear, sendo o megasporo calazal o funcional, resultando em um megagametofito do tipo *Polygonum*, como ocorrem em *W. senaeii*, é o tipo de desenvolvimento mais comum em Asteraceae. Esse mesmo desenvolvimento também ocorre em *Cichorium intybus* L. (Cichorieae) (Chehregani *et al.* 2011); *Leontodon autumnalis* (Yurukova-Grancharova 2004), em *Crepis bithynica* (Yurukova-Grancharova 2006) e *Helianthus annuus* (Gotelli *et al.* 2008). No entanto, ocorrem variações em diversos grupos, por exemplo, em *Rudbeckia bicolor* Nutt. o tipo *Fritillaria* (Maheshwari & Srinivasan 1944), em *Tridax trilobata* se desenvolve megagametofito do tipo *Polygonum* e *Allium* (Pullaiah 1981), *Oenothera* ocorre em *Flaveria bidentis* (Jiang *et al.* 2011).

Em *W. senaeii*, após a fecundação antípodas e sinérgides degeneram, sendo que não há evidências de função haustorial nesta espécie. A função haustorial de antípodas e sinérgides é relatada em várias espécies da família como em *Lactuca dissecta* na qual as

antípodas são persistentes após a fecundação e apresentam função haustorial (Sood *et al.* 2000). Nesse trabalho os autores correlacionaram a ocorrência da função haustorial das antípodas e das sinérgides com o suprimento de demanda nutricional para o embrião.

A ocorrência de mais de três antípodas e de mais um núcleo não é incomum na família (Maheshwari 1950). Em *Podolepis jacoides*, Davis (1961) descreveu a ocorrência de mais de 51 antípodas. Segundo Maheshwari (1950) a presença de mais de um núcleo nas antípodas e sua função haustorial dá um indicativo que de estas podem desempenhar papel semelhante ao das células do tapete na antera.

O endosperma em *W. senaeii* é celular assim como em *Ambrosia artemisiifolia* L. e *Ambrosia trifida* L. (Chen *et al.* 2014), em *Taraxacum brandenburgicum* Hudziok (Płachno *et al.* 2014), dentre outros. No entanto, na família os dois tipos, celular e nuclear são representativos.

A cipsela apresenta carpopódio simétrico e lignificado. Sundberg (1985) em seu trabalho sobre caracteres importantes para taxonomia de Asteraceae fez uma breve abordagem sobre as características do carpopódio como formato das células, relatando ser comum carpopódio assimétrico como também foi observado em *Porophyllum ruderale* e *Tridax procumbens* (Heliantheae) (Frangiote-Pallone & Souza 2014). Sundberg (1985) menciona também a presença de drusas no carpopódio, como ocorre em *Vernonia platensis* (Galastrri & Oliveira 2010). As células do carpopódio também são lignificadas em *Campuloclinium macrocephalum* e *Chromolaena stachyophylla* (Marzinek & Oliveira 2010). Segundo Robinson & King (1977), o carpopódio nas tribos Eupatorieae e Senecioneae pode ser usado para delimitar gêneros.

Em *W. senaeii*, há deposição de fitomelanina no pericarpo. Este é o primeiro relato de fitomelanina em cipselas de espécies basais. A fitomelanina é substância preta e insolúvel, provavelmente secretada pelas fibras que compõem o pericarpo (De-Paula *et al.*

2013) e tem sido relacionada à proteção do fruto contra predadores (Johnson & Beard 1977). Sua presença é relatada na maioria dos gêneros da Aliança Heliantheae (Anderberg *et al.* 2007), um dos clados mais derivados de Asteraceae (Pandey *et al.* 2014). Além disso, está presente também no gênero *Heterocoma* (Vernonieae) (Loeuille *et al.* 2013).

A ocorrência de fitomelanina restrita a esses grupos configura-se como uma característica de grande importância para estabelecer correlações entre Eupatorieae e Heliantheae (Pandey & Singh 1994; Pandey & Dhakal 2001). Alguns autores como Pandey *et al.* (2014) e Tadesse & Crawford (2014) usaram o modo de deposição de fitomelanina para estabelecer padrões de distribuição em pericarpos de *taxa* relacionados da Aliança Heliantheae.

Freitas *et al.* (2015) sugerem três tipos básicos de deposição de fitomelanina relacionados com a estrutura dos frutos. O padrão Eupatorieae de deposição de fitomelanina é encontrado somente na tribo Eupatorieae e caracteriza-se pela formação de espaço esquizógeno entre o mesocarpo externo (parenquimático) e interno (esclerenquimático e parenquimático) que, posteriormente, é preenchido por fitomelanina. O padrão Heliantheae ocorre na tribo Heliantheae e difere do padrão Eupatorieae por não haver formação do espaço esquizógeno acima descrito. A fitomelanina é depositada no espaço intercelular do parênquima e esclerênquima do mesocarpo. Já o padrão Vernonieae ocorre no gênero *Heterocoma* e neste caso, o mesocarpo externo é esclerenquimático e o interno é parenquimático, sendo a fitomelanina depositada nos espaços intercelulares entre esclerênquima e parênquima.

Em *W. senaeii*, diferente do encontrado nas espécies de pericarpo com fitomelanina já relatadas (Misra 1964, Misra 1972, Pandey & Singh 1982, Stuessy & Liu 1983, Pandey *et al.* 1989, Pandey & Singh 1994, Pandey 1998, Marzinek & Oliveira 2010, Freitas *et al.* em preparação) não há uma delimitação clara da região parenquimática e

esclerenquímica do pericarpo. O pericarpo é composto por conjuntos de fibras dispostas entre as células do parênquima e os feixes vasculares. A fitomelanina é depositada ao redor das fibras e como sugerido por De-Paula *et al.* (2013) também é provável que neste caso as fibras sejam responsáveis pela secreção de fitomelanina. Mais espécies de *Wunderlichia* precisam ser estudadas para verificar se a organização observada em *W. senaeii* constitui padrão para o gênero ou esta é uma característica exclusiva dessa espécie.

