

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO VEGETAL

Laudineia de Jesus Matias Ventura

Desenvolvimento do fruto de *Butia capitata* (Arecaceae) – aspectos estruturais, ultraestruturais e físico-químicos

Montes Claros

2021

Laudineia de Jesus Matias Ventura

Desenvolvimento do fruto de *Butia capitata* (Arecaceae) – aspectos estruturais, ultraestruturais e físico-químicos

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutora em Produção Vegetal.

Orientador: Leonardo Monteiro Ribeiro

Coorientador: Hellen Cássia Mazzottini-dos-Santos

Montes Claros
Julho de 2021

Ventura, Laudineia de Jesus Matias.

V468d
2021

Desenvolvimento do fruto de *Butia capitata* (Arecaceae): aspectos estruturais, ultraestruturais e físico-químicos [manuscrito] / Laudineia de Jesus Matias Ventura. Montes Claros, 2021.

84 f.: il.

Tese (doutorado) - Área de concentração em Produção Vegetal. Universidade Federal de Minas Gerais / Instituto de Ciências Agrárias.

Orientador(a): Leonardo Monteiro Ribeiro.

Banca examinadora: Bruno Francisco Sant'Anna dos Santos, Marília Contin Ventrella, Rosy Mary dos Santos Isaias, Sílvia Nietzsche, Hellen Cássia Mazzottini dos Santos, Leonardo Monteiro Ribeiro.

Inclui referências.

1. Butiá. 2. Fruticultura. 3. Colheita. I. Ribeiro, Leonardo Monteiro. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Agrárias. III. Título.

CDU: 634.1

ATA DE DEFESA DE TESE


Aos 08 dias do mês de julho de 2021, às 08:00 horas, sob a Presidência do Professor Leonardo Monteiro Ribeiro, D. Sc. (Orientador – Unimontes) e com a participação dos Professores Hellen Cássia Mazzottini dos Santos, D. Sc. (Coorientadora - Unimontes), Bruno Francisco Sant’Anna dos Santos, D. Sc. (UFPR), Marília Contin Ventrella, D. Sc. (UFV), Rosy Mary dos Santos Isaias, D. SC. (UFMG/ICB) e Sílvia Nietzsche, D. SC. (UFMG/ICA), reuniu-se, por videoconferência, a Banca de tese de **Laudinéia de Jesus Matias Ventura**, aluna do Curso de Doutorado em Produção Vegetal. O resultado da defesa de tese intitulada: “ Desenvolvimento do fruto de Butia capitata (Arecaceae) - aspectos estruturais, ultraestruturais e físico-químicos ”,

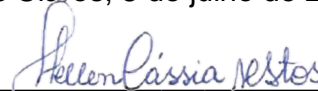
sendo a aluna considerada (aprovada/reprovada) aprovada. E, para constar, eu, Professor Leonardo Monteiro Ribeiro, Presidente da Banca, lavrei a presente ata que depois de lida e aprovada, será assinada por mim e pelos demais membros da Banca examinadora.

OBS.: A aluna somente receberá o título após cumprir as exigências do **ARTIGO 68** do regulamento do Curso de Doutorado em Produção Vegetal, conforme apresentado a seguir:

Art. 68 Para dar andamento ao processo de efetivação do grau obtido, o candidato deverá, após a aprovação de sua Dissertação ou Tese e da realização das modificações propostas pela banca examinadora, se houver, encaminhar à secretaria do Colegiado do Programa, com a anuência do orientador, no mínimo 3 (três) exemplares impressos e 1 (um) exemplar eletrônico da dissertação ou, 4 (quatro) exemplares impressos e 1 (um) exemplar eletrônico da tese, no prazo de 60 (sessenta) dias.

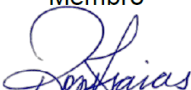
Montes Claros, 8 de julho de 2021.


 Leonardo Monteiro Ribeiro
 Orientador


 Hellen Cássia Mazzottini dos Santos
 Coorientadora


 Bruno Francisco Sant’Anna dos Santos
 Membro


 Marília Contin Ventrella
 Membro


 Rosy Mary dos Santos Isaias
 Membro


 Sílvia Nietzsche
 Membro

AGRADECIMENTOS

À Deus, que me sustentou ao longo dessa trajetória;

À minha família, especialmente ao meu marido, pelo amor, companhia, compreensão, suporte e auxílio;

Ao Prof. Leonardo Monteiro Ribeiro, pela orientação, aprendizado, paciência, compreensão e auxílio;

Aos professores Maria Olívia Mercadante Simões, Hellen Cássia Mazzottini dos Santos e Juliana Pinto de Lima, pela coorientação, conhecimentos compartilhados e colaboração nos trabalhos;

À UNIMONTES e à UFMG/ICA pela disponibilização de espaço, estrutura e recursos e pela oportunidade para execução dos trabalhos realizados nos Laboratórios de Anatomia Vegetal e de Micropropagação Vegetal da UNIMONTES e Laboratórios de Tecnologia de Alimentos, Tecnologia de Produtos Vegetais e de Bromatologia da UFMG;

À UFMG/ICA, em especial ao Prof. Paulo Sérgio Nascimento Lopes, ao Chefe de Produção Geraldo Ribeiro Zuba Júnior e ao técnico Tiago Santiago, pela parceria e disponibilização do local de coleta;

Aos companheiros de laboratório, especialmente ao Gabriel Sthefano e à Martha Grasielle, e aos técnicos de laboratório Cleide e Mariuze, pela relevante contribuição na execução dos trabalhos;

Ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal (PPGPV) da UFMG/ICA pela oportunidade do doutorado;

Ao Instituto Estadual de Florestas/IEF, em especial aos Coordenadores Carlos Alberto e Alberto Ribeiro e à Supervisora Regional Margarete Caires, pelo apoio e concessão da flexibilização de horário de trabalho (para realização das disciplinas) e de férias-prêmio nos períodos mais críticos do doutorado;

Aos amigos que de alguma forma contribuíram e me apoiaram ao longo desse caminho.

Muito obrigada!

DESENVOLVIMENTO DO FRUTO DE *BUTIA CAPITATA* (ARECACEAE) – ASPECTOS ESTRUTURAIS, ULTRAESTRUTURAIS E FÍSICO-QUÍMICOS

RESUMO

Frutos de palmeiras são ricos em compostos de reservas amplamente utilizados na alimentação e com diversas aplicações industriais. No entanto, ainda são escassas as informações sobre o seu desenvolvimento e pós-colheita. *Butia capitata* (coquinho-azedo) é uma palmeira endêmica do Cerrado, ameaçada de extinção, produz frutos utilizados para a fabricação de sucos e sorvetes e com potencial de incorporação ao sistema produtivo. No primeiro capítulo desta tese, o objetivo foi caracterizar o desenvolvimento do fruto e a ontogênese do pericarpo da espécie. Concluiu-se que o fruto se desenvolve em cerca de 84 dias, em três fases: I - histogênese (até 42 dias após a antese, DAA); II - maturação do endocarpo (42 a 70 DAA) e III - maturação do mesocarpo (70 até 84 DAA). A ontogênese do pericarpo envolve os seguintes eventos: a epiderme externa e o mesofilo externo do ovário originam o exocarpo; o mesofilo ovariano mediano se diferencia no mesocarpo externo; o mesofilo ovariano interno origina o mesocarpo interno e o endocarpo pétreo; a epiderme ovariana interna se integra ao endocarpo e, na região micropilar, se diferencia na placa do poro germinativo, uma estrutura que protege o embrião e controla a germinação. No segundo capítulo, o objetivo foi associar indicadores físico-químicos e citológicos envolvidos na maturação e senescência da polpa (exocarpo + mesocarpo) do fruto. A maturidade fisiológica da polpa é atingida no momento da abscisão (= ponto de colheita), em média aos 89 DAA. Nesse ponto, os frutos apresentam aspecto amarelo alaranjado, suculento e fibroso, suco com pronunciada acidez (pH 3,3), máximas massa seca e deposição de reservas mesocárpicas (mucilagem no vacúolo, amido e carotenoides em plastídios, lipídios e proteínas no citossol), elevados níveis de sólidos solúveis (SS) (degradação do amido em açúcares), reduzido conteúdo de fenólicos nos vacúolos e textura macia (enfraquecimento da lamela mediana e paredes celulares no parênquima mesocárpico). A senescência da polpa é caracterizada pela redução progressiva da firmeza (intenso afrouxamento e degradação das paredes celulares, dissolução da lamela mediana e ampliação dos espaços intercelulares), redução das reservas e da acidez, elevação dos SS e de compostos fenólicos e colapso do protoplasto das células mesocárpicas. As informações geradas, em grande parte inéditas para a família Arecaceae, são úteis para subsidiar programas de melhoramento genético de *B. capitata* e para o desenvolvimento de tecnologias de produção, incluindo os manejos da frutificação e pós-colheita.

Palavras-chave: Coquinho-azedo. Endocarpo. Frutos drupáceos. Ultraestrutura. Ponto de colheita. Pós-colheita.

DEVELOPMENT OF *BUTIA CAPITATA* FRUIT (ARECACEAE) – STRUCTURAL, ULTRASTRUCTURAL AND PHYSICAL-CHEMICAL ASPECTS

ABSTRACT

Palm fruits are rich in reserve compounds widely used in food and with several industrial applications. However, information on their development and postharvest is still scarce. *Butia capitata* (coquinho-azedo) is an endemic palm from Cerrado, threat of extinction, it produces fruits used for the manufacture of juices and ice cream and with potential for incorporation into the productive system. In the first chapter of this thesis, the objective was to characterize the development of the fruit and the ontogeny of the pericarp of the species. It was concluded that the fruit develops in about 84 days, in three phases: I - histogenesis (up to 42 days after anthesis, DAA); II – endocarp maturation (42 to 70 DAA) and III - mesocarp maturation (70 to 84 DAA). The ontogenesis of the pericarp involves the following events: the outer epidermis and the outer mesophyll of the ovary originate the exocarp; the median ovarian mesophyll differentiates into the outer mesocarp; the inner ovarian mesophyll originates the inner mesocarp and stony endocarp; the inner ovarian epidermis integrates with the endocarp and, in the micropylar region, it differentiates into the germination pore plate, a structure that protects the embryo and controls germination. In the second chapter, the objective was to associate the physicochemical and cytological indicators involved in the maturation and senescence of the pulp (exocarp + mesocarp) of the fruit. The physiological maturity of the pulp is reached at the time of abscission (= harvest point), on average at 89 DAA. In this point, the fruits present a yellow-orange aspect, juicy and fibrous, juice with pronounced acidity (pH 3.3), maximum dry mass and deposition of mesocarp reserves (mucilage in vacuole, starch and carotenoids in plastids, lipids and proteins in cytosol), high levels of soluble solids (SS) (degradation of starch into sugars), reduced content of phenolic compounds in the vacuoles and soft texture (weakening of the median lamella and cell walls in the mesocarpal parenchyma). Pulp senescence is characterized by progressive decline in firmness (intense loosening and disintegration of cell walls, dissolution of the median lamella and enlargement of intercellular spaces), reduction of reserves and acidity, elevation of SS and phenolic compounds, and collapse of the mesocarp cell protoplast. The information generated, largely unknown for the Arecaceae family, is useful to support genetic improvement programs of *B. capitata* and for the development of production technologies, including fruit set and postharvest management.

Keywords: Coquinho-azedo. Endocarp. Drupaceous fruits. Ultrastructure. Harvest point. Postharvest.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	8
2 OBJETIVOS	9
2.1 OBJETIVO GERAL	9
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	9
3 REVISÃO DE LITERATURA	10
3.1 DESENVOLVIMENTO DE FRUTOS DE PALMEIRAS	10
3.2 ORIGENS E CLASSIFICAÇÃO DAS ESTRUTURAS PERICÁRPICAS DE PALMEIRAS	10
3.3 INDICADORES FÍSICO-QUÍMICOS DA MATURAÇÃO E SENESCÊNCIA DE FRUTOS DE PALMEIRAS	11
3.4 ALTERAÇÕES CITOLÓGICAS NA MATURAÇÃO E SENESCÊNCIA DE FRUTOS CARNOSOS	12
3.5 FRUTOS DE <i>BUTIA CAPITATA</i>	13
3.6 REFERÊNCIAS	13
4 ARTIGOS	20
4.1 ARTIGO 1 – HISTOGÊNESE E HISTOQUÍMICA DO PERICARPO DURANTE O DESENVOLVIMENTO DO FRUTO DE <i>BUTIA CAPITATA</i> (ARECACEAE)	20
1 Resumo	21
2 Abstract	22
3 Introdução	23
4 Material e métodos	24
4.1 Material vegetal	24
4.2 Avaliações biométricas	24
4.3 Avaliações anatômicas	24
4.4 Avaliações histoquímicas	25
5 Resultados	25
5.1 Desenvolvimento do fruto	25
5.2 Ontogênese do pericarpo	26
5.3 Dinâmica de compostos e deposição de reservas	28
6 Discussão	29
6.1 Desenvolvimento do fruto	29
6.2 Origem e classificação das estruturas pericárpicas	30
6.3 Aplicações e perspectivas	31
7 Conclusões	32
8 Referências	32
9 Figuras	36
4.2 ARTIGO 2 – ASPECTOS CITOLÓGICOS DA MATURAÇÃO E SENESCÊNCIA DA POLPA DO FRUTO DE <i>BUTIA CAPITATA</i> (ARECACEAE)	53
1 Resumo	54
2 Abstract	55

3 Introdução	56
4 Material e métodos	57
4.1 Material Botânico	57
4.2 Avaliação morfológica	57
4.3 Avaliações físico-químicas	57
4.4 Avaliações histoquímicas e ultraestruturais	58
5 Resultados	59
5.1 Morfologia	59
5.2 Avaliação físico-química	59
5.3 Histoquímica	60
5.4 Ultraestrutura	61
6 Discussão	62
6.1 Relação entre aspectos físico-químicos e citológicos da maturação e senescência do mesocarpo	62
6.2 Aspectos ultraestruturais da maturação e senescência do mesocarpo	63
7 Conclusões	65
8 Referências	65
9 Figuras	72
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	84

1 INTRODUÇÃO

Os frutos de palmeiras apresentam relevante complexidade estrutural e riqueza de componentes nutricionais importantes para alimentação humana e da fauna (Mota et al., 2011; Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Pereira et al., 2013). Diversas espécies da família possuem frutos com elevada importância para a sobrevivência de comunidades tradicionais e para os ramos da indústria alimentar, farmacêutica, cosmética, de biodiesel e de produção de carvão (Moura et al., 2010; Mota et al., 2011; Barreto et al., 2016; Hamza et al., 2016; Río et al., 2016).

A despeito dessa importância econômica, apenas algumas palmeiras têm sido amplamente domesticadas e cultivadas em escala comercial e diversas espécies dessa família ainda estão em estágio silvestre ou semidomesticado (Dransfield et al., 2008; Plath et al., 2016). Para subsidiar programas de domesticação dessas espécies de palmeiras, são necessários conhecimentos sobre o desenvolvimento das estruturas dos frutos, que são importantes para a geração de tecnologias de manejo da frutificação e para a elaboração de estratégias de superação da dormência dos diáporos (Gillaspy et al., 1993; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Santos et al., 2019).

A ontogênese em palmeiras também pode fundamentar pesquisas sobre a maturação e senescência destes frutos, cujo conhecimento ainda é escasso para essa família (Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Barreto et al., 2016; Reis et al., 2017). Em algumas espécies de palmeiras, a maturação dos frutos é indicada pelo máximo acúmulo de reservas no mesocarpo (Amira et al., 2011; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015). Por outro lado, a senescência pode ser detectada, em algumas espécies do grupo, pelo declínio no teor de água e consequente perda da firmeza (Santelli et al., 2006; Moura et al., 2010). A compreensão desses processos possibilitará a definição do ponto de colheita e o adequado manejo pós-colheita de frutos de palmeiras, minimizando os prejuízos financeiros decorrentes da senescência (Prada et al., 2011; Aguiar et al., 2014; Evaristo et al., 2016; Ben-Zvi et al., 2017; Costa et al., 2017).

Butia capitata (Mart.) Becc. (Arecaceae), coquinho-azedo, é endêmica do Cerrado, na região central do Brasil, e vulnerável à extinção (Lorenzi, 2010; Heiden et al., 2020). Os frutos maduros podem ser consumidos *in natura* (Lopes et al., 2012) e utilizados na fabricação de sucos, licores, sorvetes (Moura et al., 2010) e farinhas (Pereira et al., 2017). A polpa possui elevados teores de água, carboidratos e fibras, contendo também lipídios insaturados, proteínas, provitamina A, vitamina C, carotenoides, compostos fenólicos e minerais (principalmente potássio) (Faria et al., 2008, 2011; Genovese et al., 2008; Lopes et al., 2012; Pereira et al., 2013). Estudos sobre o desenvolvimento do fruto da espécie e seus processos de maturação e senescência poderão contribuir para a ampliação dos conhecimentos botânicos sobre a biologia reprodutiva das palmeiras e fornecer subsídios para programas de domesticação e o desenvolvimento de protocolos para colheita e pós-colheita dos frutos da espécie.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Caracterizar o desenvolvimento e a senescência do fruto de *B. capitata*.

2.2 Objetivos específicos

- 1) Caracterizar as fases de desenvolvimento do fruto;
- 2) Investigar as origens e a classificação das estruturas pericárpicas;
- 3) Associar a avaliação de indicadores físico-químicos da maturação e senescência da polpa do fruto de *B. capitata* com a caracterização das alterações histoquímicas e ultraestruturais nas células mesocárpicas;
- 4) Construir um modelo citológico para a maturação e senescência do mesocarpo de *B. capitata*.

3 REVISÃO DE LITERATURA

3.1 Desenvolvimento de frutos de palmeiras

A família Arecaceae abrange 181 gêneros e cerca de 2600 espécies distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais (Dransfield et al., 2008; Baker e Dransfield, 2016). Diversas espécies do grupo contêm frutos com relevante importância como fonte de renda de populações tradicionais e para a indústria alimentar, farmacêutica, cosmética, de biodiesel e de produção de carvão (Moura et al., 2010; Mota et al., 2011; Barreto et al., 2016; Hamza et al., 2016; Río et al., 2016). Estudos sobre o desenvolvimento das estruturas dos frutos contribuem para a base de conhecimentos necessários para subsidiar programas de domesticação de espécies de palmeiras (Mazzottini-dos-Santos et al., 2015), os quais contribuem para a ampliação do potencial econômico desses frutos (Dransfield et al., 2008; Plath et al., 2016).

Ao longo do desenvolvimento dos frutos de palmeiras, os processos de divisão celular, diferenciação e maturação dos tecidos podem se sobrepor em diferentes fases/estágios, revelando a complexidade dos frutos da família (Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017; Reis et al., 2017), distinguindo do padrão mais comum em outras famílias (Gillaspy et al., 1993; Santos et al., 2019). Evidências sugerem que o crescimento e diferenciação dos tecidos do pericarpo das palmeiras estejam concentrados nos estágios iniciais de desenvolvimento, como constatado para *Eugeissona* Griff. (Calamoideae, Eugeissoneae) (Bobrov et al., 2012), *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecoideae, Cocoseae) (Mazzottini-dos-Santos et al., 2015) e para espécies da subfamília Coryphoideae, Borasseae (Romanov et al., 2011). Em seguida, ocorre a maturação do exocarpo, endocarpo e, ao final, do mesocarpo com a intensa deposição de reservas (Prada et al., 2011; Amira et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017; Reis et al., 2017).

3.2 Origens e classificação das estruturas pericárpicas de palmeiras

Os frutos de palmeiras apresentam elevada complexidade estrutural, especialmente, na diversidade histológica e de tipos celulares no pericarpo (Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Thadeo et al., 2015; Reis et al., 2017). Entretanto, para a correta classificação das estruturas do pericarpo, é necessária a investigação ontogenética aprofundada, possibilitando delinear o desenvolvimento histogenético dos diferentes tecidos (Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017; Reis et al., 2017).

Há diferentes classificações para as estruturas pericárpicas. Diversos autores empregaram o termo exocarpo para a estrutura de origem mista constituída pela epiderme externa e por camadas subepidérmicas (Roth, 1977; Essig, 2008; Reis et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Melo et al., 2017). O mesocarpo foi reportado como a zona histogenética do pericarpo desenvolvida a partir do mesofilo dos carpelos, podendo representar uma zona homogênea ou pode se diferenciar em duas ou três zonas histológicas e topográficas (Bobrov e Romanov, 2019).

Roth (1977) classificou o endocarpo “*sensu lato*”, quando originado a partir da epiderme interna e de camadas mesocárpicas subjacentes, e endocarpo “*sensu strictu*” (comumente nas drupas) com origem apenas da epiderme ovariana interna. Para Arecaceae, Murray (1973) classificou o endocarpo em tipo I:

originado apenas da epiderme interna; tipo II: derivado da porção interna do pericarpo (sem a participação da epiderme interna na constituição desse tipo de endocarpo); tipo III: endocarpo complexo formado pela epiderme interna, bainhas lignificadas dos feixes vasculares internos e pelo parênquima esclerificado adjacente. Recentemente, para as palmeiras, foi proposta a utilização do termo endocarpo exclusivamente no sentido histogenético (originário apenas da epiderme interna ovariana) (Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Bobrov e Romanov, 2019).

3.3 Indicadores físico-químicos da maturação e senescência de frutos de palmeiras

Ao longo da maturação dos frutos, uma cascata de eventos bioquímicos, fisiológicos e estruturais desencadeiam o acúmulo de pigmentos, compostos voláteis, ácidos orgânicos e açúcares e alterações na firmeza transformam frutos carnosos imaturos, geralmente de coloração verde, textura firme e sabor ácido, em frutos maduros com coloração, aroma e sabor atrativos e textura macia (Brummell, 2006; Goulao e Oliveira, 2008). A maturação e senescência da polpa de frutos carnosos têm sido apontada por diversos indicadores físico-químicos, sendo que apenas a firmeza, composição centesimal, pH, teor de sólidos solúveis (SS), acidez titulável (TA) e teor de carotenoides têm sido comumente estudados em frutos de poucas espécies de palmeiras (Santelli et al., 2006; Amira et al., 2011; Prada et al., 2011; Pereira et al., 2013; Montoya et al., 2016). Os parâmetros de colorimetria têm sido utilizados para caracterização de frutos de diversas famílias nos estágios de maturação e na pós-colheita (Saladié et al., 2007; Rimkeeree e Charoenrein, 2014; Lima et al., 2015), sendo menos comum em trabalhos com frutos de palmeiras (Jemni et al., 2014; Ben-Amor et al., 2016).

A firmeza é um dos componentes mais relevantes da textura dos frutos, sendo que esta consiste em um dos principais parâmetros de qualidade na aceitação dos consumidores (Toivonen e Brummell, 2008; Goulao e Oliveira, 2008; Ben-Amor et al., 2016). Durante a maturação dos frutos, é comum a redução da firmeza, como reportada para *Syagrus oleracea* (Mart.) Becc. (Arecaceae) (Santelli et al., 2006) e *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) (Santelli et al., 2009). Entretanto, a profunda redução da firmeza resulta na perda da textura desejável dos frutos, indicando a sua senescência, o que consiste em uma grande preocupação comercial, limitando o transporte, manejo, estoque e validade de frutos no período pós-colheita, podendo torná-los inapropriados para comercialização (Goulao e Oliveira, 2008).

A composição centesimal (teor de água, carboidratos, fibras, lipídios, proteínas e minerais) tem sido um dos parâmetros mais frequentes em estudos sobre a maturação e senescência de frutos de palmeiras (Faria et al., 2008; Amira et al., 2011; Pereira et al., 2013; Montoya et al., 2016). A dinâmica de deposição de reservas varia entre frutos de Arecaceae e ao longo das fases de maturação e senescência (Prada et al., 2011; Amira et al., 2011; Barreto et al., 2016; Reis et al., 2017). Frutos de *P. dactylifera* apresentam teores elevados de carboidratos e reduzidos de proteínas, cinzas (minerais) e lipídios nos últimos estágios de maturação (Amira et al., 2011). A concentração de açúcares varia conforme o estágio de maturação de frutos de *P. dactylifera*, os quais apresentam decréscimo nas concentrações dos aminoácidos alanina, ácido aspártico e prolina, no período pós-colheita, sob condições de varejo (a 23°C) (Ben-Amor et al., 2016).

Por outro lado, o mesocarpo de *A. aculeata* acumula, principalmente, lipídios (em maior proporção) e carboidratos, sendo que o principal composto de estoque varia ao longo da maturação do fruto da

espécie, mantendo elevada concentração de lipídios em frutos estocados por 360 dias após colheita (DAH) (Mazzotini-dos-Santos et al., 2015; Barreto et al., 2016; Montoya et al., 2016). A maturidade fisiológica da polpa pode ser apontada pelo intervalo de tempo com concentração máxima de carboidratos, principalmente, amido, o qual se degrada em açúcares solúveis após esse pico (Simão et al., 2008; Santos et al., 2019). Em frutos com acúmulo predominante de lipídios, como em *Elaeis guineensis* Jacq. (Arecaceae), o ponto de colheita sugerido pode ser indicado pelo acúmulo máximo de lipídios (Prada et al., 2011).

A razão SS/TA é considerada como o melhor parâmetro de sabor do fruto e mais relevante do que as avaliações de teor de SS e TA isolados, sendo que valores mais elevados de SS/TA indicam melhor equilíbrio entre o sabor ácido e doce dos frutos (Pereira et al., 2013). O acúmulo de carotenoides contribui para a mudança de coloração dos frutos no seu amadurecimento (Saladié et al., 2007), atingindo o máximo de carotenoides na abscisão natural de frutos maduros de *A. aculeata* (Schex et al., 2018). Por outro lado, frutos de *E. guineenses* apresentam o máximo teor de carotenoides duas semanas após o ponto de colheita sugerido (Prada et al., 2011).

3.4 Alterações citológicas na maturação e senescência de frutos carnosos

Alterações citológicas também sinalizam os processos de maturação e senescência (Hempel et al., 2014; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Thadeo et al., 2015; Reis et al., 2017). Tendo em vista a escassez de estudos ultraestruturais no pericarpo de palmeiras (Hempel et al., 2014; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Thadeo et al., 2015; Reis et al., 2017), essas investigações em frutos carnosos de outras famílias podem auxiliar na compreensão dos processos de maturação e senescência em Arecaceae (Ortiz et al., 2010; Rongkaumpan et al., 2019; Santos et al., 2019; Zhang et al., 2020; Li et al., 2021). Nesses estudos estruturais em frutos de palmeiras, a intensa deposição de reservas geralmente indica o início da maturação do mesocarpo de palmeiras, como *A. aculeata* (Mazzotini-dos-Santos et al., 2015) e *M. flexuosa* e *Mauritiella armata* (Mart.) Burret (Reis et al., 2017). A abundância de amiloplastos, cromoplastos e gotas lipídicas, bem como as sinuosidades nas paredes em células mesocárpicas apontam para a maturação de frutos de palmeiras, como *Bactris gasipaes* Kunth (Hempel et al., 2014), *A. aculeata* (Mazzotini-dos-Santos et al., 2015) e *Chamaedorea seifrizii* Burret (Thadeo et al., 2015).

No processo de maturação de frutos carnosos, pode ocorrer a redução no acúmulo de compostos fenólicos nos vacúolos a fim de tornar os frutos maduros menos adstringentes e mais saborosos (Li et al., 2021). Nesses frutos, várias alterações nas paredes celulares do parênquima mesocárpico resultam em frutos maduros macios: a despolimerização da matriz de glicanos, solubilização e despolimerização de pectinas (esta somente em algumas espécies), perda de açúcares neutros de cadeias laterais de pectinas das paredes celulares primárias (Goulao e Oliveira, 2008; Ortiz et al., 2010; Posé et al., 2019). Esses eventos resultam na desestruturação das paredes celulares e dissolução da região da lamela média (rica em pectinas) e, conseqüentemente, na liberação de pectinas nos espaços intercelulares que se ampliam; tais eventos se intensificam no processo de senescência no período pós-colheita (Carrillo-López et al., 2002; Goulao e Oliveira, 2008; Ortiz et al., 2010; Rongkaumpan et al., 2019; Zhang et al., 2020). Esse afrouxamento das paredes celulares pode ser desencadeado pela proliferação de vesículas secretoras, dictiosomos e mitocôndrias, como pontuado para frutos de *A. squamosa* (Santos et al., 2019). A

senescência também está relacionada à retração e colapso do protoplasto, incluindo a degradação de organelas (como mitocôndrias) e a desintegração das membranas plasmática e tonoplasto (acumulando resíduos de fenólicos no protoplasto); tais alterações indicam estresse oxidativo em frutos no período de pós-colheita (Toivonen, 2004; Toivonen e Stan, 2004; Tian et al., 2013; Mohamed et al., 2017; Zhang et al., 2020).

3.5 Frutos de *Butia capitata*

B. capitata, popularmente conhecida como coquinho-azedo, é endêmica do Cerrado brasileiro, ocorrendo principalmente em solos arenosos, e encontra-se atualmente vulnerável à extinção (Lorenzi, 2010; Heiden et al., 2020). Os frutos da espécie consistem em fonte de alimento para a fauna e de renda para os agroextrativistas (Mercadante-Simões et al., 2006; Moura et al., 2010). Os frutos maduros são empregados na fabricação de polpas, licores e sorvetes, podendo também ser consumidos “*in natura*” e utilizados para o preparo de farinhas (Moura et al., 2010; Lopes et al., 2012; Pereira et al., 2017).

A polpa (exocarpo mais mesocarpo) do fruto da espécie representa 84% da massa do fruto, apresentando forte aroma e elevados teores de água, carboidratos e fibras, contendo lipídios insaturados (ácido linolênico/ômega 3) e proteínas em menores proporções (Faria et al., 2008; Moura et al., 2010; Lopes et al., 2012; Pereira et al., 2013; Silva e Scariot, 2013). A polpa também consiste em rica fonte de antioxidantes, como ácido clorogênico (fenólico), carotenoides (principalmente β -caroteno) e vitamina C, além de outros micronutrientes, como provitamina A e potássio (Genovese et al., 2008; Faria et al., 2008, 2011; Pereira et al., 2013).

A fim de fundamentar programas de domesticação para o cultivo comercial da espécie, além dos trabalhos que têm sido feitos sobre a sua germinação, ainda são necessários estudos caracterizando o desenvolvimento do fruto e classificação das estruturas pericárpicas, visando o estabelecimento de tecnologias eficientes de superação da dormência de seus diásporos (Dias et al., 2013; Oliveira et al., 2013; Mazzottini-dos-Santos et al., 2018). Além disso, para ampliar a utilização desses frutos na agroindústria e aproveitar o seu uso potencial na indústria farmacêutica, é necessária investigação aprofundada sobre os processos de maturação e senescência, garantindo a utilização de frutos mais ricos em reservas (Moura et al., 2010; Silva e Scariot, 2013). Tais estudos subsidiarão o desenvolvimento de metodologias que preservem os caracteres físicos, químicos e organolépticos dos frutos da espécie no período pós-colheita (Moura et al., 2010).

