

HELLEN CÁSSIA MAZZOTTINI DOS SANTOS

***Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (ARECACEAE)
NO NORTE DE MINAS GERAIS: MORFOANATOMIA DE
FLORES E FRUTOS E ASPECTOS DA BIOLOGIA
REPRODUTIVA**

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado em Ciências Agrárias, concentração em Agroecologia, do Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Agrárias.

Orientador: Prof. Leonardo David Tuffi Santos

Montes Claros

2012

Mazzottini-dos-Santos, Hellen Cássia.

M477a 2012 *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae) no Norte de Minas Gerais: morfoanatomia de flores e frutos e aspectos da biologia reprodutiva / Hellen Cássia Mazzottini dos Santos. Montes Claros, MG: ICA/UFMG, 2012.

91 f.: il.

Dissertação (Mestrado em Ciências Agrárias, área de concentração em Agroecologia) Universidade Federal de Minas Gerais, 2012.

Orientador: Prof. Leonardo David Tuffi Santos.

Banca examinadora: Dayana Maria Teodoro Francino, Leonardo Monteiro Ribeiro, Paulo Sérgio Nascimento Lopes, Bruno Francisco Sant'Anna Santos, Leonardo David Tuffi Santos.

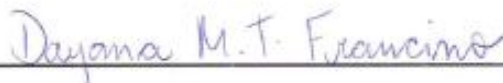
Inclui bibliografia: 82-91 f.

1. Botânica. 2. Biologia reprodutiva. 3. Macaúba. I. Santos, Leonardo David Tuffi. II. Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Agrárias. III. Título.

CDU: 58

HELLEN CÁSSIA MAZZOTTINI DOS SANTOS

ACROCOMIA ACULEATA (JACQ.) LOOD. EX MART. (ARECACEAE) NO NORTE DE
MINAS GERAIS: MORFOANATOMIA DE FLORES E FRUTOS E ASPECTOS DA BIOLOGIA
REPRODUTIVA



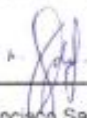
Prof.ª Dra. Dayana Maria Teodoro Francino
(UFVJM)



Prof. Dr. Leonardo Monteiro Ribeiro
(UNIMONTES)



Prof. Dr. Paulo Sérgio Nascimento Lopes
(ICA/UFMG)



Prof. Dr. Bruno Francisco Sant'Anna Santos
(Coorientador - ICA/UFMG)



Prof. Dr. Leonardo David Tuffi Santos
(Orientador - ICA/UFMG)

Aprovada em 20 de Dezembro de 2012.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me presentear todos os dias com a Sua grandiosa presença e pelas graças e bênçãos que de Suas mãos tenho recebido; só Nele encontro forças e só por Ele alcancei a vitória. Graças dou a Ele, por ter me concedido uma família maravilhosa, amigos inesquecíveis e momentos inenarráveis.

Aos meus queridos e amados pais, Rita de Cássia e Delvan, pelo amor incondicional, pela força, pelo esforço incalculável para me ensinarem o bom caminho e me ajudarem a caminhar nele. Aos meus irmãos, parentes e amigos, que direta ou indiretamente me ajudaram e incentivaram a concluir este trabalho.

Ao meu amado esposo, George, pelo amor, amizade e companheirismo; agradeço pelo apoio e compreensão de minha ausência, muitas vezes inevitável.

Ao Prof. Leonardo Tuffi e Prof. Bruno, pela disponibilidade em me orientar, pelo apoio e ensinamentos transmitidos. Aos meus queridos amigos, Prof. Leonardo Ribeiro e Profa. Maria Olívia, pela amizade, paciência e honrosas contribuições para que este trabalho pudesse se concretizar; agradeço-lhes pela disponibilização dos laboratórios (LAM e LAV) e de materiais, e pelo bom convívio.

Aos amigos do ICA, Ítalo, Samuel e Juan, pelas contribuições na condução dos trabalhos em campo e em laboratório e às garotas do LAV, Mayara, Luana, Ellenhise, Laudinéia e Ariadna, pela amizade, apoio e pela agradável convivência. Agradeço a Mayara, Emisael e Jaime, pelas inúmeras horas de dedicação - foram muitas flores de macaúba, mas valeu muito! Ao Waldimar, pela amizade e boa vontade em ajudar e aos professores, colegas e amigos do Mestrado, pelo apoio.

À PETROBRAS, pela concessão de bolsa e recursos para que este trabalho pudesse ser executado. Enfim, a todos que de certa forma contribuíram para a realização e concretização deste trabalho, meus sinceros agradecimentos. Obrigada!

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- FIGURA 1 -** *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) no Norte do Estado de Minas Gerais, Brasil. Visão geral de uma população de macaúba (A). Espata interfoliar em antese (seta) com panícula exposta (B). Cacho com frutos imaturos (seta) e espata persistente (C). Áreas de coletas (municípios) e suas respectivas coordenadas, no Estado de Minas Gerais (cinza), Brasil (D)..... **39**
- FIGURA 2 -** Morfologia de flores estaminadas e pistiladas de *A. aculeata*. Flor estaminada (A-C). Flor trímera e pedunculada (A). Antera com filete dorsifixo, deiscência longitudinal e ráfides (seta) no conetivo (B). Grãos de pólen tricomosulcados (estrela) e ráfides (setas) (C). Flor pistilada em antese (D-F). Flor séssil, trímera, com estigma receptivo (D). Estigma trilobado com fendas longitudinais (setas curtas); tricomas na base do estilete (E). Epiderme papilosa secretora do estigma (F). At, antera; Eg, estigma; Ep, epiderme papilosa; Ft, filete; Pd, pedúnculo; Pt, pétala; Sp, sépala; Tr, tricomas..... **41**
- FIGURA 3 -** Flores estaminadas de *A. aculeata*. Representação esquemática das flores estaminadas da tríade (A-E), ressaltando a vascularização (tracejado). Representação esquemática das flores estaminadas isoladas (F-H). Pétala espessa da flor estaminada da tríade, evidenciando epiderme papilosa com estômatos, fibras e idioblastos (I). Pétala delgada e filete da flor estaminada isolada (J). Feixe vascular com stegmatas (setas brancas) em torno das fibras (K). Sépala com fibras e idioblastos (L). Antera deiscente com ráfides no conetivo e grãos de pólen (estrelas) (M). At, antera; Ep, epiderme; Es, estômato; Fb, feixes de fibras; Ft, filete; Fv, feixe vascular; Pd, pedicelo; Pl, pistilódio; Pt, pétala; Sp, sépala..... **42**
- FIGURA 4 -** Flor pistilada de *A. aculeata*. Representação esquemática (A). Receptáculo (B). Rudimento de antera (seta) (C). Anel estaminoidal adnato à pétala (D). Mesofilo ovariano com quatro zonas topográficas (m1, m2, m3 e m4) e ductos (*) (E).

- Ovário tricarpelar e trilocular; feixes ventrais (pontas de setas) (F). Estaminódio com um feixe vascular (G). Tecido transmissor do tubo polínico (H). Estigma com epiderme papilosa (I). Ee, epiderme externa; Eg, estigma; Ei, epiderme interna; Es, estilete; Et, estaminódio; Fb, feixe de fibras; Fv, feixe vascular; Ir, idioblasto com ráfides; If, idioblastos fenólicos; Ov, ovário; Ol, óvulo; Pt, pétala; Sp, sépala; Tr, tricomas; Tt, tecido transmissor..... 43
- FIGURA 5 -** Flor pistilada de *A. aculeata*. Secções longitudinais (A, B) e secções transvesais (C, D) da região da placentação. Óvulo hemianátropo com placentação basal, feixe do funículo conspicuo; presença de ráfides (seta preta) (A). Região interior do ovário evidenciando a epiderme interna (B). Óvulo bitegumentado com micrópila evidente (C). Sinérgides (seta branca) localizadas próximo a micrópila (D). Ei, epiderme interna do ovário; Fu, funículo; Mi, micrópila; Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; Zm, zona meristemática..... 44
- FIGURA 6 -** Flor estaminada com gineceu. Representação esquemática (A-C). Base do ovário evidenciando os feixes vasculares dos carpelos (seta preta) (B). Porção mediana do ovário, evidenciando os estames (C). Pétala e estames (D). Região mediana do ovário (E). Antera diteca com ráfides (seta) e idioblastos fenólicos (F). At, antera; Eg, estigma; Fb, feixe de fibra; Ft, filete; Fv, feixe vascular; It, idioblasto fenólico; Ov, ovário; Lc, lóculo; Pt, pétala; Sp, sépala..... 45
- GRÁFICO 1 -** Distribuição de frequência de dados biométricos de flores de *A. aculeata* (Arecaceae). M: média; DP: desvio padrão; P_n : nível de significância do teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov; P_a , P_i : nível de significância do teste F (no caso do número de flores estaminadas por ráquila) ou do teste Kruskal-Wallis na avaliação do efeito da população, e indivíduo, respectivamente..... 40
- GRÁFICO 2 -** Efeito da posição da inflorescência sobre parâmetros biométricos de flores de *A. aculeata*. P: nível de significância do teste F (no caso do número de flores estaminadas por ráquila) ou do teste Kruskal-Wallis. 40

FIGURA 1 - População e fruto de *A. aculeata* (Arecaceae). Planta com remanescentes de folhas no estipe (A). Sobreposição de fases com liberação de inflorescência do tipo panícula e cachos de frutos maduros, com brácteas persistentes (B). Fruto maduro com perianto persistente (seta) (C). Secção longitudinal do fruto maduro (D). Br, bráctea; Ca, cacho; Ed, endosperma; En, endocarpo; Ex, exocarpo; In, inflorescência; Me, mesocarpo; Po, poro germinativo; (*) embrião..... **66**

FIGURA 2 - Flor e frutos de *A. aculeata*. Tríade (A). Flor tricarpelar (B). Fruto com um dia de desenvolvimento (C). Mesocarpo com ductos mucilaginosos (*) (D). Óvulos com sinérgides (seta branca) (E) e oosfera evidentes (F). Cariogamia (seta preta) (G). Flor receptiva após dois dias da antese (H). Aumento no número de idioblastos fenólicos e dos ductos mucilaginosos (I). Afastamento dos tegumentos (quadro vermelho) (J). Fruto com três dias de desenvolvimento (K). Zigoto ladeado pelas sinérgides (setas brancas). Eg, estigma; Ei, epiderme interna; Ex, exocarpo; Fu, funículo; Id, idioblastos fenólicos; Me, mesofilo; Ol, óvulo; Oo, oosfera; Ov, ovário; Pt, pétala; Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; Tr, tricoma; Zg, zigoto; Zm, zona meristmática..... **68**

FIGURA 3 - Desenvolvimento do fruto de *A. aculeata*. Fruto com quatro dias (A-D). Ovário com três óvulos desenvolvidos (B). Sinérgides persistentes, com núcleos evidentes (C, D). Fruto com cinco dias (E-H). Separação dos tegumentos (quadro vermelho), onde o zigoto e as sinérgides (seta branca) encontram-se aderidos (F). Visão do zigoto e de uma sinérgide (seta branca) em secção longitudinal (G). Visão do zigoto envolvido pelas duas sinérgides (setas brancas) em secção transversal (H). Fruto com seis dias (I-K). Dois óvulos desenvolvidos e um em degeneração (seta preta) (J). Óvulo em degeneração, com preenchimento da cavidade seminífera (seta preta) (K). Eg, estigma; Ex, exocarpo; Me, mesocarpo; Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; Tr, tricomas; Zg, zigoto; Zm, zona meristemática..... **69**

FIGURA 4 - Fruto com 13 (A-D) e 28 dias (E-L). Pseudomonômero (A). Degeneração de óvulo fertilizado (B). Sinérgides (seta branca) persistentes (C). Sinérgide em degeneração (seta preta) (D). Fruto revestido por tricomas; perianto e remanescente do estigma persistentes (E, F). Endocarpo em diferenciação; poro germinativo e placa do poro evidentes (G). Exocarpo (E). Mesocarpo (I). Óvulo degenerado (J). Proembrião (quadro vermelho) em fases iniciais de divisão, com uma sinérgide persistente (K, L). Ei, epiderme interna; Ex, exocarpo; Fb, feixes de fibras; Fu, funículo; Fv, feixe vascular; Me, mesocarpo; Pe, proembrião; Po, poro germinativo; Pp, placa do poro; Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; Zm, zona meristemática..... **70**

FIGURA 5 - Fruto com 45 dias de desenvolvimento. As estruturas do fruto são evidentes, exceto o endosperma que não se celularizou (A). Formação e aglomeração de esclereídes na composição do exocarpo (B). Diferenciação do endocarpo, com células orientadas em direções diferentes (C). Placa do poro; embrião (quadro vermelho); início da celularização do endosperma (seta branca) (D). Embrião globular, com suspensor multicelular (E). Ar, arilo; Em, embrião; En, endocarpo; Ex, exocarpo; Me, mesocarpo; Po, poro germinativo; Pp, placa do poro; Sp, suspensor; Tg, tegumento..... **71**

FIGURA 6 - Fruto com 75 dias de desenvolvimento. Fruto com duas sementes sendo formadas (A). Mesocarpo com volumosos ductos (*) e feixes de fibras (B). Endocarpo em processo de lignificação; arilo vascularizado (C). Proliferação do endosperma; embrião globular (D). Embrião com protoderme sendo formada por meio de divisões periclinais e anticlinais (setas brancas), e apresentando função haustorial (seta preta) (E). Ar, arilo; Ed, endosperma; Em, embrião; En, endocarpo; Ex, exocarpo; Me, mesocarpo; Po, poro germinativo; Pp, placa do poro; Sp, suspensor; Tg, tegumento..... **72**