A exotesta da semente de *W. senaeii* possui espessamento espiralado, corroborando o proposto por Grau (1980), que classificou as sementes de Mutisieae com ênfase nas características testais. O autor observou o mesmo tipo de espessamento em espécies de *Dinoseris*, *Hyaloseris*, *Holochaetium*, *Lycoseris*, *Jungia*, *Trixis* e na espécie *Wunderlichia crulsiana*. Moura (dados não publicados) também observou o espessamento espiralado em *W. mirabilis*. Provavelmente, esta é uma característica do gênero *Wunderlichia*.

Frangioti-Pallone & Souza (2014) fizeram uma correlação da lignificação da testa com a proteção do embrião, função que seria oferecida pela presença de fitomelanina nas duas outras espécies estudadas. Costa & Oliveira (2011) observaram testa parenquimática e ausência de fitomelanina em *Dasyphyllum brasiliense* (Spreng) Cabrera (Barnadesioideae). Em *Schlechtendalia luzulifolia* (Barnadesioideae) também foi encontrado o mesmo padrão (Mello *et al.* 2009).

Na mesotesta foram observados alguns cristais, o que é bastante comum na família (Corner, 1976). A presença de cristais na testa também foi observada em *P. jaceoides* (Davis 1961). Segundo Meric (2009), que observou cristais em algumas espécies da tribo Inuleae, eles contribuem para proteção do embrião contra herbívoros e para o enrijecimento da testa.

O endosperma é persistente e escasso, sendo essa a condição que geralmente ocorre em Asteraceae (Corner 1976). Em *W. senaeii*, restam somente duas camadas, mas,

aparentemente esse número restrito é o que ocorre na maioria das espécies a exemplo de *Vernonia platensis* em que persistem também duas camadas (Galastri & Oliveira 2010). Em *Podolepis jaceoides* (Davis 1961), resta somente uma cada de endosperma, assim como nas espécies do gênero *Acourtia* estudadas por Cabrera (2002), nas do gênero *Lactuca* L. (Lactuceae) estudadas por Zhu *et al.* (2006), em *Dasyphyllum brasiliense* (Costa & Oliveira 2011), em *Crepis japonica*, *Porophyllum ruderale* e *Tridax. procumbens* (Frangiote-Pallone & Souza 2014).

Algumas características encontradas neste trabalho são pouco relatadas para Asteraceae, como o grão de pólen bicelular e a presença de obturador que podem ser características plesiomórficas para a família; entretanto mais espécies precisam ser investigadas para tal confirmação. O trabalho também relata, pela primeira vez, a presença de fitomelanina em espécie basal de Asteraceae. Tal composto, anteriormente, só era descrito para a Aliança Heliantheae e o gênero *Heterocoma*, tribo Vernonieae. Mais espécies de *Wunderlichia* precisam ser estudadas para verificar se é uma característica exclusiva da espécie ou seria uma sinapomorfia para o gênero.

Referências bibliográficas

- Anderberg AA, Baldwin BG, Bayer RG, Breitwieser J, Jeffrey C, Dillon MO, Eldenäs P, Funk V, Garcia-Jacas N, Hind DJN, Karis PO, Lack HW, Nesom G, Nordenstam B, Oberprieler C, Panero JL, Puttock C, Robinson H, Stuessy TF, Susanna A, Urtubey E, Vogt R, Ward J, Watson LE. 2007. The families and genera of vascular plants. In: Kubitzki K (ed.) The Families of Genera of Vascular Plants. Berlin, Springer-Verlag, p.62-575.
- Abid R, Qaiser M. 2004. The endothecium in *Inula* L., and its allied genera (Inuleae - Compositae) from Pakistan and Kashmir. Pakistan Journal of Botany 36: 481-486.

- Ahlstrand L. 1985. Embryology of *Canduleae* (Compositae). *Nordic Journal of Botany* 5: 70-97.
- Anderson LC. 1963. Studies on *Petradoria* (Compositae): anatomy, cytology, taxonomy. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 66: 632-684.
- Bouman F. 1984. The ovule. In: Johri BM (ed.) *Embryology of angiosperms*. Berlin, Springer-Verlag, p.123-157.
- Cabrera AL. 1977. Mutisieae-Systematic review. In: Heywood VH, Harborne JB, Turner BL. (eds.) *The Biology and Chemistry of the Compositae*. London, Academic Press, p. 1039-1066.
- Cabrera RL. 2002. Cypsela development in *Acourtia* (Mutisieae, Nassauviinae, Asteraceae) and its taxonomic implications. *International Journal of Plant Sciences* 163: 227-233.
- Chehregani A, Mohsenzadeh F, Granad M. 2011. Male and female gametophyte development in *Cichorium intybus*. *International Journal of Agriculture & Biology* 13: 603-606.
- Chen B-X, Shi C-Y, Huang J-M, Wang M, Liu J-X. 2014. Megasporogenesis, female gametophyte development and embryonic development of *Ambrosia* L. in China. *Plant Systematics and Evolution* 300: 197-208.
- Corner EJH. 1976. *The seeds of dicotyledons*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Costa PK, Oliveira JMS. 2011. Caracterização estrutural do fruto de *Dasyphyllum brasiliense* (Spreng) Cabrera (Barnadesioideae, Asteraceae) com considerações evolutivas. *Iheringia* 66: 277-282.
- Dahlgren G. 1991. Steps toward a natural system of the dicotyledons: embryological characters. *Aliso* 13:107-165.
- Dakshini KMM, Dadlani NP. 1978. Unusual diversity in microsporogenesis in *Vernonia cinerea*. *Botanical Magazine* 91:131-135.