3.6 Referências

Aguiar, M. C. S.; Silvério, F. O.; Pinho, G. P.; Lopes, P. S. N.; Fidêncio, P. H.; Ventura, S. J. Volatile compounds from fruits of *Butia capitata* at different stages of maturity and storage. **Food Res. Int.**, v. 62, p. 1095-1099, 2014. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2014.05.039>

Amira, E. A.; Guido, F.; Behija, S. E.; Manel, I.; Nesrine, Z.; Ali, F.; Mohamed, H.; Noureddine, H. A.; Lotfi, A. Chemical and aroma volatile compositions of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) fruits at three maturation stages. **Food Chem.**, v. 127, p. 1744–1754, 2011. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.02.051>

- Baker, W. J.; Dransfield, J. Beyond genera palmarum: progress and prospects in palm systematics. **Bot. J. Linn. Soc.**, v. 182, p. 207-233, 2016. <https://doi-org.ez27.periodicos.capes.gov.br/10.1111/boj.12401>
- Barreto, L. C.; Magalhães, A. L. L.; Takahashi, J. A.; Garcia, Q. S. Dynamic of reserve compounds of mesocarp and seeds of macaw palm (*Acrocomia aculeata*) submitted to different storage conditions. **Trees**, v. 30, p. 1945–1952, 2016. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1423-4>
- Ben-Amor, R.; Dhouibi, M. H.; Aguayo, E. Hot water treatments combined with cold storage as a tool for *Ectomyelois ceratoniae* mortality and maintenance of Deglet Noor palm date quality. **Postharvest Biol. Technol.**, v. 112, p. 247–255, 2016. <http://dx.doi.org/10.1016/j.postharvbio.2015.09.005>
- Ben-Zvi, R.; Ignat, T.; Alchanatis, V.; Hoffman, A.; Borochoy-Neori, H.; Immerman, A.; Schmilovitch, Z. New post-harvest approach for high quality fresh ‘Medjool’ date. **Postharvest Biol. Technol.**, v. 124, p. 35–44, 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.postharvbio.2016.09.004>
- Bobrov, A. V. F. C.; Dransfield, J.; Romanov, M. S.; Romanova, E.S. Gynoecium and fruit and development in *Eugeissona* (Calamoideae: Areaceae). **Bot. J. Linn. Soc.**, v. 168, p. 377-394, 2012. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01213.x>
- Bobrov, A. V. F. C.; Romanov, M. S. Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. **Bot. Let.**, v. 166, p. 366-399, 2019. <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1663448>
- Brummell, D. A. Cell wall disassembly in ripening fruit. **Funct. Plant Biol.**, v. 33, p. 103-119, 2006. <https://doi.org/10.1071/FP05234>
- Carrillo-López, A.; Cruz-Hernández, A.; Cárabez-Trejo, A.; Guevara-Lara, F.; Paredes-López, O. Hydrolytic activity and ultrastructural changes in fruit skins from two prickly pear (*Opuntia* sp.) varieties during storage. **J. Agric. Food Chem.**, v. 50, p. 1681-1685, 2002. <https://doi.org/10.1021/jf011195c>
- Costa, A. G.; Pinto, F. A. C.; Braga, R. A.; Motoike, S. Y.; Gracia, L. M. N. Relationship between biospeckle laser technique and firmness of *Acrocomia aculeata* fruits. **Rev. Bras. Eng. Agríc. Ambient.**, v. 21, p. 68-73, 2017. <http://dx.doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v21n1p68-73>
- Dias, D. S.; Lopes, P. S. N.; Ribeiro, L. M.; Oliveira, L. A. A.; Mendes, E. V.; Carvalho, V. S. Effects of seed structures, sucrose and gibberellic acid on the germination of *Butia capitata* (Areaceae). **Seed Sci. & Technol.**, v. 41, p. 371-382, 2013.
- Dransfield, J.; Uhl, N. W.; Asmussen, C. B.; Baker, W. J.; Harley, M. M.; Lewis, C. E. **Genera palmarum: the evolution and classification of palms**. 2. ed. Royal Botanical Gardens: Kew, 2008.
- Essig, F. B. A systematic histological study of palms fruits. VIII. Subtribe Dypsidinae (Areaceae). **Brittonia**, v. 60, p. 82–92, 2008. <https://doi.org/10.1007/s12228-008-9013-4>

- Evaristo, A. B.; Grossi, J. A. S.; Pimentel, L. D.; Goulart, S. M.; Martins, A. D.; Santos, V. L.; Motoike, S. Harvest and post-harvest conditions influencing macauba (*Acrocomia aculeata*) oil quality attributes. **Ind. Crop. Prod.**, v. 85, p. 63–73, 2016. <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.02.052>
- Faria, J. P.; Almeida, F.; Silva, L. C. R.; Vieira, R. F.; Agostini-Costa, T. S. Caracterização da polpa do coquinho-azedo (*Butia capitata* var *capitata*). **Rev. Bras. Frutic.**, v. 30, p. 827-829, 2008. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452008000300045>
- Faria, J. P.; Siqueira, E. M. A.; Vieira, R. F.; Agostini-Costa, T. S. Fruits of *Butia capitata* (Mart.) Becc as good sources of β -carotene and provitamina. **Rev. Bras. Frutic.**, v. 33, p. 612-617, 2011. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452011000500084>
- Genovese, M. I.; Pinto, M. D. S.; Gonçalves, A. E. D. S. S.; Lajolo, F. M. Bioactive Compounds and antioxidant capacity of exotic fruits and commercial frozen pulps from Brazil. **Food Sci. Tech. Int.**, v. 14, p. 207–214, 2008. <https://doi.org/10.1177/1082013208092151>
- Gillaspy, G.; Ben-David, H.; Grisse, W. Fruits: a developmental perspective. **Plant Cell.**, v. 5, p. 1439–1451, 1993. <https://doi.org/10.1105/tpc.5.10.1439>
- Goulao, L. F.; Oliveira, C. M. Cell wall modification during fruit ripening: when a fruit is not the fruit. **Trends Food Sci. Technol.**, v. 19, p. 4-25, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2007.07.002>
- Hamza, H.; Mrabet, A.; Jiménez-Araujo, A. Date palm parthenocarpic fruits (*Phoenix dactylifera* L.) cv. Deglet Nour: chemical characterization, functional properties and antioxidant capacity in comparison with seeded fruits. **Sci. Hortic.**, v. 211, p. 352–357, 2016. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.031>
- Heiden, G.; Ellert-Pereira, P. E.; Eslabão, M. P. *Butia* in Flora do Brasil 2020. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, 2020. Disponível em: <<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB15704>>.
- Hempel, J.; Amrehn, E.; Quesada, S.; Esquivel, P.; Jiménez, V. M.; Heller, A.; Carle, R.; Schweiggert, R. M. Lipid-dissolved γ -carotene, β -carotene, and lycopene in globular chromoplasts of peach palm (*Bactris gasipaes* Kunth) fruits. **Planta**, v. 240, p. 1037–1050, 2014. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2121-3>
- Jemni, M.; Otón, M.; Ramirez, J. G.; Artés-Hernández, F.; Chaira, N.; Ferchichi, A.; Artés, F. Conventional and emergent sanitizers decreased *Ectomyelois ceratoniae* infestation and maintained quality of date palm after shelf-life. **Postharvest Biol. Technol.**, v. 87, p. 33–41, 2014.
- Li, X.; Sun, J.; Chen, Z.; Jiang, J.; Jackson, A. Characterization of carotenoids and phenolics during fruit ripening of Chinese raspberry (*Rubus chingii* Hu). **RSC Adv.**, v. 11, p. 10804–10813, 2021. <https://doi.org/10.1039/D0RA10373J>
- Lima, J. P.; Rodrigues, L. F.; Monteiro, A. G. D. P.; Vilas Boas, E. V. B. Climacteric pattern of mangaba fruit (*Hancornia speciosa* Gomes) and its responses to temperature. **Sci. Hortic.**, v. 197, p. 399-403, 2015. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.059>

Lopes, R. M.; Silva, J. P.; Vieira, R. F.; Silva, D. B.; Gomes, I. S.; Agostini-Costa, T. S. Composição de ácidos graxos em polpa de frutas nativas do cerrado. **Rev. Bras. Frutic.**, v. 34, p. 635-640, 2012. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452012000200041>

Lorenzi, H. **Brazilian flora: Arecaceae (Palms)**. Instituto Plantarum, Nova Odessa, 2010.

Mazzottini-dos-Santos, H. C.; Ribeiro, L. M.; Mercadante-Simões, M. O.; Sant'Anna-Santos, B. F. Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits. **Trees**, v. 29, p. 199-214, 2015. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1104-0>

Mazzottini-dos-Santos, H. C.; Ribeiro, L. M.; Oliveira, D. M. T. Structural changes in the micropylar region and overcoming dormancy in Cerrado palms seeds. **Trees**, v. 32, p. 1415–1428, 2018. <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1723-y>

Melo, G. A. M.; Araújo, M. G. P.; Stauffer, F. Fruit development and histochemistry of *Attalea microcarpa* Mart. (Arecaceae-Arecoideae). **Flora**, v. 235, p. 10–17, 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2017.08.004>

Mercadante-Simões, M. O.; Fonseca, R. S.; Ribeiro, L. M.; Nunes, Y. R. F. Biologia reprodutiva de *Butia capitata* (Mart.) Beccari (Arecaceae) em uma área de cerrado no norte de Minas Gerais. **Unimontes Cient.**, v. 8, p. 143-149, 2006.

Mohamed, N. T. S.; Ding, P.; Ghazali, H. M.; Kadir, J. Biochemical and cell wall ultrastructural changes in crown tissue of banana (*Musa AAA 'Berangan'*) fruit as mediated by UVC irradiation against crown rot fungal infection. **Postharvest Biol. Technol.**, v. 128, p. 144–152, 2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.postharvbio.2017.02.004>

Montoya, S. G.; Motoike, S. Y.; Kuki, K. N.; Couto, A. D. Fruit development, growth, and stored reserves in macauba palm (*Acrocomia aculeata*), an alternative bioenergy crop. **Planta**, v. 244, p. 927–938, 2016.

Mota, C. S.; Corrêa, T. R.; Grossi, J. A. S.; Castricini, A.; Ribeiro, A. S. Exploração sustentável da macaúba para produção de biodiesel: colheita, pós-colheita e qualidade dos frutos. **Inf. Agropec.**, v. 32, p. 41-51, 2011.

Moura, R. C.; Lopes, P. S. N.; Brandão Junior, D. S.; Gomes, J. G.; Pereira, M. B. Biometria de frutos e sementes de *Butia capitata* (Mart.) Beccari (Arecaceae), em vegetação natural no norte de Minas Gerais, Brasil. **Biota Neotrop.**, v. 10, p. 415-419, 2010.

Murray, S. G. The formation of the endocarp in palm fruits. **Principes**, v. 17, p. 91–102, 1973.

Oliveira, N. C. C.; Lopes, P. S. N.; Ribeiro, L. M.; Mercadante-Simões, M. O.; Oliveira, L. A. A.; Silvério, F. O. Seed structure, germination, and reserve mobilization in *Butia capitata* (Arecaceae). **Trees**, v. 27, p. 1633–1645, 2013. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0910-0>

Ortiz, A.; Seymour, G. B.; Tucker, G. A.; Lara, I. Cell wall disassembly during the melting phase of softening in 'Snow Queen' nectarines. **Postharvest Biol. Technol.**, v. 58, p. 88-92, 2010. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2010.05.013>

Pereira, M. C.; Steffens, R. S.; Jablonski, A.; Hertz, P. F.; Rios, A. O.; Vizzotto, M.; Flôres, S. H. Characterization, bioactive compounds and antioxidant potential of three brazilian fruits. **J. Food Compos. Anal.**, v. 29, p. 19-24, 2013. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jfca.2012.07.013>

Pereira, G. S. L.; Braga, R. N.; Souza, H. F.; Oliveira, M. L. P.; Lima, J. P.; Vieira, C. R. Análises físico-químicas e tecnológicas em massa alimentícia fresca incorporada de farinha de coquinho-azedo (*Butia capitata*). **Cad. Ciênc. Agr.**, v. 9, p. 01-05, 2017.

Plath, M.; Moser, C.; Bailis, R.; Brandt, P.; Hirsch, H.; Klein, A.-M.; Walmsley, D.; Wehrden, H. V. A novel bioenergy feedstock in Latin America? Cultivation potential of *Acrocomia aculeata* under current and future climate conditions. **Biomass and Bioenergy**, v. 91, p. 186-195, 2016.

Posé, S.; Paniagua, C.; Matas, A. J.; Gunning, A. P.; Morris, V. J.; Quesada, M. A.; Mercado, J. A. A nanostructural view of the cell wall disassembly process during fruit ripening and postharvest storage by atomic force microscopy. **Trends Food Sci. Technol.**, v. 87, p. 47-58, 2019. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2018.02.011>

Prada, F.; Ayala-Diaz, I. M.; Delgado, W.; Ruiz-Romero, R.; Romero, H. M. Effect of fruit ripening on content and chemical composition of oil from three oil palm cultivars (*Elaeis guineensis* Jacq.) grown in Colombia. **J. Agric. Food Chem.**, v. 59, p. 10136–10142, 2011. <https://doi.org/10.1021/jf201999d>

Reis, S. B.; Mercadante-Simões, M. O.; Ribeiro, L. M. Pericarp development in the macaw palm *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). **Rodriguésia**, v. 63, p. 541–549, 2012. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000300005>

Reis, S. B.; Mello, A. C. M. P.; Oliveira, D. M. T. Pericarp formation in early divergent species of Arecaceae (Calamoideae, Mauritiinae) and its ecological and phylogenetic importance. **Plant Syst. Evol.**, v. 303, p. 675-687, 2017. <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1399-6>

Rimkeeree, K.; Charoenrein, S. Effect of Cultivar and Ripening Stage on Quality and Microstructure of Frozen Mangoes (*Mangifera indica* Linn.). **Int. J. Food Prop.**, v. 17, p. 1093–1108, 2014. <https://doi.org/10.1080/10942912.2012.698342>

Río, J. C.; Evaristo, A. B.; Marques, G.; Martín-Ramos, P.; Martín-Gil, J.; Gutiérrez, A. Chemical composition and thermal behavior of the pulp and kernel oils from macauba palm (*Acrocomia aculeata*) fruit. **Ind. Crop Prod.**, v. 84, p. 294–304, 2016. <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.02.018>

Romanov, M. S.; Bobrov, A. V. F. Ch.; Wijesundara, D. S. A.; Romanova, E. S. Pericarp development and fruit structure in borassoid palms (Arecaceae-Coryphoideae-Borasseae). **Ann. Bot.**, v. 108, p. 1489-1502, 2011. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr148>

Rongkaumpan, G.; Amsbury, S.; Andablo-Reyes, E.; Linford, H.; Connell, S.; Knox, J.P.; Sarkar, A.; Benitez-Alfonso, Y.; Orfila, C. Cell wall polymer composition and spatial distribution in ripe banana and mango fruit: implications for cell adhesion and texture perception. **Front. Plant Sci.**, v. 10, p. 1-11, 2019. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00858>

Roth, I. **Fruits of angiosperms**. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 1977.

Saladié, M.; Matas, A. J.; Isaacson, T.; Jenks, M. A.; Goodwin, S. M.; Niklas, K. J.; Xiaolin, R.; Labavitch, J. M.; Shackel, K. A.; Fernie, A. R.; Lytovchenko, A.; O'Neill, M. A.; Watkins, C. B.; Rose, J. K. C. A Reevaluation of the Key Factors That Influence Tomato Fruit Softening and Integrity. **Plant Physiol.**, v. 144, p. 1012-1028, 2007. <https://doi.org/10.1104/pp.107.097477>

Santelli, P.; Calbo, M. E. R.; Calbo, A. G. Fisiologia pós-colheita de frutos da palmeira *Syagrus oleracea* (Mart.) Becc. (Arecaceae). **Acta Bot. Bras.**, v. 20, p. 523-528, 2006. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000300003>

Santelli, C.; Calbo, P.; Calbo, A. G. Fisiologia pós-colheita de frutos da palmeira *Mauritia vinifera* Mart. (Arecaceae). **Acta Bot. Bras.**, v. 23, p. 697-702, 2009. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000300008>

Santos, R. C.; Nietsche, S.; Pereira, M. C. T.; Ribeiro, L. M.; Mercadante-Simões, M. O.; Santos, B. H. C. Atemoya fruit development and cytological aspects of GA₃-induced growth and parthenocarpy. **Protoplasma**, v. 256, p. 1345-1360, 2019. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01382-2>

Schex, R.; Lieb, V. M.; Jiménez, V. M.; Esquivel, P.; Schweiggert, R. M.; Carle, R.; Steingass, C. B. HPLC-DAD-APCI/ESI-MSⁿ analysis of carotenoids and α -tocopherol in Costa Rican *Acrocomia aculeata* fruits of varying maturity stages. **Food Res. Int.**, v. 105, p. 645-653, 2018. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2017.11.041>

Silva, P. A. D.; Scariot, A. Phenology, biometric parameters and productivity of fruits of the palm *Butia capitata* (Mart.) Beccari in the Brazilian cerrado in the north of the state of Minas Gerais. **Acta Bot. Bras.**, v. 27, p. 580-589, 2013. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000300015>

Simão, R. A.; Silva, A. P. F. B.; Peroni, F. H. G.; Nascimento, J. R. O.; Louro, R. P.; Lajolo, F. M.; Cordenunsi, B. R. Mango Starch Degradation. I. A Microscopic View of the Granule during Ripening. **J. Agric. Food Chem.**, v. 56, p. 7410-7415, 2008. <https://doi.org/10.1021/jf800467v>

Thadeo, M.; Hampilos, K. E.; Stevenson, D. W. Anatomy of fleshy fruits in the monocots. **Am. J. Bot.**, v. 102, p. 1-23, 2015. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500204>

Tian, S.; Qin, G.; Li, B. Reactive oxygen species involved in regulating fruit senescence and fungal pathogenicity. **Plant Mol. Biol.**, v. 82, p. 593-602, 2013. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0035-2>

Toivonen, P. M. A. Postharvest storage procedures and oxidative stress. **HortScience**, v. 39, p. 938–942, 2004. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.39.5.938>

Toivonen, P. M. A.; Brummell, D. A. Biochemical bases of appearance and texture changes in fresh-cut fruit and vegetables. **Postharvest Biol. Technol.**, v. 48, p. 1-14, 2008. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2007.09.004>

Toivonen, P. M. A.; Stan, S. The effect of washing on physicochemical changes in packaged, sliced green peppers. **Int. J. Food Sci. Technol.**, v. 39, p. 43–51, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2004.00744.x>

Zhang, W-W.; Zhao, S-Q.; Zhang, L-C.; Xing, Y.; Jia, W-S. Changes in the cell wall during fruit development and ripening in *Fragaria vesca*. **Plant Physiol. Bioch.**, v. 154, p. 54-65, 2020. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.05.028>

4 ARTIGOS

4.1 Artigo 1 – Histogênese e histoquímica do pericarpo durante o desenvolvimento do fruto de *Butia capitata* (Arecaceae)

Este artigo foi elaborado conforme normas da Revista Protoplasma.

1 Resumo

Os frutos de palmeiras apresentam grande complexidade estrutural e estudos aprofundados sobre seu desenvolvimento ainda são escassos. Este trabalho objetivou definir as fases de desenvolvimento do fruto da palmeira neotropical *Butia capitata* e caracterizar a ontogênese de seu pericarpo. Avaliações biométricas, anatômicas e histoquímicas foram realizadas em flores pistiladas e frutos em desenvolvimento. O fruto se desenvolve em três fases: I) histogênese (até 42 dias após a antese – DAA), quando as regiões topográficas do pericarpo são definidas; II) maturação do endocarpo (42 a 70 DAA), quando a zona esclerificada do pericarpo é estabelecida; e, III) maturação do mesocarpo (70 a 84 DAA), quando a deposição de reservas é completada. Durante a ontogênese do pericarpo, i) a epiderme externa e o mesofilo externo do ovário originam o exocarpo (epiderme secretora, colênquima, parênquima, esclerênquima e feixes vasculares); ii) o mesofilo ovariano mediano se desenvolve no mesocarpo externo, onde carboidratos e lipídios são acumulados em parênquima permeado com feixes de fibras e feixes vasculares; iii) o mesofilo ovariano interno origina o mesocarpo interno (uma faixa parenquimática) e o endocarpo pétreo que envolve a semente; iv) a epiderme ovariana interna se integra ao endocarpo e, na região micropilar, se diferencia na placa do poro germinativo, uma estrutura que protege o embrião e controla a germinação. A histogênese e deposição de reservas no pericarpo de *B. capitata* apresentam elevada complexidade e um padrão ainda não reportado para *Arecaceae*, que apóia a adoção da classe de frutos pirenário tipo *Butia*.

Palavras-chave: frutos drupáceos, endocarpo, mesocarpo, ontogênese do pericarpo, frutos de palmeiras, pirênio.

2 Abstract

Palm fruits show great structural complexity, and in-depth studies of their development are still scarce. This work aimed to define the developmental stages of the fruit of the neotropical palm *Butia capitata* and to characterize the ontogenesis of its pericarp. Biometric, anatomical, and histochemical evaluations were performed on pistillate flowers and developing fruits. The whole fruit develops in three phases: I) histogenesis (up to 42 days after anthesis – DAA), when the topographic regions of the pericarp are defined; II) endocarp maturation (42 to 70 DAA), when the sclerified zone of the pericarp is established; and, III) mesocarp maturation (70 to 84 DAA), when reserve deposition is completed. During pericarp ontogenesis i) the outer epidermis and the outer mesophyll of the ovary give origin to the exocarp (secretory epidermis, collenchyma, parenchyma, and sclerenchyma and vascular bundles); ii) the median ovarian mesophyll develops into the outer mesocarp, where carbohydrates and lipids are accumulated in a parenchyma permeated with fiber and vascular bundles; iii) the inner ovarian mesophyll gives rise to the inner mesocarp (a parenchymatic band) and the stony endocarp that surrounds the seed; iv) the inner ovarian epidermis integrates with the endocarp and, in the micropylar region, it differentiates into the germination pore plate, a structure that protects the embryo and controls germination. The histogenesis and reserve deposition in the *B. capitata* pericarp present high complexity and a pattern not yet reported for Arecaceae, which supports the adoption of the *Butia*-type pyrenarium fruits class.

Keywords: drupaceous fruits, endocarp, mesocarp, pericarp ontogenesis, palm fruit, pyrene.

3 Introdução

Frutos de diversas espécies de palmeiras têm importância alimentar e agroindustrial, constituem fontes de alimento para a fauna e de renda para populações tradicionais (Moore e Uhl 1982; Dransfield et al. 2008; Moura et al. 2010). Os frutos em Arecaceae apresentam elevada complexidade, especialmente, na diversidade de tecidos e tipos celulares e no padrão de deposição de reservas (Moore e Uhl 1982; Essig 1999; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b; Melo et al. 2017). A classificação correta das estruturas destes frutos depende de avaliações ontogenéticas, porém, ainda são escassos os estudos aprofundados sobre desenvolvimento e constituição do pericarpo em Arecaceae – especialmente considerando que a família inclui aproximadamente 2600 espécies (Moore e Uhl 1982; Romanov et al. 2011; Bobrov et al. 2012; Reis et al. 2012; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b; Baker e Dransfield 2016).

Nas espécies de palmeiras, cuja ontogênese do pericarpo foi estudada, as fases de desenvolvimento foram descritas como iniciando com crescimento e diferenciação dos tecidos e a maturação do exocarpo, seguida pela maturação do endocarpo e, posteriormente, do mesocarpo (Romanov et al. 2011; Bobrov et al. 2012; Reis et al. 2012; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b). Como existe grande diversidade estrutural entre os frutos em Arecaceae, com considerável variação em seu tempo de desenvolvimento, é importante expandir esses estudos para identificar padrões e particularidades.

Os frutos das palmeiras, majoritariamente, originam-se de ovários tricarpelares sincárpicos e são comumente classificados como pirenários pseudomonômeros, com o desenvolvimento subsequente de um endocarpo complexo pétreo (parede do pirênio) de origem mista (epiderme ovariana interna e tecidos adjacentes do mesofilo ovariano) e uma semente (Uhl e Moore Jr 1971; Moore e Uhl 1982; Romanov et al. 2011; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015a, b; Melo et al. 2017; Bobrov e Romanov 2019). Entre os frutos pirenários, o tipo *Butia* foi proposto, que se origina de um gineceu sincárpico (com um a 10 carpelos), e contém uma a 10 sementes por fruto e uma zona esclerenquimática contínua no pericarpo (Bobrov e Romanov 2019); esse tipo de fruto é encontrado na subfamília Arecoideae, particularmente na tribo Cocoseae, como na palmeira neotropical *Butia capitata* (Mart.) Becc. (“coquinho-azedo”) (Attaleinae) (Bobrov e Romanov 2019). No entanto, não existem estudos aprofundados sobre a ontogênese e constituição deste fruto tipo, os quais permitiriam o melhor entendimento dos padrões de desenvolvimento de frutos drupáceos.

Butia capitata é endêmica do Cerrado (savana neotropical) na região central do Brasil (Lorenzi 2010). A polpa (exocarpo + mesocarpo) dos frutos da espécie contém elevados teores de carboidratos, fibras, lipídios, provitamina A, vitamina C, carotenoides e compostos fenólicos (Moura et al. 2010; Faria et al. 2011; Pereira et al. 2013) e são utilizados para a fabricação de sucos e sorvetes com um sabor peculiar que é altamente apreciado pelas populações locais (Moura et al. 2010). Estudos sobre o desenvolvimento do fruto da espécie poderão contribuir para a ampliação dos conhecimentos botânicos sobre as palmeiras, bem como fornecer subsídios para auxiliar no processo de domesticação da espécie.

O objetivo do presente trabalho foi caracterizar o desenvolvimento do fruto de *B. capitata* e descrever a ontogênese de seu pericarpo, respondendo as seguintes questões: i) quais as fases de desenvolvimento do fruto? ii) quais as origens e a classificação das estruturas pericárpicas? Buscou-se também discutir

como o padrão morfogênico e a dinâmica da deposição de compostos no pericarpo contribuem para a constituição desse fruto peculiar.

4 Material e métodos

4.1 Material vegetal

Foram selecionados cinco indivíduos de *B. capitata* em fase reprodutiva, no pomar experimental (S 16°40'59", W 43°50'21") do Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG, município de Montes Claros, Minas Gerais, Brasil. As amostragens foram realizadas no período de outubro/2018 a abril/2019.

4.2 Avaliações biométricas

Em cada palmeira, foram amostrados aleatoriamente cinco flores pistiladas em antese e cinco frutos, a cada sete dias, até os 28 dias após antese (DAA). A antese foi evidenciada pela abertura floral e estigma amarelo-pálido. Após os 28 DAA, a coleta ocorreu a cada 14 dias, durante 42 dias. Em seguida, a partir de 70 DAA, na fase final de desenvolvimento, a coleta foi realizada a cada sete dias até a abscisão dos frutos. O período de amostragem teve duração média de 84 DAA.

Após a retirada do perianto, foram mensurados o comprimento e o diâmetro máximo dos pistilos e dos frutos com auxílio de paquímetro digital (6", Zaas Precision, Piracicaba, Brasil). Foi determinado o teor de água dos pistilos e frutos, considerando-se a diferença entre as massas frescas e secas (mensuradas utilizando balança analítica; AY220, Shimadzu, São Paulo, Brasil) após desidratação a 105°C, por 24 h, em estufa de ar circulante (SX CR/42, Sterilifer, Diadema, Brasil). Para identificar a polpa, endocarpo e sementes até os 42 DAA, os frutos foram seccionados com navalha; a partir dos 56 DAA, os frutos foram despolidos manualmente e os pirênios (endocarpo + sementes) quebrados com torno mecânico de bancada. Os teores de água da polpa, endocarpo e sementes foram determinados a partir dos 42 DAA, quando foi possível separar visualmente essas estruturas (Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b).

Flores e frutos intactos e seccionados longitudinalmente (com navalha, até 42 DAA e, a partir de 56 DAA, com serra manual) para estudos morfológicos e foram observados e fotografados usando câmera acoplada à estereomicroscópio (AxioCam MRc/Stemi 508, Zeiss, Gottingen, Alemanha). Logo após a abscisão (em média, aos 84 DAA), 700 frutos foram despolidos e os pirênios foram quebrados com torno manual de bancada, sendo contabilizado o número de sementes por fruto. Os dados biométricos foram sujeitos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P < 0.05$).

4.3 Avaliações anatômicas

Três flores em antese e três frutos foram avaliados em cada intervalo de tempo como descrito para as avaliações biométricas. A região proximal das flores e frutos (região micropilar) foi fragmentada e fixada em solução de Karnovsky (Karnovsky 1965), por 12 horas, sob vácuo, desidratada em série etílica (Jensen 1962) e incluída em resina glicol-metacrilato (Leica Microsystems, Heidelberg, Alemanha) (Paiva et al.

2011). Secções transversais e longitudinais radiais (3 µm) foram obtidas em micrótomo rotativo (Atago, Tokyo, Japão), coradas com azul de toluidina, pH 4,7 (O'Brien et al. 1964, modificado), e montadas em resina acrílica (Itacril, Itaquaquetuba, São Paulo, Brasil). A documentação fotográfica foi realizada em fotomicroscópio (AxioCam/AxioVision LE, Zeiss, Oberkochen, Alemanha).

4.4 Avaliações histoquímicas

Foram obtidas secções transversais do material incluído, conforme o procedimento descrito para a avaliação anatômica, nos tempos 42, 56, 70 e 84 DAA. As secções foram submetidas aos seguintes testes: solução de ácido periódico e reagente de Schiff (PAS) (Feder e O'Brien 1968), para detecção de polissacarídeos neutros, vermelho de rutênio, para polissacarídeos ácidos (Johansen 1940), reagente de Lugol, para amido (Johansen 1940), sudan black B (Pearse 1980, modificado), para compostos lipofílicos, xylidine ponceau (XP) para proteínas (Vidal 1970), azul de toluidina pH 4,7 para detecção de mucilagens e compostos fenólicos (O'Brien et al. 1964, modificado). A documentação fotográfica foi realizada conforme descrito para a avaliação anatômica.

5 Resultados

5.1 Desenvolvimento do fruto

O desenvolvimento do fruto de *B. capitata* ocorre, em média, em 84 dias, em três fases (Figs. 1a-l, 2a-d). A fase I, histodiferenciação, compreende o período da antese até 42 DAA (Fig. 1a-g). As flores pistiladas em antese são heteroclamídeas, apresentando peças do cálice e da corola de formato ovoide, sendo três sépalas de coloração verde com extremidades marrons e três pétalas amareladas (Fig. 1a-b); o pistilo tem aspecto oval (Figs. 1a e 2a), estilete curto e estigma trífido de cor amarelo-pálido (Fig. 1a-b). A maior parte do crescimento do fruto em comprimento ocorre durante a fase I (Fig. 2a), com aumento na massa fresca (Fig. 2b-c) e manutenção de elevados teores de água nos tecidos (Fig. 2d). Aos sete DAA, o fruto apresenta componentes do perianto de coloração verde com extremidades marrons, estigma seco e marrom-escuro (Fig. 1c-d), e exocarpo e mesocarpo esverdeados (Fig. 1d). Aos 21 DAA, são evidentes o endocarpo, a cavidade seminal notadamente alongada e a região do poro germinativo delimitada externamente por uma estrutura em forma de placa (placa do poro germinativo) (Fig. 1e). Aos 28 DAA, o fruto apresenta cicatrizes alongadas longitudinalmente laterais às sementes em desenvolvimento (resultantes da compressão das sementes abortadas pela expansão da cavidade seminal (Fig. 1f). No final da fase I, entre os 28 e 42 DAA, ocorre uma redução do teor de água (Fig. 2d) relacionada à maturação (esclerificação) do endocarpo. Aos 42 DAA, o fruto inclui o endocarpo esclerificado e marrom-claro, que oferece resistência ao dano mecânico, e a semente tem endosperma parcialmente sólido (Fig. 1g).

A fase II, maturação do endocarpo, corresponde ao período de 42 a 70 DAA (Fig. 1g-j), no qual o fruto cresce predominantemente em diâmetro (Fig. 2a); há significativo aumento na massa seca do fruto, endocarpo e semente (Fig. 2c), paralelamente ao progressivo decréscimo no teor de água do fruto e de suas estruturas (com exceção da polpa) (Fig. 2d). Aos 56 DAA, o fruto apresenta semente com endosperma totalmente sólido e branco, e placa do poro germinativo delimitando externamente o poro

germinativo; esta estrutura também é observada nos pseudoporos das sementes abortadas, que são incorporadas ao endocarpo pétreo de (Fig. 1h). Ao final da fase II, o endocarpo e a(s) semente(s) atingem o valor máximo de massa seca (Fig. 2c).