- FIGURA 7 -** Fruto com 105 (A-C), 134 (D-I) e 164 dias de desenvolvimento (J-L). Região de fraqueza (setas pretas) (A). Primórdios foliares (B). Radícula diferenciada e suspensor persistente (C). Semente e embrião formados, com óvulos degenerados (círculo vermelho) (D-F). Embrião na cavidade do endosperma (G). Plúmula e radícula diferenciadas (H). Cavidade no endosperma (I). Embrião imaturo (J), com fenda cotiledonar (seta preta) (K). Degradação do endosperma (estrela)..... **73**
- FIGURA 8 -** Fruto com 260 dias (A, B) e 345 dias de desenvolvimento (C, D). Constituição do exocarpo maduro; os ductos (*) são envolvidos por células de paredes espessas e lignificadas (seta branca) (A). Embrião com células vacuoladas, plúmula, opérculo e arilo evidenciados (B). Mesocarpo com deposição de amido (setas pretas) (C). Embrião com acúmulo máximo de reservas (D). Ar, arilo; Em, embrião; Ex, exocarpo; Fb, feixes de fibras; Me, mesocarpo; Op, opérculo; Pp, placa do poro; s1, primeira folha plumular; s2, segunda folha plumular..... **74**
- FIGURA 9 -** Testes histoquímicos nos frutos em desenvolvimento. Fruto com 200 dias, armazenamento do amido, coloração negra, e lipídeos, coloração vermelha (A). Fruto com 260 dias, lipídeos no mesocarpo externo e interno, coloração vermelha (B). Fruto com 342 dias, deposição de lipídeos em todas as regiões do mesocarpo, coloração vermelha (C). Fruto maduro, após abscisão, acúmulo significativo de lipídeos no mesocarpo, coloração vermelha (D). Am, amido; Lp, lipídeos..... **75**
- GRÁFICO 1 -** População e fruto de *A. aculeata*. Planta com remanescentes de folhas no estipe (A). Sobreposição de fases com liberação de inflorescência do tipo panícula e cachos de frutos maduros, com brácteas persistentes (B). Fruto maduro com perianto persistente (seta) (C). Secção longitudinal do fruto maduro (D). Br, bráctea; Ca, cacho; Ed, endosperma; En, endocarpo; Ex, exocarpo; In, inflorescência; Me, mesocarpo; Po, poro germinativo; (*) embrião..... **67**

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1 - REFERENCIAL TEÓRICO.....	11
1 INTRODUÇÃO.....	11
2 OBJETIVOS.....	13
3 REVISÃO DE LITERATURA.....	14
3.1 <i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae).....	14
3.2 <i>A. aculeata</i> : Habitat e Distribuição.....	15
3.3 <i>A. aculeata</i> : Usos e Perspectivas.....	17
3.4 Biologia Reprodutiva em palmeiras.....	18
3.5 Morfoanatomia de Flores e Organogênese em Palmeiras.....	22
CAPÍTULO 2 - ESTRUTURA DAS FLORES DE <i>Acrocomia aculeata</i> (ARECACEAE).....	26
RESUMO.....	26
CHAPTER 2 - STRUCTURE OF <i>Acrocomia aculeata</i> (ARECACEAE) flowers.....	27
ABSTRACT.....	27
1 INTRODUÇÃO.....	28
2 METODOLOGIA.....	30
2.1 Morfometria.....	30
2.2 Morfoanatomia Floral.....	31
3 RESULTADOS.....	32
3.1 Morfometria.....	32
3.2 Morfologia Floral.....	33
3.3 Anatomia Floral.....	34
3.3.1 Flores Estaminadas.....	34
3.3.2 Flores Pistiladas.....	35
3.3.3 Flores Estaminadas com gineceu	38
4 DISCUSSÃO.....	46
5 CONCLUSÃO.....	52
CAPÍTULO 3 - DESENVOLVIMENTO DO FRUTO DE <i>Acrocomia aculeata</i> (ARECACEAE).....	53
RESUMO.....	53
CHAPTER 3 - THE DEVELOPMENT OF <i>Acrocomia aculeata</i> (ARECACEAE) FRUIT.....	54
ABSTRACT.....	54

1 INTRODUÇÃO.....	55
2 METODOLOGIA.....	58
2.1 Biometria e Avaliações Fisiológicas.....	58
2.2 Morfoanatomia dos frutos.....	58
3. RESULTADOS.....	59
3.1 Biometria e Avaliações Fisiológicas.....	59
3.2 Morfoanatomia.....	60
3.3 Histoquímica.....	65
4 DISCUSSÃO.....	75
5 CONCLUSÃO.....	81
REFERÊNCIAS.....	82

CAPÍTULO 1 - REFERENCIAL TEÓRICO

1 INTRODUÇÃO

As palmeiras constituem a família Arecaceae e encontram-se amplamente distribuídas em regiões tropicais, podendo ocorrer de forma restrita nos subtropicais ou em áreas de clima temperado (LORENZI *et al.*, 2010). Essa família possui cerca de 2700 espécies descritas em 240 gêneros, sendo que 38 gêneros e 288 espécies são catalogados para o Brasil (JUDD *et al.*, 2009; LORENZI *et al.*, 2010).

O gênero *Acrocomia* é representado por sete espécies, dentre as quais seis são ocorrentes no território brasileiro (LORENZI *et al.*, 2010). *Acrocomia aculeata*, popularmente conhecida como macaúba, é uma palmeira que apresenta ampla distribuição no Cerrado, com concentração nos estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul (LORENZI *et al.*, 2010) e grande representatividade populacional no norte de Minas Gerais, especialmente o município de Montes Claros (MOTTA *et al.*, 2002).

A macaúba apresenta notável importância socioeconômica, uma vez que os produtores rurais utilizam-na para diversas finalidades, recebendo destaque os óleos que são extraídos do mesocarpo e de suas sementes (ALMEIDA *et al.*, 1998; LORENZI, 2006; LORENZI *et al.*, 2010). Elevados teores de óleo, de alta qualidade, foram obtidos do mesocarpo e da semente (HIANE *et al.*, 2005; MANFIO *et al.*, 2011), além de a espécie ser considerada uma das oleaginosas mais produtiva, superada apenas pelo dendê (*Elaeis guineensis*) (MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; RIBEIRO *et al.*, 2012b; PIRES *et al.*, 2013).

Além do potencial oleaginoso, *A. aculeata* adapta-se a ambientes tropicais secos e antropizados (CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005; MANFIO *et al.*, 2011). Essas características têm atraído a atenção dos setores industriais energéticos, motivo pelo qual várias pesquisas são direcionadas para o estabelecimento de protocolos de cultivo e extração do óleo de *A. aculeata* para a produção de biodiesel (CETEC, 1983; BHERING, 2009; MANFIO *et al.*, 2011).

A implantação de cultivos comerciais de *A. aculeata* é limitada pela dificuldade de produção de mudas, devido à dormência pronunciada apresentada por suas sementes (BANDEIRA, 2008; RIBEIRO *et al.*, 2011). Além disso, a espécie possui maturação e abscisão desuniforme dos frutos, uma das principais limitações à exploração agroindustrial (CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005). Nesse contexto, as populações naturais de macaúba são exploradas de forma extrativista, além de estarem sujeitas ao extrativismo predatório, conforme a demanda por matéria-prima for aumentando (MOTTA *et al.*, 2002; LORENZI, 2006).

Em 2004, no Brasil, foi criado o “Programa Nacional de Produção e Uso de Biodiesel”, que tem como objetivo desenvolver técnicas de produção de biodiesel a partir de fontes renováveis, com o intuito de reduzir os impactos ambientais, além de promover o avanço tecnológico e econômico do país (PNPB, 2004). Recentemente, em Montes Claros-MG, foi instalada a Usina de Biodiesel da Petrobras, que possui interesse pelo uso da macaúba para a realização de testes em larga escala, já que a espécie está distribuída em grandes concentrações na região (PETROBRAS, 2011).

Para a exploração em larga escala de uma espécie vegetal nativa, voltada ao setor industrial, a substituição da exploração extrativista por cultivos racionais e sustentáveis é necessária, o que denota a importância de estudos que visem a desenvolver tecnologias apropriadas de cultivo, manejo e conservação de *A. aculeata*, bem como evitar o extrativismo predatório e os impactos por ele causados (LORENZI, 2006).

Pesquisas envolvendo análises da biologia reprodutiva ou morfoanatomia de estruturas reprodutivas têm sido realizadas com espécies de palmeiras em diversas regiões, permitindo ampliar o conhecimento botânico, além de incentivar o consumo sustentável e sua conservação (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995; ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998; MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006; MENDONÇA *et al.*, 2008; OSTROROG; BARBOSA, 2009; FAVA; CROVE; SIGRIST, 2011).

Análises da biologia reprodutiva em palmeiras têm fornecido informações importantes sobre as necessidades ecológicas e fisiológicas dessas plantas, podendo subsidiar pesquisas voltadas para a domesticação e produção

comercial de frutos (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS, HAY, 1995; ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998; MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006). Estudos sobre a biologia reprodutiva de *A. aculeata* foram realizados no Planalto Central-DF (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995), mas essas informações são inexistentes no Norte de Minas Gerais, região com grande ocorrência e possibilidade de uso da espécie, sendo importante ampliar o conhecimento sobre o assunto nas demais áreas do Cerrado (SCARIOT; LLERAS, 1991).

A morfoanatomia vegetal é usada como uma importante ferramenta na descrição estrutural de órgãos e tecidos vegetais, podendo esclarecer aspectos da biologia reprodutiva e do desenvolvimento dos frutos, já que estes podem apresentar características peculiares em diferentes espécies ou famílias (ESAU, 1976; CORNER, 1976; WERKER, 1997; LERSTEN, 2004). A caracterização ontogenética dos frutos pode elucidar a natureza da dormência em *A. aculeata* e subsidiar o desenvolvimento de estratégias para sua superação. Estas análises podem ser importantes para a criação de programas de conservação, melhoramento genético e domesticação de palmeiras (MENDONÇA *et al.*, 2008).

Desse modo, o estudo sobre a biologia reprodutiva e a morfoanatomia dos órgãos reprodutivos e responsáveis pela dispersão de *A. aculeata* podem fornecer informações de relevância sobre aspectos de sua ecologia e reprodução. Além disso, novas pesquisas que visem ao melhoramento genético e à domesticação da espécie, a fim de suprir as futuras demandas de matéria-prima, tanto para consumo sustentável quanto industrial, podem ser subsidiadas por esses dados obtidos.

2 OBJETIVOS

Caracterizar a morfoanatomia das flores estaminadas e pistiladas de *A. aculeata*, visando a fornecer informações que possam elucidar a fecundação e a formação do fruto.

Descrever aspectos da biologia reprodutiva de *A. aculeata*, abordando as fenofases e a biometria floral.

Caracterizar aspectos biométricos, fisiológicos e a morfoanatomia do fruto em desenvolvimento.

3 REVISÃO DE LITERATURA

3.1 *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecaceae)

O gênero *Acrocomia* é representado por sete espécies, das quais seis são encontradas no Brasil (LORENZI *et al.*, 2010). Dependendo da região onde ocorre, *A. aculeata* pode receber vários nomes populares, como macaúba, macaúva, coco-de-catarro, bocaiúva, coco-de-espinho, coco-baboso, macaíba, macacauba, macajuba, macaibeira, mucajá, mucaia, mucajuba, chiclete-de-baiano (ALMEIDA *et al.*, 1998; LORENZI *et al.*, 2010).

A. aculeata é uma palmeira, cujo estipe pode atingir até 15 m de altura e 30 cm de diâmetro, sempre cilíndrico e raramente apresenta algum intumescimento; frequentemente, o caule é coberto por bases persistentes de folhas associadas a uma grande quantidade de espinhos escuros e pontiagudos, especialmente em plantas jovens; a espécie apresenta 20-40 folhas, pinadas, cuja raque pode medir 1,9-2,5 m de comprimento; as folhas ocorrem aglomeradas no ápice do estipe, dando um aspecto plumoso à copa; os folíolos são alternos e desigualmente distribuídos ao longo da raque; o pecíolo apresenta muitos acúleos, densamente dispostos (SCARIOT; LLERAS, 1991; ALMEIDA *et al.*, 1998; LORENZI *et al.*, 2010).

Entre as folhas destaca-se a bráctea peduncular, com acúleos castanhos e inflorescência amarela, longa, com muitos ramos multifloros; as flores, de coloração amarelo-clara, são unissexuais e ambos os sexos aparecem numa mesma inflorescência; flores pistiladas encontram-se na base das ráquias, sempre envolvidas por duas flores estaminadas, formando tríades; possuem ovário tricarpelar, com três estiletos e três estigmas; flores estaminadas encontram-se nos dois terços superiores e possuem 6 estames e anteras dorsifixas (SCARIOT; LLERAS, 1991; ALMEIDA *et al.*, 1998; LORENZI *et al.*, 2010).

Os frutos são do tipo drupa, globosos ou ligeiramente achatados, com diâmetro variando de 3,5 a 5,0 cm; o exocarpo é lenhoso, verde-amarelado e liso; o mesocarpo é fibro-mucilaginoso, de sabor adocicado, rico em glicérides, de coloração amarela ou esbranquiçada e comestível; o endocarpo é rígido e fortemente aderido ao mesocarpo; a semente é oleaginosa, comestível e revestida por uma fina camada de tegumento (ALMEIDA *et al.*, 1998; LORENZI *et al.*, 2010; MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; PIRES *et al.*, 2013). A frutificação ocorre durante todo o ano e os frutos amadurecem, principalmente, entre setembro e janeiro. Os principais polinizadores são coleópteros das famílias Curculionidae, Nitidulidae e Escarabaeidae e por abelhas do grupo Trigonía (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995).

Recentes estudos constataram que *A. aculeata* possui heterogeneidade morfológica, como a existência de diferentes ecótipos, o que tem suscitado debates taxonômicos, incluindo as diversas revisões para a espécie (LORENZI *et al.*, 2010) e uma recente proposta de três subespécies (*A. aculeata* var. *intumescens*, *A. aculeata* var. *totali* e *A. aculeata* var. *sclerocarpa*) (PIMENTEL *et al.*, 2011).

A proposta de subdivisão baseia-se nas diferenças morfológicas em relação ao estipe, ao tamanho, à coloração e à composição dos frutos, que é variável nas diferentes regiões de ocorrência de cada subespécie (PIMENTEL *et al.*, 2011). A macaúba apresenta elevada variabilidade genética, tanto em nível de indivíduos quanto de populações (PIMENTEL *et al.*, 2011; OLIVEIRA *et al.*, 2012), que pode ser justificada pela ocorrência das três subespécies em uma mesma região, com probabilidade de cruzamento entre elas, dificultando uma caracterização precisa (PIMENTEL *et al.*, 2011).