- Davis GL. 1961. The life of *Podolepis jaceoides* (Sims) Voss – II. Megasporogenesis, female gametophyte and embryology. *Phytomorphology* 11: 206-220.
- Davis GL. 1966. Systematic embryology of the Angiosperms. New York, John Wiley & Sons.
- De-Paula OC, Marzinek J, Oliveira DMT, Machado SRM. 2013. The role of fibres and the hypodermis in Compositae melanin secretion. *Micron* 44:312-316.
- Dormer KJ. 1961a. The fibrous layer in the anthers of Compositae. *The New Phytologist* 61: 150-153.
- Dormer KJ. 1961b. The crystals in the ovaries of certain Compositae. *Annals of Botany* 25: 241-256.
- Franceschi VR, Horner HT. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *The Botanical Review* 46(4): 361-427.
- Frangiote-Pallone S, Souza LA. 2014. Pappus and cypsela ontogeny in Asteraceae : structural considerations of the tribal category. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 62-77.
- Freitas, FS. et al. 2015. Fruits of Heterocoma (Vernonieae-Lychnophorinae): taxonomic significance and a new pattern of phytomelanin deposition in Asteraceae. *Botanical Journal of Linnean Society* 179: 255-265.
- Galastri NA, Oliveira, DTM. 2010. Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae). 24: 73-83.
- Gotelli MM, Galati BG, Medan D. 2008. Embryology of *Helianthus annuus* (Asteraceae). *Annales Botanici Fennici* 45: 81-96.
- Grau J. 1980. Die testa der Mutiseae und ihre systematische bedeutung. *Mitteilungen aus der Botanischen Staatssammlung München* 16: 269-332.
- Haque MZ, Godward MBE. 1984. New records of the carpodium in Compositae and its taxonomic use. *Botanical Journal of the Linnean Society* 89:321-340.

- Hickey LJ. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalf CR, Chalk L (eds.) *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford, Clarendon Press, p. 25-39.
- Jensen WA. 1962. *Botanical histochemistry: principles and practice*. San Francisco, W.H. Freeman.
- Jiang S, Zheng SX, Liu LH, Zhao N, Gao YB, Song GU. 2011. Megasporogenesis, development of megagametophyte and embryo in *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* 19: 26-32.
- Johansen DA. 1940. *Plant microtechnique*. New York, McGraw-Hill Book Company Inc.
- Johri MK, Ambeogaokar B, Srivastava PS. 1992. *Comparative embryology of Angiosperms*. Berlin, Springer-Verlag.
- Johnson AL, Beard BH. 1977. Sunflower moth damage and inheritance of the phytomelanin layer in sunflower achenes. *Crop Science* 17: 369-372
- Judd WS, Campell CS, Kellogg EA, Stevens PF. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. Porto Alegre, Artmed.
- Kapil RN, Sethi SB. 1962. Gametogenesis and seed development in *Ainsliaea aptera*. *Phytomorphology* 12: 222-234.
- Kim KJ, Loockerman DJ, Jansen RK. 2002. Systematic implications of *ndhF* sequence variation in the Mutisieae (Asteraceae). *Systematic Botany* 27: 598-609.
- Lersten RS, Curtis JD. 1990. Invasive tapetum and tricolpate pollen in *Ambrosia trifida* (Asteraceae, tribe Heliantheae). *Plant Systematics and Evolution* 169: 237-243.
- Liu J-X, Wang M, Chen B-X, Jin P, Li J-Y, Zeng K. 2011. Microsporogenesis, microgametogenesis, and pollen morphology of *Ambrosia artemisiifolia* L. in China. *Plant Systematics and Evolution* 298: 43-50.

- Loeuille B, Nakajima JN, Oliveira DMT, Semir J, Pirani JR. 2013. Two new species of *Heterocoma* (Asteraceae: Vernonieae) and a broadened concept of the genus. *Systematic Botany* 38(1): 242-252.
- Maheshwari P, Srinivasan AR. 1944. Contribution to the embryology of *Rudbeckia bicolor*. *New Phytologist* 44: 135-142.
- Maheshwari P. 1950. Embryology of angiosperms. New York, McGraw-Hill.
- Marzinek J, De-Paula OC, Oliveira DMT. 2008. Cypsela or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. *Revista Brasileira de Botânica* 31(3): 549-553.
- 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.
- Mello MC de, Fior CS, Oliveira JMS de. 2009. Anatomia do fruto de *Schlechtendalia luzulifolia* Less. (Barnadesioideae, Asteraceae Bercht. & J. Presl). *Iheringia* 64: 77-80.
- Meric C, Dane F. 2004. Calcium oxalate crystals in floral organs of *Helianthus*. *Acta Biologica Szegediensis* 48(1-4): 19-23.
- Meric C. 2009. Calcium oxalate crystals in some species of the tribe Inuleae (Asteraceae). *Acta Biologica Cracoviensis* 51: 105-110.
- Misra S. 1964. Floral morphology of the family Compositae. 2. Development of the seed and fruit in *Flaveria repanda*. *Botanical Magazine Tokyo* 77: 290-296.
- Misra S. 1972. Floral morphology of the family Compositae. IV. Tribe Vernonieae – *Vernonia anthelmintica*. *Botanical Magazine Tokyo* 85: 187-199.
- Musiał K, Płachno BJ, Świątek P, Marciniuk J. 2013. Anatomy of ovary and ovule in dandelions (*Taraxacum*, Asteraceae). *Protoplasma* 250: 715-22.

- Nakajima J, Loeuille B, Heiden G, Dematteis M, Hattori EKO, Magenta M, Ritter MR, Mondin CA, Roque N, Ferreira SC, Teles AM; Borges RAX, Monge M, Bringel Jr. JBA, Oliveira CT, Soares PN, Almeida G, Schneider A, Sancho G, Saavedra MM, Liro RM, Souza-Buturi FO; Pereira ACM; Moraes MD, Silva GAR. 2012. Asteraceae. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB000055.html> (Acesso em 12/02/2013).
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. *O Protoplasma* 59: 368-373.
- Ortiz S, Bonifaccino 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 TF, Bayer RJ. (eds.) *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Washington, Iapt, p. 193-213.
- Pandey AK, Singh RP. 1982. Development and structure of seeds and fruits in the Compositae, tribe Senecioneae. *Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 103 (3):413-422
- Pandey AK, Lee WW, Sack FD, Stuessy TF. 1989. Development of the phytomelanin layer in fruits of *Ageratum conyzoides* (Compositae). *American Journal of Botany* 75(5): 739-746.
- Pandey AK, Singh RP. 1994. Development and structure of seed and fruit in Eupatorieae and Heliantheae (Compositae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 64: 115-126.
- Pandey AK. 1998. Development of phytomelanin layer in fruit wall of *Tagetes patula* L. (Asteraceae). *Journal the Indian Botanical Society* 77: 35-38.