Na fase III, maturação do mesocarpo, entre 70 a 84 DAA, o fruto torna-se globular à medida que seu diâmetro aumenta (Figs. 1i-l e 2a). Ocorre intensa deposição de reservas, com aumento das massas fresca e seca do fruto e da polpa (Fig. 2b-c). O teor de água se mantém aproximadamente constante, mas decresce no endocarpo e semente (Fig. 2d). Ao final da fase III, as massas secas do fruto e polpa atingem seu valor máximo (Fig. 2c), definindo a conclusão da maturação. A abscisão ocorre aos 84 DAA, em média, quando a maioria dos frutos maduros se desprendem do perianto e têm estigma persistente (Fig. 1k). O fruto maduro possui exocarpo (Fig. 1k) e mesocarpo amarelo alaranjado (suculento e muito fibroso), externo ao endocarpo espesso e pétreo que envolve a semente (Fig. 1l). Na região micropilar, o endocarpo forma uma placa do poro germinativo adjacente ao embrião (Fig. 1l). Os frutos podem ter uma (73,9%), duas (25,3%) ou três (0,9%) sementes.

5.2 Ontogênese do pericarpo

O ovário das flores pistiladas em antese (Fig. 3a) compreende as epidermes externa e interna e mesofilo, com três regiões topograficamente distintas: externa, mediana e interna (Fig. 3b). A epiderme externa apresenta células ordinárias alongadas radialmente, com evidências de divisões anticliniais (Fig. 3c). Os cordões procambiais estão inseridos no mesofilo externo (adjacente à epiderme), o qual apresenta células parenquimáticas de contorno irregular, com divisões pericliniais (Fig. 3c) e anticliniais (Fig. 3d) nas camadas periféricas. Idioblastos fenólicos (Fig. 3c-e) e idioblastos rafídicos alongados (Fig. 3e) ocorrem adjacentes aos cordões procambiais. O tecido vascular está imerso no mesofilo mediano, que consiste de células parenquimáticas (Fig. 3f). O parênquima tem células globulares, com divisões anticliniais, além de idioblastos fenólicos e rafídicos (Fig. 3f). Nos numerosos feixes vasculares colaterais fechados, o floema apresenta elementos de tubo crivado dotados de placas crivadas transversais a oblíquas (Fig. 3f) e bainha não lignificada (Fig. 3g). Os feixes vasculares mais diferenciados apresentam elementos traqueais (Fig. 3g-h) com espessamento escalariforme das paredes secundárias (Fig. 3h). O mesofilo interno compreende a região meristemática adjacente à epiderme interna (Fig. 3i-k), que, na região proximal, é constituída por células papilosas com divisões anticliniais (Fig. 3k). Nas demais regiões, a epiderme interna apresenta células globulares, até sua conexão com o canal estilar, na região distal do ovário (Fig. 3a-b, i, j).

A partir de sete DAA, o pericarpo constitui-se de exocarpo, mesocarpo externo e interno e endocarpo, os quais são diferenciados pela localização e características dos tecidos (Fig. 4a-b). O exocarpo tem origem na epiderme externa e no mesofilo ovariano externo e é composto pela epiderme, parênquima e esclerênquima (Fig. 4c-d). Essa região diferencia-se basipetamente e apresenta, na porção distal do fruto, células da epiderme e do parênquima expandidas radialmente (Fig. 4c) e numerosos feixes de fibras parcialmente lignificados (Fig. 4d), com bainha rica em fenólicos (Fig. 4e). O mesocarpo externo origina-se a partir do mesofilo mediano e consiste de tecido parenquimático, com divisões celulares anticliniais na região proximal e expansão longitudinal na região mediana (Fig. 4f), bem como tecido vascular em arranjo desorganizado na região distal do pericarpo (Fig. 4g). Nos idioblastos rafídicos existem indicativos de divisões anticliniais e vacúolos contendo mucilagem associada às ráfides (Fig. 4h). O

mesocarpo interno (em torno do endocarpo) origina-se do mesofilo interno e apresenta aumento da região meristemática e acúmulo de compostos fenólicos (Fig. 4i-j). O endocarpo origina-se da maior parte do mesofilo interno e da epiderme ovariana interna (Fig. 4i-k).

Aos 14 DAA, o exocarpo está diferenciado em epiderme, colênquima, parênquima e esclerênquima (Fig. 5a-c). O colênquima é anelar na região distal (Fig. 5c) e origina-se das camadas periféricas do parênquima exocárpico. O parênquima localiza-se internamente ao colênquima, com pequenos espaços intercelulares; há remanescentes de compostos fenólicos nos idioblastos, laterais aos feixes de fibras parcialmente lignificados (Fig. 5c). Na região micropilar, o mesocarpo interno apresenta cordões procambiais, e células parenquimáticas em divisão anticlinal (Fig. 5d) ou expansão radial (Fig. 5e). No endocarpo, na região lateral à semente (Fig. 5f-g), ocorrem feixes vasculares colaterais em diferenciação e diferenciados, assim como divisões celulares anticlinais (Fig. 5g). As células epidérmicas secretam mucilagem, que é liberada para o interior da cavidade seminal (Fig. 5h).

Aos 21 DAA, há redução centrípeta de compostos fenólicos no parênquima mesocárpico da região proximal do fruto (Fig. 6a-b) e ocorrem divisões anticlinais nas células parenquimáticas do mesocarpo externo (Fig. 6c). A região secretora do endocarpo é proliferada, com divisões celulares periclinais (Fig. 6d-e).

Aos 28 DAA, quatro zonas topográficas no pericarpo tornam-se mais distintas: exocarpo, mesocarpo externo e interno, e endocarpo (Fig. 7a-b). No exocarpo, a epiderme apresenta tricomas com acúmulo de mucilagem (Fig. 7c). O parênquima no mesocarpo externo apresenta expansão celular tangencial e radial (Fig. 7d). As células parenquimáticas no mesocarpo interno apresentam divisões anticlinais e são achatadas longitudinalmente (Fig. 7e). No endocarpo, na região micropilar, as células derivadas da epiderme interna se expandem radialmente (Fig. 7f-g), formando uma placa que delimita completamente o poro germinativo (que é preenchido com tecido seminal (Fig. 7f-h)). A extremidade proximal dessa região proliferada é a base da placa do poro germinativo e está inserida no restante do endocarpo (Fig. 7f-g). A faixa expandida da placa afunila-se em direção à região distal, tornando-se uniestratificada; nessa região, a placa conecta-se mais fracamente ao restante do endocarpo (Fig. 7h).

Aos 42 DAA, a redução de compostos fenólicos no mesocarpo é evidente, assim como a esclerificação do endocarpo complexo, parte do qual é diferenciado na placa do poro germinativo (Fig. 8a-b). O exocarpo tem idioblastos contendo fenólicos remanescentes (Fig. 8c-d) e fibras com paredes secundárias completamente lignificadas (Fig. 8c); o parênquima possui conspícuos espaços intercelulares (Fig. 8c-d). No mesocarpo, evidenciam-se espaços intercelulares, principalmente na região de transição com o exocarpo (Fig. 8e), e lignificação da bainha dos feixes vasculares (Fig. 8f-g) e dos feixes de fibras (Fig. 8g). Os idioblastos ráfidicos mostram expansão tangencial e ráfides em processo de desintegração (Fig. 8g). No mesocarpo interno (uma estreita faixa em torno do endocarpo), as células parenquimáticas são ricas em secreção mucilagínosa (Fig. 8h). Exceto na região proximal, as paredes celulares secundárias das esclereídes do endocarpo tornam-se espessas e se lignificadas basipetamente (Fig. 8i-k). Com a diferenciação do endocarpo (Fig. 8j-k), a maior parte da histogênese é completada, que está associada com a delimitação do comprimento máximo do fruto, definindo o fim da fase I aos 42 DAA (Fig. 2a).

Após 56 DAA, as zonas pericárpicas de textura carnosa abrangem o exocarpo, mesocarpo externo e interno (Fig. 9a-b). O exocarpo tem cavidades oriundas de idioblastos expandidos cujas ráfides se desintegraram (Fig. 9c). Células parenquimáticas com dimensões variadas são evidentes no entorno dos

feixes em todo o mesocarpo (Fig. 9d). Secreção mucilagínosa pode ser observada nos feixes vasculares na zona de transição entre o mesocarpo externo e o interno, bem como no parênquima e espaços intercelulares – uma condição que ocorre também no mesocarpo interno (Fig. 9e).

Aos 70 DAA, o exocarpo e mesocarpos externo e interno estão bem delimitados na região proximal do fruto (Fig. 10a-c). O exocarpo mostra expressivo acúmulo de mucilagem no colênquima e parênquima, e evidencia diferenciação de elementos crivados e traqueais nos feixes vasculares (Fig. 10d). No mesocarpo externo, autólices dos idioblastos rafídicos (cujas ráfides já se degradaram) originam cavidades (Fig. 10e) circundadas por células parenquimáticas achatadas (Fig. 10e-f). As células parenquimáticas e as cavidades do mesocarpo externo apresentam notável alongamento radial (Fig. 10g-h). Feixes vasculares no mesocarpo interno são mais diferenciados e calibrosos (Fig. 10i) do que aqueles do exocarpo (Fig. 10d) e do mesocarpo externo (Fig. 10g-h), evidenciando gradiente de diferenciação centrífuga.

Aos 84 DAA, em média, ocorre a abscisão dos frutos maduros, cujo pericarpo apresenta exocarpo, mesocarpo e endocarpo complexo bem definidos (Fig. 11a, 12). O exocarpo e mesocarpo exibem características histológicas similares às observadas aos 70 DAA (compare Fig. 11b-c com Fig. 10b-c). O exocarpo tem epiderme papilosa, colênquima, parênquima com idioblastos fenólicos, conspícuos espaços intercelulares, feixes de fibras (Fig. 11d), feixes vasculares (Fig. 11e), e cavidades circundadas por células parenquimáticas achatadas (Fig. 11f). Na ocasião da abscisão dos frutos, o exocarpo é facilmente rompido e destacado do restante do pericarpo – uma ocorrência facilitada por lises em células parenquimáticas adjacentes aos feixes (Fig. 11e) e pelas cavidades (Fig. 11f). O mesocarpo externo tem idioblastos rafídicos (Fig. 11g), células parenquimáticas e cavidades expandidas radialmente intercalados com numerosos feixes vasculares (Fig. 11h). Mucilagem é evidente nas células parenquimáticas e nos discretos espaços intercelulares no mesocarpo externo (Fig. 11h). O mesocarpo interno contém células parenquimáticas de formatos irregulares, intercaladas com idioblastos fenólicos, feixes vasculares, e discretos espaços intercelulares (Fig. 11i).

5.3 Dinâmica de compostos e deposição de reservas

No início da fase II, aos 42 DAA, a epiderme externa possui cutícula espessa contendo substâncias lipofílicas (Fig. 13a); a mucilagem é evidenciada no colênquima exocárpico (Fig. 13b) e nos idioblastos rafídicos do mesocarpo externo (Fig. 13c). Aos 56 DAA, a mucilagem é acumulada nos idioblastos rafídicos e nas células adjacentes do parênquima no mesocarpo externo (Fig. 13d). As células parenquimáticas no mesocarpo interno armazenam mucilagem e compostos fenólicos (Fig. 13e). Proteínas são evidenciadas na periferia do protoplasto das células mesocárpicas (Fig. 13f) e como um componente da mucilagem em idioblastos rafídicos (Fig. 13f).

No início da fase III, aos 70 DAA, o mesocarpo interno possui células parenquimáticas ricas em mucilagem e compostos fenólicos (Fig. 13g). Ocorre deposição de amido nas células parenquimáticas na região de transição entre o mesocarpo externo e interno, assim como no mesocarpo interno (Fig. 13h); gotas lipídicas são evidenciadas no parênquima do mesocarpo externo e interno (Fig. 13i). Ao final da fase III (em média, aos 84 DAA) os frutos maduros em abscisão apresentam cavidades secretoras de mucilagem (Fig. 13j), a qual também é evidenciada nos espaços intercelulares e nas células

parenquimáticas do mesocarpo externo (Fig. 13k). Os compostos fenólicos estão presentes no parênquima do mesocarpo externo e interno (Fig. 13l), associados (ou não) à mucilagem. Grãos de amido (Fig. 13m) e gotas lipídicas são estocados nas células parenquimáticas do mesocarpo externo e interno (Fig. 13n-o).

6 Discussão

6.1 Desenvolvimento do fruto

O fruto de *B. capitata* requer, em média, 84 dias para o seu completo desenvolvimento, o qual ocorre em três fases: I - histogênese (1 a 42 DAA), II - maturação do endocarpo (42 a 70 DAA) e III - maturação do mesocarpo (70 a 84 DAA). A diferenciação é predominantemente basípeta – um padrão comum para Arecaceae (Uhl e Moore Jr 1971; Perera et al. 2010; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015a). No pericarpo, ocorre alguma sobreposição dos processos de divisão celular, diferenciação e maturação dos tecidos entre as diferentes fases, o que está relacionado à complexidade dos frutos da família (Romanov et al. 2011; Bobrov et al. 2012; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b; Melo et al. 2017; Reis et al. 2017) e é distinto do padrão mais comum de frutos carnosos (Gillaspy et al. 1993; Santos et al. 2019). O resumo dos principais eventos relacionados à histogênese e dinâmica de compostos no pericarpo de *B. capitata* estão apresentados na Fig. 14.

A maior parte da histogênese do pericarpo ocorre na fase I, culminando com o estabelecimento do formato ovoide do fruto; a diferenciação da placa do poro germinativo (a partir da parte micropilar da epiderme ovariana interna) é observada nessa fase. Estes resultados confirmam as evidências de que a histogênese do pericarpo das palmeiras está concentrada nos estágios iniciais de desenvolvimento, como constatado para *Eugeissona* Griff. (Calamoideae, Eugeissoneae) (Bobrov et al. 2012) e *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecoideae, Cocoseae) (Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b). A dinâmica dos compostos fenólicos (observada entre as fases I e II) indica que o seu consumo é requerido para a diferenciação das estruturas lignificadas, como feixes de fibras, bainhas fibrosas, elementos traqueais e o endocarpo; esse padrão é descrito em *A. aculeata*, *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore (Coryphoideae, Trachycarpeae) e *Cocos nucifera* L. (Arecoideae, Cocoseae) (Río et al. 2017). A esclerificação do endocarpo (durante a fase II) está relacionada à definição do comprimento do fruto, como também reportado para *A. aculeata* (Reis et al. 2012; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b).

A maturação do exocarpo e mesocarpo ocorre na fase III. A intensificação da expansão radial aumenta o diâmetro do fruto, definindo o seu formato arredondado – característico da espécie. O maior acúmulo de reservas no final da ontogênese no fruto de *B. capitata* (Fig. 14) também foi evidenciado em *A. aculeata* e pode minimizar o desperdício de reservas, caso o desenvolvimento normal das sementes não ocorra (Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b). Em frutos de *B. capitata*, esta estratégia possivelmente está também relacionada à prevenção da predação durante o desenvolvimento, uma vez que a semente não é protegida por exocarpo rígido e esclerificado, como evidenciado para diversas espécies da família (Romanov et al. 2011; Bobrov et al. 2012; Reis et al. 2012, 2017; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b).

Nós evidenciamos que os espaços intercelulares aumentam basipetamente no exocarpo e no mesocarpo de *B. capitata* à medida que o fruto cresce, conferindo à polpa o aspecto aerado, o que pode favorecer o fluxo de oxigênio (Fig. 14). Foi constatada a ocorrência de aerênquima no mesocarpo de

palmeiras da subtribo Attaleinae (Cocoseae, Arecoideae), *A. aculeata*, *Attalea pindobassu* Bondar, *Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés (Noblick et al. 2013) e da tribo Borasseae (Coryphoideae) (Romanov et al. 2011). O mesocarpo aerado ou esponjoso em *A. aculeata* também está relacionado à presença de ductos mucilaginosos oriundos da fusão de idioblastos contendo ráfides (Reis et al. 2012). O acúmulo de mucilagem desempenha importante papel na retenção de água durante o desenvolvimento do fruto (Reis et al. 2012). No presente trabalho, esses idioblastos rafídicos foram identificados ao longo do desenvolvimento do pericarpo, com sua subsequente degradação e autólises ocorrem na maioria dessas células, originando cavidades secretoras de mucilagem circundadas por células parenquimáticas achatadas que acumulam mucilagem (Fig. 14). A deposição de mucilagem ocorre amplamente nos tecidos do pericarpo de *B. capitata*: na epiderme, colênquima, parênquima e feixes vasculares (no exocarpo e mesocarpo), e nas camadas adjacentes à placa do poro germinativo. Estudos adicionais serão necessários para identificar a importância desses compostos para a síntese de carboidratos de reserva, que são predominantes na composição da polpa e se acumulam na fase final do desenvolvimento do pericarpo.

6.2 Origem e classificação das estruturas pericárpicas

Os resultados do presente trabalho corroboram o estabelecimento da classe de frutos 'pirenário tipo *Butia*' (Bobrov e Romanov, 2019), e ilustra a complexidade e diversidade dos frutos de Arecaceae. Os frutos de *B. capitata* se originam de gineceu tricarpelar sincárpico e têm uma zona esclerenquimática contínua no pericarpo (Fig. 14). A maioria dos frutos da espécie são pirenários pseudomonômeros, com um pirênio, ou raramente, pirenários dímeros ou trímeros, contendo uma, duas ou três sementes, respectivamente.

Foi possível identificar quatro zonas topográficas, desde os estágios iniciais do desenvolvimento do pericarpo de *B. capitata* (Fig.14), um número maior do que encontrado em outras palmeiras como várias espécies do gênero *Dypsis* Noronha ex Mart. (Dypsidinae, Areceae, Arecoideae) (Essig, 2008). O exocarpo de origem mista (epidérmica e das camadas periféricas do mesofilo), constituído de tecidos parenquimático e/ou esclerenquimático assim como em *B. capitata*, já foi reportado para outras espécies de palmeiras (Essig, 2008; Reis et al., 2012; Melo et al., 2017). O exocarpo de *B. capitata* é bastante especializado, embora delgado e com pouca lignificação, e é constituído por células epidérmicas com aspecto secretor – o que possivelmente está associado com a produção do aroma típico deste fruto (como caracterizado por Aguiar et al. 2014) e a atração de dispersores de sementes. Na subfamília Arecoideae, são comumente encontrados feixes de fibras exocárpicas em progressiva separação do sistema vascular, que se encurtam e se reorientam na periferia do pericarpo (Essig 1999; Reis et al. 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015b; Melo et al., 2017). Nós evidenciamos que o sistema de feixes fibrosos do exocarpo em *B. capitata* é mais desenvolvido do que o relatado para representantes das subfamílias Calamoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae e Nypoideae (Essig 1999).

A ontogênese do mesocarpo externo de *B. capitata* inicia-se anteriormente à antese. Possivelmente, isso ocorre para minimizar a predação das flores pistiladas no período de polinização, visto que nesse momento, os tecidos constituintes dessa zona já se encontram em diferenciação e carregados de compostos fenólicos – e corresponde à maior porção do diâmetro ovariano (Fig. 14). A diferenciação do mesocarpo em Arecaceae pode começar antes da polinização das flores pistiladas, como em *Eugeissona*

(Bobrov et al., 2012). Em *B. capitata*, o endocarpo complexo origina-se a partir da epiderme ovarina interna e da maior parte do mesofilo interno dos três carpelos, com os óvulos abortados sendo incorporados no tecido esclerificado, e com formação de pseudoporos laterais ao poro germinativo, todos voltados para a região proximal do fruto. Embora a posição dos poros germinativos seja variada na subtribo Attaleinae (Cocoseae, Arecoideae), esse é um padrão recorrente em *Butia* (Noblick et al. 2013).

O endocarpo de *B. capitata*, como evidenciado no presente trabalho, é de origem mista (epiderme ovarina interna e regiões adjacentes do mesofilo ovariano) e desenvolve uma estrutura altamente especializada (placa do poro germinativo) a partir da porção proximal da epiderme ovarina interna. A placa do poro germinativo foi inicialmente descrita em *A. vitrivir* (Neves et al., 2013), teve sua ontogênese caracterizada em *A. aculeata* (Mazzottini-dos-Santos et al., 2015b) e é reconhecida como importante para a proteção do embrião e controle da germinação (Souza et al. 2019; Soares et al. 2021). Em *B. capitata*, essa estrutura tem sua base firmemente aderida ao restante do endocarpo e assemelha-se morfológicamente a uma alça – que permite a ruptura (durante a germinação) mais facilmente na região de fraqueza (não na base). Isso contribui para a maior facilidade de germinação de suas sementes em relação a outras espécies de palmeiras (como *A. aculeata*), pois a placa do poro se rompe (ou afrouxa) mais facilmente na região de fraqueza; já em *A. aculeata*, a placa do poro está fortemente presa ao restante do endocarpo em ambas as extremidades, e o poro germinativo é protegido externamente pelo adensamento de fibras do mesocarpo, o que aumenta a sua resistência (Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b).

Existem diferentes classificações para endocarpo. Segundo Roth (1977), o endocarpo pode ser classificado como “sensu lato”, quando de origem mista (epiderme interna e camadas subjacentes) e endocarpo “sensu strictu” (comumente nas drupas), o qual se origina apenas da epiderme ovariana interna. No caso de Arecaceae, Murray (1973) classifica o endocarpo em tipo I: derivado apenas da epiderme interna; tipo II: diferenciado da porção interna do pericarpo, sendo que a epiderme interna não faz parte da constituição desse tipo de endocarpo; tipo III: endocarpo complexo constituído da epiderme interna, das bainhas esclerificadas dos feixes vasculares internos e do parênquima esclerificado adjacente a essa região. Mais recentemente, para as palmeiras, foi proposta a utilização do termo endocarpo apenas no sentido histogenético (originário exclusivamente da epiderme interna) (Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015b; Bobrov e Romanov, 2019). O endocarpo esclerificado é frequentemente encontrado na subfamília Arecoideae (Essig, 1999; Reis et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al. 2015b), ocorrendo menos comumente em Ceroxyloideae (Essig, 1999) e Calamoideae (Bobrov et al., 2012).

6.3 Aplicações e perspectivas

Além da contribuição para a ampliação dos conhecimentos sobre o desenvolvimento e a estrutura dos frutos das palmeiras, que são complexos, relativamente pouco estudados, e de elevado interesse econômico (Dransfield et al., 2008), as informações obtidas no presente trabalho também podem ter aplicações relacionadas ao uso de espécies do gênero *Butia*. Diversas espécies desse gênero são utilizadas ou têm grande potencial de uso ornamental e frutífero (Hoffmann et al., 2014). No entanto, o grupo ainda se encontra em estágio silvestre ou semidomesticado.

A caracterização do desenvolvimento dos frutos de *B. capitata* se insere na base de conhecimentos fundamentais para sustentar programas de domesticação. Os pirênios (sementes envolvidas pelo endocarpo pétreo) de espécies de *Butia* apresentam pronunciada dormência (Oliveira et al., 2013; Schlindwein et al., 2019). As técnicas usuais para promover a germinação envolvem a quebra do endocarpo e a retirada da semente, o que é trabalhoso e de baixo rendimento. O detalhamento da estrutura e da funcionalidade da placa do poro germinativo (que atua no controle da germinação) de *B. capitata* pode contribuir para o desenvolvimento de tecnologias de superação da dormência a partir do diásporo inteiro da espécie.

O conhecimento sobre as fases de desenvolvimento dos frutos é fundamental para a caracterização da demanda nutricional das plantas durante a frutificação (Gillaspy et al., 1993; Santos et al. 2019), o que é importante para o manejo dos pomares de *B. capitata*, envolvendo a aplicação de técnicas como irrigação, uso de reguladores de crescimento, adubação e desbastes. A identificação da epiderme secretora no exocarpo pode ser ponto de início para estudos sobre a obtenção dos compostos secundários já identificados nos frutos de *B. capitata* (Aguiar et al., 2014) e que têm interesse cosmético e medicinal. O detalhamento da estrutura e histoquímica das regiões topográficas do fruto da espécie poderão fornecer parâmetros para a seleção de materiais de interesse, contribuindo para programas de melhoramento genético deste importante grupo de palmeiras neotropicais.

7 Conclusões

O desenvolvimento do fruto de *B. capitata* ocorre em três fases: I - histogênese (antese a 42 DAA), II - maturação do endocarpo (42 a 70 DAA), e III - maturação do mesocarpo (70 a 84 DAA). As regiões topográficas e seus tecidos/regiões de origem são, respectivamente: i) exocarpo – epiderme ovariana externa e mesofilo externo; ii) mesocarpo externo – mesofilo mediano; iii) mesocarpo interno – mesofilo interno; iv) endocarpo – maior parte do mesofilo interno e epiderme ovariana interna. A maturação do mesocarpo ocorre ao final do desenvolvimento do fruto, com acúmulo de carboidratos no mesocarpo, que é rico em fibras e feixes vasculares. A histogênese diversificada e a dinâmica de deposição de compostos determinam a formação do pericarpo de *B. capitata* – cujo padrão de ontogênese, ainda não reportado para *Arecaceae*, apoia a adoção da classe de frutos pirenário tipo *Butia*.

8 Referências

- Aguiar MCS, Silvério FO, de Pinho GP, Lopes PSN, Fidêncio PH, Ventura SJ (2014) Volatile compounds from fruits of *Butia capitata* at different stages of maturity and storage. *Food Res Int* 62:1095–1099. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2014.05.039>
- Baker WJ, Dransfield J (2016) Beyond genera palmarum: progress and prospects in palm systematics. *Bot J Linn Soc* 182:207–233. <https://doi-org.ez27.periodicos.capes.gov.br/10.1111/boj.12401>
- Bobrov AVFC, Dransfield J, Romanov MS, Romanova ES (2012) Gynoecium and fruit and development in *Eugeissona* (Calamoideae: *Arecaceae*). *Bot J Linn Soc* 168:377–394. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01213.x>

- Bobrov AVFC, Romanov MS (2019) Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. *Bot Let* 166:366-399. <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1663448>
- Dransfield J, Uhl NW, Asmussen CB, Baker WJ, Harley MM, Lewis CE (2008) *Genera palmarum: the evolution and classification of palms*, 2nd edn. Royal Botanical Gardens, Kew
- Essig FB (1999) Trends of specialization in the palm pericarp. *Mem New York Bot Gard* 83:73–77
- Essig FB (2008) A systematic histological study of palms fruits. VIII. Subtribe Dypsidinae (Arecaceae). *Brittonia* 60:82–92. <https://doi.org/10.1007/s12228-008-9013-4>
- Faria JP, Siqueira EMA, Vieira RF, Agostini-Costa TS (2011) Fruits of *Butia capitata* (Mart.) Becc as good sources of β -carotene and provitamina. *Rev Bras Frutic* 33:612-617. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452011000500084>
- Feder N, O'Brien TP (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *Am J Bot* 55:123–142. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1968.tb06952.x>
- Gillaspy G, Ben-David H, Gruissem W (1993) Fruits: a developmental perspective. *Plant Cell* 5:1439–1451. <https://doi.org/10.1105/tpc.5.10.1439>
- Hoffmann JF, Barbieri RL, Rombaldi CV, Chaves FC (2014) *Butia* spp. (Arecaceae): an overview. *Scientia Horticulturae* 179:122–131. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.08.011>
- Jensen WA (1962) *Botanical histochemistry: principles and practices*. W.H. Freeman and Company, San Francisco
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book, New York
- Karnovsky MJ (1965) A formaldehyde–glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J Cell Biol* 27:137–138
- Lorenzi H (2010) *Brazilian flora: Arecaceae (Palms)*. Instituto Plantarum, Nova Odessa
- Mazzottini-dos-Santos HC, Ribeiro LM, Mercadante-Simões MO, Sant'Anna-Santos BF (2015a) Floral structure in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): evolutionary and ecological aspects. *Plant Syst Evol* 301:1425–1440. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1167-9>
- Mazzottini-dos-Santos HC, Ribeiro LM, Mercadante-Simões MO, Sant'Anna-Santos BF (2015b) Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits. *Trees* 29:199–214. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1104-0>
- Melo GAM, Araújo MGP, Stauffer F (2017) Fruit development and histochemistry of *Attalea microcarpa* Mart. (Arecaceae-Arecoideae). *Flora* 235:10–17. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2017.08.004>

- Moore HE, Uhl NW (1982) Major trends of evolutions in palms. *Bot Rev* 48:1–69. <https://doi.org/10.1007/BF02860535>
- Moura RC, Lopes PSN, Brandão Junior DS, Gomes JG, Pereira MB (2010) Biometria de frutos e sementes de *Butia capitata* (Mart.) Beccari (Arecaceae), em vegetação natural no norte de Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotrop* 10:415–419
- Murray SG (1973) The formation of the endocarp in palm fruits. *Principes* 17:91–102
- Neves SC, Ribeiro LM, Cunha IRG, Pimenta MAS, Mercadante-Simões MO, Lopes PSN (2013) Diaspore structure and germination ecophysiology of the babassu palm (*Attalea vitrivir*). *Flora* 208:68–78. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.12.007>
- Noblick LR, Hahn WJ, Griffith MP (2013) Structural cladistic study of Cocoseae, subtribe Attaleinae (Arecaceae): evaluating taxonomic limits in Attaleinae and the neotropical genus *Syagrus*. *Brittonia*, 65:232–261. <https://doi.org/10.1007/s12228-012-9256-y>
- O'Brien TP, Feder N, Mccully ME (1964) Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59:367–373. <https://doi.org/10.1007/BF01248568>
- Oliveira NCC, Lopes PSN, Ribeiro LM, Mercadante-Simões MO, Oliveira LAA, Silvério FO (2013) Seed structure, germination, and reserve mobilization in *Butia capitata* (Arecaceae). *Trees* 27:1633–1645. <https://doi.org/10.1007/s00468-013-0910-0>
- Paiva EAS, Pinho SZ, Oliveira DMT (2011) Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: Chiarini-Garcia H, Melo RCN (Org.) *Light Microscopy: Methods and Protocols*. Springer Humana Press, New York
- Pearse AGE (1980) *Histochemistry theoretical and applied*. Longman Group Limited, Baltimore
- Pereira MC, Steffens RS, Jablonski A, Hertz PF, Rios AO, Vizzotto M, Flôres SH (2013) Characterization, bioactive compounds and antioxidant potential of three brazilian fruits. *J Food Compos Anal* 29:19–24. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jfca.2012.07.013>
- Perera PIP, Hocher V, Weerakoon LK, Yakandawala DMD, Fernando SC, Verdeil JL (2010) Early inflorescence and floral development in *Cocos nucifera* L. (Arecaceae: Arecoideae). *S Afr J Bot* 76:482–492. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.006>
- Reis SB, Mercadante-Simões MO, Ribeiro LM (2012) Pericarp development in the macaw palm *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). *Rodriguésia* 63:541–549. <https://doi.org/10.1590/S2175-78602012000300005>
- Reis SB, Mello ACMP, Oliveira DMT (2017) Pericarp formation in early divergent species of Arecaceae (Calamoideae, Mauritiinae) and its ecological and phylogenetic importance. *Plant Syst Evol* 303:675–687. <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1399-6>

Río JC, Rencoret J, Gutiérrez A, Kim H, Ralph J (2017) Hydroxystilbenes are monomers in palm fruit endocarp lignins. *Plant Physiol* 174:2072–2082. <https://doi.org/10.1104/pp.17.00362>

Romanov MS, Bobrov AVFCh, Wijesundara DSA, Romanova ES (2011) Pericarp development and fruit structure in borassoid palms (Arecaceae-Coryphoideae-Borasseae). *Ann Bot* 108:1489–1502. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr148>

Roth I (1977) Fruits of angiosperms. Gebrüder Borntraeger, Berlin

Santos RC, Nietsche S, Pereira MCT, Ribeiro LM, Mercadante-Simões MO, Santos BHC (2019) Atemoya fruit development and cytological aspects of GA₃-induced growth and parthenocarpy. *Protoplasma* 256:1345–1360. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01382-2>