3.2 *A. aculeata*: Habitat e Distribuição

A. aculeata habita áreas abertas e com alta incidência luminosa, podendo ocorrer associada às encostas rochosas e desenvolver em solos arenosos, apesar de sua preferência por solos férteis (LORENZI *et al.*, 1996; MOTTA *et*

al., 2002). A espécie é bem adaptada a áreas antropizadas, ocorrendo em abundância em áreas de pastagens, além de ser tolerante a longos períodos de déficit hídrico (LORENZI *et al.*, 1996; CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005; MANFIO *et al.*, 2011). Desse modo, a macaúba possui características de espécies pioneiras, justificando sua ampla dispersão, embora descontínua, em formações secundárias como capoeiras e capoeirões (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995; LORENZI *et al.*, 1996).

A espécie tem preferência por vales e encostas de floresta mesófila semidecídua e cerradões, cuja dispersão é facilitada pela grande produção de frutos e pelo consumo destes por várias espécies de animais (LORENZI *et al.*, 1996; LORENZI *et al.*, 2010). De acordo com Lima *et al.* (2003), as palmeiras têm preferência por formação com dossel aberto, porém, a germinação e o desenvolvimento inicial podem ocorrer sob sombreamento de gramíneas e herbáceas ou até mesmo sob copas de árvores.

A macaúba é amplamente distribuída ao longo da América tropical e subtropical. No Brasil, a espécie é considerada a palmeira de maior dispersão, com ocorrência de populações naturais do Pará até São Paulo, Rio de Janeiro e Mato Grosso do Sul (LORENZI *et al.*, 2010). Entretanto, as maiores concentrações estão localizadas em Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, as quais são mais representativas no bioma Cerrado (LORENZI *et al.*, 2004; LORENZI, 2006; LORENZI *et al.*, 2010).

A distribuição de *A. aculeata* tem sido relacionada ao habitat onde ocorre. Contudo, esse fator não é considerado esclarecedor, uma vez que vários autores identificaram condições edafoclimáticas diversas para a espécie (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995; LORENZI *et al.*, 1996; MOTTA *et al.*, 2002). Em Minas Gerais, grandes populações de *A. aculeata* estão distribuídas no Alto Parnaíba, na Zona Metalúrgica e na região do município de Montes Claros, onde a espécie é apontada como promissora economicamente e utilizada como indicadora de solos férteis, onde ocorre naturalmente, tendo preferência por áreas onde o déficit hídrico se apresenta minimizado; a ocorrência da macaúba em solos de baixa fertilidade infere sua adaptabilidade às deficiências de água e nutrientes (MOTTA *et al.*, 2002).A

ampla distribuição da macaúba pode ser constatada, ainda, pela ocorrência em áreas diversas como margens de rodovias e córregos, em áreas degradadas, em consórcio com culturas anuais e em áreas abertas como pastagens (MOTTA *et al.*, 2011).

3.3 *A. aculeata*: Usos e Perspectivas

A. aculeata é amplamente utilizada pelas populações rurais, que utilizam diferentes partes da planta, denotando sua importância socioeconômica (SCARIOT; LLERAS, 1991; LORENZI, 2006). As folhas podem ser usadas como ração na alimentação de animais, na preparação de medicamentos caseiros e confecção de peças artesanais. Além disso, possuem excelentes fibras têxteis, ideais para objetos de pesca como linhas e redes. A madeira possui longa durabilidade, motivo pelo qual é usada em construções em zonas rurais (ALMEIDA *et al.*, 1998; LORENZI, 2006; LORENZI *et al.*, 2010).

Os frutos são ricos em triglicérides, fibras e proteínas, sendo importante fonte de alimento para a fauna, e de matéria-prima para produtos de interesse ao setor alimentício e industrial (ALMEIDA *et al.*, 1998; OROZCO-SEGOVIA *et al.*, 2003; IOSSI; MORO; SADER, 2006; LORENZI *et al.*, 2010). O endocarpo apresenta elevada concentração de lignina, possibilitando a sua utilização para a produção de carvão vegetal em siderúrgicas, operações metalúrgicas e artesanato (SILVA; BARRICHELO; BRITO, 1986).

Além de estar amplamente distribuída no território brasileiro, a espécie apresenta-se bem adaptada ao clima sazonal do Cerrado, bem como um elevado rendimento energético, maior rentabilidade agrícola e produção total de óleo, podendo se desenvolver em áreas consorciadas com a agricultura, além de poder incorporar vastas extensões de áreas subutilizadas ao sistema produtivo (CETEC, 1983; SILVA; BARRICHELO; BRITO, 1986; RIBEIRO *et al.*, 2012b; PIRES *et al.*, 2013).

Nesse contexto, a macaúba é um vegetal com potencial oleaginoso e considerado promissor para a produção de biodiesel, e possui vasta aplicação nos setores industriais e energéticos, já que além da alta

produtividade, o óleo do mesocarpo e da semente possui ótima qualidade, apresentando-se superior a outras oleaginosas como pinhão-manso, soja, amendoim e girassol (CETEC, 1983; MOTTA *et al.*, 2002, HIANE *et al.*, 2005; CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005; MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; MANFIO *et al.*, 2011; RIBEIRO *et al.*, 2012b; PIRES *et al.*, 2013).

3.4 Biologia Reprodutiva em Palmeiras

O estudo da biologia reprodutiva envolve vários aspectos da planta que influenciam na sua reprodução, como fenologia, biologia floral, sistema reprodutivo e de polinização (OSTROROG; BARBOSA, 2009). Fatores como altura da planta, sequência de antese, senescência de flores estaminadas, duração da receptividade dos estigmas das flores pistiladas, dicogamia, desenvolvimento e maturação dos frutos são usados para descrever a biologia reprodutiva (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995; VIEIRA *et al.*, 1994; ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998; VOEKS, 2002).

Os aspectos reprodutivos, assim como morfológicos, são essenciais para solucionar problemas taxonômicos (BOBROV *et al.*, 2012). Tais características propiciaram a distinção entre *Euterpe edulis* e *E. espiritosantensis*, ocorrentes numa mesma área no Espírito Santo, anteriormente denominadas como mesma espécie (WENDT *et al.*, 2011). Pesquisas recentes têm constatado que *A. aculeata* apresenta elevada variabilidade genética, tanto em nível de indivíduos quanto de populações (PIMENTEL *et al.*, 2011; OLIVEIRA *et al.*, 2012). Para *A. aculeata*, esses trabalhos podem favorecer a correta identificação da espécie, considerando a heterogeneidade morfológica e a existência de diferentes ecótipos, visto que uma delas apresenta maior potencial oleaginoso em relação às demais, fator relevante para o direcionamento dos estudos de melhoramento genético (PIMENTEL *et al.*, 2011).

No Brasil, trabalhos foram realizados abordando a biologia reprodutiva de palmeiras em diferentes regiões, como em *A. aculeata*, no Brasil Central

(SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995), *B. capitata*, em Santa Catarina (ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998); *Bactris sp.* e várias espécies de palmeiras, na Amazônia (HENDERSON *et al.*, 2000a, 2000b); *Attalea funifera*, na Bahia (VOEKS, 2002); *Astrocaryum vulgare*, no Pará (OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003); *B. capitata* e *Geonoma brevispatha*, em Minas Gerais (MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006; OSTROROG; BARBOSA, 2009); em várias espécies, de diferentes gêneros no estado de São Paulo (GENINI; GALETTI; MORELLATO, 2009); em *A. phalerata* e *B. glaucescens*, em Mato Grosso do Sul (FAVA; CROVE; SIGRIST, 2011) e em *Euterpe sp.*, no Espírito Santo (WENDT *et al.*, 2011). Contudo, não há relatos de estudos sobre a biologia reprodutiva de *A. aculeata* no Estado de Minas Gerais, sendo ressaltada a importância de se comparar as diferentes respostas, no aspecto reprodutivo, nas demais regiões de ocorrência (SCARIOT; LLERAS, 1991).

A avaliação do tipo de polinização consiste em verificar a autocompatibilidade (autopolinização), apomixia, geitonogamia, xenogamia e organismos polinizadores (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT, LLERAS; HAY, 1995). A fenologia baseia-se no tempo de floração e frutificação, bem como o período de maturação e queda dos frutos (LORENZI, 2006; PEREIRA; VIEIRA; CARVALHO-OKANO, 2006). Com base nesses parâmetros, vários trabalhos foram realizados com palmeiras a fim de promover a descrição dos padrões de reprodução e fenologia (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT, LLERAS; HAY, 1995; ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998; HENDERSON *et al.*, 2000a, 2000b; VOEKS, 2002; OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003; MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006; INKROT *et al.*, 2007; GENINI; GALETTI; MORELLATO, 2009; OSTROROG; BARBOSA, 2009; FAVA; CROVE; SIGRIST, 2011; WENDT *et al.*, 2011).

Esses estudos permitem evidenciar os processos de fluxo gênico e diferenciação genética entre populações (SCARIOT; LLERAS, 1991), além de possibilitar a compreensão das relações existentes entre flores e polinizadores, bem como do processo evolutivo das espécies vegetais (OSTROROG; BARBOSA, 2009). Informações sobre a biologia reprodutiva de *B. capitata* foram consideradas fundamentais para sua domesticação,

proposição de técnicas de manejo e produção de frutos, além de subsidiar estratégias de conservação das populações naturais e a manutenção das mesmas em ambientes diversos (MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006).

O tamanho das palmeiras é considerado um fator relevante, uma vez que apresenta uma relação direta com sua produtividade, enquanto a idade das plantas é considerada um fator de menor importância para a fecundidade e frequência de reprodução (SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995). Essa afirmativa corrobora as análises realizadas em *A. aculeata* (SCARIOT; LLERAS, 1991) e em *B. odorata* (ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998), em que a taxa de reprodução de uma planta tende a aumentar com o crescimento em altura. Rosa, Castellani e Reis (1998) ainda afirmam que *B. odorata* estabelece um tamanho mínimo para a reprodução. Contudo, isso não é regra para a família. Em *B. capitata*, por exemplo, observou-se pouca influência do tamanho e da idade na produção de inflorescências (MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006).

É possível a ocorrência de diferenças nas fenofases de uma determinada espécie, dentro de uma mesma população ao longo do tempo, como verificado em *A. aculeata* (LORENZI, 2006). A espécie apresenta floração anual regular entre outubro e dezembro, favorecida pela maior produção de frutos devido à intensificação da polinização, que tende a ser maior durante o verão (SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995; LORENZI, 2006). As alterações que ocorrem no ambiente durante o ano podem influenciar o desenvolvimento e a reprodução das palmeiras dentro de uma população e até mesmo entre espécies do mesmo gênero, quando comparadas em regiões distintas (ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998; MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006; WENDT *et al.*, 2011).

As análises dos padrões fenológicos de palmeiras são consideradas essenciais para o desenvolvimento de técnicas de manejo e conservação (ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998; LORENZI, 2006), além de serem exigidas informações básicas, como morfologia do sistema reprodutivo para subsidiar programas de conservação (SOUZA *et al.*, 2003). Contudo, são escassas informações sobre o sistema reprodutivo de árvores tropicais, mesmo considerando sua importância na determinação de genes florais e diferenciação genética entre populações (SCARIOT; LLERAS, 1991).

A inflorescência, constituída por uma raque e várias ráquias com flores unissexuadas, das quais as flores pistiladas são ladeadas por duas flores estaminadas, formando tríades e sendo protegida por uma bráctea lenhosa, são características comuns às palmeiras, como observado em *A. aculeata*, *B. odorata*, *A. vulgare*, *B. capitata* e *G. brevispatha* (SCARIOT; LLERAS, 1991; ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998, 1998; OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003; MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006; OSTROROG; BARBOSA, 2009; LORENZI *et al.*, 2010).

As flores das palmeiras são pequenas e de coloração pálida, de modo que não são consideradas efetivas na atração de polinizadores (LORENZI *et al.*, 2010). Além disso, a diferença morfológica entre as flores pistiladas e as estaminadas também são fatores relacionados a pouca ou nenhuma atração de insetos, sendo esta função mais eficientemente realizada por toda a inflorescência, aliada aos diferentes sinais por ela produzidos (WENDT *et al.*, 2011). A duração da receptividade dos estigmas, que determina o período em que a polinização ainda é efetiva, pode ser avaliada visualmente, a partir da transição do úmido e pegajoso a estigmas endurecidos e escuros (VOEKS, 2002).

A dicogamia tem sido relatada como um fenômeno comum em palmeiras tropicais como observado em *A. aculeata* (SCARIOT; LLERAS, 1991) e *B. capitata* (MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006). A baixa ocorrência de sincronia entre as fenofases masculinas e as femininas de uma mesma planta contribui para uma polinização xenogâmica, tornando necessária a manutenção de vários indivíduos para que ocorra a polinização natural, viabilizando à perpetuação da população (ROSA; CASTELLANI; REIS, 1998; MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006). O vento desempenha um papel secundário na polinização de *A. aculeata*, sendo a cantarofilia a síndrome básica de polinização da espécie (SCARIOT; LLERAS, 1991).

Considerando que a ecologia reprodutiva das palmeiras é passível de variações segundo as características ambientais, e que estas podem exercer grandes influências na qualidade e quantidade dos produtos oriundos destas plantas, torna-se notória a importância da realização de estudos focando a

ecologia da espécie a ser explorada e em alternativas de manejo, a fim de minimizar os impactos do extrativismo (LORENZI, 2006).

3.5 Morfoanatomia de Flores e Organogênese em Palmeiras

A flor é constituída por apêndices que estão relacionados à reprodução, os estames e carpelos, e por apêndices estéreis, as sépalas e pétalas. Esses órgãos têm sido alvo de muitas pesquisas envolvendo análises morfoanatômicas relacionadas à filogenia e ontogenia (ESAU, 1976). O conhecimento sobre a morfoanatomia floral permite auxiliar na compreensão dos processos de reprodução e organogênese, além de servir como valiosa ferramenta em trabalhos de taxonomia e filogenia, geralmente em associação com ferramentas moleculares (FARIAS, 2003; JUDD *et al.*, 2009).

Em vários gêneros de palmeiras as flores são constituídas por três carpelos, dentre os quais um se encontra mais desenvolvido, denominado gineceu pseudomonômero (UHL; MOORE JR., 1971; MURRAY, 1973; CHAPIN; ESSIG; PINTAUD, 2001). A formação do gineceu pseudomonômero é registrada em cinco gêneros da tribo Areceae, sendo considerada uma característica comum da família Arecaceae (DRANSFIELD; UHL, 1998) e monofilética do grupo (LEWIS, 2002). Em 20 gêneros de palmeiras foi identificado gineceu pseudomonômero na maioria das espécies (UHL; MOORE JR., 1971), assim como em *E. precatória* (KÜCHMEISTER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER; GOTTSBERGER, 1997).