- Pandey AK, Dhakal MR. 2001. Phytomelanin in Compositae. *Current Science* 80(8): 933-940.
- Pandey AK, Stuessy TF, Mathur RR (2014) Phytomelanin and systematics of the Heliantheae Alliance (Compositae). *Plant Diversity and Evolution* 131 (1-2):1-21
- Panero JL, Funk VA. 2002. Toward a phylogenetics subfamilial classification for the Compositae. *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.
- Płachno BJ, Musiał K, Swiątek P, Tuleja M, Marciniuk J, Grabowska-Joachim A. 2014. Synergids and filiform apparatus in the sexual and apomictic dandelions from section *Palustria* (*Taraxacum*, Asteraceae). *Protoplasma* 251: 211-217.
- Pullaiah T. 1979. Studies in the embryology of Compositae - IV. The tribe Inuleae. *American Journal of Botany* 66: 1119-1127.
- Pullaiah T. 1981. Studies in the Embryology of Heliantheae (Compositae). *Plant Systematics and Evolution* 137: 203-214.
- Pullaiah T. 1983. Studies in the Embryology of Senecioneae (Compositae). *Plant Systematics and Evolution* 142: 61-70.
- Ramiah N, Sayeeduddin M. 1958. Homology of the pappus in the light of trichome distribution. *Current Science* 10:402-403
- Robinson H, King RM. 1977. Eupatorieae - Systematic review. In: Harborne J, Heywood V, Turner BL (eds). *The Biology and chemistry of the Compositae*, Vol. 1. London: Academic Press, p. 437-485.
- Roth I. 1977. *Fruits of Angiosperms*. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

- Sharma HP, Murty YS. 1978. Embryological studies in the Composite Astereae-II. Indian National Science Academy 87(5): 149-156.
- Sood SK, Thakur TS. 1985. Development of male and female gametophytes and integument initiation in *Prenanthes brunoniana* Wall. (Compositae). Indian National Science Academy 94: 553-559.
- Sood SK, Sood P, Kumar N. 2000. Investigation on embryology and developmental anatomy of achene in *Lactuca dissecta* D. Don (Asteraceae). Phytomorphology 50(1): 59-68.
- Stuessy TF, Liu H. 1983. Anatomy of the pericarp of *Clibadium*, *Desmanthodium* and *Ichthyothere* (Compositae, Heliantheae) and systematics implications. Rhodora 85:213-227.
- Stuessy TF. 2009. Embryology in Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data. New York: Columbia University Press.
- Sundberg S. 1985. Micromorphological characters as generic markers in the Astereae. Taxon 34: 31-37.
- Tadesse M, Crawford DJ. 2014. The phytomelanin layer in traditional members of *Bidens* and *Coreopsis* and phylogeny of the Coreopsideae (Compositae). Nordic Journal of Botany 32: 80-91.
- Tilton VR, Wilcox LW, Palmer RG, Albertsen MC, Tilton R, Wilcox L. 1984. Stigma, style, and obturator of soybean, *Glycine Max* (L.) Merr. (Leguminosae) and their function in the reproductive process. American Journal of Botany 71: 676-686.
- 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
- Yurukova-Grancharova PD. 2004. On the embryology of *Leontodon autumnalis* (Asteraceae). Phytologia Balcanica 10: 85-91.

- Yurukova-Grancharova PD. 2006. Cytoembryological study of *Crepis bithynica* (Asteraceae) from Bulgaria. *Flora Mediterranea* 16: 33-43.
- Zheng SX, Song GU, Jiang S, Ren Y-P, Wang Y-Z, Zhao N, Gao Y-B. 2009. Studies on microsporogenesis and male gametophyte development of *Flaveria bidentis* (L.) Kuntze. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* 4: 321-327.
- Zhu S-X, Qin H-N, Shih C. 2006. Achene wall anatomy and surface sculpturing of *Lactuca* L. and related genera (Compositae: Lactuceae) with notes on their systematic significance. *Journal of Integrative Plant Biology* 48: 390-399.

Ilustrações

Figura 1 – Secções transversais e longitudinais de flores de *Wunderlichia senaeii* mostrando o desenvolvimento da antera e do grão de pólen. **a.** Aspecto geral da flor. **b.** Detalhe da antera e esporângio jovem, notar divisão da camada parietal primária. **c.** Detalhe de um esporângio, observar os estratos parietais formados, uma camada de endotécio, duas camadas médias e o tapete; no interior do lóculo está célula mãe de microsporo. **d.** Detalhe de um microsporângio mostrando célula mãe de microsporo com núcleo em divisão formando uma díade. **e.** Detalhe de um microsporângio com estratos parietais formados, notar tapete com células multinucleadas e internamente uma díade. **f.** Vista geral da antera, notar tapete com citoplasma denso e no interior do lóculo tétrade de microsporos. **g.** Antera com cristais (setas) no conectivo e endotécio, tapete com paredes periclinais e anticlinais ausentes e microsporos individualizados. **h.** Grão de pólen com duas células, uma vegetativa e uma generativa. **i.** Antera em antese com endotécio espessado (ponta de seta) e grão de pólen tricolporado. an: antera, ar: arquespório, ca: célula mãe de microsporo, ce: camada parietal secundária externa, cg: célula: generativa, ci: camada parietal secundária interna, cv: célula vegetativa, di: díade, en: endotécio; ep: epiderme; es: estilete, gp: grão de pólen; pa: pápus, pe: pétala, ta: tapete, te: tétrade.