Schlundwein G, Schlundwein CCD, Dillenburg LR (2019) Seasonal cycle of seed dormancy controls the recruitment of *Butia odorata* (Arecaceae) seedlings in savanna-like palm tree formations in southern Brazil. *Austral Ecol* 44:1398–1409. <https://doi.org/10.1111/aec.12813>

Soares JR, Ribeiro LM, Mercadante-Simões MO, Lopes PSN (2021) Hydration cycles and overcoming dormancy in *Butia capitata* (Arecaceae) diaspores. *Trees*. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02132-9>

Souza JN e, Agostinho C de O, Ribeiro LM, et al (2019) Edaphic and climatic control of macaúba palm seed bank dynamics. *Industrial Crops and Products* 141:111802. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111802>

Uhl NW, Moore Jr HE (1971) The palm gynoeceum. *Am J Bot* 58:945–992. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1971.tb10050.x>

Vidal BC (1970) Dichroism in collagen bundles stained with xylidine-Ponceau 2R. *Ann Histochem* 15:289–296

9 Figuras

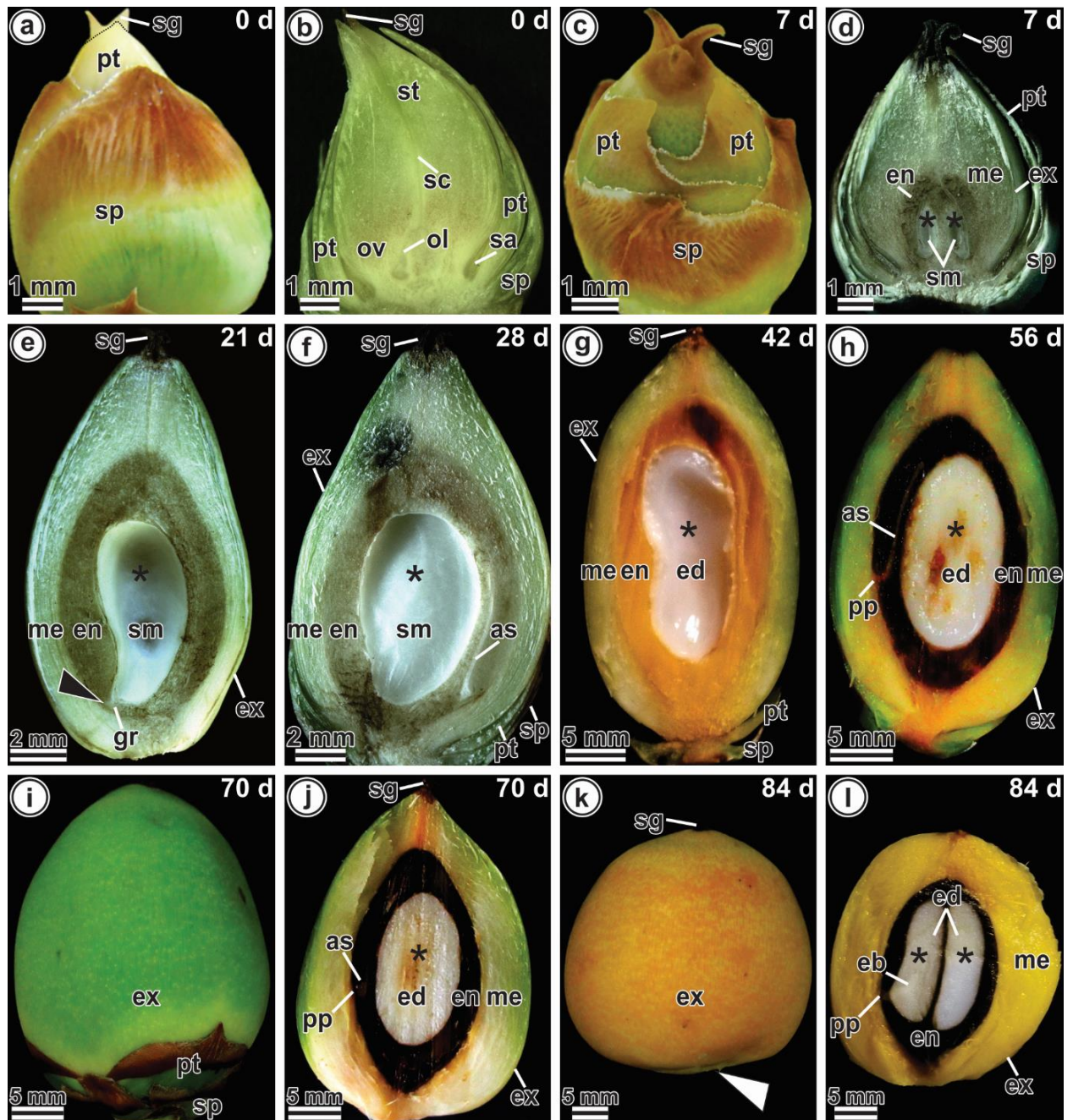


Fig 1 Morfologia de flores e frutos em desenvolvimento de *Butia capitata*. Os números brancos no canto superior direito indicam dias após antese. **(b, d-h, j, l)** Seções longitudinais (coloração marrom do ovário e endocarpo, em **b** e **d-f**, indica fenólicos oxidados). **(a-b)** Flor pistilada apresentando três sépalas verdes com extremidades marrons, três pétalas amareladas, e estigma trífido amarelo-claro. **(b)** Pistilo ovóide e esverdeado. **(c-d)** Fruto apresentando perianto verde com extremidades marrons, e estigma seco e marrom-escuro. **(d)** Exocarpo e mesocarpo esverdeado e sementes em desenvolvimento ovóides (asterisco). **(e)** Fruto evidenciando endocarpo expandido, semente em desenvolvimento alongada (asterisco); região do poro germinativo delimitada externamente pela placa do poro germinativo (ponta de seta preta). **(f)** Fruto apresentando semente (asterisco) com cavidade seminal expandida em diâmetro; cicatriz da semente abortada no endocarpo, lateralmente à semente. **(g)** Fruto com endocarpo

esclerificado e marrom-claro, e semente (asterisco) com endosperma parcialmente celularizado na periferia da semente. **(h)** Fruto apresentando semente (asterisco) com endosperma completamente celularizado; pseudoporos das sementes abortadas incorporadas ao endocarpo pétreo e marrom-escuro. **(i)** Fruto expandido lateralmente, com perianto e estigma persistentes. **(j)** Fruto mostrando semente (asterisco) com endosperma semirrígido. **(k)** Fruto arredondado com estigma persistente, e cicatriz de abscisão na extremidade proximal (ponta de seta branca). **(l)** Fruto maduro; exocarpo e mesocarpo carnosos de cor amarelo alaranjada envolvem o endocarpo espesso e lignificado; a placa do poro é delgada e delimita o poro germinativo (ponta de seta preta), protegendo a semente (asterisco). as, semente abortada; eb, embrião; ed, endosperma; en, endocarpo; ex, exocarpo; gr, região do poro germinativo; me, mesocarpo; ol, óvulo; ov, ovário; pp, placa do poro germinativo; pt, pétala; sa, estaminódio; sc, canal estilar; sg, estigma; sm, cavidade seminal; sp, sépala; st, estilete

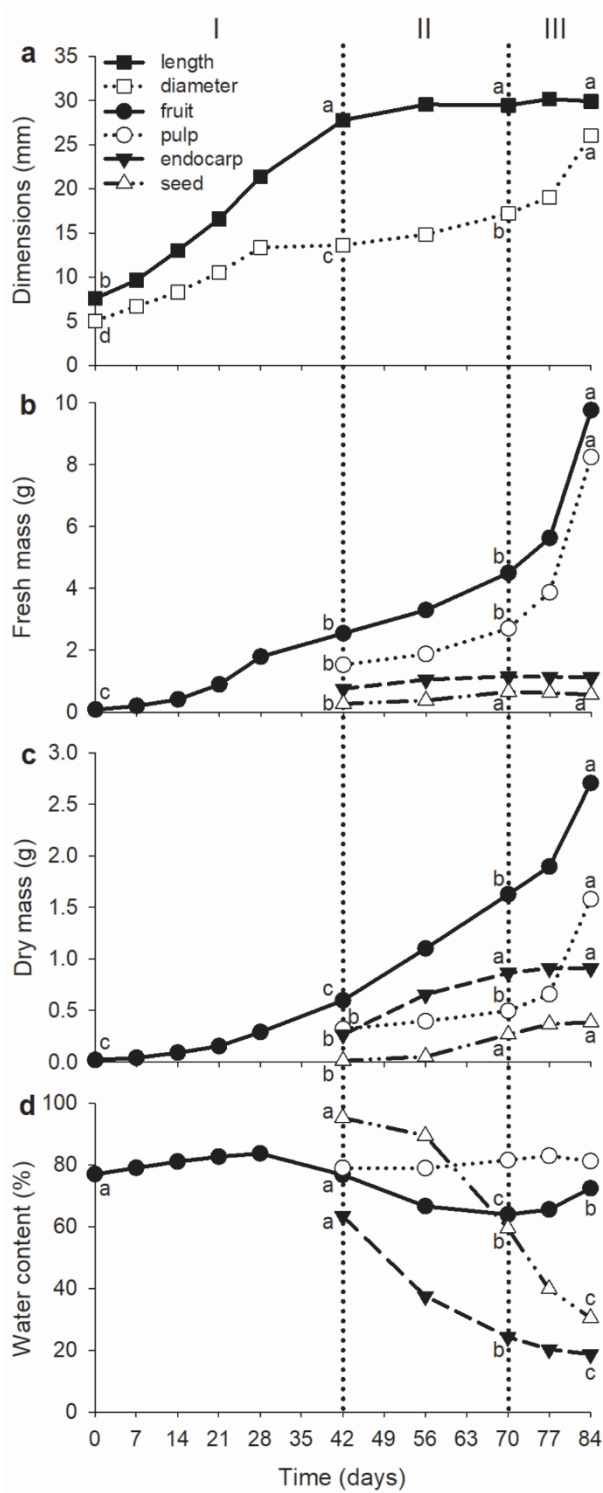


Fig 2 Características biométricas de flores e frutos em desenvolvimento de *Butia capitata*. As linhas pontilhadas delimitam as fases de desenvolvimento do fruto. **(a)** Comprimento e diâmetro, **(b)** massa fresca, **(c)** massa seca, e **(d)** teor de água do fruto, polpa (exocarpo + mesocarpo), endocarpo e semente. Letras diferentes em cada linha indicam diferença significativa pelo teste de Tukey ($P < 0.05$)

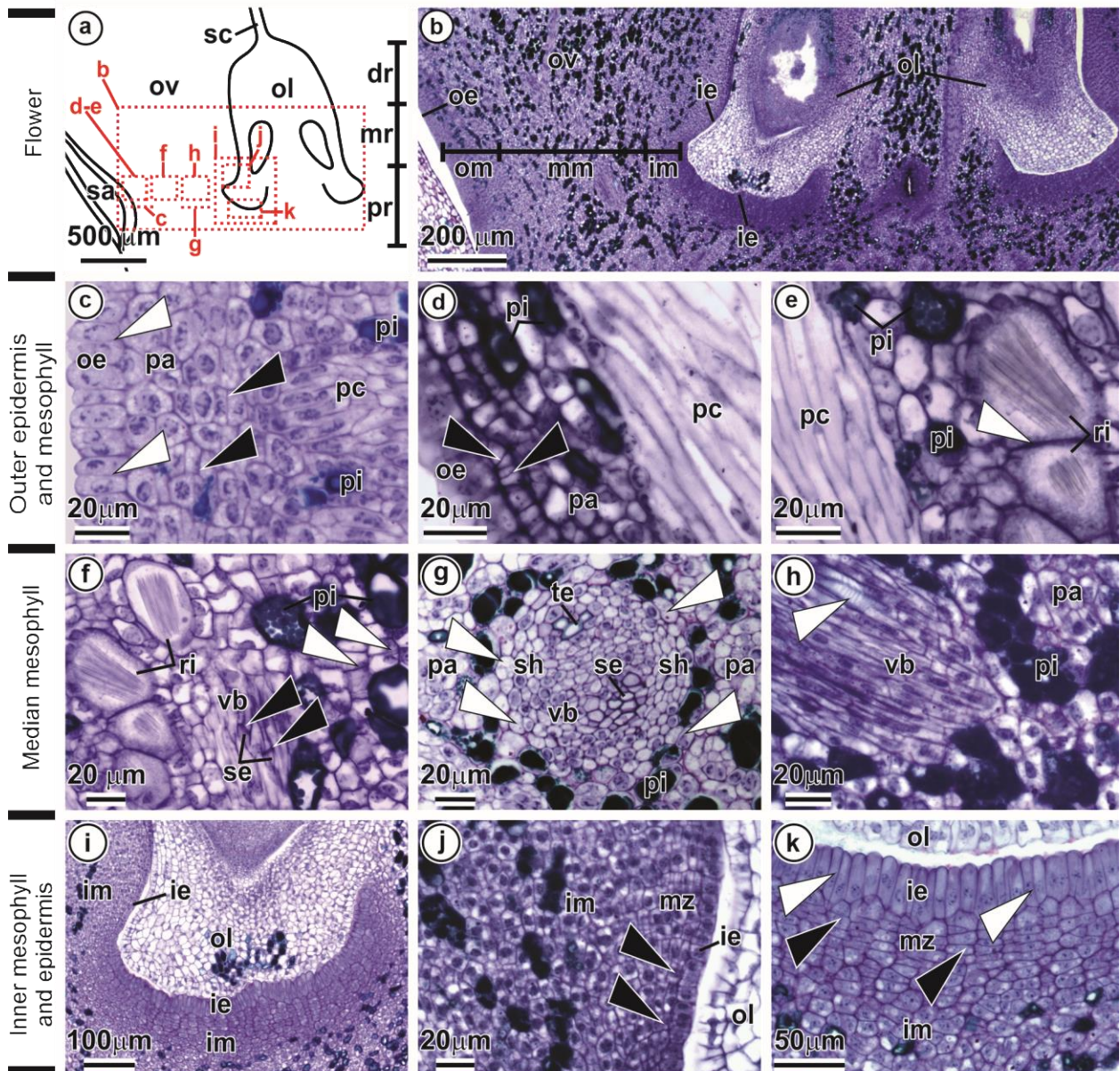


Fig 3 Flor pistilada de *Butia capitata* em antese. **(a, b, d-f, h-k)** Secções longitudinais. **(c, g)** Secções transversais. **(a)** Esquema do ovário com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b)** Região proximal do ovário com mesofilo dividido em três regiões topográficas: externa, mediana e interna. **(c)** Epiderme externa papilosa com divisões celulares anticlinais (pontas de setas brancas); parênquima com divisões celulares periclinais (pontas de setas pretas) e cordões procambiais. **(d)** Parênquima com divisões celulares anticlinais (pontas de setas). **(e)** Parênquima com idioblastos fenólicos e rafídicos com divisões celulares anticlinais (pontas de setas). **(f)** Parênquima com divisões celulares anticlinais (ponta de seta branca), idioblastos fenólicos e rafídicos e feixes vasculares com elementos crivados apresentando placas crivadas transversais a oblíquas (pontas de setas pretas). **(g)** Feixe vascular colateral com bainha parenquimática multiestratificada (pontas de setas). **(h)** Feixe vascular evidenciando elementos traqueais com espessamento escalariforme da parede celular (ponta de seta). **(i)** Mesofilo interno, epiderme interna e óvulo. **(j)** Mesofilo interno com divisões celulares periclinais (pontas de setas pretas); epiderme interna com células cuboides. **(k)** Região meristemática do mesofilo interno (pontas de setas pretas); epiderme interna papilosa com divisões celulares anticlinais (pontas de setas brancas). dr, região distal do ovário;

ie, epiderme interna; im, mesofilo interno; mm, mesofilo mediano; mr, região mediana do ovário; mz, zona meristemática; oe, epiderme externa; ol, óvulo; om, mesofilo externo; ov, ovário; pa, parênquima; pc, cordões procambiais; pi, idioblasto fenólicos; pr, região proximal do ovário; ri, idioblasto rafídicos; sa, estaminódio; sc, canal estilar; se, elementos crivados; sh, bainha; te, elementos traqueais; vb, vascular feixes

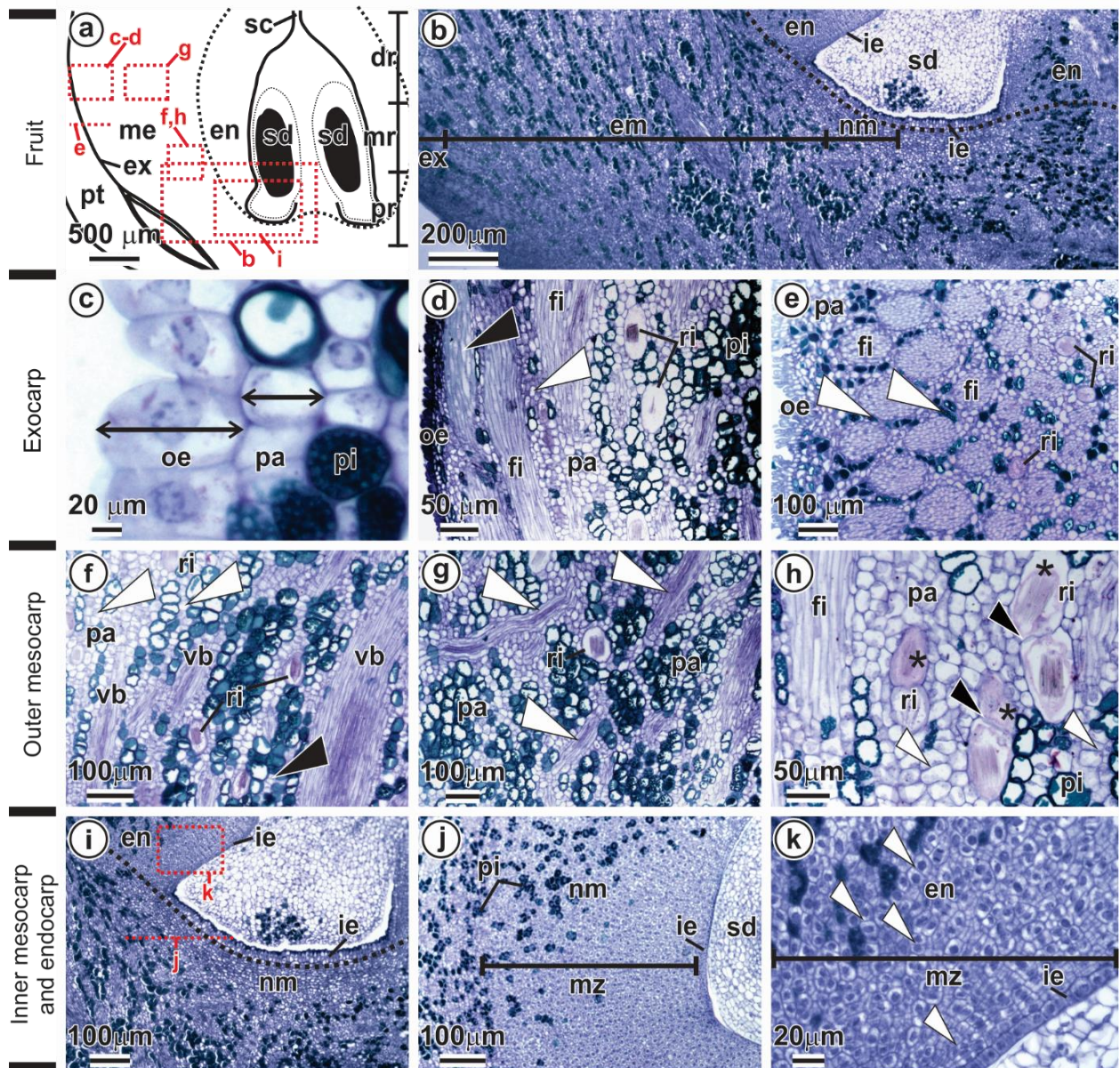


Fig 4 Fruto de *Butia capitata* aos 7 DAA. **(a-d, f-i, k)** Secções longitudinais. **(e, j)** Secções transversais. **(a)** Esquema do fruto com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b)** Pericarpo consistindo de exocarpo, mesocarpo externo e interno, e endocarpo. **(c)** Células da epiderme externa e do parênquima expandidas radialmente (seta de ponta dupla). **(d)** Parênquima com células expandidas longitudinalmente (ponta de seta branca); feixes de fibras com paredes celulares parcialmente lignificadas (ponta de seta preta). **(e)** Idioblastos fenólicos na bainha dos feixes de fibras (pontas de seta). **(f)** Parênquima com divisões anticliniais (ponta de seta preta), na região proximal, e expansão longitudinal (pontas de setas brancas) na região mediana. **(g)** Feixes vasculares em arranjo desorganizado (pontas de setas). **(h)**

Idioblastos ráfidicos com divisões anticlinais (pontas de seta preta) e com vacúolos contendo mucilagem (asterisco) associada às ráfides; parênquima com divisões celulares anticlinais na região proximal (ponta de seta branca). **(i)** Indicações das regiões representadas nas imagens **j** e **k**. **(j)** Aumento na zona meristemática com deposição de fenólicos. **(k)** Divisões celulares anticlinais e periclinais (pontas de setas). dr, região distal do fruto; em, mesocarpo externo; en, endocarpo; ex, exocarpo; fi, fibras; ie, epiderme interna; me, mesocarpo; mr, região mediana do fruto; mz, zona meristemática; nm, mesocarpo interno; oe, epiderme externa; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; pr, região proximal do fruto; pt, pétala; ri, idioblasto ráfidico; sc, canal estilar; sd, semente; vb, feixe vascular

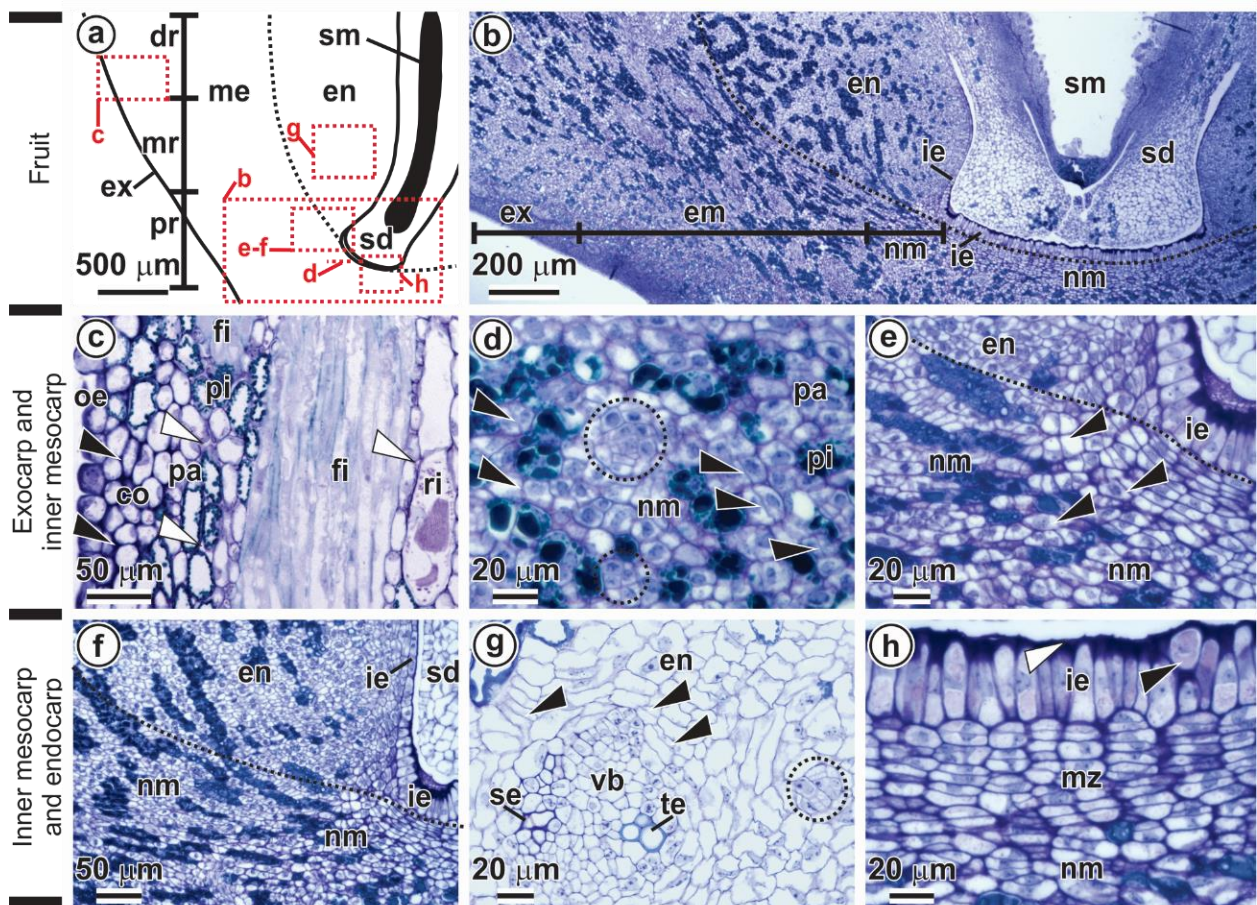


Fig 5 Fruto de *Butia capitata* aos 14 DAA. **(a-c, e-h)** Secções longitudinais. **(d)** Secção transversal. **(a)** Esquema do fruto com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b)** Pericarpo composto por exocarpo, mesocarpo externo e interno, e endocarpo. **(c)** Exocarpo contendo colênquima (pontas de setas pretas), fibras em diferenciação e parênquima com espaços intercelulares incipientes (pontas de setas brancas). **(d)** Mesocarpo interno com cordões procambiais (círculos pontilhados) e parênquima com divisões celulares anticlinais (pontas de setas). **(e)** Células parenquimáticas expandidas radialmente (pontas de setas). **(f-g)** Endocarpo lateral à semente. **(g)** Feixes vasculares e cordões procambiais (círculos pontilhados); divisões celulares anticlinais (pontas de seta). **(h)** Epiderme interna com células secretoras de mucilagem (ponta de seta preta); a mucilagem é liberada no interior da cavidade seminal (ponta de seta branca). co, colênquima; dr, região distal do fruto; em, mesocarpo externo; en, endocarpo; ex, exocarpo; fi, fibras; ie, epiderme interna; me, mesocarpo; mr, região mediana do fruto; mz, zona meristemática; nm, mesocarpo interno; oe, epiderme externa; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; pr, região proximal do fruto; pt, pétala; ri, idioblasto ráfidico; sc, canal estilar; sd, semente; vb, feixe vascular

região proximal do fruto; ri, idioblasto rafídico; sd, semente; se, elementos crivados; sm, cavidade seminal; te, elementos traqueais; vb, feixe vascular

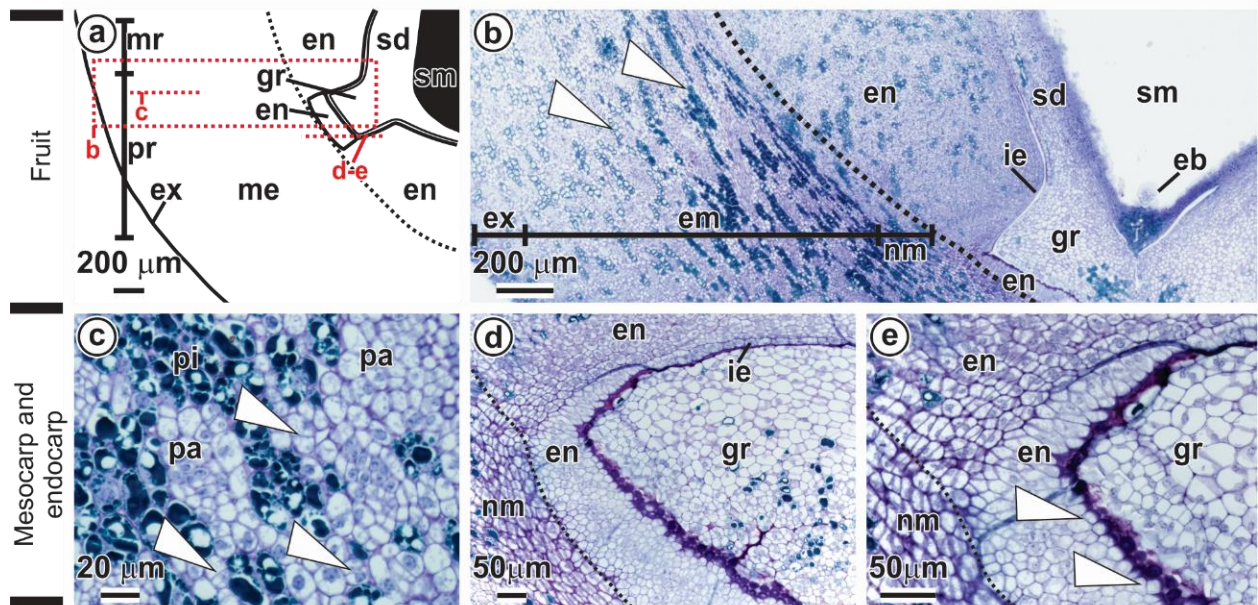


Fig 6 Fruto de *Butia capitata* aos 21 DAA. **(a-b)** Secções longitudinais. **(c-e)** Secções transversais. **(a)** Esquema do fruto com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b)** Pericarpo composta por exocarpo, mesocarpo externo e interno, e endocarpo; redução centripeta de compostos fenólicos (pontas de setas). **(c)** Mesocarpo externo com células parenquimáticas em divisão anticlinal (pontas de setas). **(d)** Região secretora do endocarpo em proliferação. **(e)** Divisões periclinais (pontas de seta) nas células papilosas do endocarpo. eb, embrião; em, mesocarpo externo; en, endocarpo; ex, exocarpo; gr, região do poro germinativo; ie, epiderme interna; me, mesocarpo; mr, região mediana do fruto; nm, mesocarpo interno; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; pr, região proximal do fruto; sd, semente; sm, cavidade seminal