A descrição do gineceu da macaúba pode contribuir para estudos sobre a formação do fruto drupoide, do tipo pseudomonômero (UHL; MOORE JR., 1971; REIS *et al.*, 2012), principal produto de interesse econômico da espécie, enquanto que a caracterização da antese e da polinização pode fornecer informações que contribuam para a compreensão da heterogeneidade na maturação do cacho, considerada entrave para a colheita e utilização agroindustrial (CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005).

O conhecimento da espécie bem como de sua ecologia reprodutiva pode ser ampliado pela descrição da morfologia floral (BACELAR-LIMA;

MENDONÇA; BARBOSA, 2006). O sucesso reprodutivo das palmeiras muitas vezes tem sido relacionado a fatores biológicos como a ecologia de polinização bem como a estruturas que são efetivas na prevenção de herbivoria (UHL; MOORE JR., 1971; ASKGAAR *et al.*, 2008).

Embora a maioria das palmeiras apresente ovário tricarpelar, os frutos podem se desenvolver apenas de um carpelo e os demais não contribuirão para a sua constituição, formando um monômero; ou um carpelo se desenvolve, mas os demais que degeneram contribuem para a formação do fruto, denominado pseudomonômero (ROMANOV *et al.*, 2011). Além dos carpelos, o fruto pode ser constituído por diferentes partes florais, como receptáculos, sépalas, pétalas, pedúnculos, brácteas e estames (ROTH, 1977), de modo que o termo “fruto” inclui toda a parte extracarpelar que possa estar associada ao ovário, além dos frutos partenocárpicos (ESAU, 1976).

O fruto que provém apenas do ovário compõe-se de pericarpo e semente, onde o pericarpo origina-se da parede do ovário e a semente origina-se no óvulo ou rudimento seminal. O pericarpo é constituído de exocarpo ou epicarpo, mesocarpo e endocarpo (SOUZA, 2006). Contudo, a delimitação das regiões que os origina nem sempre é fácil, podendo ser diferente conforme a interpretação (ROTH, 1977; SOUZA, 2006).

O exocarpo, geralmente, se origina da epiderme externa do ovário, que pode apresentar tricomas tectores ou glandulares; o mesocarpo é proveniente do mesofilo ovariano, que sofre inúmeras transformações ao longo do processo de diferenciação, podendo ocorrer células cristalíferas, idioblastos fenólicos, cavidades, canais, nectários e laticíferos (SOUZA, 2006), além de alterações no padrão de vascularização do carpelo durante desenvolvimento do fruto como visualizado em vários trabalhos realizados (UHL; MORROW; MOORE JR., 1969; UHL; MOORE JR., 1971; UHL, 1972, 1976a).

O endocarpo, geralmente, tem origem na epiderme interna do ovário, podendo ser unisseriado ou esclerenquimático (SOUZA, 2006). No entanto, pode haver variações na ontogenia dessa estrutura, sendo possível ter origem apenas da epiderme locular (endocarpo *stricto sensu*) e ou de tecidos

adjacentes (endocarpo *lato sensu*) (ROTH, 1977). A semente envolvida pelo endocarpo, em frutos drupoides, constitui o pirênio (SOUTO; OLIVEIRA, 2005). Nessa ótica, os estudos anatômicos ontogenéticos são usados como ferramentas para solucionar problemas de classificações de estruturas vegetais.

Os endocarpos da tribo Cocoeae possuem três poros, dos quais um está posicionado acima do embrião da semente madura por onde ocorrerá a germinação (LEWIS, 2002). A presença de poros no endocarpo também foi evidenciada em *Bactris* sp. e *B. capitata* (UHL; MOORE JR., 1971). O opérculo é uma estrutura constituída pelo tegumento opercular e endosperma micropilar, posicionado sobre o pecíolo cotiledonar do embrião e é considerado um forte componente que promove a dormência em sementes de palmeiras (GONG *et al.*, 2005; RIBEIRO *et al.*, 2011).

Vários trabalhos envolvendo morfoanatomia das estruturas reprodutivas em palmeiras foram realizados visando a compreender as estruturas florais e o desenvolvimento dos frutos, bem como aspectos da biologia de polinização e reprodutiva (UHL; MORROW; MOORE JR., 1969; UHL; MOORE JR., 1971; UHL, 1972, 1976a, 1976b; MURRAY, 1973; UHL; MOORE JR., 1977; KÜCHMEISTER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER; GOTTSBERGER, 1997; BARFOD; UHL, 2001; STAUFFER; RUTISHAUSER; ENDRESS, 2002; BACELAR-LIMA; MENDONÇA; BARBOSA, 2006). Além disso, vale destacar que caracteres morfoanatômicos podem servir como base para estudos filogenéticos em espécies da família Arecaceae (LEWIS, 2002; RUDALL *et al.*, 2003; STAUFFER *et al.*, 2004).

A análise ontogenética do fruto pode favorecer a compreensão sobre aspectos do desenvolvimento, que são baseados nas etapas de diferenciação celular como divisão, alongamento e maturação das células. Durante o desenvolvimento, várias estruturas florais podem ser persistentes, como o perianto e remanescentes de estigmas (UHL; MOORE JR., 1977), podendo ser observado em *Phoenix sylvestris*, *Attalea maripa*, espécies do gênero *Pelagodoxa*, *Astrocaryum*, *Eugeissona* e em vários gêneros da tribo Borasseae (MAHABALE; BIRADAR, 1967; ARAÚJO; LEITÃO; MENDONÇA, 2000; CHAPIN; ESSIG; PINTAUD, 2001; VEGAS *et al.*, 2008; ROMANOV *et*

al., 2011; BOBROV *et al.*, 2012). O estudo do desenvolvimento do fruto pseudomonômero foi realizado em espécies da tribo Borasseae (ROMANOV *et al.*, 2011) e do gênero *Eugeissona* (BOBROV *et al.*, 2012).

As palmeiras constituem um grupo economicamente importante, entretanto, análises ontogenéticas que permitem explicar a formação do fruto pseudomonômero, bem como o desenvolvimento do embrião, abrangem poucas espécies (OROZCO-SEGOVIA *et al.*, 2003; NEVES *et al.*, 2010). A embriogênese em palmeiras é muito peculiar e foi tratada de forma negligenciada por algum tempo (HACCIUS; PHILIP, 1979). O conhecimento sobre o desenvolvimento inicial do embrião é escasso (MAHABALE; BIRADAR, 1967; KULKARNI; MAHABALE, 1974), e a maioria dos trabalhos sobre embriões de palmeiras tem objetivado compreender aspectos relacionados à alocação e à mobilização de reservas (DEMASON; THOMSON, 1981; DEMASON *et al.*, 1985), à maturação fisiológica do embrião (PÉREZ; HILL; WALTERS, 2012) e à germinação (RIBEIRO *et al.*, 2011; RIBEIRO; OLIVEIRA; GARCIA, 2012a; MAGALHÃES *et al.*, 2012).

Para *A. aculeata*, há trabalhos que descrevem a estrutura de embriões maduros apenas (MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; RIBEIRO; OLIVEIRA; GARCIA, 2012a).

Em alguns trabalhos de embriologia de palmeiras, foi observado que nas fases iniciais de desenvolvimento, o embrião possui dois lóbulos cotiledonares, adquirindo a forma cordiforme, assim como visto em eudicotiledôneas (MAHABALE; BIRADAR, 1967; BIRADAR, 1967; BIRADAR; MAHABALE, 1968; KULKARNI; MAHABALE, 1974). Segundo esses autores, um lóbulo apresenta um crescimento pronunciado, em relação ao outro, e curva-se sobre o meristema apical formando uma fenda com a união das margens dos cotilédones. Esses trabalhos geraram conclusões equivocadas sobre aspectos evolutivos do grupo e do desenvolvimento inicial do embrião de palmeiras, somente elucidado posteriormente, em trabalho realizado com *Cocos nucifera*, concluindo que a análise em apenas um plano de corte causa a falsa impressão de haver dois cotilédones, destacando, portanto, a importância da anatomia para solucionar problemas de identificação e classificação (HACCIUS; PHILLIP, 1979).

CAPÍTULO 2- ESTRUTURA DAS FLORES DE *Acrocomia aculeata* (ARECACEAE)

RESUMO

A macaúba (*Acrocomia aculeata*) é uma palmeira oleaginosa, amplamente dispersa na Região Neotropical, com notável valor socioeconômico. Objetivou-se caracterizar a morfoanatomia das flores dessa espécie, com intuito de contribuir para a taxonomia do gênero e subsidiar programas de manejo e domesticação. Foram coletadas 20 inflorescências em cada uma de três populações naturais, localizadas no norte do Estado de Minas Gerais, Brasil. O comprimento das inflorescências e das ráquulas foi mensurado e determinou-se o número de flores pistiladas e estaminadas, em 20 ráquulas de cada região da panícula (basal, mediana e apical). Avaliaram-se as massas secas médias das flores em cada ráquula e os comprimentos e diâmetros das flores pistiladas. Os dados foram submetidos à estatística descritiva e teste de normalidade e avaliou-se o efeito da área, do indivíduo e da posição na inflorescência sobre os parâmetros. Flores pistiladas e estaminadas em antese foram submetidas a procedimentos usuais em anatomia vegetal, microscopia eletrônica de varredura e a testes histoquímicos para a detecção de amido e lipídeos. As flores são trímeras, sendo que as estaminadas da tríade apresentam pétalas adicionais e grande variabilidade morfológica influenciada pela área, indivíduo e posição na inflorescência. Estão presentes estruturas especializadas na prevenção de herbivoria como perianto espesso, feixes de fibras, stegmatas, idioblastos contendo fenólicos, ráfides e tricomas. A atração de polinizadores ocorre por meio de liberação de odores por células denominadas osmóforos, presentes na corola e filetes. Foram identificadas flores estaminadas com gineceu estéril desenvolvido, evidência da transição para a monoiccia.

Palavras-chave: Macaúba. Biologia Floral. Biometria. Palmeiras.

CHAPTER 2- STRUCTURE OF *Acrocomia aculeata* (ARECACEAE) FLOWERS

ABSTRACT

The macaw (*Acrocomia aculeata*) is an oil palm, widely dispersed in the neotropics, with remarkable socioeconomic value. This study aimed to characterize the morphoanatomy of flowers of the species, with the aim of contributing to taxonomy of the genus and subsidizing management programs and domestication. They were collected 20 inflorescences in each of three natural populations, located in the northern state of Minas Gerais, Brazil. The inflorescence and rachises length were measured and determined the numbers of staminate and pistillate flowers on 20 rachilles of each region of panicle (basal, middle and apical). We evaluated average dried mass of flowers in each rachis and the female flowers lengths and diameters. Data were subjected to descriptive statistics and to normality test, and it was evaluated the effect of the area, of the individual and of position in the inflorescence on the parameters. Staminate and pistillate flowers at anthesis were subjected to the usual procedures in plant anatomy, scanning electron microscopy and to histochemical tests for the detection of starch and lipids. Flowers are trymeras, and the triad staminate present additional petals and great morphological variability influenced by the area, individual and position in the inflorescence. Specialized structures are present in preventing herbivory as perianth thick, fiber bundles, stegmatas, idioblasts containing tannins, raphides and trichomes. The attraction of pollinators occurs by means of releasing of odors by cells called osmophores present in the corolla and fillets. We identified staminate flowers with developed sterile gynoeceum, evidence of transition to monoiccia.

Keywords: Macaw. Floral Biology. Biometrics. Palms.

1 INTRODUÇÃO

As palmeiras (Arecaceae) incluem cerca de 2700 espécies descritas em mais de 240 gêneros, com ampla distribuição na América Tropical (JUDD *et al.*, 2009; LORENZI *et al.*, 2010). A macaúba, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecoideae, Cocoeae), de expressiva ocorrência em áreas antropizadas no bioma Cerrado, forma grandes populações no estado de Minas Gerais, Brasil (MOTTA *et al.*, 2002; LORENZI *et al.*, 2010).

A espécie tem notável importância econômica, especialmente pelo elevado teor de óleo de alta qualidade produzido pelos frutos (HIANE *et al.*, 2005; MANFIO *et al.*, 2011). Devido à produtividade e à tolerância ao déficit hídrico, a macaúba tem grande potencial para produção de biocombustíveis em ambientes tropicais secos (CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005; MANFIO *et al.*, 2011). As iniciativas de domesticação, incluindo o melhoramento genético e de conservação de populações naturais, sujeitas ao extrativismo predatório (RIBEIRO *et al.*, 2011), são limitadas pela escassez de informações botânicas (CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005), especialmente sobre a biologia reprodutiva (SCARIOT; LLERAS, 1991).

O gênero *Acrocomia* é representado por sete espécies, dentre as quais seis ocorrem no território brasileiro (LORENZI *et al.*, 2010). Estudos têm constatado que *A. aculeata* apresenta elevada variabilidade genética, considerando-se indivíduos e populações (PIMENTEL *et al.*, 2011; OLIVEIRA *et al.*, 2012). A heterogeneidade morfológica, como a existência de diferentes ecótipos tem suscitado debates taxonômicos, incluindo as diversas revisões para a espécie (LORENZI *et al.*, 2010) e a recente proposta de três subespécies (PIMENTEL *et al.*, 2011).

O conhecimento da estrutura floral é fundamental para sistemática vegetal, sendo utilizado em associação com ferramentas moleculares (JUDD *et al.*, 2009). Scariot e Lleras (1991) descreveram a biologia reprodutiva da macaúba na região central do Brasil, entretanto não existem estudos detalhados sobre a morfoanatomia das flores da espécie, o que poderá subsidiar os trabalhos taxonômicos futuros.

Evidências morfoanatômicas florais de *A. aculeata* pode fornecer informações de importância filogenética, já que em Areaceae há uma tendência de transição de flores hermafroditas para monoicas (UHL; MOORE JR., 1977; KÜCHMEISTER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER; GOTTSBERGER, 1997). A ocorrência de flores bissexuadas ou estruturas reprodutivas vestigiais em flores unissexuais são evidências da transição para a monoica (UHL; MOORE JR., 1977). No entanto, estas estruturas são relatadas apenas para *Euterpe precatoria* (KÜCHMEISTER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER; GOTTSBERGER, 1997) e *Rhapis excelsa* (UHL; MORROW; MOORE JR., 1969), não havendo informações sobre sua presença de forma mais ampla na família.