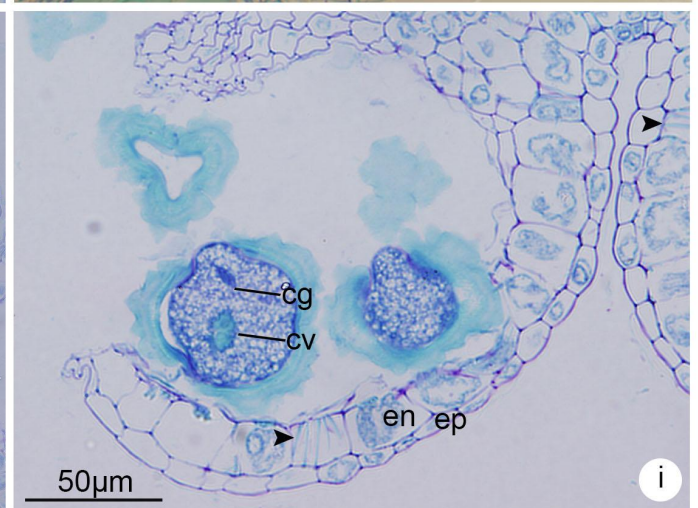
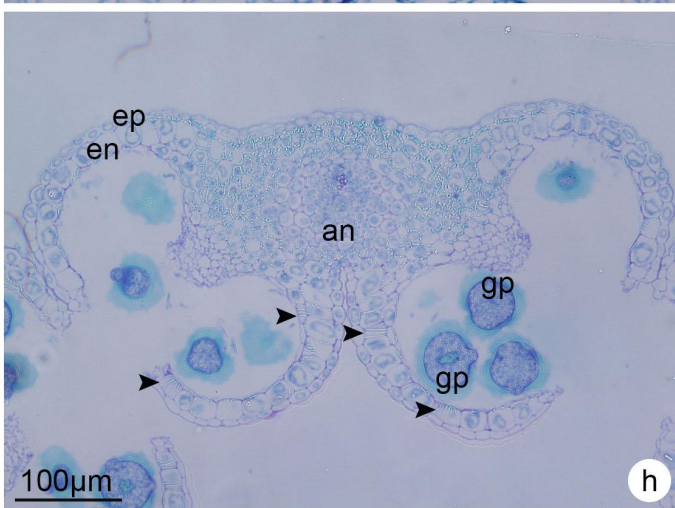
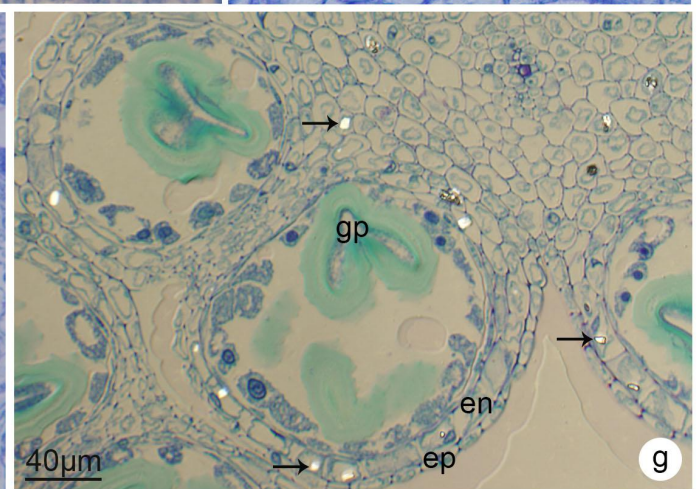
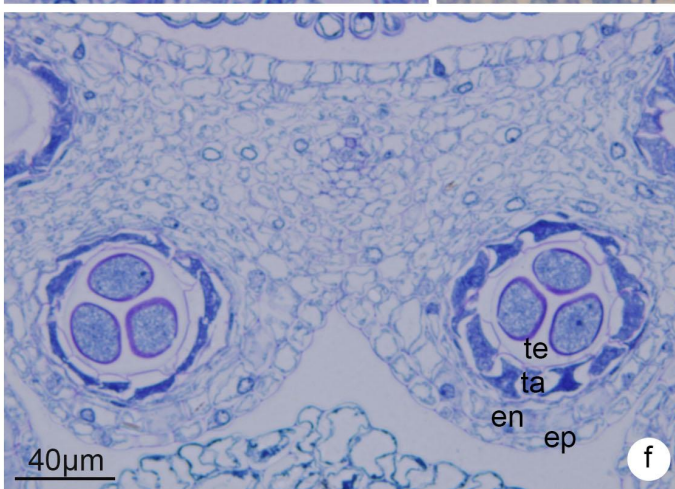
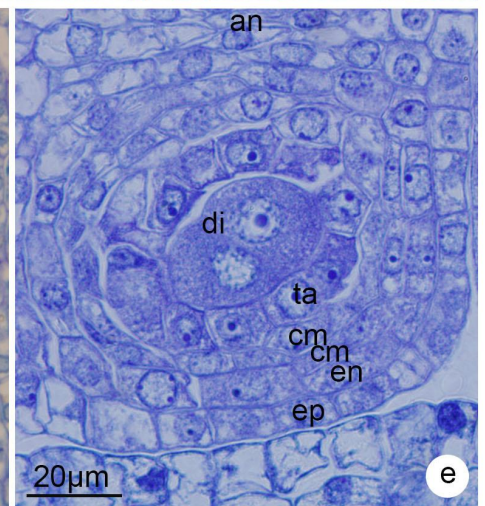