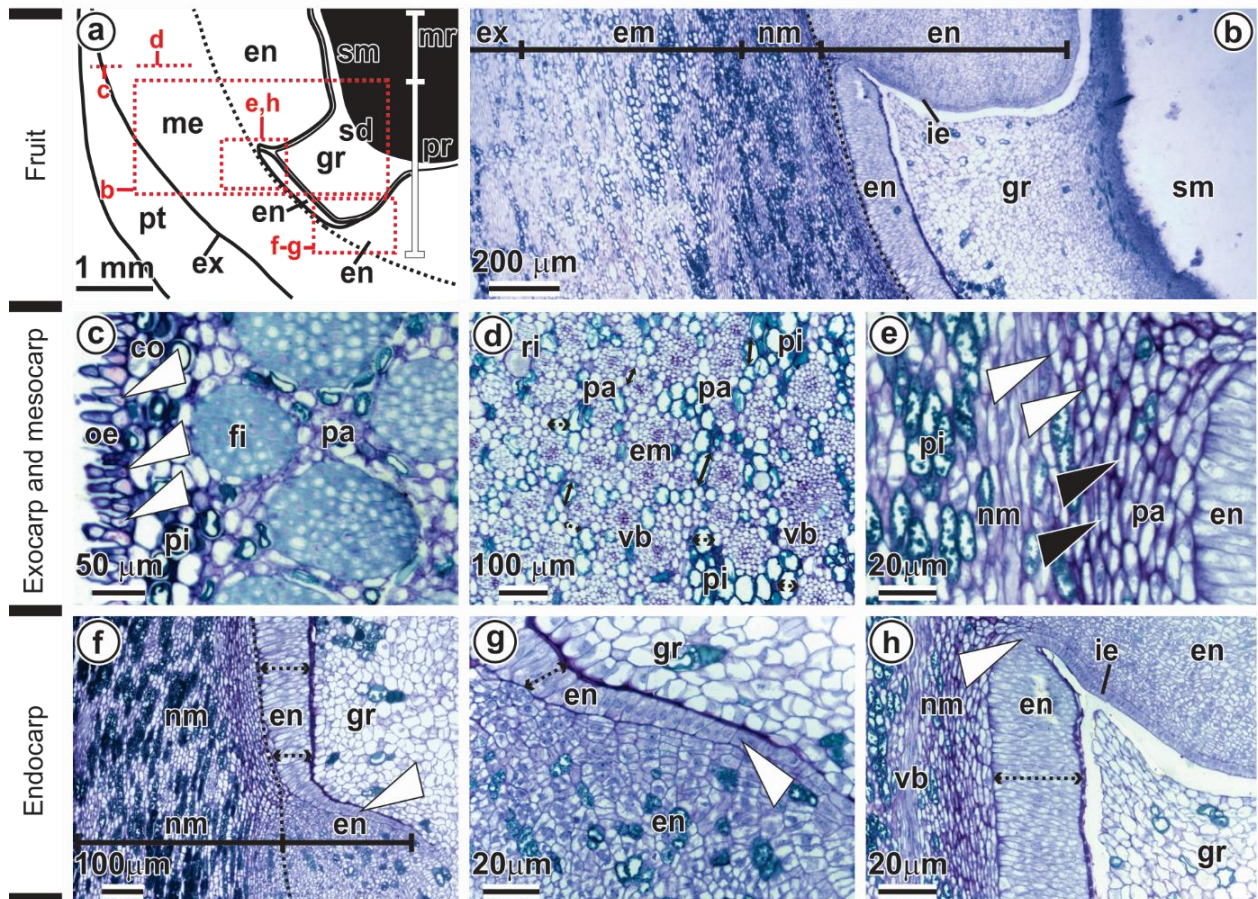


Fig 7 Fruto de *Butia capitata* aos 28 DAA. **(a-b, e-h)** Secções longitudinais. **(c-d)** Secções transversais. **(a)** Esquema do fruto com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b)** Pericarpo composto de exocarpo, mesocarpo externo e interno, e endocarpo. **(c)** Exocarpo com tricomas secretores de mucilagem (ponta de seta). **(d)** Parênquima em expansão celular tangencial (seta de ponta dupla) e radial (seta pontilhada de ponta dupla). **(e)** Células parenquimáticas com divisões anticlinais (pontas de setas brancas) e achatadas longitudinalmente (pontas de setas pretas). **(f-h)** Endocarpo, na região micropilar, com células em expansão radial (setas pontilhadas de pontas duplas), que forma uma placa delimitando o poro germinativo. **(g)** Extremidade proximal da placa do poro inserida no restante do endocarpo (ponta de seta). **(h)** Extremidade distal da placa do poro afunila-se na região de fraqueza do endocarpo (ponta de seta). co, colênquima; em, mesocarpo externo; en, endocarpo; ex, exocarpo; fi, fibras; gr, região do poro germinativo; ie, epiderme interna; me, mesocarpo; mr, região mediana do fruto; nm, mesocarpo interno; oe, epiderme externa; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; pr, região proximal do fruto; pt, pétala; ri, idioblasto ráfídico; sd, semente; sm, cavidade seminal; vb, feixe vascular

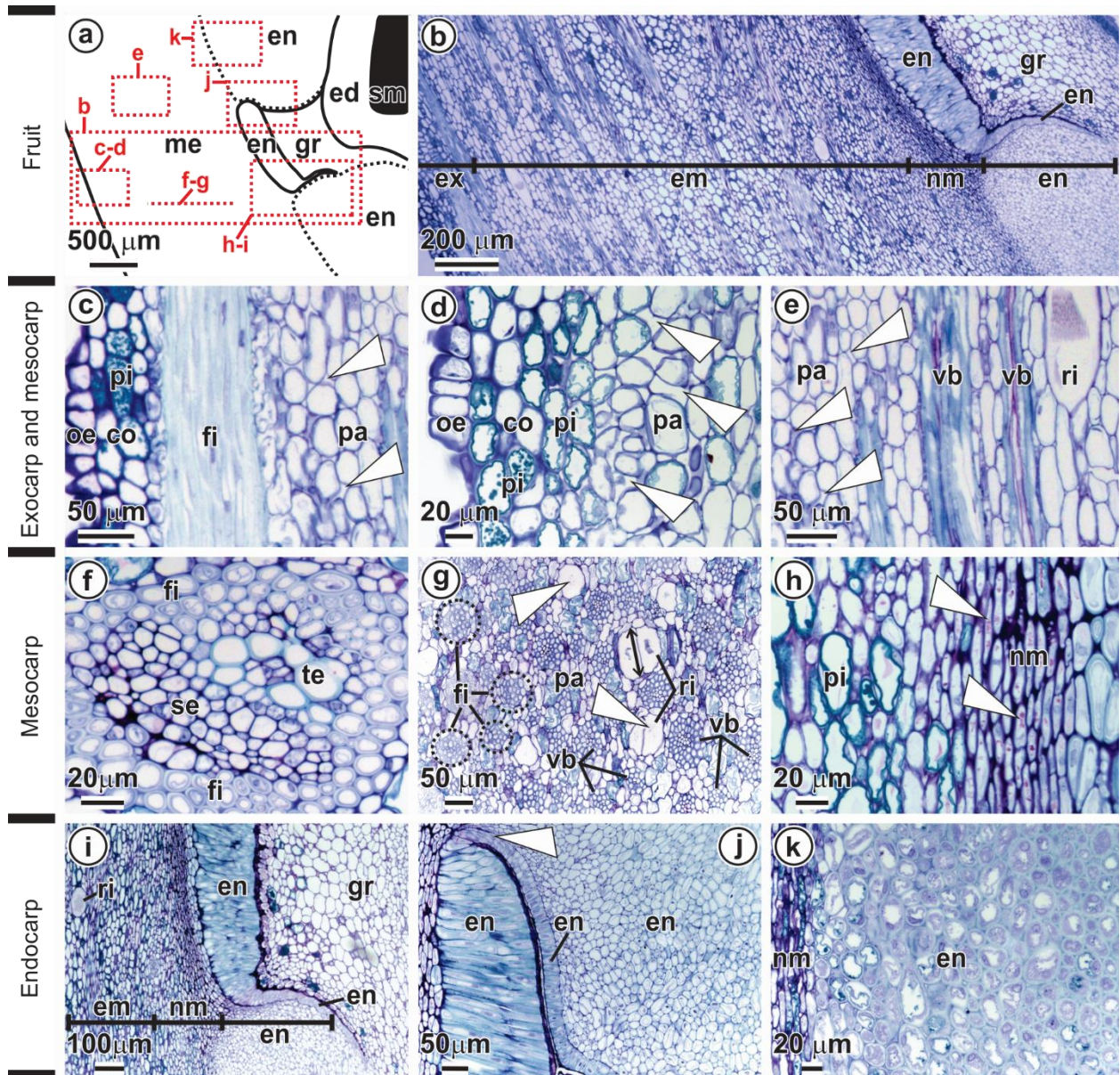


Fig 8 Fruto de *Butia capitata* aos 42 DAA. **(a-e, h-j)** Secções longitudinais. **(f-g, k)** Secções transversais. **(a)** Esquema do fruto com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b)** Região proximal do pericarpo marcante redução nos compostos fenólicos no mesocarpo e esclerificação do endocarpo complexo. **(c-d)** Exocarpo com feixes de fibras lignificados, parênquima com reduzida concentração de fenólicos e espaços intercelulares conspícuos (pontas de setas). **(e)** Espaços intercelulares (pontas de setas) na transição do exocarpo para o mesocarpo. **(f)** Feixe vascular com bainha lignificada. **(g)** Feixes de fibras lignificadas (círculos pontilhados), idioblastos ráfidicos em expansão tangencial (seta de ponta dupla) com ráfides em processo de desintegração (ponta de seta). **(h)** Mesocarpo interno com células parenquimáticas alongadas longitudinalmente e ricas em secreção mucilaginosa (pontas de setas). **(i-k)** Lignificação basípeta dos esclereídes do endocarpo. **(j)** Região de fraqueza do endocarpo (ponta de seta). **k** Endocarpo com paredes celulares parcialmente lignificadas. co, colênquima; ed, endosperma; em, mesocarpo externo; em, endocarpo; ex, exocarpo; fi, fibras; gr, região do poro germinativo; me, mesocarpo; nm, mesocarpo interno; oe, epiderme externa; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; ri, idioblasto ráfidico; se, elementos crivados; sm, cavidade seminal; te, elementos traqueais; vb, feixe vascular

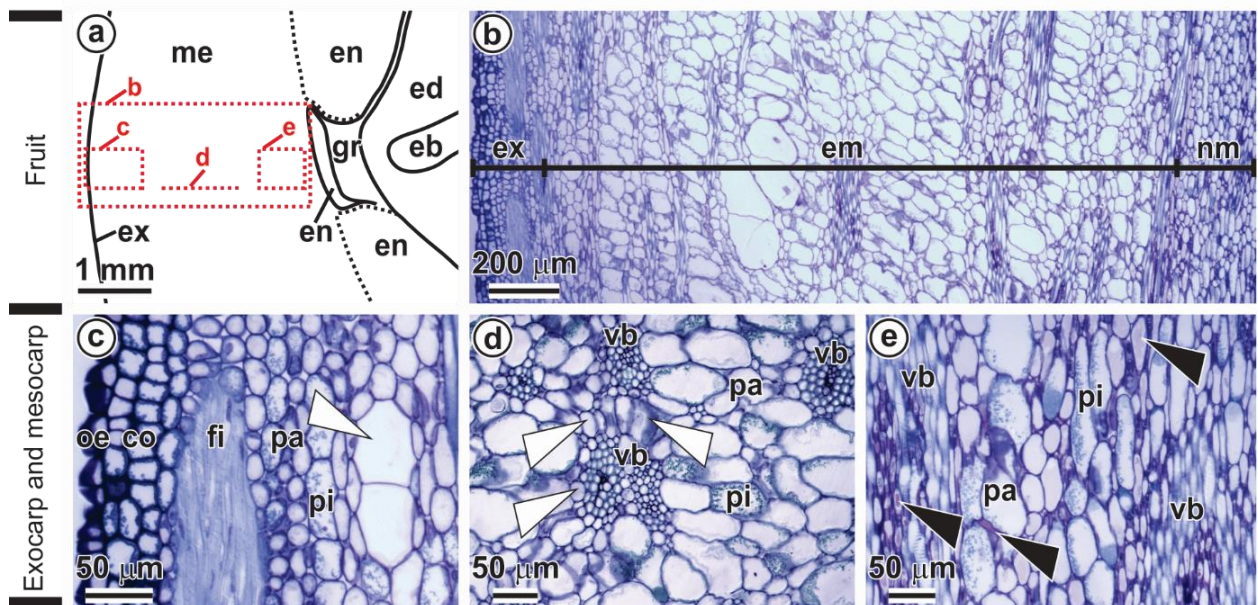


Fig 9 Fruto de *Butia capitata* aos 56 DAA. **(a-c, e)** Secções longitudinais. **(d)** Secção transversal. **(a)** Esquema do fruto com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b)** Região proximal do fruto com as zonas pericárpicas de consistência carnosa: exocarpo, mesocarpo externo e interno. **(c)** Exocarpo com cavidades (ponta de seta). **(d)** Mesocarpo com células parenquimáticas de dimensões variadas (ponta de seta). **(e)** Transição entre mesocarpo externo e interno com secreção mucilaginosa nos feixes vasculares, parênquima e espaços intercelulares (pontas de setas). co, colênquima; eb, embrião; ed, endosperma; em, mesocarpo externo; em, endocarpo; ex, exocarpo; fi, fibras; gr, região do poro germinativo; me, mesocarpo; nm, mesocarpo interno; oe, epiderme externa; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; ri, idioblasto rafídico; vb, feixe vascular

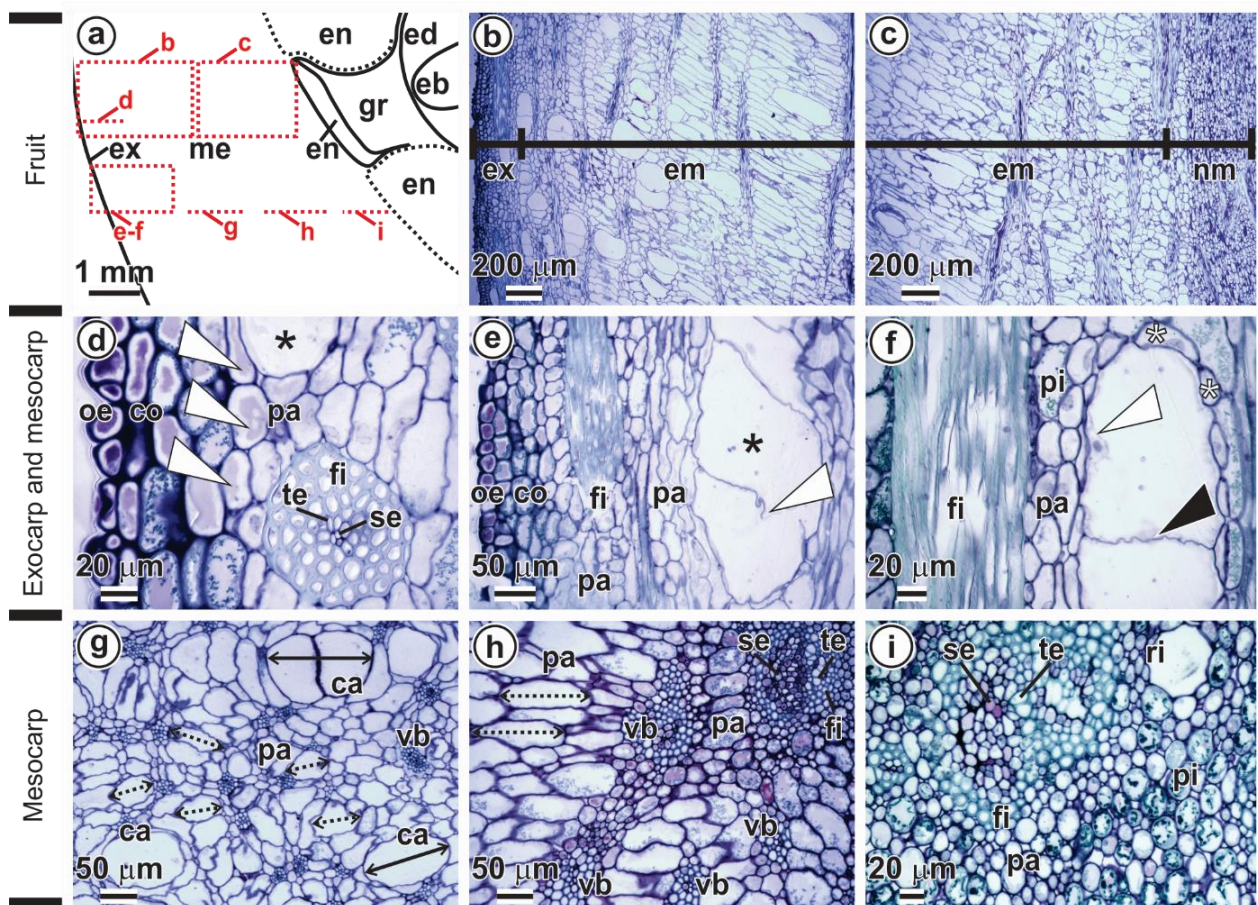


Fig 10 Fruto de *Butia capitata* aos 70 DAA. **(a-c, e-f)** Secções longitudinais. **(d, g-i)** Secções transversais. **(a)** Esquema do fruto com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b-c)** Região proximal do fruto com as zonas pericárpicas de consistência carnosa: exocarpo, mesocarpo externo e interno. **(d)** Exocarpo com mucilagem na epiderme, colênquima e parênquima (pontas de setas brancas); feixes vasculares com bainha fibrosa e elementos traqueais e crivados. **(e)** Células parenquimáticas do mesocarpo externo apresentam autóliques (ponta de seta) originando cavidades (asterisco). **(f)** Células volumosas com protoplasto em colapso (ponta de seta branca) e paredes (ponta de seta preta) indicando autóliques, circundadas por células parenquimáticas achatadas (asteriscos brancos). **(g-h)** Cavidades (setas de pontas duplas) e as células parenquimáticas (setas pontilhadas de pontas duplas) alongados radialmente. **(i)** Mesocarpo interno com idioblastos rafídicos e feixes vasculares calibrosos. ca, cavidade; co, colênquima; eb, embrião; ed, endosperma; em, mesocarpo externo; en, endocarpo; ex, exocarpo; fi, fibras; gr, região do poro germinativo; me, mesocarpo; nm, mesocarpo interno; oe, epiderme externa; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; se, elementos crivados; te, elementos traqueais; vb, feixe vascular

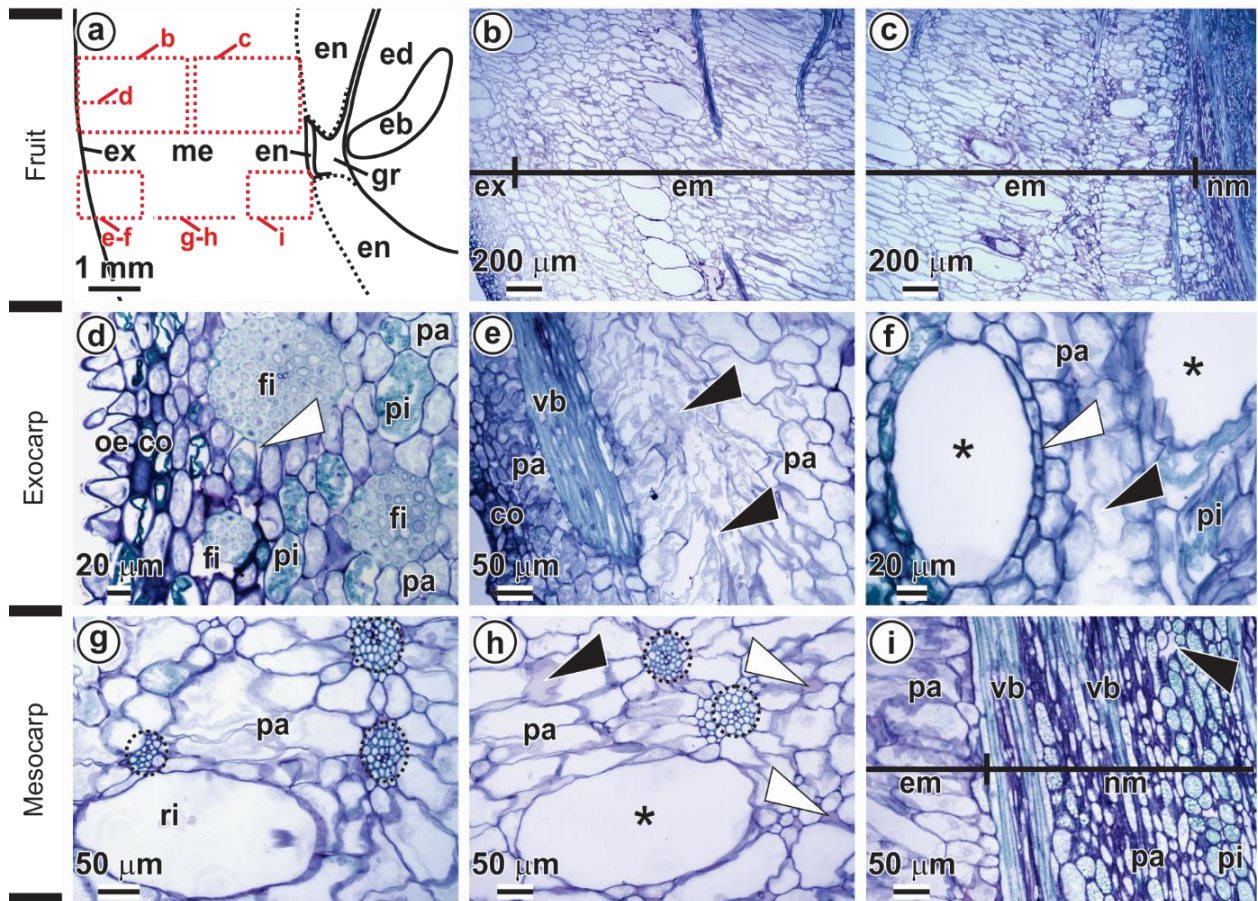


Fig 11 Fruto maduro de *Butia capitata* em abscisão (em média aos 84 DAA). **(a-c, e-f, i)** Secções longitudinais. **(d, g-h)** Secções transversais. **(a)** Esquema do fruto com indicações das regiões representadas nas imagens. **(b-c)** Exocarpo e mesocarpo na região proximal do fruto. **(d-e)** Epiderme, colênquima, parênquima, espaços intercelulares conspícuos (ponta de seta branca), feixes de fibras e vasculares; células parenquimáticas em autólise (pontas de seta pretas). **(f)** Cavidades (asteriscos) circundadas por células parenquimáticas achatadas (ponta de seta branca) e células parenquimáticas em autólise (ponta de seta preta). **(g-h)** Mesocarpo externo contendo idioblastos ráfidicos, células parenquimáticas e cavidades (asterisco) expandidos radialmente intercalados por numerosos feixes vasculares (elipses pontilhadas). **(h)** Mucilagem nas células parenquimáticas (ponta de seta preta) e nos discretos espaços intercelulares (pontas de setas branca) do mesocarpo externo. **(i)** Mesocarpo interno com células parenquimáticas de formatos variados intercaladas com feixes vasculares e espaços intercelulares (ponta de seta). co, colênquima; eb, embrião; ed, endosperma; em, mesocarpo externo; en, endocarpo; ex, exocarpo; fi, fibras; gr, região do poro germinativo; me, mesocarpo; nm, mesocarpo interno; oe, epiderme externa; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; ri, idioblasto ráfidico; vb, feixe vascular

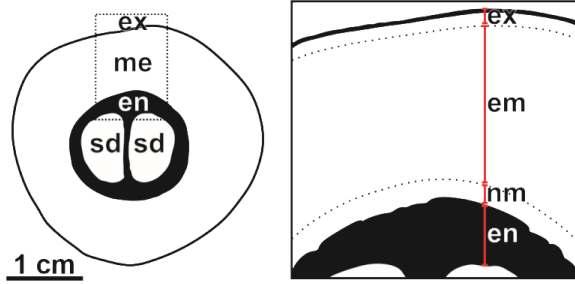


Fig 12 Esquema do fruto maduro de *Butia capitata* em abscisão (em média aos 84 DAA), em secção transversal, indicando exocarpo, mesocarpo, endocarpo e sementes (detalhe à direita). em, mesocarpo externo; en, endocarpo; ex, exocarpo; me, mesocarpo; nm, mesocarpo interno; sd, semente

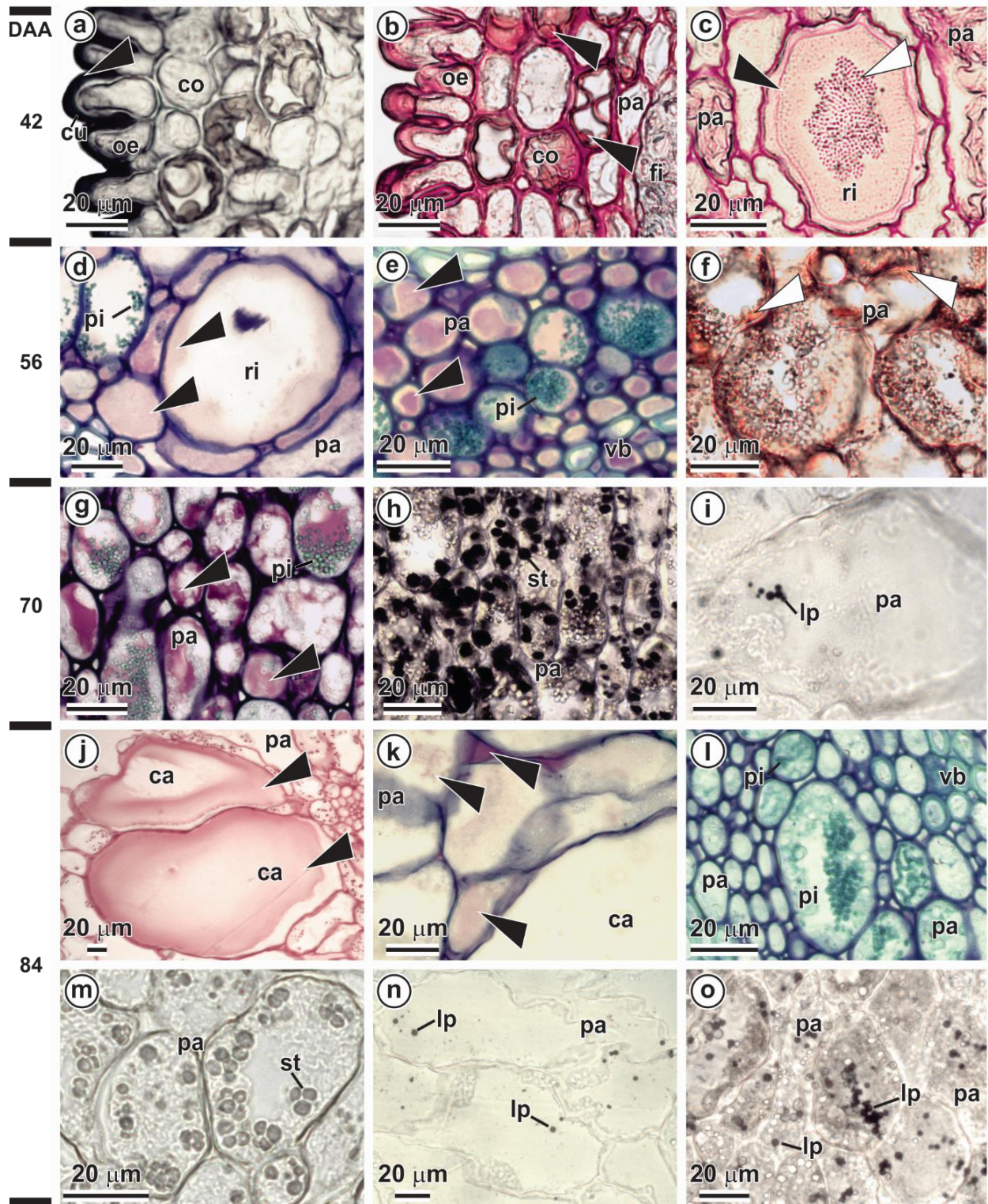


Fig 13 Histoquímica do exocarpo e mesocarpo de *Butia capitata* em diferentes fases de desenvolvimento (número de dias após antese é indicado na coluna à esquerda). **(a, i, n-o)** Lipídeos corados de preto com sudan black. **(b-c, j)** Polissacarídeos neutros corados de magenta com ácido periódico e reagente de Schiff (PAS). **(d-e, g, k-l)** Mucilagem corada de rosa e compostos fenólicos corados de verde com azul de Toluidina. **(f)** Proteínas coradas de vermelho com xylydine ponceau (XP). **(h, m)** Amido corado de preto com reagente de Lugol. **(a-b)** Exocarpo. **(c-d, f, i, j-k, m-n)** Mesocarpo externo. **(e, g-h, l, o)** Mesocarpo interno. **(a)** Impregnação de cutina (ponta de seta preta) nas células epidérmicas. **(b)** Mucilagem (pontas

de seta pretas) nas células do colênquima e, **(c)** no idioblasto rafídico (seta branca indica ráfides). **(d)** Mucilagem (pontas de setas) nos idioblastos rafídicos, nas células parenquimáticas ao redor deles, e **(e)** adjacentes aos feixes vasculares; compostos fenólicos no parênquima. **(f)** Discreto acúmulo de proteínas (pontas de setas) na periferia do protoplasto nas células parenquimáticas. **(g)** Mucilagem (pontas de setas) e compostos fenólicos em células parenquimáticas. **(h)** Grãos de amido, e **(i)** gotas lipídicas nas células parenquimáticas. **(j)** Mucilagem (pontas de setas) nas cavidades. **(k)** Mucilagem (pontas de setas) nos espaços intercelulares, e nas células parenquimáticas. **(l)** Compostos fenólicos nas células parenquimáticas. **(m)** Grãos de amido, e **(n-o)** gotas lipídicas nas células parenquimáticas. ca, cavidade; co, colênquima; cu, cutícula; fi, fibras; lp, lipídios; oe, epiderme externa; pa, parênquima; pi, idioblasto fenólico; ri, idioblasto rafídico; st, amido; vb, feixe vascular

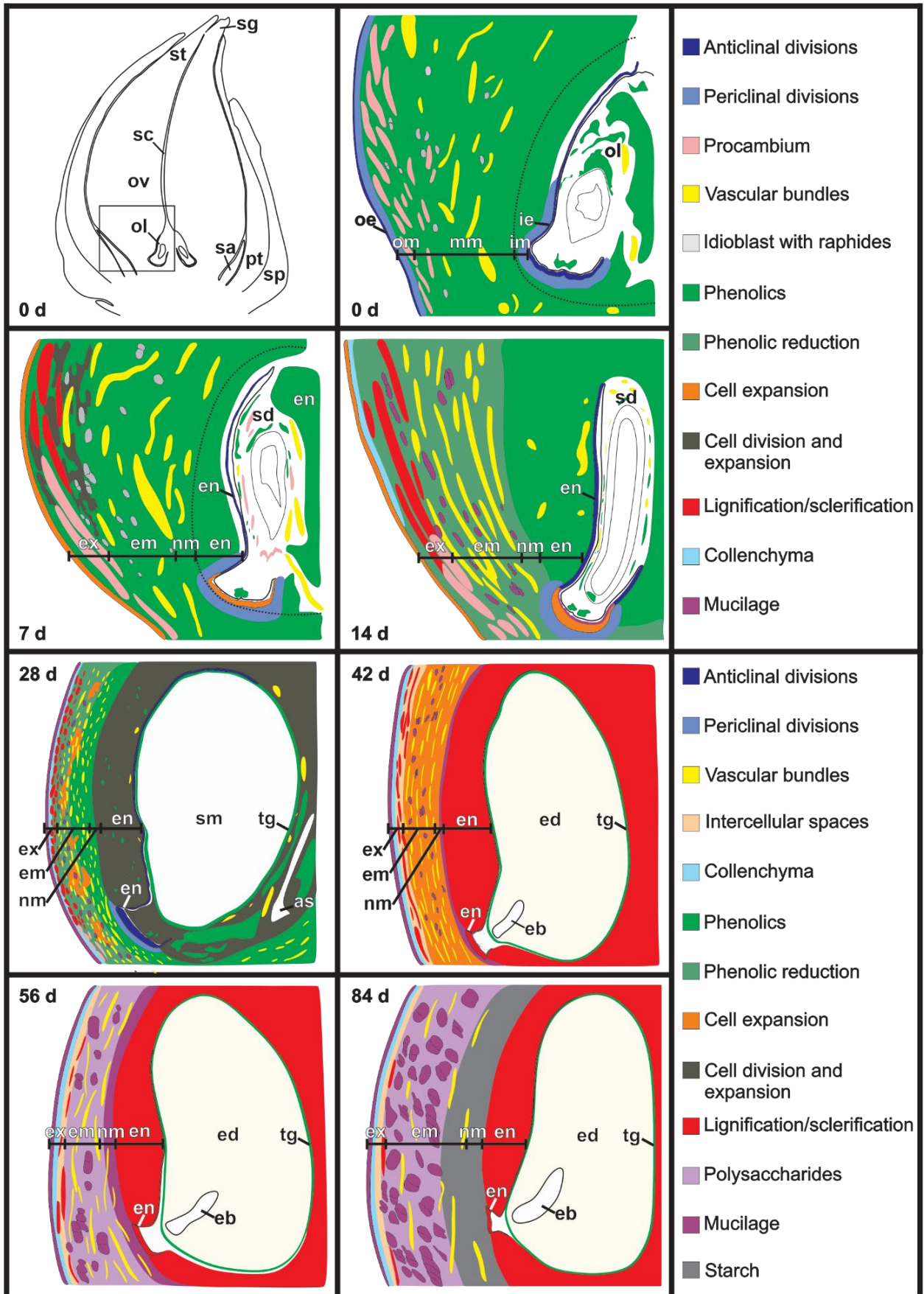


Fig 14 Esquemas dos principais eventos relacionados à histogênese e dinâmica de compostos no pericarpo de *Butia capitata*. **(0 d)** Flor pistilada em antese, com ovário dividido em três zonas topográficas e abundância de compostos fenólicos. **(7-28 d)** Estágios iniciais de desenvolvimento do fruto, em que

ocorrem divisão e expansão celular, lignificação dos feixes de fibras no exocarpo e notável redução nos compostos fenólicos. **(42d)** Final da histogênese, com diferenciação do colênquima, ampliação dos espaços intercelulares, notável expansão celular no mesocarpo e início da lignificação do endocarpo. **(56, 84 d)** Estágios de maturação do fruto, com acúmulo de mucilagem nos idioblastos rafídicos, cavidades e parênquima mesocárpico, e deposição de amido no mesocarpo; completa lignificação do endocarpo. as, semente abortada; eb, embrião; ed, endosperma; em, mesocarpo externo; en, endocarpo; ex, exocarpo; ie, epiderme interna; im, mesofilo interno; mm, mesofilo mediano; nm, mesocarpo interno; oe, epiderme externa; ol, óvulo; om, mesofilo externo; ov, ovário; pt, pétala; sa, estaminódio; sc, canal estilar; sg, estigma; sm, cavidade seminal; sp, sépala; st, estilete; sd, semente; tg, tegumento

4.2 Artigo 2 – Aspectos citológicos da maturação e senescência da polpa do fruto de *Butia capitata* (Arecaceae)

Este artigo foi elaborado conforme as normas da Revista Postharvest Biology and Technology.