A descrição do gineceu da macaúba pode auxiliar estudos sobre a formação do fruto drupoide, do tipo pseudomonômero (UHL; MOORE JR., 1971; REIS *et al.*, 2012), principal produto de interesse econômico da espécie, enquanto que a caracterização da antese e da polinização pode fornecer informações que contribuam para a compreensão da heterogeneidade na maturação do cacho, considerada entrave para a colheita e utilização agroindustrial (CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005).

Estruturas florais relacionadas com a ecologia de polinização e prevenção de herbivoria são consideradas importantes para sucesso reprodutivo das palmeiras (UHL; MOORE JR., 1971; ASKGAAR *et al.*, 2008). Em *A. aculeata* há liberação de odor intenso durante a antese (SCARIOT; LLERAS, 1991), contudo, as estruturas florais que exercem essa função são desconhecidas.

Objetivou-se com este trabalho caracterizar a morfologia e a anatomia das flores de *A. aculeata* e responder às seguintes questões: (1) Existe efeito da área, indivíduo e posição na inflorescência sobre a biometria das flores? (2) Qual o grau de similaridade entre a anatomia das flores de *A. aculeata* e de outras palmeiras? (3) Existem evidências anatômicas da transição para a monoica? (4) Quais estruturas anatômicas são especializadas na atração de polinizadores, polinização e prevenção de herbivoria?

2 METODOLOGIA

2.1 Morfometria

Populações representativas de *A. aculeata* (FIG. 1A) foram avaliadas durante o período de novembro de 2010 a novembro de 2011, nas quais foram registradas a altura das palmeiras, feita a observação da fenologia de floração (FIG. 1B), biometria floral e frutificação (FIG. 1C). As populações selecionadas localizam-se em áreas antropizadas nos municípios de Brasília de Minas, Mirabela e Montes Claros, estado de Minas Gerais, Brasil (FIG. 1D), onde a cobertura vegetal natural é típica de Cerrado. O material-testemunha foi depositado no Herbário BHCB da Universidade Federal de Minas Gerais, sob o número de registro 149985.

Para descrição da morfologia floral, em cada população foram selecionadas 20 palmeiras, que apresentavam evidências reprodutivas como remanescentes de brácteas e frutos, e até 9m de altura, considerando a dificuldade de coleta, uma vez que a espécie apresenta plantas que atingem até 15 m de altura e muitos acúleos. A altura das plantas foi obtida com um hipsômetro (Blume-Leiss) e em todas as palmeiras foi quantificado o número de inflorescências emitidas durante o ano, a partir de visitas mensais, e avaliados aspectos da biologia floral como cor, odor, sequência de antese, longevidade das flores e receptividade dos estigmas (VOEKS, 2002), a partir de visitas diárias ao campo, durante sete dias. Essas observações foram realizadas em campo e em laboratório, com auxílio de estereomicroscópio.

De cada planta foi retirada uma inflorescência após a antese da bráctea (FIG. 1B). As inflorescências foram mensuradas com auxílio de trena e divididas em três regiões: basal, mediana e apical. De cada região foram retiradas 20 ráquias, que foram embaladas isoladamente e mantidas em refrigerador a temperatura de (5 °C). Destas, foram obtidos o comprimento, o número de flores pistiladas e estaminadas e o comprimento e diâmetro máximo das flores pistiladas usando régua e paquímetro digital (King Tools) (MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006). O teor de umidade foi obtido de todas as flores, após a desidratação por 48 horas em estufa de ventilação forçada a

60 °C, sendo que para as flores pistiladas foi obtido o valor isoladamente e das estaminadas obteve-se o valor médio.

Aos dados foram aplicados o teste de normalidade Kolmogorov-Smirnov e o teste F ou teste de Kruskal-Wallis (no caso de dados aderidos que não apresentaram distribuição normal) para a comparação do efeito da área, do indivíduo e da posição na inflorescência. Os testes foram realizados por meio do programa SAS (SAS, 1990).

2.2 Morfoanatomia Floral

Para as análises morfoanatômicas, flores estaminadas e pistiladas em antese foram coletadas em populações de *A. aculeata*, localizadas nos municípios de Brasília de Minas, Mirabela e dois locais diferentes de Montes Claros (FIG. 1D), fixadas em FAA₅₀, por 24 horas e armazenadas em álcool 70% (JOHANSEN, 1940). Para a observação em microscopia eletrônica de varredura (MEV), o material foi desidratado por meio de série etílica, seco ao ponto crítico, metalizado com ouro e analisado em microscópio DSM 940A (Zeiss), a 15-20 kV (ROBARDS, 1978).

Para a avaliação em microscopia óptica, o material foi incluído em glicolmetacrilato (Leica), segundo Paiva, Pinho e Oliveira (2011). Seções transversais e longitudinais de 5-7 µm de espessura foram obtidas em micrótomo rotativo Atago (Tokio, Japão), coradas com azul de toluidina pH 4,7 (O'BRIEN; MCCULLY, 1981, modificado) e montadas em resina acrílica Itacril (Itaquaquecetuba, Brasil).

Para detecção dos metabólitos, foram realizados testes histoquímicos como lugol (JENSEN, 1962) para amido, e Sudan IV (PEARSE, 1980) para lipídeos totais. A documentação fotográfica foi obtida em fotomicroscópio AxioVision LE, acoplado à câmera AxioCam MRc (Zeiss, Oberkochen, Germany).

3 RESULTADOS

3.1 Morfometria

As plantas selecionadas apresentam altura média de 6,3 m (Desvio Padrão=2,0) com emissão média de 3,5 inflorescências durante o ano avaliado. As inflorescências de *A. aculeata* são panículas e possuem média de 116,8 cm de comprimento, pedunculares com ramificação de uma ordem, axilares, interfoliares e bissexuadas (FIG. 1B). Em pré-antese, a panícula está envolvida por uma bráctea de aspecto coriáceo, de coloração marrom e totalmente revestida por pequenos espinhos.

A abertura da bráctea ocorre por meio de uma fenda no sentido longitudinal e a inflorescência é emitida (FIG. 1B). Esse evento ocorre frequentemente no fim do dia e é marcado pela liberação de um forte odor adocicado e presença de insetos, principalmente besouros e abelhas. Nessa fase, a raque principal e as ráquilas, que possuem comprimento médio de 31,3 cm, apresentam coloração amarela (FIG. 1B).

A partir do terceiro dia, a raque e as ráquilas adquirem coloração verde na região proximal, onde os frutos estão inseridos (FIG. 1C). A região distal das ráquilas, após a abscisão das flores estaminadas, degenera e adquire coloração acinzentada. O desenvolvimento e maturação dos frutos são lentos, cerca de 360 dias, e a espata é persistente.

Os dados referentes a todos os parâmetros biométricos florais não se ajustam à distribuição normal, com exceção do número de flores estaminadas por ráquilla (GRÁF. 1). As ráquilas possuem uma diferença proporcional no número de flores estaminadas em relação às flores pistiladas, e o dimorfismo sexual pode ser evidenciado a partir das dimensões e massa seca de ambas as flores (GRÁF. 1). Todas as características foram influenciadas pela área, indivíduo e posição na inflorescência.

Observa-se que na porção basal do cacho as flores pistiladas são maiores e mais numerosas em relação às demais áreas do cacho. As flores estaminadas são mais numerosas na porção basal, porém, com menor

massa nessa posição, enquanto na porção apical, as flores estaminadas apresentam maior massa seca (GRÁF. 2).

3.2 Morfologia Floral

Na porção distal das ráquulas estão inseridas as flores estaminadas, podendo ser encontradas variações morfológicas como flores estaminadas anômalas no ápice da ráquila. As flores estaminadas possuem um pedicelo curto (FIG. 2A). O cálice consiste de três sépalas livres com disposição valvar simples e de coloração amarela. A corola é composta por três pétalas basalmente unidas e apicalmente livres com disposição valvar simples e de mesma coloração das sépalas. As anteras possuem inserção dorsifixa do filete e deiscência longitudinal (FIG. 2B). Os grãos de pólen são amarelos, tricomosulcados e possuem morfologia variada (FIG. 2C). Observa-se a presença de ráfides nas anteras, geralmente concentradas próximo ao conectivo.

A protoginia é evidente, já que após a abertura da bráctea todas as flores pistiladas estão receptivas, mas as flores estaminadas ainda não estão em antese, ocorrendo apenas após um dia. No quarto dia as flores estaminadas iniciam a abscisão, estando completamente ausentes no sexto dia. As flores estaminadas e pistiladas apresentam dimorfismo sexual, embora apresentem a mesma coloração (FIG. 2A e 2D).

As flores pistiladas encontram-se inseridas de forma espiralada na região proximal das ráquulas, geralmente ladeada por duas flores estaminadas, formando tríades. Eventualmente são observadas duas flores pistiladas envolvidas por três flores estaminadas (políades) ou duas estaminadas juntas, sem a presença de uma pistilada.

As flores pistiladas são globosas e sésseis (FIG. 2D). O cálice é formado por três sépalas livres e valvares. A corola consiste de três pétalas basalmente unidas e apicalmente imbricadas. Tanto o cálice quanto a corola possuem coloração amarela. O estilete é curto e o estigma é trilobado com fendas longitudinais em cada lóbulo, que se unem em um único canal estilar trirradiado (FIG. 2E). Durante a antese da bráctea, as flores estão receptivas,

apresentando estigma papiloso, secretor (FIG. 2F), de coloração rosa-claro e presença de grãos de pólen, mantendo esse aspecto por um ou dois dias.

3.3 Anatomia Floral

3.3.1 Flores Estaminadas

As flores estaminadas que compõem a tríade apresentam três sépalas e alterações conspícuas no número de pétalas, que variam de três a seis, podendo-se confirmar a adição desse verticilo através das ramificações dos traços vasculares, desde o receptáculo até as pétalas (FIG. 3A-E). Verifica-se um curto pistilódio trífido e seis anteras ditecas. Quando as flores apresentam seis pétalas, as internas são dispostas alternadamente às externas, que são basalmente unidas e apicalmente valvares (FIG. 3E). As pétalas internas apresentam a mesma constituição morfoanatômica que as externas.

As flores estaminadas isoladas, que se encontram na porção distal das ráquias, possuem três sépalas, três pétalas, seis anteras ditecas e um curto pistilódio trífido. As pétalas são basalmente unidas e apicalmente valvares (FIG. 3F-H). É possível verificar que as anteras das flores estaminadas da tríade são menores, quando comparadas às das flores estaminadas isoladas, que apresentam conectivo mais espesso (FIG. 3E e 3H).

Em ambas as flores estaminadas, as pétalas possuem epiderme uniestratificada, papilosa e anfiestomática (FIG. 3I e 3J). O mesofilo é composto por células parenquimáticas de formatos isodiamétricos e parede delgada, podendo ser observados idioblastos contendo fenólicos (FIG. 3I). Por toda a extensão das pétalas são verificados feixes de fibras intercalados com feixes vasculares. Contudo, as pétalas das flores da tríade são notadamente mais espessas que as das flores estaminadas isoladas (FIG. 3E, 3H, 3I-J). Todos os feixes de fibras são rodeados por stegmatas (FIG. 3K).

As sépalas possuem epiderme uniestratificada, composta por células de tamanho reduzido, formato arredondado e parede espessa (FIG. 3L). Nas

extremidades da epiderme verifica-se a lignificação das paredes, conferindo rigidez à sépala. Estômatos podem estar presentes na face adaxial. O mesofilo é constituído de células parenquimáticas de formato isodiamétrico, com paredes delgadas e alguns espaços intercelulares podem ser visualizados. Verificam-se idioblastos contendo fenólicos e feixes de fibras envolvidos por stegmatas.

Os filetes são constituídos por células colenquimáticas com espessamento anelar da parede e revestidos por uma epiderme papilosa (FIG. 3J). Cada filete é suprido por um feixe vascular. As anteras possuem epiderme constituída por pequenas células de contorno arredondado e endotécio com células grandes de formato cúbico (FIG. 3M). O tecido do conectivo é constituído por células contendo compostos fenólicos e são identificadas ráfides localizadas junto a ele.

3.3.2 Flores Pistiladas

A flor pistilada é hipógina, apresentando um curto estilete (FIG. 4A). Vários feixes de fibras e feixes vasculares se ramificam no receptáculo e se estendem aos demais verticilos (FIG. 4B). Nessa região há uma grande concentração de idioblastos contendo compostos fenólicos e ráfides. As sépalas possuem epiderme unisseriada com células de contorno arredondado e com paredes espessas (FIG. 4B). As extremidades são afiladas e possuem células com paredes lignificadas. O mesofilo é constituído por células parenquimáticas, de formato isodiamétrico, onde são encontrados feixes de fibras rodeados por stegmatas. Idioblastos contendo compostos fenólicos estão dispersos no mesofilo e há poucos feixes vasculares.

Na porção basal da flor pistilada, as pétalas são congenitamente unidas e completamente adnatas ao anel estaminoidal de modo que não se podem distinguir os dois verticilos (FIG. 4A). A partir da porção mediana da flor verifica-se a separação entre os estaminódios e as pétalas, porém, permanecem unidos entre si formando um anel em torno do ovário. A separação dos estaminódios ocorre a partir do terço superior da flor e eles apresentam rudimentos de anteras (FIG. 4C).

As pétalas possuem epiderme anfiestomática, unisseriada e composta por células com espessamento conspícuo da parede periclinal externa, o que lhe confere aspecto papiloso. O mesofilo é ricamente vascularizado e apresenta numerosos feixes de fibras e idioblastos contendo fenólicos (FIG. 4D). Os feixes vasculares são envolvidos por uma bainha de células volumosas e vacuoladas, e o floema é completamente envolvido por uma bainha de fibras esclerenquimáticas. Stegmatas são identificadas envolvendo todos os feixes de fibras, inclusive o da bainha do floema. Há idioblastos contendo ráfides, posicionados periféricamente, próximo à epiderme.

O gineceu possui ovário com epiderme externa unisseriada, composta por células de formato cúbico, e tricomas tectores multicelulares com frequente deposição de compostos fenólicos (FIG. 4E). O mesofilo ovariano é espesso e diferenciado em quatro zonas topográficas distintas. A primeira encontra-se subjacente à epiderme, formada por cerca de cinco camadas de células pequenas, de contorno arredondado, parede delgada e núcleos conspícuos, que ocupam grande parte da célula. Estas células estão organizadas de forma condensada, de modo que não se podem identificar espaços intercelulares (FIG. 4E). A segunda é constituída por feixes de células alongadas radialmente, com núcleos evidentes.