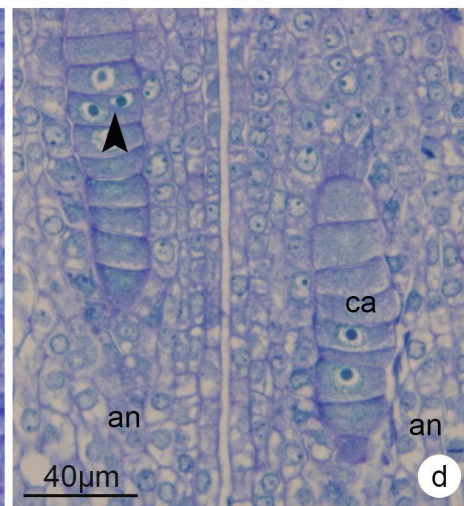
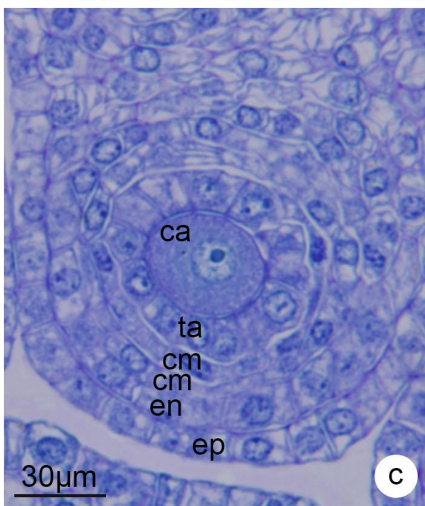
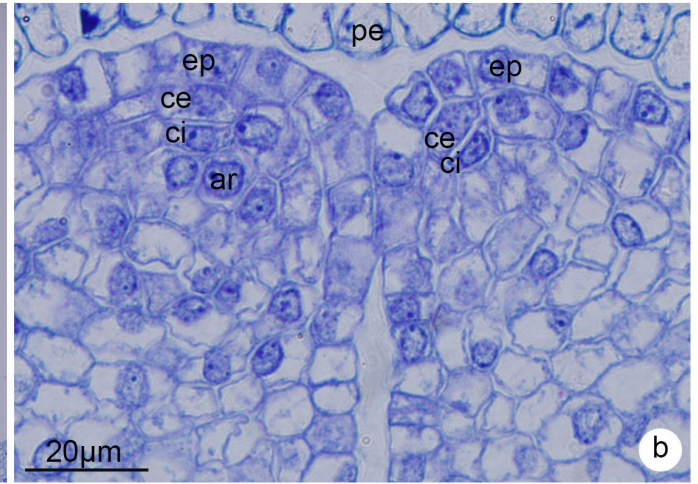
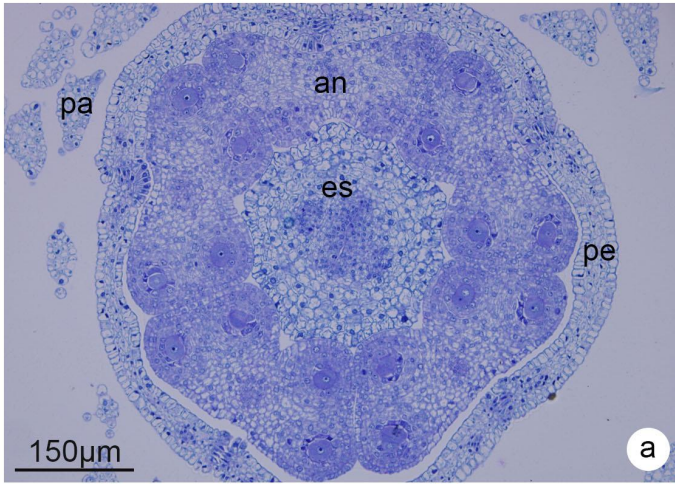