1 Resumo

Frutos de diversas espécies de palmeiras são ricos em nutrientes e amplamente utilizados na indústria alimentícia, porém pouco se conhece sobre sua maturação e senescência. Este trabalho objetivou associar indicadores físico-químicos e alterações citológicas relacionados à maturação e senescência da polpa do fruto da palmeira neotropical *B. capitata*, cujo suco ácido-doce é utilizado na fabricação de bebidas e sorvetes. Foram realizadas avaliações morfológicas, físico-químicas, histoquímicas e ultraestruturais em frutos em maturação e no período pós-colheita. Durante a maturação, a polpa armazena mucilagem, açúcares e ácidos orgânicos no vacúolo, amido e carotenoides em plastídios, lipídios e proteínas no citossol. A maturidade fisiológica da polpa é atingida no momento da abscisão (= ponto de colheita), aos 89 dias após a antese. Nesta ocasião, os frutos apresentam aspecto amarelo alaranjado (máximo acúmulo de carotenoides), suculento, fibroso e macio (enfraquecimento da lamela mediana e paredes celulares), redução do conteúdo de fenólicos nos vacúolos e elevados níveis de sólidos solúveis (SS) (degradação do amido em açúcares). A polpa dos frutos maduros é constituída por carboidratos (77 %), lipídios (16 %), proteínas (3 %) e carotenoides (3728 µg/100 g base fresca) e o suco tem pronunciada acidez (pH 3,3). A senescência da polpa está relacionada ao declínio da acidez (TA), elevação dos SS e da razão SS/TAA, redução na firmeza (afrouxamento das paredes celulares), redução dos nutrientes, aumento no acúmulo de fenólicos, culminando com o colapso do protoplasto. Os frutos de *B. capitata* são perecíveis em condições ambientais, devendo ser consumidos ou processados próximo à abscisão.

Palavras-chave: deposição de reservas, frutos de palmeiras, mesocarpo, ponto de colheita, pós-colheita.

2 Abstract

Fruits of several species of palm trees are rich in nutrients and widely used in the food industry, but little is known about their maturation and senescence. This work aimed to associate physicochemical indicators and cytological alterations related to the maturation and senescence of the fruit pulp of the neotropical palm tree *B. capitata*, whose sweet-acid juice is used in the manufacture of beverages and ice cream. Morphological, physicochemical, histochemical and ultrastructural evaluations were carried out in ripening fruits and in the post-harvest period. During maturation, the pulp stores mucilage, sugars and organic acids in the vacuole, starch and carotenoids in plastids, lipids and proteins in the cytosol. The physiological maturity of the pulp is reached at the moment of abscission (= harvest point), 89 days after anthesis. On this occasion, the fruits have a yellow-orange appearance (maximum accumulation of carotenoids), succulent, fibrous and soft (weakening of the median lamella and cell walls), reduced phenolic content in the vacuoles and high levels of soluble solids (SS) (degradation of the starch in sugars). The pulp of ripe fruits is constituted by carbohydrates (77%), lipids (16%), proteins (3%) and carotenoids (3728 µg/100 g fresh basis) and the juice has pronounced acidity (pH 3.3). The pulp senescence is related to the decline in acidity (TA), increase in SS and SS/TAA ratio, reduction in firmness (loosening of cell walls), reduction in nutrients, increase in phenolic accumulation, culminating in protoplast collapse. The fruits of *B. capitata* are perishable under environmental conditions and must be consumed or processed close to the abscission.

Keywords: reserve deposition, palm fruits, mesocarp, harvest point, post-harvest.

3 Introdução

Os frutos de diversas espécies de palmeiras são ricos em compostos de reservas importantes para alimentação humana e da fauna, com várias aplicações nas indústrias alimentar, farmacêutica e cosmética (Moura et al., 2010; Mota et al., 2011; Barreto et al., 2016; Hamza et al., 2016; Río et al., 2016). No entanto, pouco ainda é conhecido sobre a maturação, ponto ideal de colheita e senescência destes frutos e como as práticas de manejo pós-colheita podem reduzir as perdas de sua qualidade nutricional (Aguiar et al., 2013; Silva e Scariot, 2013; Evaristo et al., 2016; Ben-Zvi et al., 2017).

A maturação dos frutos de diversas espécies de palmeiras está associada ao acúmulo de reservas no mesocarpo, que ocorre ao final do desenvolvimento (Silva et al., 2013; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015). Após esse estágio, a senescência pode ser, normalmente, revelada pela redução no teor de água e na firmeza (Santelli et al., 2006; Moura et al., 2010) e pela elevada degradação de compostos orgânicos decorrente da fermentação espontânea (Aguiar et al., 2013). Estruturas celulares também fornecem indicativos dos processos de maturação e senescência (Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Thadeo et al., 2015; Reis et al., 2017). Análises estruturais sobre a maturação do mesocarpo foram realizadas em frutos de poucas espécies de palmeiras (Romanov et al., 2011; Bobrov et al., 2012; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Thadeo et al., 2015; Reis et al., 2017), considerando a representatividade (cerca de 2600 spp.) e importância ecológica e econômica da família Arecaceae (Aguiar et al., 2013; Baker e Dransfield, 2016; Ben-Amor et al., 2016; Evaristo et al., 2016; Ben-Zvi et al., 2017). Entretanto, são escassas as análises ultraestruturais no pericarpo de palmeiras e, por isso, estudos dessa natureza em frutos de outras famílias têm contribuído para elucidar os processos de maturação e senescência (Ortiz et al., 2010; Rongkaumpan et al., 2019; Santos et al., 2019; Zhang et al., 2020; Li et al., 2021). Além disso, não são encontrados na literatura estudos integrando avaliações físico-químicas e citológicas da maturação e senescência de frutos de palmeiras, os quais podem contribuir para o desenvolvimento de tecnologias de manejo da colheita e processamento agroindustrial (Aguiar et al., 2013; Silva e Scariot, 2013; Mazzottini-dos-Santos et al., 2015; Barreto et al., 2016; Prada et al., 2011).

Butia capitata (Mart.) Becc. (Attaleinae), coquinho-azedo, é uma palmeira neotropical, endêmica do Cerrado (savana neotropical) brasileiro (Lorenzi, 2010) e ameaçada de extinção (Heiden et al., 2020). Os frutos da espécie representam uma fonte de renda para agroextrativistas (Moura et al., 2010). Os frutos maduros podem ser consumidos *in natura* (Lopes et al., 2012) e empregados na fabricação de sucos, licores, sorvetes (Moura et al., 2010) e farinha (Pereira et al., 2017). A polpa (exocarpo mais mesocarpo) apresenta forte aroma, peculiar sabor ácido-doce, e elevado teor de carboidratos, fibras, provitamina A, vitamina C, carotenoides e compostos fenólicos, o que ressalta o potencial de ampliação do uso agroindustrial do fruto (Moura et al., 2010; Faria et al., 2011; Pereira et al., 2013). Estudos sobre os processos de maturação e senescência do pericarpo da espécie poderão fornecer informações úteis para o desenvolvimento de protocolos para colheita e pós-colheita dos frutos e gerar indicativos para subsidiar programas de domesticação da espécie.

O objetivo do presente trabalho foi associar a avaliação de indicadores físico-químicos da maturação e senescência da polpa do fruto de *B. capitata* com a caracterização das alterações histoquímicas e ultraestruturais nas células mesocárpicas que definem estes processos. Com a integração das

informações, buscou-se construir um modelo citológico para a maturação e senescência da polpa, o qual poderá ser útil em estudos sobre desenvolvimento e pós-colheita de frutos com suco ácido-doce.

4 Material e métodos

4.1 Material Botânico

Foram selecionados aleatoriamente cinco indivíduos de *B. capitata* em fase reprodutiva no pomar experimental (S 16°40'59", W 43°50'21"), localizado no Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais - UFMG, no município de Montes Claros, Estado de Minas Gerais, Brasil. O florescimento e a frutificação foram monitorados semanalmente, sendo marcada uma infrutescência (cacho) em cada indivíduo. As amostragens foram realizadas no período de outubro/2019 a janeiro/2020.

4.2 Avaliação morfológica

Foram coletados os frutos sem sinais de predação ou de contaminação microbiana, aleatoriamente na região distal do cacho, aos 75 e 87 dias após antese das flores pistiladas (DAA), no dia da abscisão (AB), e aos quatro e sete dias após colheita (DAH). A abscisão dos frutos nos cachos selecionados ocorreu, em média, aos 89 DAA. Para a amostragem do dia da abscisão, foi feita a limpeza na superfície do solo sob os cachos estudados e, após 24h, foram colhidos os frutos caídos nesse local. Para a amostragem pós-colheita, os frutos coletados no dia da abscisão foram levados para o laboratório, onde foram mantidos em bandeja de polietileno, a 25 °C, por quatro e sete dias.

Frutos intactos e seccionados transversalmente com serra manual foram observados e fotografados usando câmera digital (SX520HS, Canon, Manaus, Brasil) e câmera (AxioCam MRc, Zeiss, Gottingen, Alemanha) acoplada à estereomicroscópio (Stemi 508, Zeiss, Gottingen, Alemanha) para descrição e documentação da morfologia externa e interna.

4.3 Avaliações físico-químicas

A amostragem dos frutos foi realizada conforme descrito para avaliação morfológica. Os frutos foram avaliados quanto à colorimetria, firmeza, composição bromatológica, carotenoides, potencial hidrogeniônico (pH), acidez titulável (TA), sólidos solúveis (SS), razão SS/TA.

Para avaliação colorimétrica, cinco repetições de 26 frutos por tratamento foram amostradas aleatoriamente e avaliados de forma individual em três pontos distintos do exocarpo, usando colorímetro portátil (CR-400, Konica Minolta, Nova Jersey, Estados Unidos), com determinação no modelo CIE $L^*a^*b^*$, sendo que a coordenada L^* (coeficiente de luminosidade) apresenta valores na escala de 0 (totalmente preta) a 100 (totalmente branca). A coordenada a^* pode assumir valores de -80 (verde) a +100 (vermelho). A coordenada b^* pode variar de -50 (totalmente azul) a +70 (totalmente amarelo). Os parâmetros obtidos de a^* e b^* foram utilizados para a determinação dos índices Chroma (C^*) e Hue (h°), de acordo com as seguintes equações: $C^* = \sqrt{a^2+b^2}$ e $h^\circ = \text{tg}(a/b)$ (McGuire, 1992), sendo C^* um parâmetro quantitativo de intensidade de cor e h° um parâmetro qualitativo de cor (Pathare et al., 2013) de forma que o ângulo 0° indica a cor vermelha, 90° amarela, 180° verde, 270° azul (McGuire, 1992).

Para avaliação de firmeza, cinco repetições de 48 frutos por tratamento foram amostradas aleatoriamente e avaliados de forma individual, nos dois lados mais planos da sua região equatorial, utilizando a técnica de aplanção adaptada (Calbo e Nery, 1995, modificado), sendo os resultados expressos em N cm⁻². As massas fresca e seca da polpa foram quantificadas em cinco repetições de cinco frutos por tratamento, que foram despulpados manualmente, e a polpa de cada fruto pesada individualmente em balança analítica (AY220, Shimadzu, São Paulo, Brasil) antes e após a desidratação a 105 °C, por 24 h, em estufa de ar circulante (SX CR/42, Sterilifer, Diadema, Brasil). Os frutos frescos utilizados nas análises físicas foram despulpados e mantidos a -17 °C, por 120 dias, até a realização das demais análises. As polpas congeladas foram utilizadas para as análises químicas.

As análises de composição centesimal foram determinadas conforme preconizado pela *Association of Official Analytical Chemists* (AOAC, 2016). Para tanto, foram determinados os teores (%) de água na base fresca (FB, massa fresca fixa para todos os tratamentos) pela secagem direta em estufa (TE42D, Thelga, Belo Horizonte, Brasil) a 105 °C. Com a utilização da base seca (DB, massa seca fixa para todos os tratamentos), foram mensurados os teores (%) de lipídeos totais (TL) por extração direta em aparelho extrator de Soxhlet (MA 044/8/50, Marconi, Piracicaba, Brasil), proteínas totais (TP) pelo método de Kjeldahl clássico, cinzas (A) por incineração em mufla (2000F, Zezimaq, Contagem, Brasil) e carboidratos totais (TC) por meio da equação: $\% TC = 100 - [\% TL + \% TP + \% A]$.

A partir da massa seca da polpa por fruto (DM fruto⁻¹) e do teor de cada composto na DB, foi obtida a concentração de TC, TL, TP e A por fruto (fruto⁻¹), por meio das seguintes equações, respectivamente: $TC \text{ fruto}^{-1} = DM \text{ fruto}^{-1} * \% TC/100$; $TL \text{ fruto}^{-1} = DM \text{ fruto}^{-1} * \% TL/100$; $TP \text{ fruto}^{-1} = DM \text{ fruto}^{-1} * \% TP/100$; $A \text{ fruto}^{-1} = DM \text{ fruto}^{-1} * \% A/100$. Os resultados da concentração dos compostos por fruto foram expressos em mg fruto⁻¹. A extração dos carotenoides (α -caroteno, β -caroteno, δ -caroteno, γ -caroteno, licopeno) da polpa dos frutos foi realizada de acordo com o procedimento descrito por Rodriguez-Amaya (2001), sendo os extratos preparados com éter de petróleo sob abrigo de luz e oxigênio. A absorvância dos extratos foi medida por meio de espectrofotômetro UV-visível (UV-M51, Bell Engineering, Piracicaba, Brasil), sendo calculado o teor de carotenoides totais na base fresca (TCr 100g⁻¹ FB). A partir deste parâmetro e da massa fresca por fruto (FM fruto⁻¹), foi obtida a concentração de carotenoides totais por fruto (TCr fruto⁻¹), por meio da equação: $TCr \text{ fruto}^{-1} = FM \text{ fruto}^{-1} * TCr \text{ } 100g^{-1} \text{ FB}/100$. Os resultados de TCr fruto⁻¹ foram expressos em $\mu\text{g fruto}^{-1}$.

O pH, TA e teor de SS foram avaliados na base fresca (AOAC, 2016). O pH foi determinado utilizando-se pHmetro (PH 11, Hanna, Barueri, Brasil). A TA foi determinada por meio da titulação com solução de hidróxido de sódio (NaOH) 0,01N, usando como indicador a fenolftaleína e, em seguida, convertida para porcentagem de ácido cítrico. O teor de SS foi determinado por refratometria com refratômetro portátil (RT30 ATC, Instrutherm, São Paulo, Brasil) e expresso em %. A partir dos valores de SS e TA (mensurados neste trabalho), foi obtida a razão SS/TA.

Para todas as avaliações físico-químicas, foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado. Os dados quantitativos foram expressos em valor médio \pm erro padrão da média, submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5 % de probabilidade ($P < 0,05$).

4.4 Avaliações histoquímicas e ultraestruturais

Para a avaliação histoquímica, foram amostrados três frutos aos 42, 56 e 70 DAA, no dia da abscisão e aos quatro e sete DAH, conforme procedimento descrito para avaliação morfológica. Fragmentos do mesocarpo da região equatorial dos frutos foram fixados em solução de Karnovsky (Karnovsky, 1965), por 12 horas, sob vácuo, desidratados em série etílica (Jensen, 1962) e incluídos a frio em resina glicol-metacrilato (Leica Microsystems, Heidelberg, Alemanha) (Paiva et al., 2011). Secções transversais e longitudinais (5 μ m) foram obtidas em micrótomo rotativo (Atago, Tokyo, Japão) e submetidas aos seguintes testes: azul de toluidina pH 4.7 (O'Brien et al., 1964, modificado) para detecção de mucilagens e compostos fenólicos, solução de ácido periódico e reagente de Schiff (PAS) (Feder e O'Brien, 1968) para detecção de polissacarídeos neutros, reagente de Lugol (Johansen, 1940) para amido, sudan black B (Pearse, 1980, modificado) para compostos lipofílicos, xylidine ponceau (XP) (Vidal, 1970) para proteínas. A documentação foi realizada em fotomicroscópio (AxioCam/AxioVision LE, Zeiss, Oberkochen, Alemanha).

Para avaliação ultraestrutural, foram amostrados fragmentos do mesocarpo da região equatorial dos frutos, nos intervalos de tempo descritos para avaliação histoquímica. O material foi fixado em solução de Karnovsky (Karnovsky, 1965), pH 7,3, pós-fixado em tetróxido de ósmio 1 % (tampão fosfato 0.1 M, pH 7.2), desidratado em série de acetona, embebido em resina Araldite (Leica Microsystems, Heidelberg, Alemanha) e seccionados em ultramicrótomo (UC6, Leica Microsystems, Heidelberg, Alemanha). Secções tangenciais ultrafinas (50 nm) foram tratadas com acetato de uranila e citrato de chumbo (Roland, 1978) e examinadas em microscópio eletrônico de transmissão (Tecnai G2-20-SuperTwin, FEI Company, Eindhoven, Holanda); as imagens foram capturadas digitalmente a 200 kV.

5 Resultados

5.1 Morfologia

A polpa dos frutos de *B. capitata* apresentou, aos 75 DAA, exocarpo de coloração verde clara, mesocarpo verde-limão na periferia, esbranquiçado na porção mediana e amarelo-claro no interior (Fig. 1a). Os frutos apresentaram aspecto similar aos 87 DAA e no evento da abscisão (em média 89 DAA), sendo que neste intervalo de tempo, os frutos exibiam o diâmetro máximo, exocarpo e mesocarpo de aspecto amarelo alaranjado e succulento (Fig. 1b). Aos quatro DAH, os frutos apresentaram tonalidade amarelo alaranjada intensa e murcha na região distal e proximal (Fig. 1c). Aos sete DAH, os frutos apresentaram aspecto alaranjado claro, murcho e corrugado (Fig. 1d).

5.2 Avaliação físico-química

Os valores de L* indicaram exocarpo com aumento da luminosidade (transição para coloração mais clara) até os 87 DAA, seguida de estabilização na abscisão; aos quatro e sete DAH, houve redução da luminosidade (transição para coloração mais escura) do exocarpo em relação ao ponto de abscisão (Fig. 2a). Tendo em vista a coordenada a*, aos 75 DAA, predominava-se a cor verde-clara, que foi reduzida até os quatro DAH (Fig. 2b). Concomitantemente, observando-se a coordenada b*, a cor amarela se intensificou a partir dos 87 DAA com declínio aos sete DAH (Fig. 2c). O C* elevou-se entre os 75 DAA

(baixa saturação/intensidade) até os quatro DAH (alta saturação/intensidade), decrescendo aos sete DAH (baixa saturação/intensidade) (Fig. 2d). A redução do h^0 até os sete DAH revelou a transição da cor esverdeada (aos 75 DAA) para amarelada (aos 87 DAA) e, posteriormente, para alaranjada (a partir da abscisão até sete DAH) (Fig. 2e).

Evidenciou-se a maior firmeza dos frutos aos 75 DAA, ocorrendo decréscimo abrupto aos 87 DAA e na abscisão (Fig. 3). A partir daí, ocorreu pequena redução na firmeza aos quatro e sete DAH (Fig. 3). A polpa apresentou elevados teores de água (na base fresca) até os quatro DAH; ocorreu estabilização aos 75 e 87 DAA, seguida de leve redução na abscisão e aos quatro DAH e redução pronunciada aos sete DAH (Fig. 4a). A massa seca da polpa por fruto elevou-se até a abscisão, decrescendo até os sete DAH (Fig. 4b). A polpa dos frutos em abscisão constituiu-se de 18,87 % \pm 0,45 de massa seca (teor na base fresca), 76,70 % \pm 0,46 de carboidratos, 15,51 % \pm 0,22 de lipídios, 2,99 % \pm 0,17 de proteínas, 4,87 % \pm 0,24 de cinzas (minerais) (teores de compostos na base seca) e 3727,61 μ g/100 g FB \pm 14,64 de carotenoides totais (dados não apresentados).

O conteúdo de carboidratos totais por fruto aumentou acentuadamente até a abscisão, decrescendo até os sete DAH (Fig. 4c). A concentração de lipídios por fruto aumentou até a abscisão, estabilizou aos quatro DAH e reduziu aos sete DAH (Fig. 4d). O conteúdo de proteínas por fruto elevou-se até a abscisão, com estabilização aos quatro DAH e decréscimo aos sete DAH (Fig. 4e). A concentração de cinzas por fruto elevou-se até os 87 DAA, decrescendo levemente na abscisão e de forma pronunciada aos quatro e sete DAH (Fig. 4f). A concentração de carotenoides totais por fruto se elevou até a abscisão, reduzindo aos quatro e sete DAH (Fig. 5). As frações de carotenoides (α -caroteno, β -caroteno, δ -caroteno, γ -caroteno, licopeno) (dados não apresentados) apresentaram o mesmo comportamento relatado para os carotenoides totais.

Os valores de pH elevaram-se até os sete DAH (Fig. 6a). A TA apresentou tendência ao decréscimo até os quatro DAH, seguida de aumento aos sete DAH (Fig. 6b). O teor de SS manteve-se em progressiva elevação a partir dos 75 DAA, com aumento mais pronunciado aos sete DAH (Fig. 6c). A razão SS/TA aumentou até os quatro DAH, seguido de decréscimo aos sete DAH (Fig. 6d).

5.3 Histoquímica

Em todos os tempos amostrados, o mesocarpo de *B. capitata* apresentou tecido parenquimático, com células de dimensões variadas, intercalado por feixes vasculares com bainha de fibras esclerenquimáticas e feixes de fibras (Fig. 7a-f). Entre os 42 DAA até à abscisão, evidenciou-se aumento no acúmulo de mucilagem (Fig. 7a-c). Ocorreu redução do acúmulo de mucilagem nas células parenquimáticas aos quatro e sete DAH, nos quais se avolumam os espaços intercelulares (Fig. 7e, f).

Aos 42 DAA, as células mesocárpicas acumularam compostos fenólicos em vacúolos no parênquima (Fig. 8a) e mucilagem associada às ráfides em vacúolos nos idioblastos rafídicos (Fig. 8b); não foram observadas reservas de amido (Fig. 8c) e de lipídios (Fig. 8d), o que semelhantemente ocorreu aos 56 DAA (Fig. 8e-h). Nesta fase, observou-se acúmulo de mucilagem nos vacúolos de células parenquimáticas (Fig. 8e-f) e das cavidades secretoras (Fig. 8f), e de proteínas associadas às ráfides nos idioblastos rafídicos e na periferia de células parenquimáticas (dados não apresentados). Aos 70 DAA,

além de mucilagem e fenólicos em vacúolos (Fig. 8i-j), as células parenquimáticas continham grãos de amido (Fig. 8k) e gotas lipídicas (Fig. 8l).

Na abscisão, ocorreu redução de fenólicos, elevado acúmulo de mucilagem em vacúolos nas células do parênquima (Fig. 8m-n) e nos idioblastos rafídicos (Fig. 8n), havendo também amido (Fig. 8o), lipídios (Fig. 8p) e pequena quantidade de proteínas (dados não apresentados) nas células parenquimáticas. Aos quatro DAH, evidenciou-se maior número de idioblastos contendo fenólicos, além de mucilagem nos vacúolos de células parenquimáticas (Fig. 8q) e das cavidades (Fig. 8r), grãos de amido (Fig. 8s) e gotas lipídicas no parênquima (Fig. 8t). Aos sete DAH, as células parenquimáticas apresentaram paredes sinuosas e em lise, liberando a secreção mucilagínosa para os espaços intercelulares (Fig. 8u); evidenciou-se mucilagem nas cavidades secretoras (Fig. 8v), acúmulo de amido (Fig. 8w) e de lipídios no parênquima (Fig. 8x).

5.4 Ultraestrutura

Aos 42 DAA, as células parenquimáticas do mesocarpo apresentaram paredes primárias delgadas (Fig. 9a). O citoplasma denso e periférico continha vesículas oriundas de dictiossomos com secreção péctica, que se fundiam à membrana plasmática, várias organelas, como mitocôndrias com cristas desenvolvidas (Fig. 9a) e cloroplastos com tilacoides bem desenvolvidos (Fig. 9a-b), e reduzida quantidade de proteínas dispersas na periferia do citossol (Fig. 9c). Evidenciou-se vacúolo volumoso e central, contendo substâncias de aspecto floculado (mucilagem) e compostos fenólicos (Fig. 9a, c). Aos 56 DAA, as células mesocárpicas exibiam citoplasma com dictiossomos (Fig. 9d), plastídios em transição para cromoplastos (Fig. 9d-e) associados a mitocôndrias e ribossomos (Fig. 9e), vacúolos ricos em fenólicos na periferia celular e espaços intercelulares proeminentes (Fig. 9f).

Aos 70 DAA, evidenciaram-se paredes celulares mais eletrondensas (Fig. 9g-i). Os dictiossomos eram pouco numerosos e estavam distribuídos aleatoriamente na periferia das células, apresentando cisternas compactas emitindo vesículas em direção à membrana plasmática (Fig. 9g). Havia cromoplastos (Fig. 9h), gotas lipídicas (Fig. 9h-i) e espaços intercelulares conspícuos (Fig. 9i). No evento da abscisão, o parênquima mesocárpico apresentou lamela mediana enfraquecida e conspícua redução da eletrondensidade das paredes celulares, que se mostraram de aspecto desorganizado (frouxo), fibrilar e sinuoso (Fig. 9j-l). O protoplasto apresentou retração incipiente (Fig. 9j-l), cromoplastos, gotas lipídicas (Fig. 9j) e amiloplastos (Fig. 9l).

Após a colheita, o estresse gerado pela senescência dos frutos foi revelado pelos danos severos às células do mesocarpo. Aos quatro DAH, ocorreu ampliação dos espaços intercelulares por degradação da lamela mediana e perda da integridade da parede celular, com numerosas lises (Fig. 9m-n); houve forte retração do protoplasto, frequente desintegração da membrana plasmática (Fig. 9n), de amiloplastos (Fig. 9n-o) e de mitocôndrias (cristas degradadas) (Fig. 9o). Aos sete DAH, foram observadas paredes celulares muito sinuosas, em progressivo afrouxamento e desintegração, dissolução da lamela mediana (Fig. 9p-r), havendo acúmulo de compostos pécticos e fenólicos nos espaços intercelulares (Fig. 9q). Ocorreu progressão na retração e colapso do protoplasto (Fig. 9p-q), que se apresentou pouco denso, tendo se degradado a maior parte das organelas, restando poucas mitocôndrias em notável desintegração (Fig. 9q).

Foram visualizados resíduos de fenólicos (extravasados dos vacúolos) no protoplasto, além de membranas (plasmática e tonoplasto) colapsadas (Fig. 9q-r).

6 Discussão

O fruto de *B. capitata* é peculiar, pois a polpa apresenta suco de sabor ácido-doce e textura fibrosa e mucilaginosa. O sabor do suco é decorrente do acúmulo de ácidos orgânicos e de açúcares nos vacúolos das células parenquimáticas. A textura da polpa se deve à abundância de feixes de fibras, bainha de fibras nos feixes vasculares e de mucilagem nos vacúolos, em células parenquimáticas, e também em cavidades e espaços intercelulares no mesocarpo. O modelo citológico com os principais eventos dos processos de maturação e senescência das células parenquimáticas do mesocarpo de *B. capitata* estão apresentados na Fig. 10.

6.1 Relação entre aspectos físico-químicos e citológicos da maturação e senescência do mesocarpo

Atributos físicos, como cor e firmeza, fornecem indicativos dos estádios de maturação dos frutos de *B. capitata* e estão relacionados a aspectos citológicos. A definição de fases de maturação a partir da coloração dos frutos tem se mostrado útil para *B. capitata* (Aguiar et al., 2014), outras palmeiras (Santelli et al., 2006; Schex et al., 2018) e espécies de diversas famílias (Saladié et al., 2007; Rimkeeree e Charoenrein, 2014; Lima et al., 2015). Nossos resultados revelam que as alterações na cor do exocarpo e do mesocarpo de *B. capitata* de verde-claro, aos 75 DAA, a amarelo alaranjado, no momento da abscisão, estão relacionadas à dinâmica dos plastídios, com conversão de cloroplastos em cromoplastos, degradação da clorofila e acúmulo de carotenoides (Fig. 10), um padrão conhecido para frutos carnosos (Bianchetti et al., 2018; Jia et al., 2020). A polpa dos frutos maduros de *B. capitata* é considerada fonte nutricional de carotenoides, principalmente, β -caroteno (Genovese et al., 2008; Faria et al., 2011; Pereira et al., 2013). As alterações na coloração da polpa durante a pós-colheita, por sua vez, estão associadas ao progressivo colapso no citoplasma, com redução no conteúdo de carotenoides.

O padrão de redução da firmeza durante a maturação e senescência da polpa de *B. capitata* (Fig. 3), foi reportado para frutos carnosos, como da palmeira *Syagrus oleracea* (Mart.) Becc. (Santelli et al., 2006), e é devido à desestruturação das paredes celulares e da lamela mediana (Ortiz et al., 2010; Santos et al., 2019; Posé et al., 2019; Rongkaumpan et al., 2019; Zhang et al., 2020). Este processo também pode decorrer da redução da pressão de turgor nos tecidos devido ao decréscimo do teor de água na polpa, o que evidenciamos (em maior proporção, aos sete DAH) e também foi descrito para frutos de *S. oleracea* (Santelli et al., 2006). Por outro lado, o mesocarpo de *B. capitata* é notadamente rico em fibras (Fig. 7a-f), o que influencia seu padrão de maturação e senescência. A textura fibrosa contribui para evitar o seu amolecimento extremo (“derretimento”) no período pós-colheita, ocorrido em frutos de *Prunus persica* var. *nucipersica* (Suckow) C.K.Schneid. (Rosaceae) (Ortiz et al., 2010).

A coincidência da maturação fisiológica da polpa de *B. capitata* (máximo de massa seca) com a abscisão está relacionada ao pico de acúmulo de reservas (Fig. 10), como também descrito para a palmeira *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Mazzotini-dos-Santos et al., 2015). Esta condição define a abscisão (em média aos 87 DAA) como o ponto de colheita dos frutos, considerando sua maior

riqueza nutricional. Durante o período pós-colheita, o decréscimo da massa seca da polpa por fruto de *B. capitata*, exposto no presente estudo, está relacionado ao consumo dos compostos energéticos (especialmente carboidratos) na respiração e à degradação da estrutura celular decorrentes da senescência (Yang et al., 2014; Cosme Silva et al., 2017; Zhang et al., 2020).