A terceira e maior zona topográfica, é formada por células parenquimáticas de contorno isodiamétrico, parede delgada e núcleos evidentes. Essa região é ricamente vascularizada, com protoxilema apresentando espessamento anelar e helicoidal da parede e o metaxilema possui espessamento escalariforme. São identificados idioblastos contendo compostos fenólicos, idioblastos contendo ráfides e ductos com secreção de mucilagem sendo formados. Os ductos são ramificados, tanto no sentido radial quanto axial, e têm formação esquizolisígena, por fusão e lise dos idioblastos rafídicos (FIG. 4E).

A quarta zona topográfica é constituída por camadas de células menos volumosas, de contorno isodiamétrico. Nessa região não são encontrados idioblastos ou ductos. Adjacente à epiderme interna identifica-se uma zona meristemática, responsável pelo espessamento do mesofilo ovariano e a formação de feixes vasculares e fibras do poro germinativo (FIG. 4E). Em

todo o mesofilo ovariano foram identificados pequenos grãos de amido, concentrados na região da placentação, próximo aos óvulos e à epiderme interna.

O ovário é tricarpelar, sincárpico e trilocular, com um óvulo por lóculo (FIG. 4F). Os três carpelos são completamente unidos e na região central da placentação são identificados os feixes vasculares ventrais. Vários cordões procambiais podem ser visualizados nos tegumentos dos óvulos. No terço superior da flor são observados seis estaminódios de formato triangular e supridos por um único feixe vascular (FIG. 4G). Esse verticilo é constituído por epiderme unisseriada de contorno arredondado e por células colenquimáticas. Ocorrem idioblastos contendo ráfides apenas na porção basal.

O canal estilar, que se estende do estigma até a porção superior do ovário, é revestido por células alongadas de aspecto papiloso, formando o tecido transmissor do tubo polínico (FIG. 4H). Na porção mediana do ovário é possível identificar a fusão dos canais estilares de cada carpelo, formando um único canal trirradiado. O estigma é trilobado e cada lóbulo é suprido por um feixe vascular (FIG. 4I). A epiderme é constituída por células papilosas com acúmulo de compostos fenólicos. O mesofilo possui células parenquimáticas de formato arredondado e numerosos idioblastos contendo compostos fenólicos. É possível evidenciar que um dos lóbulos do estigma é maior do que os demais.

Os óvulos são hemianátropos, com placentação basal e a vascularização do funículo oriunda da placenta alcança a calaza, situada na porção apical dos óvulos (FIG. 5A). A epiderme locular, adjacente à qual o tubo polínico cresce, atingindo a micrópila, consiste de células papilosas alongadas, de formato cônico, organizadas em paliçada e apresentam aspecto secretor (FIG. 5B).

Os óvulos são bitegmentados, sendo o tegumento externo espesso, composto por várias camadas de células maiores quando comparadas às do tegumento interno, que é constituído de 4-5 camadas de células com núcleos evidentes (FIG. 5C). Observa-se que há uma fusão dos dois tegumentos e a micrópila é formada apenas pelo tegumento externo. O óvulo é

tenuinucelado, podendo-se evidenciar apenas uma camada de células com aspecto secretor revestindo internamente o saco embrionário (FIG. 5C e 5D). Próximo à micrópila, são observadas as duas sinérgides e células do gametófito (FIG. 5D).

3.3.3 Flores Anômalas

Foram identificadas, em baixo percentual (< 0,3%), no ápice das ráquulas, flores estaminadas com um proeminente pistilódio. Essas flores se destacam entre as demais masculinas por serem maiores e apresentarem estigmas trilobados conspícuos (FIG. 6A). As sépalas são livres com disposição valvar (FIG. 6B) e as pétalas são basalmente unidas e apicalmente imbricadas, semelhantes às flores pistiladas (FIG. 6B e 6C). Entretanto, eventualmente pode ser identificado um petaloide adicional (FIG. 6C). Os estames são adnatos às pétalas até a porção mediana da flor, a partir da qual, separam-se em seis (FIG. 6A e 6C).

As pétalas possuem epiderme uniestratificada e de aspecto papiloso (FIG. 6D). O mesofilo é ricamente vascularizado e possui feixes de fibras envolvidos por stegmatas e idioblastos contendo fenólico. Os estaminódios possuem contorno triangular e são supridos por apenas um feixe vascular (FIG. 6D). O pistilódio é bem desenvolvido e revestido por tricomas multicelulares contendo compostos fenólicos.

O mesofilo ovariano é semelhante ao das flores pistiladas, porém, são evidenciados apenas os lóculos (FIG. 6E). As anteras são ditecas com estômio longitudinal (FIG. 6F). A epiderme é composta por pequenas células de contorno arredondado e o endotécio é formado por células de contorno cúbico. O conectivo é desenvolvido e consiste de idioblastos contendo taninos, podendo verificar ráfides entre os grãos de pólen (FIG. 6F).

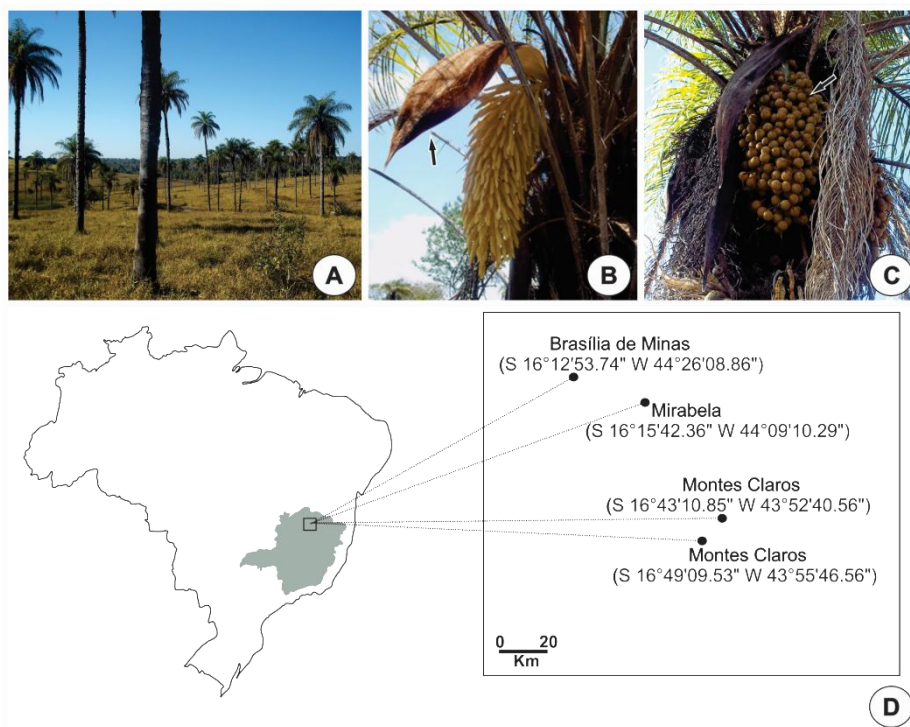


FIGURA 1. *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) no Norte do Estado de Minas Gerais, Brasil. Visão geral de uma população de macaúba (A). Espata interfoliar em antese (seta) com panícula exposta (B). Cacho com frutos imaturos (seta) e espata persistente (C). Áreas de coletas (municípios) e suas respectivas coordenadas, no Estado de Minas Gerais (cinza), Brasil (D). Fonte: da autora.

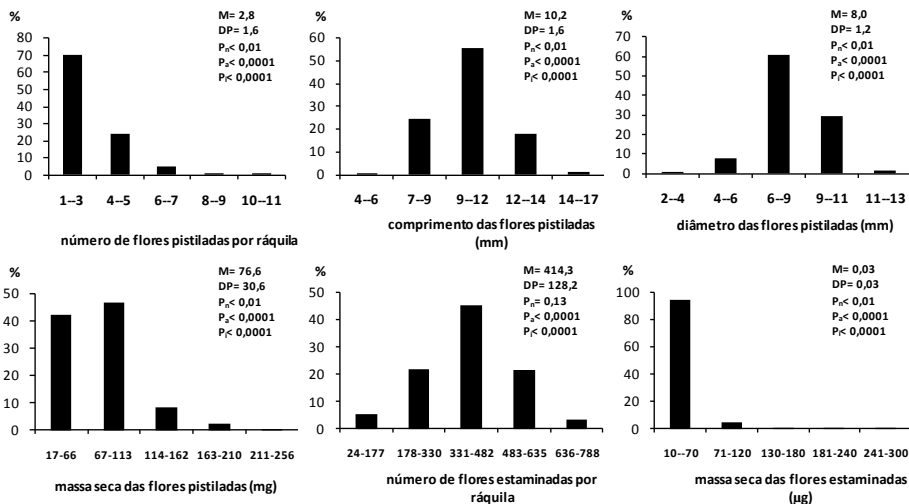


GRÁFICO 1. Distribuição de frequência de dados biométricos de flores de *A. aculeata* (Arecaceae). M: média; DP: desvio padrão; P_n : nível de significância do teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov; P_a , P_i : nível de significância do teste F (no caso do número de flores estaminadas por ráquila) ou do teste Kruskal-Wallis na avaliação do efeito da população, e indivíduo, respectivamente.

Fonte: da autora.

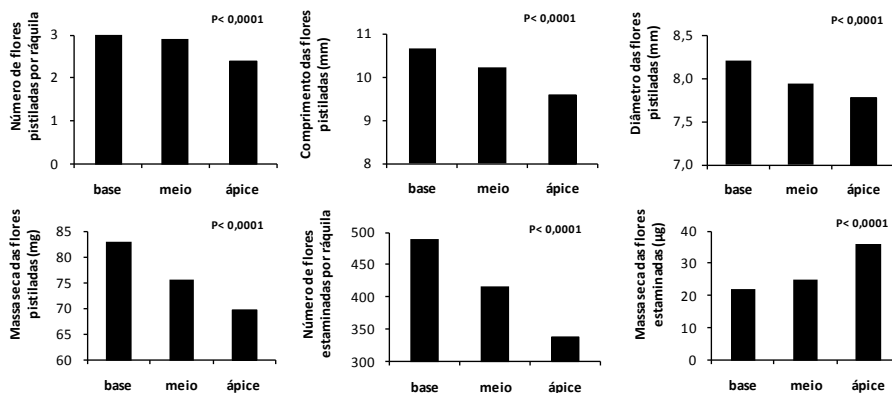


GRÁFICO 2. Efeito da posição da inflorescência sobre parâmetros biométricos de flores de *A. aculeata*. P : nível de significância do teste F (no caso do número de flores estaminadas por ráquila) ou do teste Kruskal-Wallis.

Fonte: da autora.

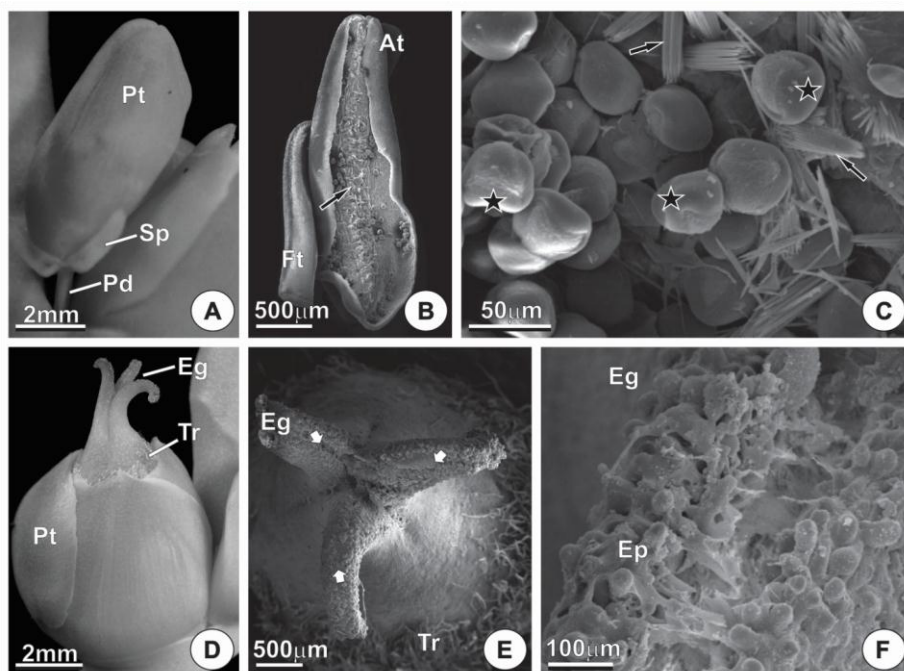


FIGURA 2. Morfologia de flores estaminadas e pistiladas de *A. aculeata*. Flor estaminada (A-C). Flor trímera e pedunculada (A). Antera com filete dorsifixo, deiscência longitudinal e ráfides (seta) no conetivo (B). Grãos de pólen tricomosulcados (estrela) e ráfides (setas) (C). Flor pistilada em antese (D-F). Flor séssil, trímera, com estigma receptivo (D). Estigma trilobado com fendas longitudinais (setas curtas); tricomas na base do estilete (E). Epiderme papilosa secretora do estigma (F). At, antera; Eg, estigma; Ep, epiderme papilosa; Ft, filete; Pd, pedúnculo; Pt, pétala; Sp, sépala; Tr, tricomas. Fonte: da autora.