Figura 2 – Ovário e óvulo de *W. senaeii* em secções longitudinais (a, c–d, f–g) e transversais (b, e). **a–b.** Vista geral do ovário. **c.** Detalhe do tricoma na parede do ovário, notar que na base é bisseriado. **d.** Detalhe da parede ovariana, notar cristais presentes nesta fase (ponta de seta). **e.** Detalhe do ovário e óvulo sob luz polarizada. Notar que nesta fase os cristais ocorrem somente no óvulo. **f.** Detalhe do óvulo jovem, evidenciando a região do funículo com obturador no início da diferenciação. **g.** Detalhe da região micropilar com obturador maduro, notar que mais de uma camada de células se tornam diferenciadas. ar: célula arquesporial, ca: carpopódio, ep: epiderme, fu: funículo, me: mesofilo, oa: parede ovariana, ob: obturador, ov: óvulo, ponta de seta: cristais, tr: tricoma.

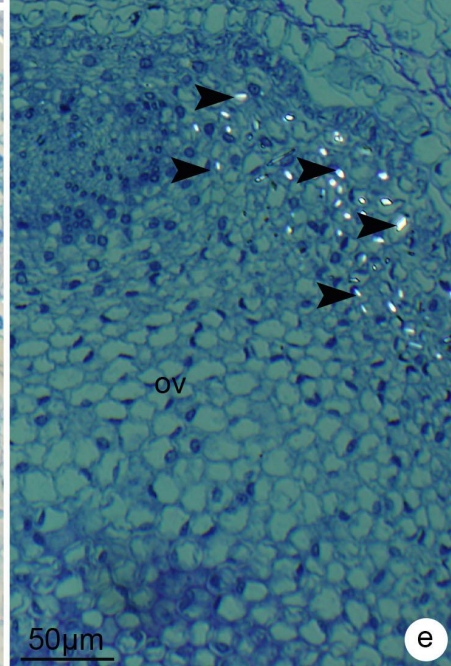
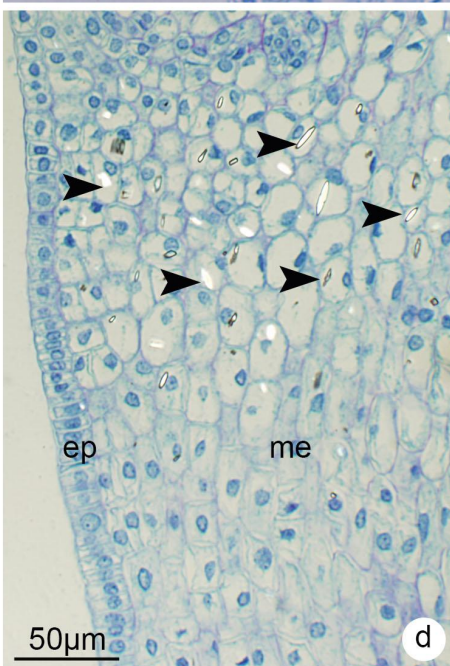
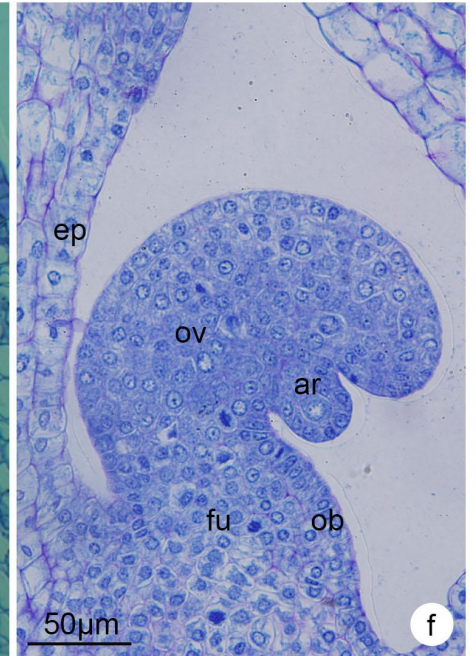
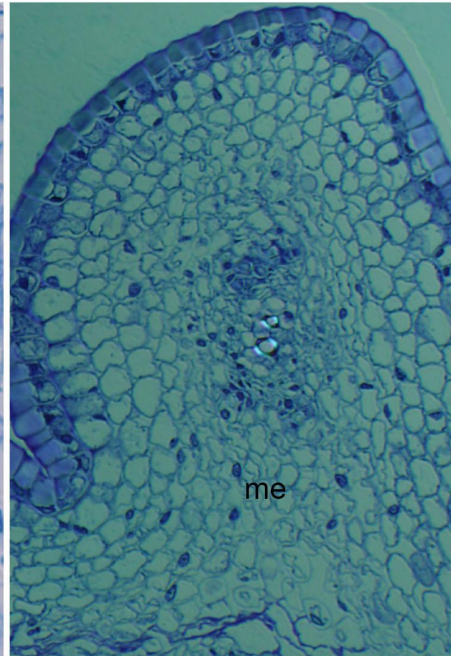
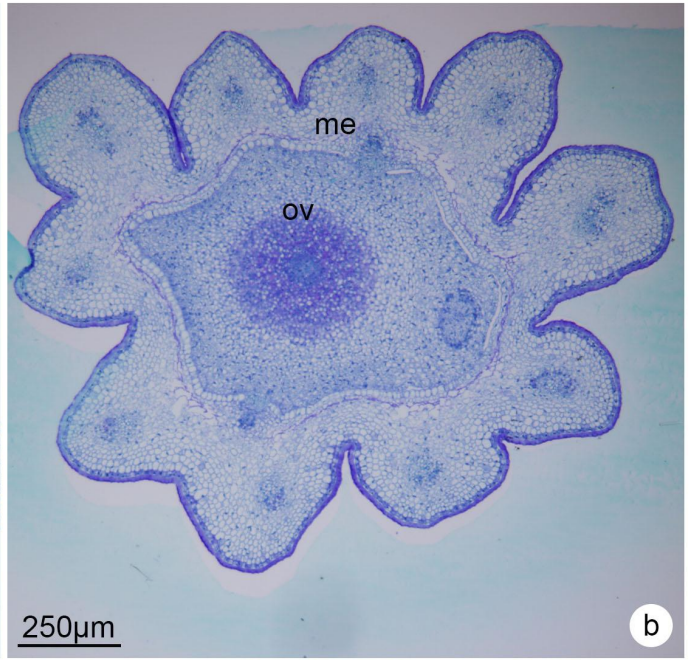
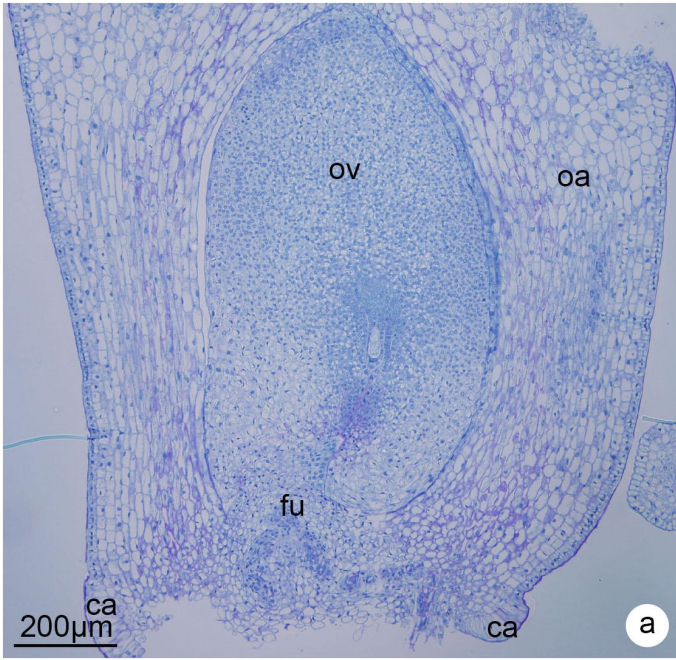


Figura 3 – Desenvolvimento do megagametofito de *Wunderlichia senaeii* em secções longitudinais. **a.** óvulo em estágio inicial do desenvolvimento, notar uma única célula arquesporial subepidérmica. **b.** Detalhe do nucelo, endotélio e célula-mãe de megásporo. **c–d.** Microsporo funcional, notar os microsporos não-funcionais em degeneração. **e.** Formação da díade (ponta de seta). **f–j.** Megagametofito maduro. **f.** Detalhe das três antípodas em disposição linear. **g.** Detalhe mostrando a célula central e o núcleo de uma das sinérgides (ponta de seta). **h.** Detalhe destacando o núcleo da segunda sinérgide (ponta de seta). **i.** Penetração dos dois gametas. **j.** Notar núcleo da oosfera. **k.** Detalhe da primeira célula do endosperma e zigoto. an: antípoda, ca: célula arquesporial, cc: célula central, ed: endotélio, em: endosperma, ma: célula mãe de megásporo, mf: micrósporo funcional, ne: gameta, nu: nucelo, oo: oosfera, si: sinérgide, zi: zigoto.