Altos teores de carboidratos e alta acidez caracterizam o suco da polpa de *B. capitata* e a relação SS/TA é indicador da maturação e senescência do mesocarpo. A acidez do suco da espécie está relacionada à concentração de ácidos orgânicos, especialmente ácido ascórbico (Faria et al., 2008; Genovese et al., 2008; Pereira et al., 2013), compostos armazenados principalmente nos vacúolos. Durante a maturação, ocorre redução parcial da acidez, o que está relacionado à redução do volume dos vacúolos, concomitante à deposição de reservas (Fig. 10), ou ainda, pode ser decorrente da utilização de ácidos orgânicos como substrato respiratório (Batista-Silva et al., 2018). Este processo é comum para frutos carnosos (Brummell, 2006; Goulao e Oliveira, 2008; Amira et al., 2011) e foi relatado para *B. capitata* por Aguiar et al. (2014). No entanto, a acidez remanescente no momento da abscisão ainda é bastante elevada, quando comparada àquela do fruto da palmeira *Phoenix dactylifera* L. (Amira et al., 2011).

Ao longo da maturação, o aumento no teor de SS na polpa dos frutos de *B. capitata*, (Fig 5c e Aguiar et al., 2014), está relacionado à degradação do amido em sacarose (Simão et al., 2008). Além disso, a degradação das paredes celulares, durante a maturação, também contribui para o aumento nos níveis de açúcares e de outros compostos primários no mesocarpo de drupas (Canton et al., 2020). Este processo reflete na elevação da razão SS/TA, ao longo da maturação, a qual, no entanto, ainda permanece baixa na ocasião da abscisão (conforme também mostrado por Pereira et al., 2013) e se traduz no sabor ácido-doce, típico de frutos maduros de *B. capitata*. A baixa razão SS/TA limita o consumo *in natura* do fruto da espécie e favorece sua utilização agroindustrial (Moura et al., 2010; Pereira et al., 2013).

A elevação da TA, aos sete DAH (Fig. 10), pode estar relacionada à produção de ácidos orgânicos na fermentação espontânea observada em frutos senescentes da palmeira *Euterpe oleracea* Mart. (Aguiar et al., 2013). Além disso, esse aumento da TA pode decorrer da liberação de ácidos galacturônicos a partir da hidrólise de constituintes das paredes celulares (principalmente pectinas), evidenciado para espécies de outras famílias, como *Caryocar brasiliense* Cambess. (Caryocaraceae) (Oliveira et al., 2017). Em outra via, a ampliação do catabolismo do amido (Fig. 10) contribui para a elevação de SS e da relação SS/TA durante a senescência. É importante destacar que, ao contrário do padrão geral para frutos carnosos, no caso da polpa ácido-doce de *B. capitata*, os valores máximos da razão SS/TA não correspondem aos pontos de maior valor nutricional, mas estão associados à senescência.

6.2 Aspectos ultraestruturais da maturação e senescência do mesocarpo

O mesocarpo de *B. capitata* acumula nas células parenquimáticas principalmente carboidratos (mucilagem e amido), lipídios e fenólicos, cuja deposição varia ao longo do desenvolvimento do fruto (Fig. 10). Até os 56 DAA, ocorre principalmente acúmulo de compostos fenólicos e mucilagem nos vacúolos e de carotenoides (menos intensamente) nos plastídios, os quais se encontram em transição para cromoplastos. Nestas organelas de células mesocárpicas da palmeira *Bactris gasipaes* Kunth, foi registrado o acúmulo de carotenoides depositados em glóbulos lipídicos (Hempel et al., 2014). A deposição de amido e lipídios caracteriza o início da maturação do mesocarpo, a partir dos 70 DAA (no final do

desenvolvimento do fruto), conforme descrito para a palmeira *A. aculeata* (Mazzotini-dos-Santos et al., 2015). O metabolismo relacionado à deposição de reservas está associado a mudanças ultraestruturais nas células parenquimáticas do mesocarpo, como aumento de dictiossomos, mitocôndrias, plastídios e de compostos lipofílicos indicados no presente trabalho (até os 70 DAA) e em frutos de *Annona squamosa* L. (Annonaceae) (Santos et al., 2019). Os dictiossomos (observados até aos 70 DAA) também podem estar relacionados com o aspecto mais eletrondenso das paredes celulares até esse tempo, visto que a síntese e o transporte de componentes da matriz, como pectato de cálcio e glicoproteínas, dependem destas organelas (Keegstra, 2010; Silveira et al., 2020; Souza et al., 2020). As mitocôndrias estão envolvidas nas alterações metabólicas durante a maturação de frutos, suprimindo a demanda de ATP para as reações de biossíntese das macromoléculas de reserva (Perotti et al., 2014).

O ponto de abscisão dos frutos de *B. capitata* está relacionado ao enfraquecimento das paredes celulares (aspecto fibrilar) e da lamela mediana (Fig. 10), o que ocorre, comumente, em frutos carnosos, como de *P. persica* var. *nucipersica* (Goulao e Oliveira, 2008; Ortiz et al., 2010; Posé et al., 2019). A desintegração da lamela mediana foi sugerida como precursora da separação celular no parênquima dos frutos de *Fragaria vesca* L. (Rosaceae), promovendo a abscisão destes no final do desenvolvimento (Zhang et al., 2020). Assim como relatamos (no momento da abscisão), as sinuosidades nas paredes celulares e a abundância de amiloplastos e cromoplastos (Fig. 10) foram registradas em células mesocárpicas de frutos completamente maduros das palmeiras *Chamaedorea seifrizii* Burret (Thadeo et al., 2015) e *B. gasipaes* (Hempel et al., 2014), respectivamente. Além disso, nossos resultados mostram a redução no acúmulo de compostos fenólicos nos vacúolos, nesse tempo, o que também foi apontado para frutos carnosos de outras famílias, como *Rubus chingii* Hu (Rosaceae), tornando os frutos maduros menos adstringentes e mais saborosos (Li et al., 2021).

A senescência do mesocarpo de *B. capitata* é caracterizada por profundas mudanças ultraestruturais. As células parenquimáticas apresentam progressivo afrouxamento e desintegração das paredes celulares, dissolução da lamela mediana e ampliação dos espaços intercelulares (contendo mucilagem e fenólicos). Ocorre retração e colapso do protoplasto com degradação das membranas (plasmática e tonoplasto) e das organelas (inclusive mitocôndrias) (Fig. 10). A degradação da lamela mediana e o afrouxamento das paredes celulares aumentam os espaços intercelulares e, conseqüentemente, reduzem a extensão de adesão intercelular, o que foi demonstrado também em frutos em pós-colheita de espécies de diversas famílias, como *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae) (Carrillo-López et al., 2002) e *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae) (Rongkaumpan et al., 2019).

A retração do protoplasto e a desintegração de organelas já foram constatados em frutos completamente maduros de *F. vesca* (antes do estoque pós-colheita) (Zhang et al., 2020). A degradação das mitocôndrias (como apontamos) pode resultar do dano oxidativo às proteínas dessa organela, desencadeando sua disfunção e acelerando a senescência do fruto (Tian et al., 2013). Conforme mostramos, o acúmulo de compostos fenólicos e colapso das membranas (no período de pós-colheita) também sinalizam esse estresse oxidativo associado à senescência (Toivonen, 2004; Toivonen e Stan, 2004; Mohamed et al., 2017). A liberação de mucilagem nos espaços intercelulares (demonstrada aqui, aos sete DAH) (Fig. 10) decorre do colapso das membranas e lises nas paredes. Além disso, parte da mucilagem/compostos pécticos liberada nesses espaços pode ser oriunda da solubilização das pectinas (no processo de desestruturação das paredes celulares) relatada para frutos carnosos, como de *P. persica*

var. *nucipersica* (Ortiz et al., 2010) e *M. indica* (Rongkaumpan et al., 2019), pois as mucilagens contêm polissacarídeos pécticos (Yapo, 2011), reforçando o papel das paredes celulares na dinâmica de compostos em frutos de *B. capitata*.

7 Conclusões

A maturidade fisiológica da polpa (máximo de massa seca) de *B. capitata* é alcançada no momento da abscisão (= ponto de colheita), em média aos 89 DAA, sendo revelada pelo pico de deposição de reservas (mucilagem, açúcares e ácidos orgânicos no vacúolo, amido e carotenoides em plastídios, lipídios e proteínas no citossol). Os frutos maduros exibem aspecto amarelo alaranjado (máximo acúmulo de carotenoides), suculento (elevado teor de água), fibroso e macio (enfraquecimento da lamela mediana e das paredes celulares), reduzido acúmulo de compostos fenólicos nos vacúolos e aumento dos SS (degradação do amido em açúcares). A senescência da polpa é sinalizada pela profunda redução da firmeza (progressivo afrouxamento e desintegração das paredes celulares, dissolução da lamela mediana e ampliação dos espaços intercelulares), declínio da massa seca (redução dos componentes nutricionais, especialmente carboidratos) e maior acúmulo de compostos fenólicos. A polpa senescente apresenta coloração alaranjada (progressivo colapso no protoplasto, com redução no conteúdo de carotenoides), declínio da TA, elevação dos SS e da razão SS/TA. Os frutos de *B. capitata* são perecíveis em condições ambientais (a 25 °C), devendo ser consumidos ou processados próximo ao momento da abscisão.

8 Referências

- Aguiar, F., Menezes, V., Rogez, H., 2013. Spontaneous postharvest fermentation of açai (*Euterpe oleracea*) fruit. *Postharvest Biol. Tec.* 86, 294-299. <http://dx.doi.org/10.1016/j.postharvbio.2013.07.015>
- Aguiar, M.C.S., Silvério, F.O., Pinho, G.P., Lopes, P.S.N., Fidêncio, P.H., Ventura, S.J., 2014. Volatile compounds from fruits of *Butia capitata* at different stages of maturity and storage. *Food Res. Int.* 62, 1095-1099. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2014.05.039>
- Amira, E.A., Guido, F., Behija, S.E., Manel, I., Nesrine, Z., Ali, F., Mohamed, H., Noureddine, H.A., Lotfi, A., 2011. Chemical and aroma volatile compositions of date palm (*Phoenix dactylifera* L.) fruits at three maturation stages. *Food Chem* 127 (2011) 1744–1754. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2011.02.051>
- AOAC, 2016. Official methods of analysis of Association of Official Analytical Chemistry International, 20th. ed. AOAC International, Rockville.
- Baker, W.J., Dransfield, J., 2016. Beyond *Genera Palmarum*: progress and prospects in palm systematics. *Bot. J. Linn. Soc.* 182, 207-233. <https://doi.org/10.1111/boj.12401>
- Barreto, L.C., Magalhães, A.L.L., Takahashi, J.A., Garcia, Q.S., 2016. Dynamic of reserve compounds of mesocarp and seeds of macaw palm (*Acrocomia aculeata*) submitted to different storage conditions. *Trees* 30, 1945–1952. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1423-4>

- Batista-Silva, W., Nascimento, V.L., Medeiros, D.B., Nunes-Nesi, A., Ribeiro, D.M., Zsögön, A., Araújo, W.L., 2018. Modifications in Organic Acid Profiles During Fruit Development and Ripening: Correlation or Causation? *Front. Plant Sci.* 9, 1-20. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01689>
- Ben-Amor, R., Dhouibi, M.H., Aguayo, E., 2016. Hot water treatments combined with cold storage as a tool for *Ectomyelois ceratoniae* mortality and maintenance of Deglet Noor palm date quality. *Postharvest Biol. Technol.* 112, 247–255. <http://dx.doi.org/10.1016/j.postharvbio.2015.09.005>
- Ben-Zvi, R., Ignat, T., Alchanatis, V., Hoffman, A., Borochoy-Neori, H., Immerman, A., Schmilovitch, Z., 2017. New post-harvest approach for high quality fresh 'Medjool' date. *Postharvest Biol. Technol.* 124, 35–44. <http://dx.doi.org/10.1016/j.postharvbio.2016.09.004>
- Bianchetti, R.E., Lira, B.S., Monteiro, S.S., Demarco, D., Purgatto, E., Rothan, C., Rossi, M., Freschi, L., 2018. Fruit-localized phytochromes regulate plastid biogenesis, starch synthesis, and carotenoid metabolism in tomato. *J. Exp. Bot.* 69, 3573–3586. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery145>
- Bobrov, A.V.F.C., Dransfield, J., Romanov, M.S., Romanova, E.S., 2012. Gynoecium and fruit and development in *Eugeissona* (Calamoideae: Areaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 168, 377-394. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01213.x>
- Brummell, D.A., 2006. Cell wall disassembly in ripening fruit. *Funct. Plant Biol.*, 33, 103-119. <https://doi.org/10.1071/FP05234>
- Calbo, A.G., Nery, A.A., 1995. Medida de firmeza em hortaliças pela técnica de aplanção. *Hortic. Bras.* 13, 14-18.
- Canton, M., Drincovich, M.F., Lara, M.V., Vizzotto, G., Walker, R.P., Famiani, F., Bonghi, C., 2020. Metabolism of stone fruits: reciprocal contribution between primary metabolism and cell wall. *Front. Plant Sci.* 11, 1-10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01054>
- Carrillo-López, A., Cruz-Hernández, A., Cárabaz-Trejo, A., Guevara-Lara, F., Paredes-López, O., 2002. Hydrolytic activity and ultrastructural changes in fruit skins from two prickly pear (*Opuntia* sp.) varieties during storage. *J. Agric. Food Chem.* 50, 1681-1685. <https://doi.org/10.1021/jf011195c>
- Cosme Silva, G.M., Silva, W.B., Medeiros, D.B., Salvador, A.R., Cordeiro, M.H.M., Silva, N.M., Santana, D.B., Mizobutsi, G.P., 2017. The chitosan affects severely the carbon metabolism in mango (*Mangifera indica* L. cv. Palmer) fruit during storage. *Food Chem.* 237, 372–378. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2017.05.123>
- Evaristo, A.B., Grossi, J.A.S., Pimentel, L.D., Goulart, S.M., Martins, A.D., Santos, V.L., Motoike, S., 2016. Harvest and post-harvest conditions influencing macauba (*Acrocomia aculeata*) oil quality attributes. *Ind. Crop. Prod.* 85, 63–73. <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.02.052>

- Faria, J.P., Almeida, F., Silva, L.C.R., Vieira, R.F., Agostini-Costa, T.S., 2008. Caracterização da polpa do coquinho-azedo (*Butia capitata* var *capitata*). Rev. Bras. Frutic. 30, 827-829. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452008000300045>
- Faria, J.P., Siqueira, E.M.A., Vieira, R.F., Agostini-Costa, T.S., 2011. Fruits of *Butia capitata* (Mart.) Becc as good sources of β -carotene and provitamina. Rev. Bras. Frutic. 33, 612-617. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452011000500084>
- Feder, N., O'Brien, T.P., 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. Am. J. Bot. 55, 123-142. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1968.tb06952.x>
- Genovese, M.I., Pinto, M.D.S., Gonçalves, A.E.D.S.S., Lajolo, F.M., 2008. Bioactive Compounds and antioxidant capacity of exotic fruits and commercial frozen pulps from Brazil. Food Sci. Tech. Int. 14, 207–214. <https://doi.org/10.1177/1082013208092151>
- Goulao, L.F., Oliveira, C.M., 2008. Cell wall modification during fruit ripening: when a fruit is not the fruit. Trends Food Sci. Technol. 19, 4-25. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2007.07.002>
- Hamza, H., Mrabet, A., Jiménez-Araujo, A., 2016. Date palm parthenocarpic fruits (*Phoenix dactylifera* L.) cv. Deglet Nour: chemical characterization, functional properties and antioxidant capacity in comparison with seeded fruits. Sci. Hort. 211, 352–357. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2016.09.031>
- Heiden, G., Ellert-Pereira, P.E., Eslabão, M.P., 2020. *Butia* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB15704> (accessed 02 June 2021).
- Hempel, J., Amrehn, E., Quesada, S., Esquivel, P., Jiménez, V.M., Heller, A., Carle, R., Schweiggert, R.M., 2014. Lipid-dissolved γ -carotene, β -carotene, and lycopene in globular chromoplasts of peach palm (*Bactris gasipaes* Kunth) fruits. Planta 240,1037–1050. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2121-3>
- Jensen, W.A., 1962. Botanical histochemistry: principles and practices. W.H. Freeman, San Francisco.
- Johansen, D.A., 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Jia, T., Cheng, Y., Khan, I., Zhao, X., Gu, T., Hu, X., 2020. Progress on Understanding Transcriptional Regulation of Chloroplast Development in Fleshy Fruit. Int. J. Mol. Sci. 21, 1-14. <https://doi.org/10.3390/ijms21186951>
- Karnovsky, M.J., 1965. A formaldehyde–glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. J. Cell. Biol. 27, 137-138.
- Keegstra, K., 2010. Plant cell walls. Plant Physiol. 154, 483-486. <https://doi.org/10.1104/pp.110.161240>
- Li, X., Sun, J., Chen, Z., Jiang, J., Jackson, A., 2021. Characterization of carotenoids and phenolics during fruit ripening of Chinese raspberry (*Rubus chingii* Hu). RSC Adv. 11, 10804–10813. <https://doi.org/10.1039/D0RA10373J>

Lima, J.P., Rodrigues, L.F., Monteiro, A.G.D.P., Vilas Boas, E.V.B., 2015. Climacteric pattern of mangaba fruit (*Hancornia speciosa* Gomes) and its responses to temperature. *Sci. Hortic.* 197, 399-403. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.059>

Lopes, R.M., Silva, J.P., Vieira, R.F., Silva, D.B., Gomes, I.S., Agostini-Costa, T.S., 2012. Composição de ácidos graxos em polpa de frutas nativas do cerrado. *Rev. Bras. Frutic.* 34, 635-640. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452012000200041>

Lorenzi, H., 2010. Brazilian flora: Arecaceae (palms). Instituto Plantarum, Nova Odessa.

Mazzottini-dos-Santos, H.C., Ribeiro, L.M., Mercadante-Simões, M.O., Sant'Anna-Santos, B.F., 2015. Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits in *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits. *Trees* 29, 199-214. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1104-0>

McGuire, R.G., 1992. Reporting of Objective Color Measurements. *HortScience* 27, 1254- 1255. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.27.12.1254>

Mohamed, N.T.S., Ding, P., Ghazali, H.M., Kadir, J., 2017. Biochemical and cell wall ultrastructural changes in crown tissue of banana (*Musa* AAA 'Berangan') fruit as mediated by UVC irradiation against crown rot fungal infection. *Postharvest Biol. Technol.* 128, 144–152. <http://dx.doi.org/10.1016/j.postharvbio.2017.02.004>

Mota, C.S., Corrêa, T.R., Grossi, J.A.S., Castricini, A., Ribeiro, A.S., 2011. Exploração sustentável da macaúba para produção de biodiesel: colheita, pós-colheita e qualidade dos frutos. *Inf. Agropec.* 32, 41-51.

Moura, R.C., Lopes, P.S.N., Brandão Junior, D.S., Gomes, J.G., Pereira, M.B., 2010. Biometria de frutos e sementes de *Butia capitata* (Mart.) Beccari (Arecaceae), em vegetação natural no norte de Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotrop.* 10, 415-419.

O'Brien, T.P., Feder, N., Mccully, M.E., 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59, 367-373. <https://doi.org/10.1007/BF01248568>

Oliveira, M.N.S., Lopes, P.S.N., Mercadante-Simões, M.O., Pereira, E. G., Ribeiro, L.M., 2017. Post-harvest quality of pequi (*Caryocar brasiliense* Camb.) collected from the plant or after naturally falling off and subjected to slow and quick freezing. *Rev. Bras. Frutic.*, 39, 1-8. <http://dx.doi.org/10.1590/0100-29452017768>

Ortiz, A., Seymour, G.B., Tucker, G.A., Lara, I., 2010. Cell wall disassembly during the melting phase of softening in 'Snow Queen' nectarines. *Postharvest Biol. Technol.* 58, 88-92. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2010.05.013>

Paiva, E.A.S., Pinho, S.Z., Oliveira, D.M.T., 2011. Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: Chiarini-Garcia, H., Melo, R.C.N. (Eds.), *Light microscopy: methods and protocols*. Springer Humana Press, New York, pp. 37-49.

Pathare, P.B., Opara, U.L., Al-Said, F.A.J., 2013. Colour Measurement and Analysis in Fresh and Processed Foods: A Review. *Food Bioprocess. Technol.* 6, 36–60. <https://doi.org/10.1007/s11947-012-0867-9>

Pearse, A.G.E., 1980. *Histochemistry theoretical and applied*. Churchill Livingstone, Edinburgh.

Pereira, M.C., Steffens, R.S., Jablonski, A., Hertz, P.F., Rios, A.O., Vizzotto, M., Flôres, S.H., 2013. Characterization, bioactive compounds and antioxidant potential of three brazilian fruits. *J. Food Compos. Anal* 29, 19-24. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jfca.2012.07.013>

Pereira, G.S.L., Braga, R.N., Souza, H.F., Oliveira, M.L.P., Lima, J. P., Vieira, C.R., 2017. Análises físico-químicas e tecnológicas em massa alimentícia fresca incorporada de farinha de coquinho-azedo (*Butia capitata*). *Cad. Ciênc. Agr.* 9, 01-05.

Perotti, V.E., Moreno, A.S., Podestá, F.E., 2014. Physiological aspects of fruit ripening: the mitochondrial connection. *Mitochondrion* 17, 1–6. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mito.2014.04.010>

Posé, S., Paniagua, C., Matas, A.J., Gunning, A.P., Morris, V.J., Quesada, M.A., Mercado, J.A., 2019. A nanostructural view of the cell wall disassembly process during fruit ripening and postharvest storage by atomic force microscopy. *Trends Food Sci. Technol.* 87, 47-58. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2018.02.011>

Prada, F., Ayala-Diaz, I.M., Delgado, W., Ruiz-Romero, R., Romero, H.M., 2011. Effect of fruit ripening on content and chemical composition of oil from three oil palm cultivars (*Elaeis guineensis* Jacq.) grown in Colombia. *J. Agric. Food Chem.* 59, 10136–10142. <https://doi.org/10.1021/jf201999d>

Reis, S.B., Mello, A.C.M.P., Oliveira, D.M.T., 2017. Pericarp formation in early divergent species of Arecaceae (Calamoideae, Mauritiinae) and its ecological and phylogenetic importance. *Plant Syst. Evol.* 303, 675-687. <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1399-6>

Rimkeeree, K., Charoenrein, S., 2014. Effect of Cultivar and Ripening Stage on Quality and Microstructure of Frozen Mangoes (*Mangifera indica* Linn.). *Int. J. Food Prop.* 17, 1093–1108. <https://doi.org/10.1080/10942912.2012.698342>

Río, J.C., Evaristo, A.B., Marques, G., Martín-Ramos, P., Martín-Gil. J., Gutiérrez, A., 2016. Chemical composition and thermal behavior of the pulp and kernel oils from macauba palm (*Acrocomia aculeata*) fruit. *Ind. Crop Prod* 84, 294–304. <http://dx.doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.02.018>

Rodriguez-Amaya, D.B., 2001. *A guide to carotenoid analysis in foods*. International Life Sciences Institute (ILSI) Press, Washington DC.

- Roland, A.M., 1978. General preparations and staining of thin sections. In: Hall, J.L. (Ed.), *Electron microscopy and cytochemistry of plant cells*. Elsevier, New York, pp. 1-62.
- Romanov, M.S., Bobrov, A.V.F.Ch., Wijesundara, D.S.A., Romanova, E.S., 2011. Pericarp development and fruit structure in borassoid palms (Arecaceae-Coryphoideae-Borasseae). *Ann. Bot.* 108, 1489-1502. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr148>
- Rongkaumpan, G., Amsbury, S., Andablo-Reyes, E., Linford, H., Connell, S., Knox, J.P., Sarkar, A., Benitez-Alfonso, Y., Orfila, C., 2019. Cell wall polymer composition and spatial distribution in ripe banana and mango fruit: implications for cell adhesion and texture perception. *Front. Plant Sci.* 10, 1-11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00858>
- Saladié, M., Matas, A.J., Isaacson, T., Jenks, M.A., Goodwin, S.M., Niklas, K.J., Xiaolin, R., Labavitch, J.M., Shackel, K.A., Fernie, A.R., Lytovchenko, A., O'Neill, M.A., Watkins, C.B., Rose, J.K.C., 2007. A Reevaluation of the Key Factors That Influence Tomato Fruit Softening and Integrity. *Plant Physiol.* 144, 1012-1028, <https://doi.org/10.1104/pp.107.097477>
- Santelli, P., Calbo, M.E.R., Calbo, A.G., 2006. Fisiologia pós-colheita de frutos da palmeira *Syagrus oleracea* (Mart.) Becc. (Arecaceae). *Acta Bot. Bras.* 20, 523-528. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062006000300003>
- Santos, R.C., Nietsche, S., Pereira, M.C.T., Ribeiro, L.M., Mercadante-Simões, M.O., Santos, B.H.C., 2019. Atemoya fruit development and cytological aspects of GA₃-induced growth and parthenocarpy. *Protoplasma* 256, 1345-1360. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01382-2>
- Schex, R., Lieb, V.M., Jiménez, V.M., Esquivel, P., Schweiggert, R.M., Carle, R., Steingass, C.B., 2018. HPLC-DAD-APCI/ESI-MSⁿ analysis of carotenoids and α -tocopherol in Costa Rican *Acrocomia aculeata* fruits of varying maturity stages. *Food Res. Int.* 105, 645-653. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2017.11.041>
- Silva, P.A.D., Scariot, A., 2013. Phenology, biometric parameters and productivity of fruits of the palm *Butia capitata* (Mart.) Beccari in the Brazilian cerrado in the north of the state of Minas Gerais. *Acta Bot. Bras.* 27, 580-589. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062013000300015>
- Silva, P.O., Ribeiro, L.M., Mercadante-Simões, M.O., Lopes, P.S.N., Farias, T.M., Garcia, Q.S., 2013. Fruit maturation and in vitro germination of macaw palm embryos. *Afr. J. Biotechnol.* 12, 446-452. <https://doi.org/10.5897/AJB12.2529>
- Silveira, A.F., Mercadante-Simões, M.O., Ribeiro, L.M., Nunes, Y.R.F., Duarte, L. P., Lula, I.S., Aguilar, M.G., Sousa, G.F., 2020. Mucilaginous secretions in the xylem and leaf apoplast of the swamp palm *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae). *Microscopy and Microanalysis* 26, 1-13. <https://doi.org/10.1017/S1431927620001543>

Simão, R.A., Silva, A.P.F.B., Peroni, F.H.G., Nascimento, J.R.O., Louro, R.P., Lajolo, F.M., Cordenunsi, B.R., 2008. Mango Starch Degradation. I. A Microscopic View of the Granule during Ripening. *J. Agric. Food Chem.* 56, 7410-7415. <https://doi.org/10.1021/jf800467v>

Souza, M.J., Mercadante-Simões, M.O., Ribeiro, L.M., 2020. Secondary-cell-wall release: a particular pattern of secretion in the mucilaginous seed coat of *Magonia pubescens*. *Am. J. Bot.* 107, 1-14. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1415>

Thadeo, M., Hampilos, K.E., Stevenson, D.W., 2015. Anatomy of fleshy fruits in the monocots. *Am. J. Bot.* 102, 1-23. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500204>

Tian, S., Qin, G., Li, B., 2013. Reactive oxygen species involved in regulating fruit senescence and fungal pathogenicity. *Plant Mol. Biol.* 82, 593–602. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0035-2>

Toivonen, P.M.A., 2004. Postharvest storage procedures and oxidative stress. *HortScience* 39, p. 938–942. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.39.5.938>

Toivonen, P.M.A., Stan, S., 2004. The effect of washing on physicochemical changes in packaged, sliced green peppers. *Int. J. Food Sci. Technol.* 39, 43–51. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2004.00744.x>

Vidal, B.C., 1970. Dichroism in collagen bundles stained with xyloidine-Ponceau 2R. *Ann. Histochem.* 15, 289-296.

Yang, Z., Cao, S., Su, X., Jiang, Y., 2014. Respiratory activity and mitochondrial membrane associated with fruit senescence in postharvest peaches in response to UV-C treatment. *Food Chem.* 161, 16-21. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.03.120>

Yapo, B.M., 2011. Rhamnogalacturonan-I: a structurally puzzling and functionally versatile polysaccharide from plant cell walls and mucilages, *Polym. Rev.* 51, 391-413. <https://doi.org/10.1080/15583724.2011.615962>

Zhang, W-W., Zhao, S-Q., Zhang, L-C., Xing, Y., Jia, W-S., 2020. Changes in the cell wall during fruit development and ripening in *Fragaria vesca*. *Plant Physiol. Bioch.* 154, 54-65, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.05.028>

9 Figuras

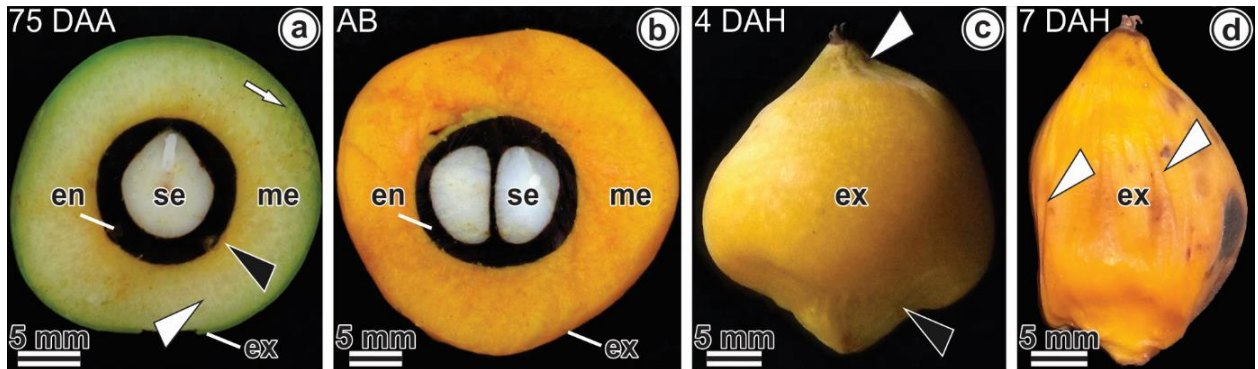


Fig 1 Morfologia de frutos de *Butia capitata* durante a maturação e pós-colheita. (a, b) Secções transversais. (a) Fruto imaturo com exocarpo de cor verde clara, mesocarpo verde-limão na periferia (seta branca), esbranquiçado na porção mediana (ponta de seta branca) e amarelo-claro no interior (ponta de seta preta). (b) Fruto maduro com diâmetro máximo, exocarpo e mesocarpo de aspecto amarelo alaranjado e succulento. (c) Exocarpo de tonalidade amarelo alaranjada intensa, em desidratação na região distal (ponta de seta branca) e proximal do fruto (ponta de seta preta). (d) Exocarpo alaranjado claro e aspecto murcho e corrugado (ponta de seta branca). en, endocarpo; ex, exocarpo; me, mesocarpo; se, semente

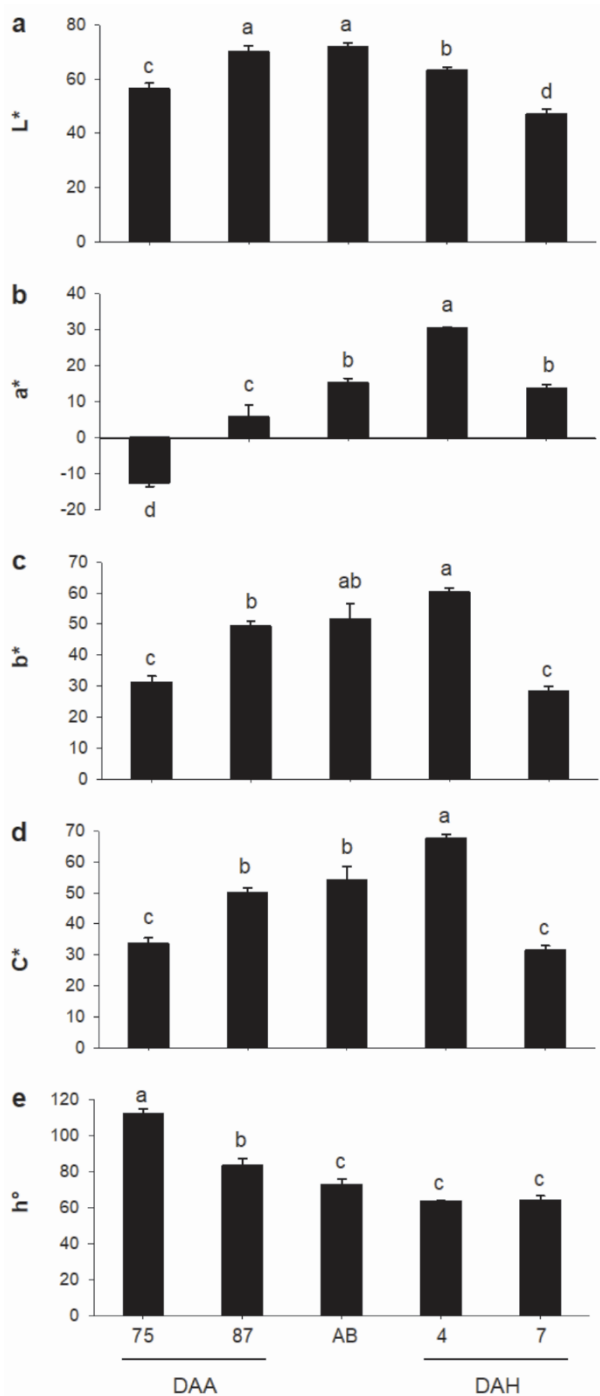


Fig 2 Colorimetria do exocarpo de frutos de *Butia capitata* durante a maturação e pós-colheita. (a-c) Coordenadas L* (luminosidade, variando do 0 para cor totalmente preta a 100 totalmente branca), a* (-80 para cor verde a +100 vermelho) e b* (-50 para cor totalmente azul a +70 totalmente amarelo). (d-e) Índices C* (Chroma, parâmetro quantitativo de intensidade de cor) e h° (ângulo Hue, parâmetro qualitativo de cor, variando do 0° para cor vermelha, 90° amarela, 180° verde, 270° azul). Barras verticais representam erro padrão da média; médias com mesma letra não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5 %.