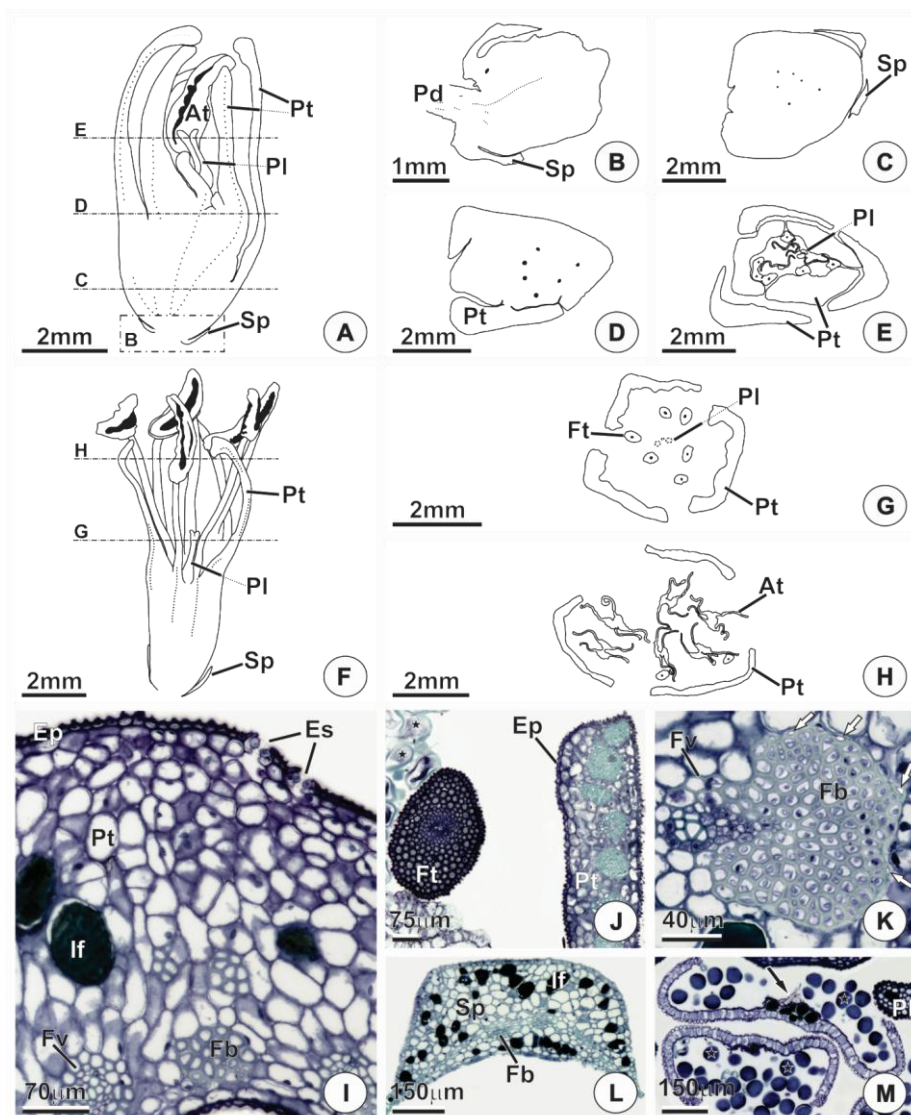


FIGURA 3. Flores estaminadas de *A. aculeata*. Representação esquemática das flores estaminadas da tríade (A-E), ressaltando a vascularização (tracejado). Representação esquemática das flores estaminadas isoladas (F-H). Pétala espessa da flor estaminada da tríade, evidenciando epiderme papilosa com estômatos, fibras e idioblastos (I). Pétala delgada e filete da flor estaminada isolada (J). Feixe vascular com stegmatas (setas brancas) em torno das fibras (K). Sépala com fibras e idioblastos (L). Antera deiscente com ráfides no conetivo e grãos de pólen (estrelas) (M). At, antera; Ep, epiderme; Es, estômato; Fb, feixes de fibras; Ft, filete; Fv, feixe vascular; Pd, pedicelo; PI, pistilódio; Pt, pétala; Sp, sépala.
Fonte: da autora.

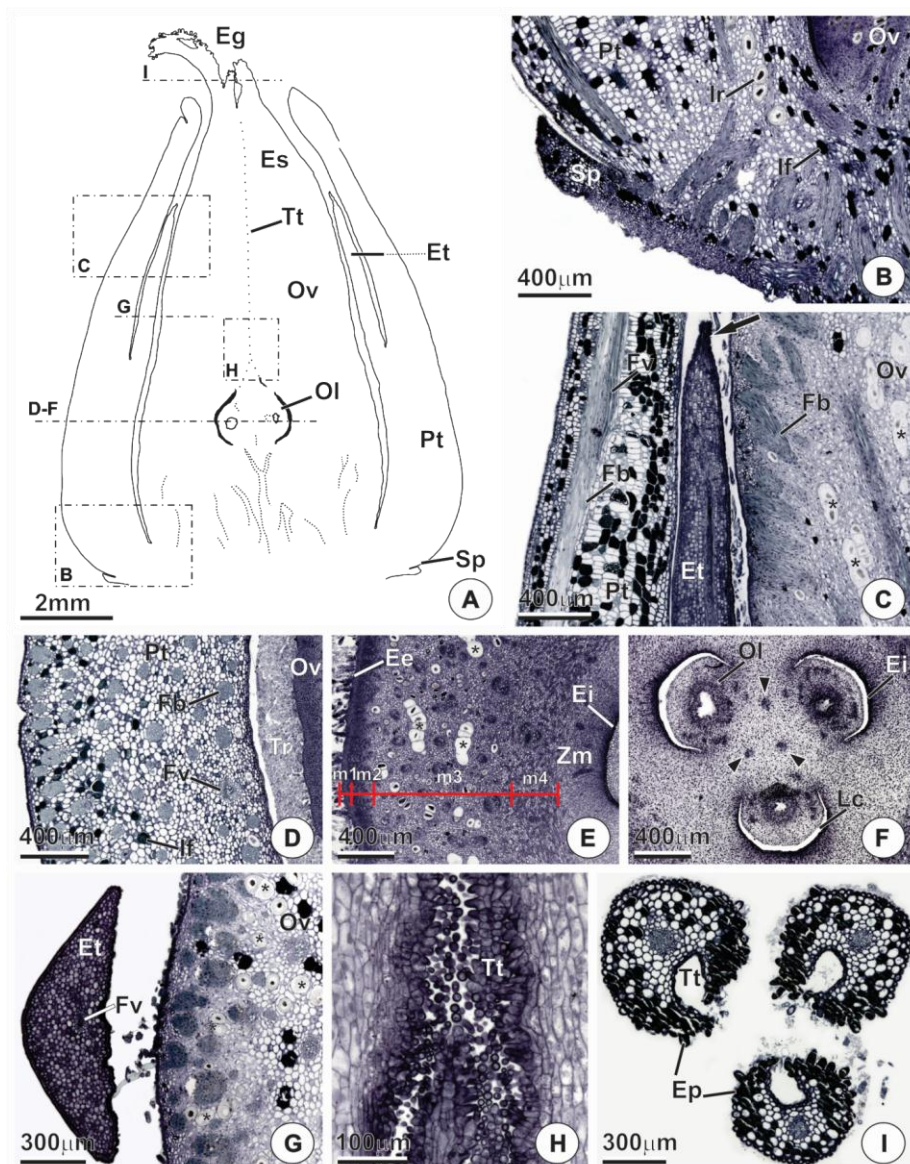


FIGURA 4. Flor pistilada de *A. aculeata*. Representação esquemática (A). Receptáculo (B). Rudimento de antera (seta) (C). Anel estaminoidal adnato à pétala (D). Mesofilo ovariano com quatro zonas topográficas (m1, m2, m3 e m4) e ductos (*) (E). Ovário tricarpelar e trilocular; feixes ventrais (pontas de setas) (F). Estaminódio com um feixe vascular (G). Tecido transmissor do tubo polínico (H). Estigma com epiderme papilosa (I). Ee, epiderme externa; Eg, estigma; Ei, epiderme interna; Es, estilete; Et, estaminódio; Fb, feixe de fibras; Fv, feixe vascular; Ir, idioblasto com ráfides; If, idioblastos fenólicos; Ov, ovário; Ol, óvulo; Pt, pétala; Sp, sépala; Tr, tricomas; Tt, tecido transmissor. Fonte: da autora.

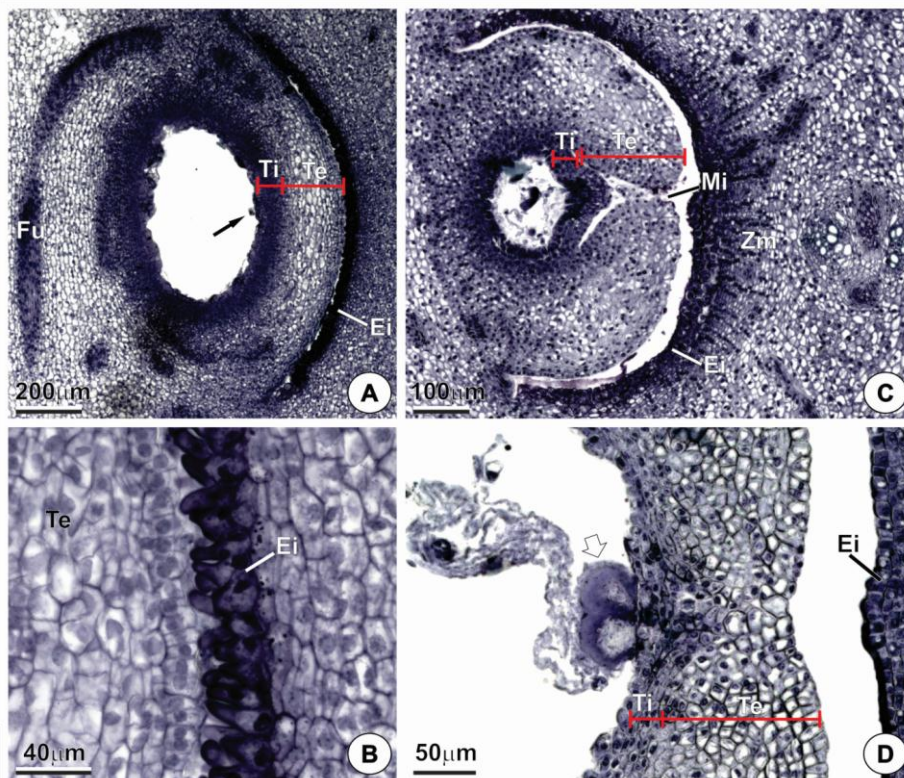


FIGURA 5. Flor pistilada de *A. aculeata*. Secções longitudinais (A, B) e secções transvesais (C, D) da região da placentação. Óvulo hemianátropo com placentação basal, feixe do funículo conspícuo; presença de ráfides (seta preta) (A). Região interior do ovário evidenciando a epiderme interna (B). Óvulo bitegumentado com micrópila evidente (C). Sinérgides (seta branca) localizadas próximo a micrópila (D). Ei, epiderme interna do ovário; Fu, funículo; Mi, micrópila; Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; Zm, zona meristemática.

Fonte: da autora.

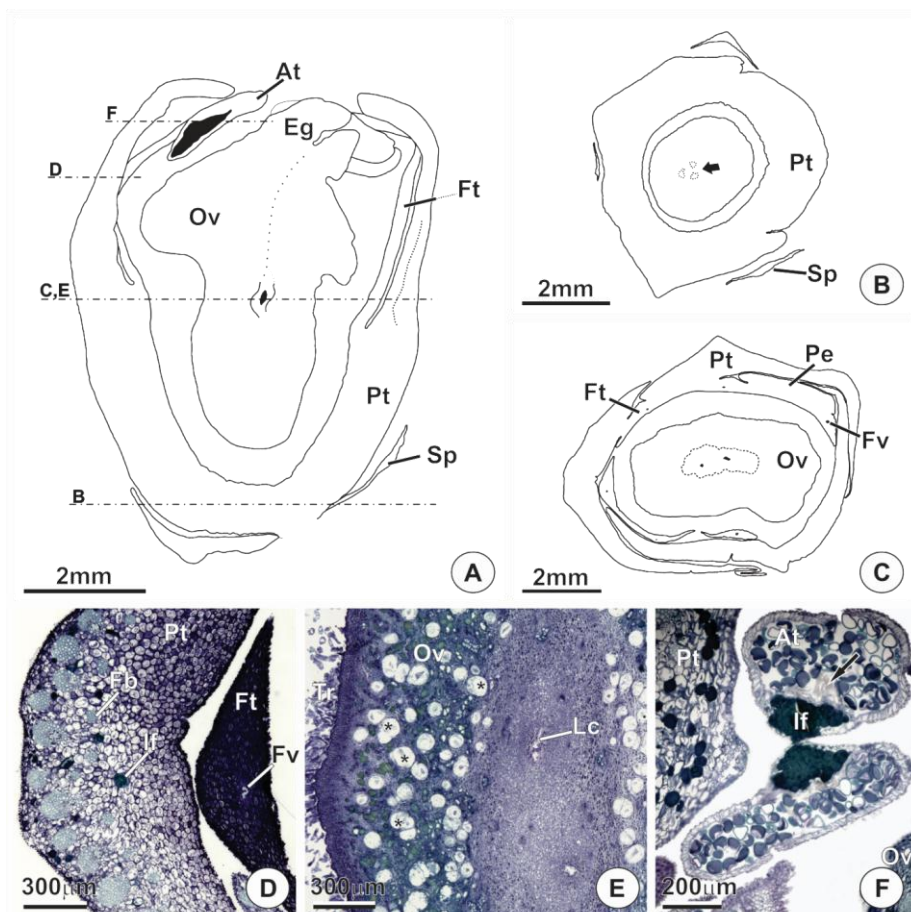


FIGURA 6. Flor estaminda com gineceu. Representação esquemática (A-C). Base do ovário evidenciando os feixes vasculares dos carpelos (seta preta) (B). Porção mediana do ovário, evidenciando os estames (C). Pétala e estames (D). Região mediana do ovário (E). Antera diteca com ráfides (seta) e idioblastos tânicos (F). At, antera; Eg, estigma; Fb, feixe de fibra; Ft, filete; Fv, feixe vascular; It, idioblasto fenólico; Ov, ovário; Lc, lóculo; Pt, pétala; Sp, sépala.

Fonte: da autora.

4 DISCUSSÃO

A ocorrência de panículas apresentando antese da bráctea por meio de uma abertura no sentido longitudinal é uma característica comum às palmeiras (LORENZI *et al.*, 2010). O evento de anteses das brácteas, durante o fim do dia ou no período noturno, pode estar relacionado à queda de temperatura ou ser consequência de alterações repentinas do clima local (SCARIOT; LLERAS, 1991; OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003), o que foi evidenciado em outras palmeiras do gênero *Bactris*, *Nypa* e *Astrocaryum* (UHL; MOORE JR., 1977; OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003).