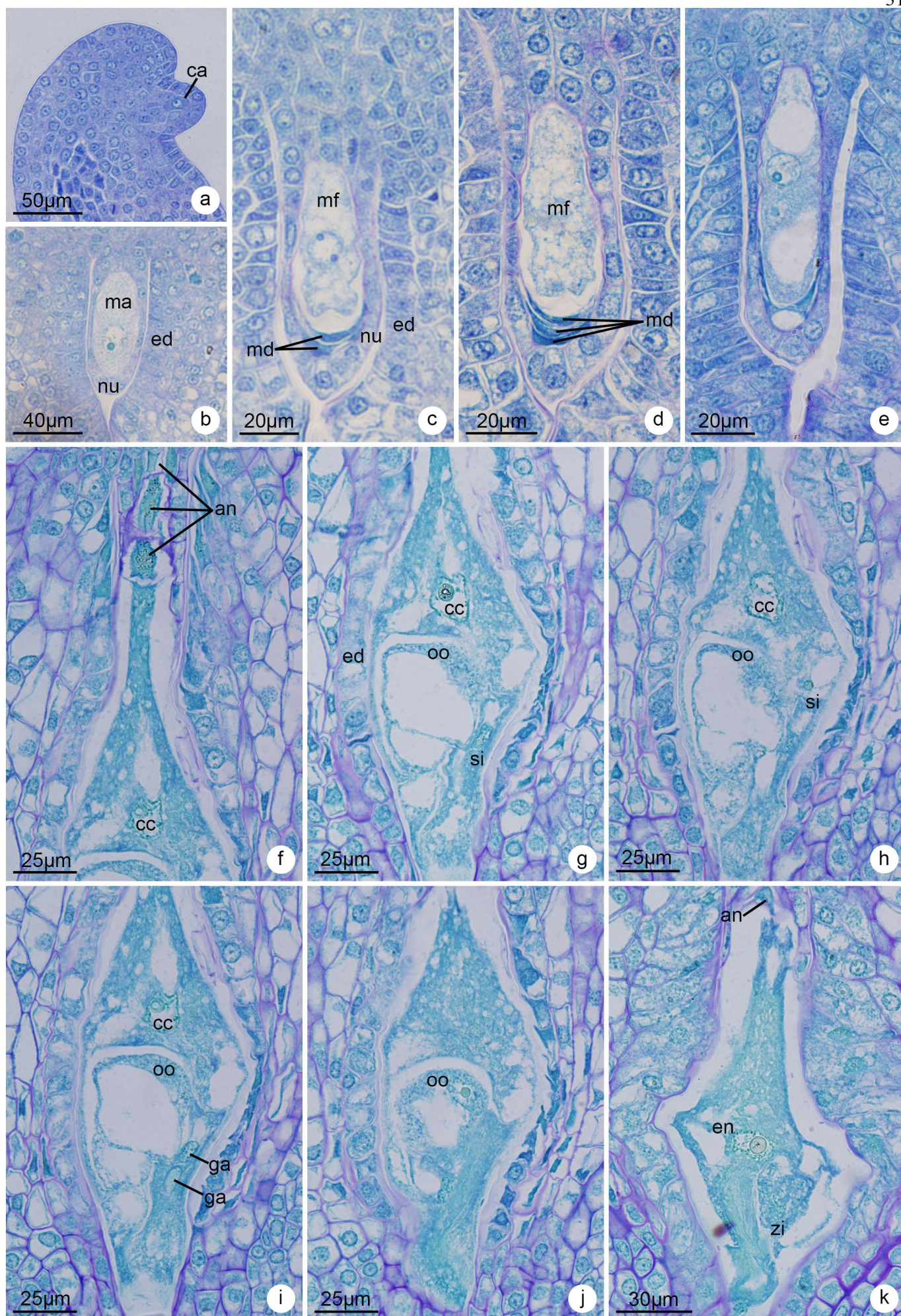


Figura 4 – Cipsela de *Wuderlichia senaeii* em microscopia eletrônica de varredura (b–d) e em cortes transversais (e, g, i–j, l) e longitudinais (a, f, h). **a.** Detalhe da região do carpopódio, notar lignificação. **b.** Detalhe do carpopódio simétrico. **c.** Ápice do pápus. **d.** Base do pápus. **e.** Fruto jovem e semente, notar feixes coincidentes com as costelas. **f.** Pericarpo evidenciando o espessamento da parede periclinal externa do exocarpo, o consumo de endocarpo e a semente contendo cristais. **g.** Vista geral do fruto e semente evidenciando os cotilédones. **h.** Vista geral do fruto e semente, notar a radícula e plúmula indiferenciada. **i.** Região de costela do fruto maduro e testa semente, notar detalhe da vascularização com vasos bastante espessados. **j.** Detalhe do pericarpo, notar exocarpo espessado, a deposição de fitomelanina no mesocarpo (ponta de seta) e o endocarpo sendo consumido (ponta de seta). Ainda nessa foto, notar espessamento das paredes anticlinais externas da exotesta (asterisco). **k.** Detalhe da semente madura, notar espessamento da exotesta (asterisco), mesotesta com pequenos espaços intercelulares e cristais em algumas células (ponta de seta), endotesta sendo consumida, além de camadas persistentes do endosperma e o embrião. ca: carpopódio, co: cotilédone, ea: exotesta, ed: endosperma, em: embrião, en: endocarpo, eo: endotesta, ex: exocarpo, fv: feixe vascular, fu: funículo, mo: mesocarpo, ms: mesotesta, ao: ovário, pa: pápus, pe: pericarpo, se: semente, te: testa.