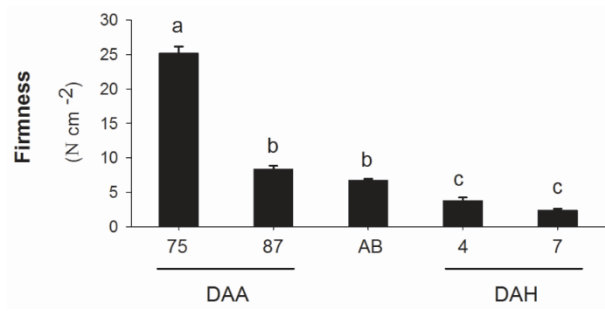


Fig 3 Firmeza de frutos de *Butia capitata* durante a maturação e pós-colheita. Barras verticais representam erro padrão da média; médias com mesma letra não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5 %.

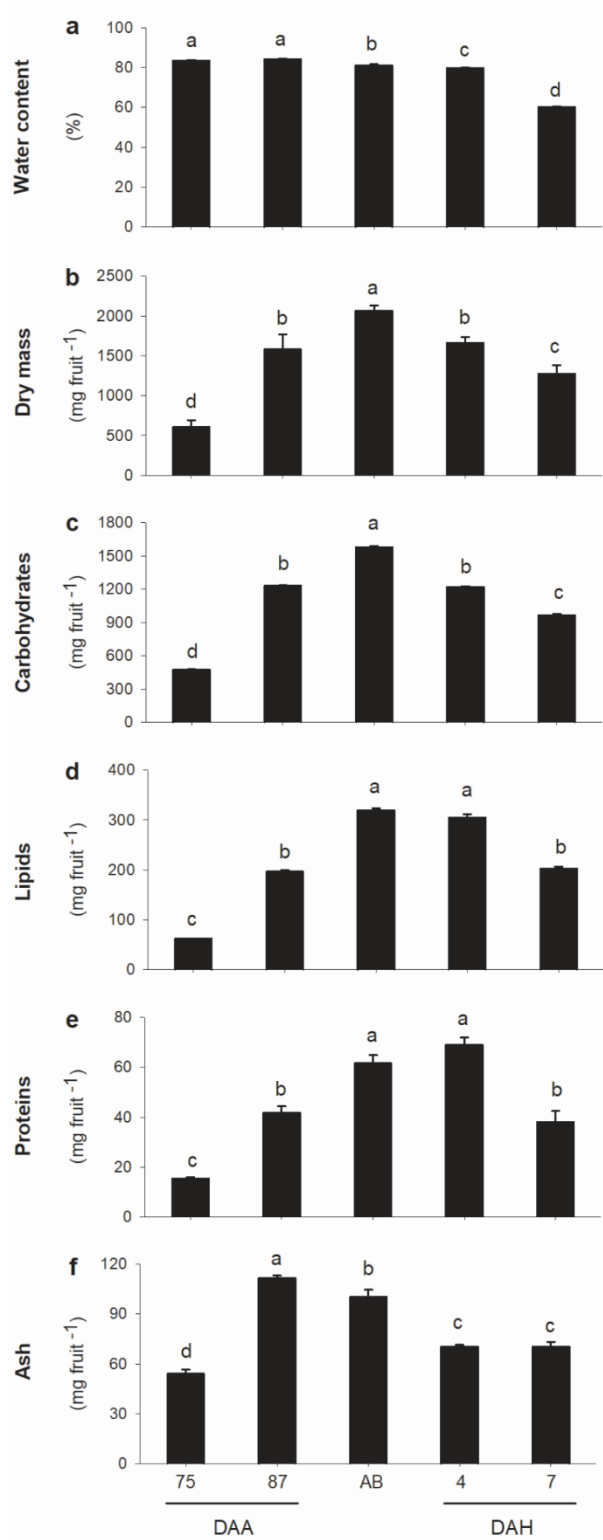


Fig 4 Composição bromatológica da polpa (exocarpo + mesocarpo) de frutos de *Butia capitata* durante a maturação e pós-colheita. (a) Teor de água (na base fresca). (b-f) Massa seca e concentração dos compostos por fruto. Barras verticais representam erro padrão da média; médias com mesma letra não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5 %.

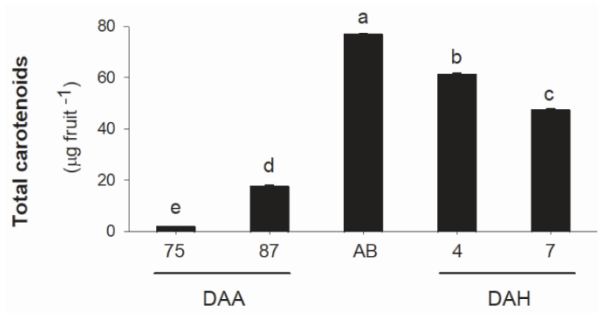


Fig 5 Concentração de carotenoides totais por fruto de *Butia capitata* durante a maturação e pós-colheita. Barras verticais representam erro padrão da média; médias com mesma letra não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5 %.

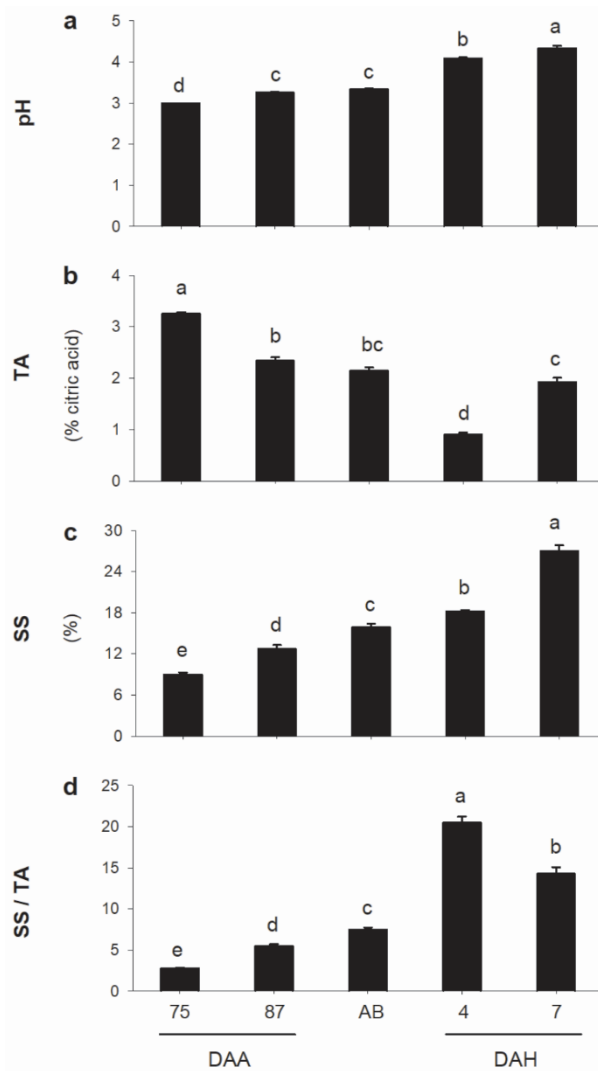


Fig 6 Mudanças no (a) pH, (b) TA (acidez titulável), (c) teor de SS (sólidos solúveis) e (d) razão SS/TA na polpa (exocarpo + mesocarpo) de frutos de *Butia capitata* durante a maturação e pós-colheita. Barras verticais representam erro padrão da média; médias com mesma letra não são significativamente diferentes ao nível de significância de 5 %.

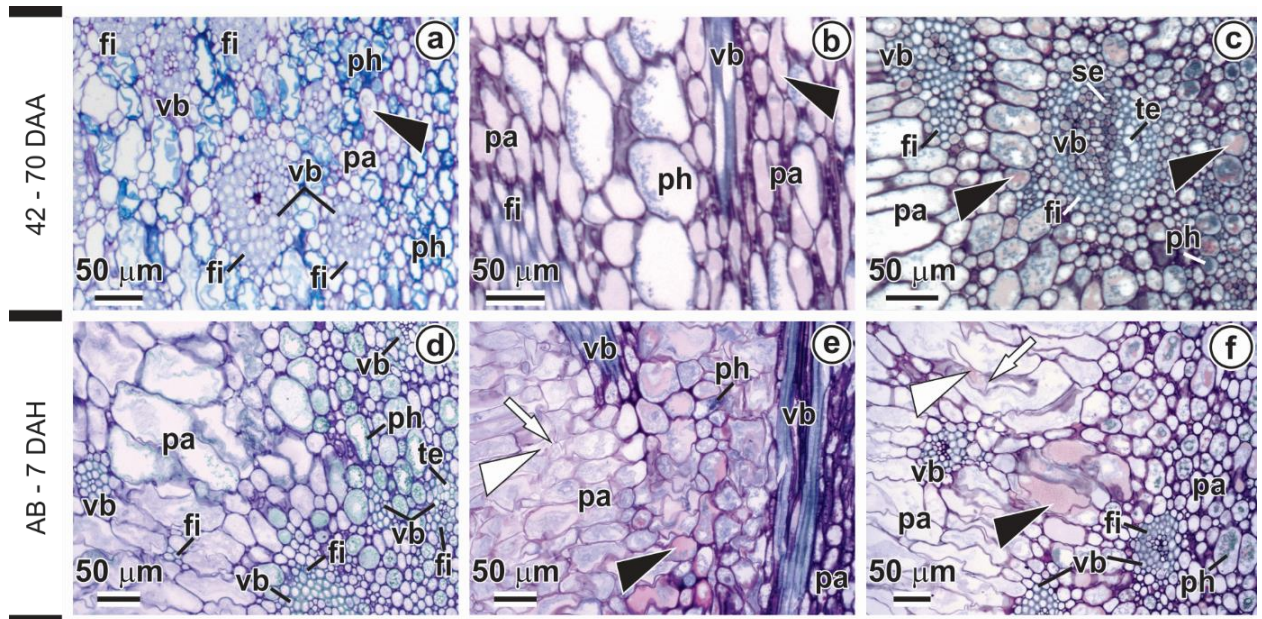


Fig 7 Estrutura do mesocarpo de *Butia capitata* em diferentes fases de desenvolvimento, maturação e pós-colheita dos frutos. (a, c-d, f) Secções transversais. (b, e) Secções longitudinais. (a) Mesocarpo aos 42 DAA, (b) 56 DAA, (c) 70 DAA, (d) na abscisão dos frutos, (e) aos quatro DAH e (f) sete DAH. (a-f) Células parenquimáticas de dimensões variadas, feixes de fibras e feixes vasculares com bainha fibrosa. (a-c, e-f) Acúmulo de mucilagem (ponta de seta preta). (e-f) Espaços intercelulares volumosos (ponta de seta branca) e paredes celulares em lise (seta branca). fi, fibras; pa, parênquima; ph, fenólicos; se, elemento crivado; te, elemento traqueal; vb, feixe vascular

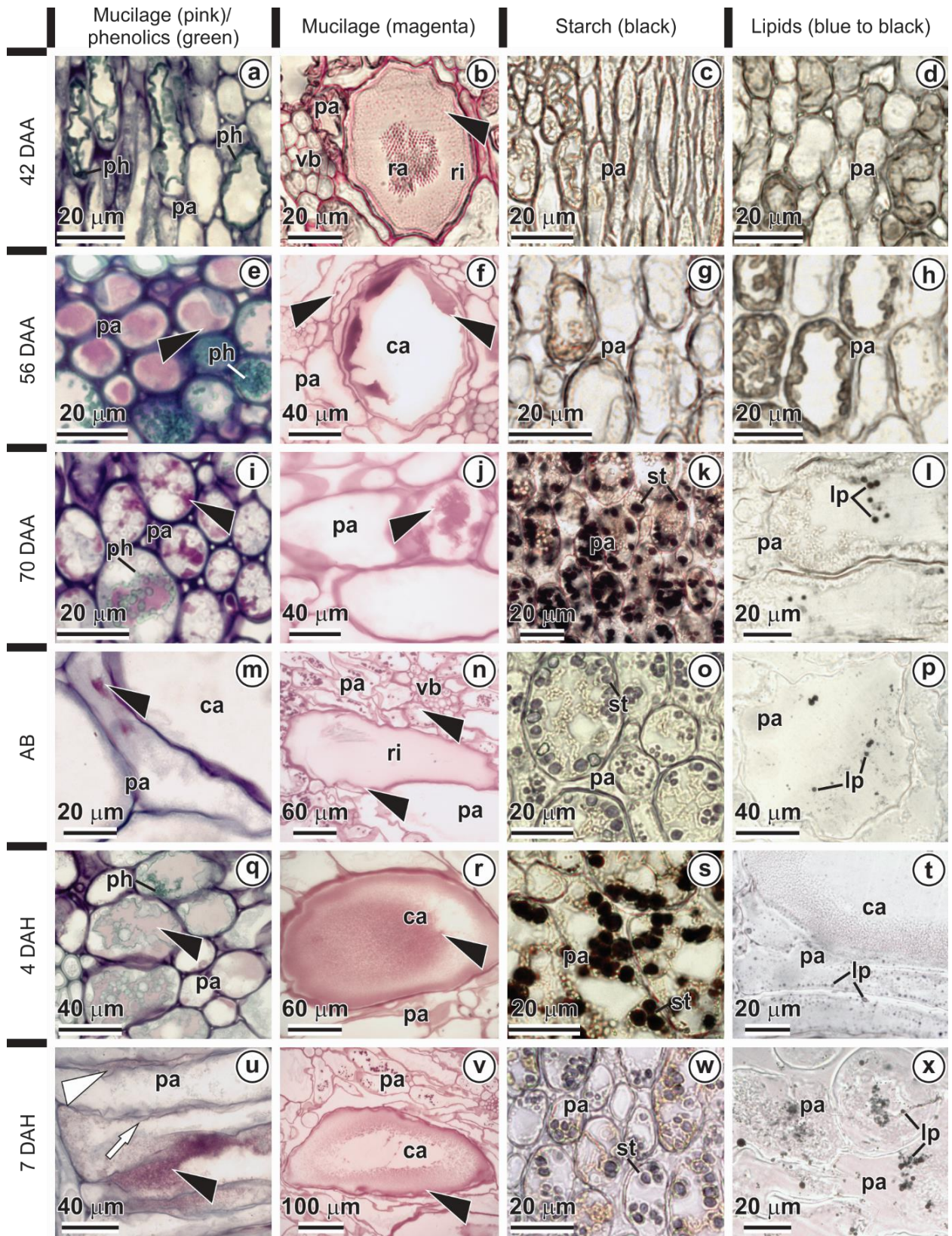


Fig 8 Histoquímica no mesocarpo de *Butia capitata* em diferentes fases de desenvolvimento, maturação e pós-colheita dos frutos (número de dias após antese e dias pós-colheita indicado na coluna à esquerda; composto e respectiva coloração indicados na linha do topo). (a-t, v-x) Secções transversais. (u) Secção longitudinal. (a, e, i, m, q, u) Coloração com azul de toluidina, (b, f, j, n, r, v) solução de ácido periódico e reagente de Schiff (PAS), (c, g, k, o, s, w) reagente de Lugol e (d, h, l, p, t, x) sudan black B; (c-d, g-h)

resultado negativo. (a-b) Compostos fenólicos e mucilagem (ponta de seta preta) em vacúolos. (e-f) Mucilagem (ponta de seta preta) e fenólicos em vacúolos e na cavidade secretora. (i-j) Mucilagem (ponta de seta preta) e fenólicos em vacúolos. (k-l) Grãos de amido e gotas lipídicas. (m-n) Mucilagem em vacúolos (ponta de seta preta). (o-p) Grãos de amido e gotas lipídicas. (q-r) Fenólicos e mucilagem (ponta de seta preta) em vacúolos e em cavidade secretora. (s-t) Grãos de amido e gotas lipídicas. (u) Mucilagem em vacúolos (ponta de seta preta) e nos espaços intercelulares (ponta de seta branca); seta indica paredes sinuosas e em lise. (v) Mucilagem (ponta de seta preta) em cavidade secretora. (w-x) Grãos de amido e gotas lipídicas. ca, cavidade secretora; lp, lipídios; pa, parênquima; ph, fenólicos; ra, ráfide; ri, idioblasto rafídico; st, grãos de amido; vb, feixe vascular

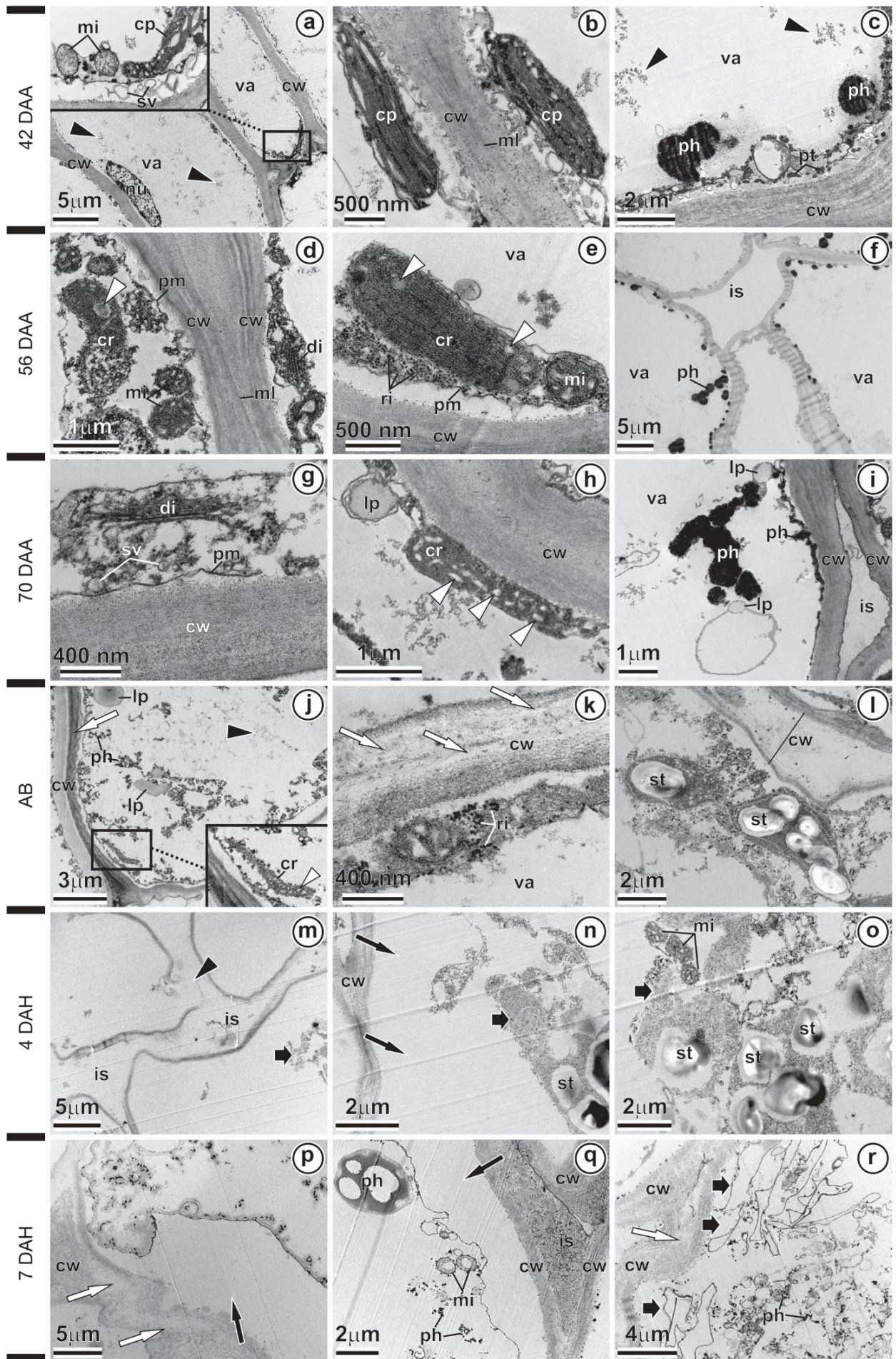


Fig 9 Ultraestrutura de células parenquimáticas do mesocarpo de *Butia capitata* em diferentes fases de desenvolvimento, maturação e pós-colheita dos frutos (abscisão, número de dias após antese e pós-colheita são indicados na coluna à esquerda). (a-c) Paredes primárias delgadas, citoplasma periférico (no detalhe) com vesículas, mitocôndrias, cloroplastos e pequena quantidade de proteínas; vacúolos volumosos ricos em mucilagem (ponta de seta preta) e compostos fenólicos. (d-e) Citoplasma com dictiossomos, cromoplastos (ponta de seta branca indica carotenoides) associados a mitocôndrias e ribossomos. (f) Fenólicos em vacúolos e espaços intercelulares proeminentes. (g) Paredes celulares eletrondensas e dictiossomos. (h-i) Cromoplastos (ponta de seta branca indica carotenoides) e gotas lipídicas no citossol. (j-k) Lamela mediana enfraquecida e paredes celulares frouxas (seta branca). (j) Gotas lipídicas, mucilagem (ponta de seta preta) e cromoplasto (no detalhe); ponta de seta branca indica carotenoides. (l) Amiloplastos. (m-o) Retração e colapso do protoplasto (seta larga preta). (m) Paredes celulares em lise (ponta de seta preta) e espaços intercelulares ampliados. (n-o) Membrana plasmática desintegrada (seta estreita preta). (p-r) Proeminente afrouxamento e desintegração das paredes celulares, dissolução da lamela mediana (seta branca), acentuada retração e colapso do protoplasto (seta preta). (q) Mucilagem e fenólicos nos espaços intercelulares e organelas degradadas. (r) Colapso das membranas plasmática e tonoplasto (seta larga preta). cp, cloroplastos; cr, cromoplastos; cw, parede celular; di, dictiossomos; is, espaços intercelulares; lp, gotas lipídicas; mi, mitocôndrias; ml, lamela mediana; nu, núcleo; ph, fenólicos; pm, membrana plasmática; pt, proteínas; ri, ribossomos; st, grãos de amido; va, vacúolo; vs, vesículas secretoras

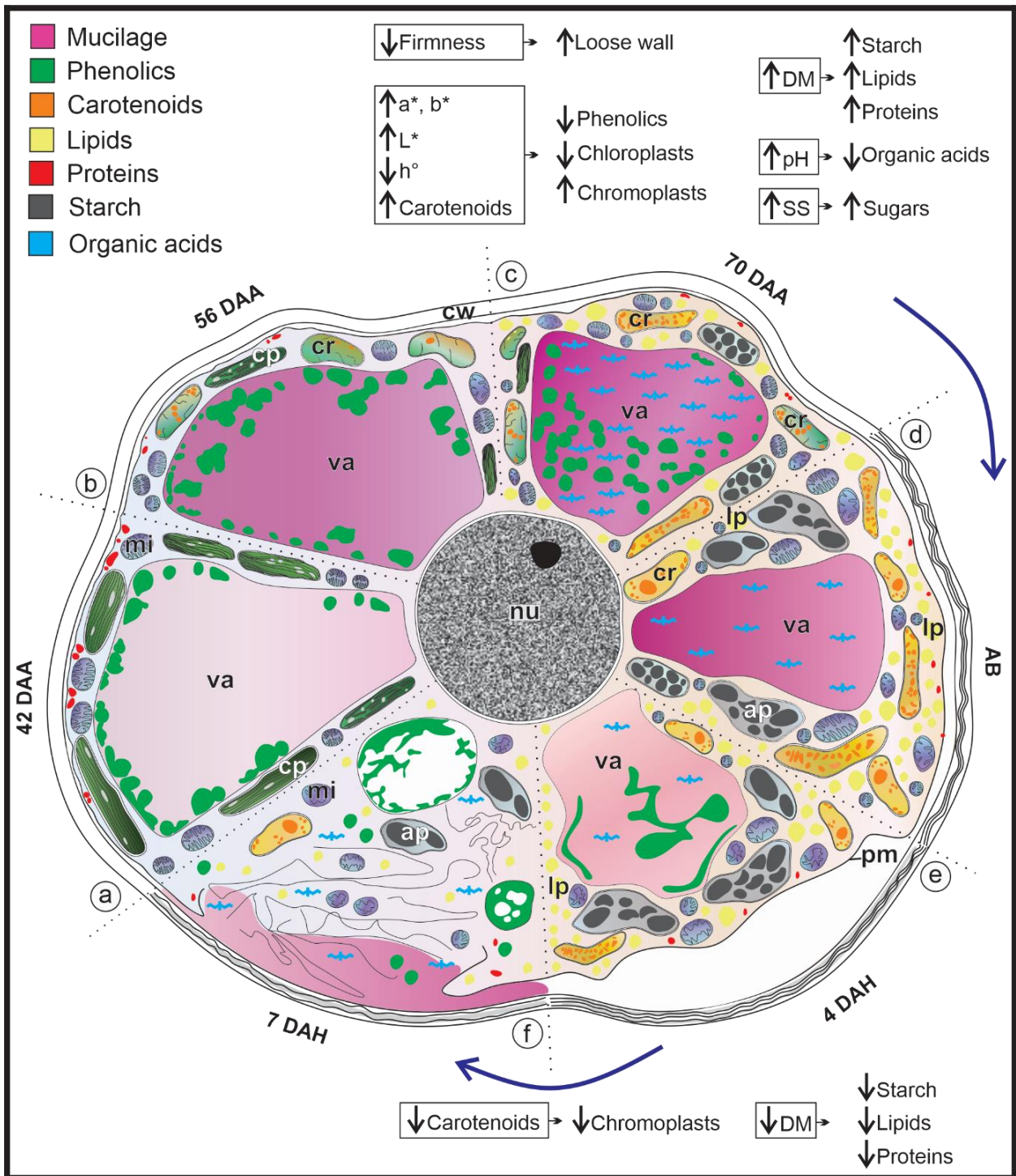


Fig 10 Esquema dos principais eventos envolvidos nos processos de maturação e senescência das células parenquimáticas do mesocarpo de *Butia capitata*. (a-d) Redução progressiva da firmeza; aumento do conteúdo de carotenoides por fruto e das coordenadas a*, b* e L* e decréscimo do h°; aumento no conteúdo de amido, lipídios e proteínas por fruto (pico na abscisão); aumento do pH e SS; aumento na concentração de mucilagem no vacúolo. (a) Citoplasma periférico com muitos cloroplastos e mitocôndrias. (b) Proteínas e plastídios em transição para cromoplastos. (c) Cromoplastos, amiloplastos, gotas lipídicas e proteínas. (d-f) Afrouxamento e sinuosidades nas paredes celulares. (d) Elevada concentração de mucilagem, amido, lipídios, proteínas e carotenoides; acidez ainda elevada. (e-f) Retração do protoplasto e decréscimo no conteúdo de amido, lipídios, proteínas e carotenoides por fruto; aumento dos açúcares

nos vacúolos. (e) Vacúolo rico em fenólicos e com reduzido conteúdo de mucilagem e de ácidos; mitocôndria com cristas degradadas. (f) Organelas em degradação e colapso das membranas plasmática e do vacúolo (tonoplasto). ap, amiloplastos; cp, cloroplastos; cr, cromoplastos; cw, parede celular; lp, gotas lipídicas; mi, mitocôndrias; nu, núcleo; ph, fenólicos; pl, plastídios em transição; pm, membrana plasmática; va, vacúolo

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Butia capitata (coquinho-azedo) é uma palmeira endêmica do Cerrado, produzindo frutos utilizados para a fabricação de sucos e sorvetes, e que possui potencial de ampliação no uso industrial e de incorporação ao sistema produtivo. No entanto, ainda são escassas as informações sobre o desenvolvimento e senescência do fruto para ampliar a base de conhecimentos necessários à elaboração de programas de domesticação da espécie e de protocolos de colheita e pós-colheita dos seus frutos.

Os resultados obtidos nesse estudo sobre o desenvolvimento dos frutos de *B. capitata* se inserem na base de conhecimentos fundamentais para sustentar programas de domesticação. Além disso, o conhecimento sobre as fases de desenvolvimento dos frutos é fundamental para a caracterização da demanda nutricional das plantas durante a frutificação, o que é importante para o manejo dos pomares. A ontogênese do pericarpo possibilitou o detalhamento da estrutura e da funcionalidade da placa do poro germinativo (que atua no controle da germinação), que contribui para o desenvolvimento de tecnologias de superação da pronunciada dormência a partir do diásporo inteiro (semente envolvida pelo pirênio pétreo).

A relação entre os aspectos físico-químicos e citológicos da maturação de frutos de *B. capitata* permitiu a definição do ponto de colheita, que contribuirá para a utilização de frutos mais nutritivos pelas agroindústrias e possibilitará estudos para o isolamento (com máximo rendimento) de compostos de interesse farmacêutico e medicinal já identificados na polpa da espécie. O padrão de consumo de reservas energéticas da polpa de frutos de *B. capitata*, durante o período pós-colheita (coleta na abscisão natural), poderá subsidiar pesquisas para investigação do comportamento climatérico, que serão fundamentais para o melhor aproveitamento dos frutos da espécie.

As características citológicas e físico-químicas da polpa de frutos de *B. capitata*, no período de senescência (a 25°C), são relevantes para o desenvolvimento de protocolo pós-colheita, incluindo metodologias de transporte refrigerado e rápido processamento dos frutos, minimizando a sua deterioração. O detalhamento citológico do mesocarpo de *B. capitata* principia os estudos ultraestruturais sobre a maturação e senescência em frutos de Arecaceae, que poderão fundamentar pesquisas sobre melhoramento genético, para obtenção de variedades de frutos de palmeiras com textura atrativa aos consumidores durante o estoque pós-colheita.