A protoginia verificada em *A. aculeata* corrobora estudos da biologia reprodutiva da espécie na região central do Brasil (SCARIOT; LLERAS, 1991), sendo detectada em outras espécies da família (UHL; MOORE JR., 1977; OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003; STAUFFER *et al.*, 2004), mas não podendo ser considerado um caráter comum, tendo em vista que há ocorrência de protandria em várias espécies da família (UHL; MOORE JR., 1977; STAUFFER; ENDRESS, 2003; STAUFFER *et al.*, 2004).

As flores de *A. aculeata* são descritas como unissexuais, dispostas numa mesma inflorescência, sendo que na base estão sempre organizadas em tríades (SCARIOT; LLERAS, 1991; LORENZI *et al.*, 2010). A presença de tríades é considerada a principal característica que distingue a subfamília Arecoideae (UHL; DRANSFIELD, 1987), que é constituída por duas flores estaminadas e uma flor pistilada (ASKGAARD *et al.*, 2008; BAKER *et al.*, 2011).

Em Cocoeae, a organização das flores em tríades é considerada uniforme (MOORE JR.; UHL, 1982). Contudo, em *A. aculeata* verificam-se diferentes formas de distribuição dessas flores nas ráquulas, como a presença de políades e díades. A única exceção de modificação na organização das tríades, relatadas para a tribo, é a ocorrência de um par de flores estaminadas, em consequência de sucessivos abortos das flores pistiladas (MOORE JR.; UHL, 1982).

Flores estaminadas que apresentam pistilódios são comumente identificadas em palmeiras, geralmente desempenhando a função de atrair polinizadores (MERCADANTE-SIMÕES *et al.*, 2006); entretanto, em *E. Precatoria* foi diagnosticado pistilódio com rudimentos de óvulo (KÜCHMEISTER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER; GOTTSBERGER, 1997), e em *R. excelsa* são observados rudimentos de anteras no anel estaminoidal das flores pistiladas (UHL; MORROW; MOORE JR., 1969). Porém, não há relatos sobre a origem evolutiva dessas estruturas, bem como fatores relacionados à polinização, cujos trabalhos de ontogenia e estudos comparativos de ecologia da polinização são necessários para esse tipo de esclarecimento (ASKGAARD *et al.*, 2008).

A ocorrência de verticilos adicionais em flores estaminadas é pouco conhecida, sendo possível detectar a adição no perianto de espécies de *Orbignya* e *Scheelea*, e possivelmente em algumas espécies de *Cocosoid* (MOORE JR.; UHL, 1982). Todavia, a diferença no número de pétalas entre flores estaminadas da tríade e flores estaminadas isoladas não é relatada em *Arecaceae*, embora já tenha sido verificado, em *Astrocaryum vulgare*, que as primeiras apresentam anteras pouco desenvolvidas, com produção reduzida de grãos de pólen (OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003), sugerindo que há uma tendência destas flores se tornarem inférteis.

O menor volume das flores estaminadas de *A. aculeata*, observado na porção basal do cacho, pode estar relacionado à maior disponibilidade de recursos para as flores pistiladas, que são numerosas e mais volumosas nessa região da inflorescência, enquanto no ápice, como as flores pistiladas são menores, há menor concorrência por recursos e, desse modo, as flores estaminadas são maiores. Esse resultado é corroborado pela observação de que flores estaminadas inférteis ocorrem em *Attalea funifera*, podendo estar correlacionado com a intensa produção de flores pistiladas na ráquila (VOEKS, 2002).

Ráfides em anteras são características comumente relatadas em espécies da família, geralmente se encontram localizadas no conetivo (UHL; MOORE JR., 1977; KÜCHMEISTER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER; GOTTSBERGER, 1997; RUDALL *et al.*, 2003; ASKGAARD *et al.*, 2008) e

podem ter papel relacionado com a prevenção da herbivoria (UHL; MOORE JR., 1973; ASKGAARD *et al.*, 2008).

Os grãos de pólen da macaúba são descritos com formato triangular e tricomosulcados (HARLEY; BAKER, 2001). Pólen tricomosulcado é considerado um caráter comum do gênero *Acrocomia* (DRANSFIELD *et al.*, 2008) e subtribo Arecoideae, podendo ser identificado em espécies das tribos Areceae, Arecinae, Cocoeae, Attaleinae, Elaeidinae e Bactridinae (HARLEY; BAKER, 2001). Contudo, verifica-se que há variações na morfologia dos grãos de pólen de *A. aculeata*, que apresentam formato triangulares e esféricos. Estas diferenças podem estar relacionadas à grande variabilidade genética na espécie (OLIVEIRA *et al.*, 2012) e a sua ampla distribuição geográfica. Esses caracteres podem favorecer a compreensão do processo evolutivo das estruturas reprodutivas das palmeiras, bem como de aspectos relacionados com a ecologia da polinização. Os estudos palinológicos poderão contribuir para subsidiar a proposta de três subespécies (PIMENTEL *et al.*, 2012).

No gineceu de *A. aculeata* são ausentes nectários septais, devido à completa fusão dos carpelos, que é considerada uma característica comum da tribo Cocoeae, adquirida ao longo da evolução, normalmente associados a diferentes síndromes de polinização, como anemofilia (UHL; MOORE JR., 1971; RUDALL *et al.*, 2003). A polinização pelo vento, considerada comum entre as espécies de Cocoeae (UHL; MOORE JR., 1971), pode estar associada à elevada produção de pólen (CRUDEN, 2000; ASKGAARD *et al.*, 2008), geralmente liberado em grande quantidade ao mesmo tempo ou devido à aglomeração dessas plantas numa determinada área (SCARIOT; LLERAS, 1991), sugerindo a importância em se preservar as populações dessa espécie, a fim de garantir maior sucesso reprodutivo de plantas nativas.

Nesse sentido, essa função pode ser desempenhada pelos estigmas e anteras, que supostamente estão envolvidos com a liberação do odor característico, bem como pelo contraste visual provocado pela coloração da panícula e da bráctea, promovendo a atração de besouros, principalmente (SCARIOT; LLERAS, 1991).

Além dessas estruturas, as papilas, evidenciadas na corola das flores estaminadas e pistiladas e na epiderme dos filetes, possuem formato cônico e aspecto secretor (METCALFE; CHALK, 1988), podendo ser consideradas células especializadas na liberação do odor característico da espécie, denominadas osmóforos, cuja função principal é a atração de polinizadores (FANH, 1979). A liberação de óleos voláteis, durante a antese, está relacionada ao aquecimento das estruturas florais (SCARIOT; LLERAS, 1991).

Em palmeiras, as papilas têm sido reportadas em estigmas e tecido transmissor do tubo polínico (KÜCHMEISTER; SILBERBAUER-GOTTSBERGER; GOTTSBERGER, 1997; STAUFFER; ENDRESS, 2003; OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003; STAUFFER *et al.*, 2004), sendo pouco comuns em epiderme da corola, observado apenas em flores estaminadas de *Dypsis* (RUDALL *et al.*, 2003) e nas ráquias, flores pistiladas e estaminadas de *A. vulgare*, principalmente nas regiões periféricas onde supostamente se encontramos osmóforos (OLIVEIRA; COUTURIER; BESERRA, 2003).

No estigma, canal estilar e na epiderme interna do ovário, as papilas estão envolvidas com a liberação de secreções, cuja função principal é a interação estigma/pólen, germinação e crescimento do tubo polínico até à oosfera. Essa interação pode variar de espécie para espécie, muitas vezes estando relacionada com a morfologia e o tipo de exsudado (EDLUND; SWANSON; PREUSS, 2004).

Considerando que a macaúba habita áreas abertas, sob intensa luminosidade e estão sujeitas à baixa umidade do ar no momento da antese, as papilas podem ser formas adaptativas de proteção das estruturas reprodutivas, refletindo a luz e evitando o superaquecimento de camadas mais internas dos tecidos, além de facilitar a remoção de água da superfície (METCALFE; CHALK, 1988).

O estigma de *A. aculeata* possui um lóbulo maior em relação aos demais, o que implica que um dos carpelos é mais desenvolvido, denominado gineceu pseudomonômero (UHL; MOORE JR., 1971). A formação de gineceu pseudomonômero é registrada em vários grupos de palmeiras, sendo

considerada uma característica comum na família *Arecaceae* (UHL; MOORE JR., 1971; STAUFFER *et al.*, 2004).

Anel estaminoidal vestigial ocorre em várias espécies de palmeiras, sendo tipicamente encontrado em plantas da tribo *Cocoeae* e no gênero *Acrocomia* (RUDALL *et al.*, 2003; STAUFFER; ENDRESS, 2003; BACELAR-LIMA; MENDONÇA; BARBOSA, 2006; DRANSFIELD *et al.*, 2008). A conação de órgãos florais é uma característica comum em *Arecaceae* (MOORE JR.; UHL, 1982; RUDALL *et al.*, 2003; STAUFFER; ENDRESS, 2003) e é considerada evidência de especialização (UHL; MORROW; MOORE JR., 1969), embora sua função ainda não seja bem esclarecida, sendo necessária a realização de estudos comparativos de ecologia de polinização (ASKGAARD *et al.*, 2008).

Durante a antese, o ovário das flores pistiladas possui grandes ductos com eficiente secreção de mucilagem, geralmente contendo ráfides em seu interior. Essas estruturas se originam por meio de uma combinação entre formação esquisógena e lisígena, denominada esquisolisígena (METCALFE; CHALK, 1989) e aparentam forte relação com a proteção contra dessecção dos tecidos ovarianos, além de poder contribuir contra a predação de pequenos herbívoros (FAHN, 1979). A ocorrência de ductos tem sido reportada em várias famílias, os quais são considerados estruturas secretoras mais elaboradas, que apresentam um epitélio secretor e são importantes taxonomicamente (METCALFE; CHALK, 1989).

A partir de secções longitudinais da região da placentação da macaúba pode-se verificar que a vascularização do funículo tem origem na base do ovário, alcançando a calaza e, portanto, possui placentação basal, ao contrário do que em secção transversal pode dar a falsa impressão de que seja axilar (REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012). Óvulos hemianátropos são evidências de transição entre grupos basais, que apresentam óvulos anátropos e grupos mais derivados, com óvulos ortótropos (UHL; MORROW; MOORE JR., 1969).

A zona meristemática, identificada na região da placentação, próxima aos lóculos tem a função de ampliar o mesofilo ovariano durante o desenvolvimento dos frutos (REIS; MERCADANTE-SIMÕES, RIBEIRO,

2012), mas também é nessa região que se inicia a formação do tecido fibroso e vascularizado do mesocarpo que preenche o poro germinativo do endocarpo, característica típica de palmeiras da tribo Coccoeae, que possuem três poros bem definidos no endocarpo, correspondente à região da micrópila dos óvulos (UHL; MOORE JR., 1971; DRANSFIELD *et al.*, 2008; LORENZI *et al.*, 2010).

O investimento que a planta realiza para garantir um sucesso reprodutivo não consiste apenas em produção de grande quantidade de flores ou pólen, mas também em estruturas que garantam uma maior proteção aos óvulos e grãos de pólen durante a longa exposição das flores (UHL; MOORE JR., 1971, 1977), considerando que o ambiente em que essa palmeira se encontra inserida é alvo de condições edafoclimáticas diversas, além de receber visitas de insetos que pouco contribuem para sua polinização.

Feixes de fibras e corpos silicosos (stegmatas) são especializações anatômicas que desempenham importante função de reforço e proteção dos tecidos adjacentes, e que, junto a estruturas como idioblastos contendo compostos fenólicos e ráfides, podem apresentar importante função protetora contra ataque de insetos predadores (UHL; MOORE JR., 1971; 1973; METCALFE; CHALK, 1989; ASKGAARD *et al.*, 2008). Acreditando que essas características são consideradas vantajosas, tanto para proteção quanto para interações com insetos, sugere-se que durante a evolução elas foram selecionadas pelas palmeiras que possuem essas estruturas (UHL; MOORE JR., 1977).

As variações morfológicas constatadas em flores possuem importante valor para estudos de sistemática e evolução com base em morfologia floral e ontogenia em palmeiras (RUDALL *et al.*, 2003). Em estudo de relações filogenéticas entre Arecoideae, baseado em dados moleculares, aponta-se *A. aculeata* ocupando posição intermediária na escala evolutiva (BACKER *et al.*, 2011), corroborando os caracteres morfoanatômicos observados nas flores, como rudimentos de estruturas reprodutivas femininas em flores estaminadas, rudimentos de estruturas reprodutivas masculinas em flores pistiladas, que evidenciam a transição para a monoiccia, assim como a presença de óvulos heminátropos (UHL; MORROW; MOORE JR., 1969).

5 CONCLUSÃO

- *A. aculeata* possui grande variabilidade morfológica floral, influenciada pela área, indivíduo e posição na inflorescência.

- As flores pistiladas e estaminadas de *A. aculeata* possuem estruturas morfoanatômicas comuns a espécies da família, entretanto, podem-se detectar características peculiares, como grãos de pólen de formatos variados, mesofilo ovariano com quatro zonas topográficas distintas, células papilosas na corola e flores estaminadas anômalas.

- A presença de rudimentos de anteras no anel estaminoidal de flores pistiladas, verticilos adicionais e anteras pouco desenvolvidas em flores estaminadas da tríade e gineceu estéril com rudimentos do gametófito em flores estaminadas anômalas são evidências da transição de flores hermafroditas para unissexuais em *A. aculeata*.

- Perianto espesso, grande concentração de feixes vasculares e feixes de fibras, corpos silicosos (stegmatas), idioblastos contendo taninos, ráfides e tricomas são estruturas anatômicas especializadas na prevenção de herbivoria, encontradas nas flores da macaúba.

- Osmóforos na epiderme da corola e dos filetes são responsáveis pela liberação de odores, cuja função é atrair seus polinizadores, especialmente besouros.

CAPÍTULO 3- DESENVOLVIMENTO DO FRUTO DE *Acrocomia aculeata* (ARECACEAE)

RESUMO

Acrocomia aculeata é uma palmeira economicamente importante, especialmente pelo potencial oleaginoso do mesocarpo e da semente. Caracterizou-se o desenvolvimento dos frutos por meio da descrição de aspectos fisiológicos e morfoanatômicos, com objetivo de definir fases de desenvolvimento, relacionar a embriogênese com o desenvolvimento dos frutos e caracterizar a ontogênese de estruturas relacionadas à pronunciada dormência da espécie. Flores e frutos ao longo do desenvolvimento tiveram o comprimento, diâmetro e massa fresca mensurados e determinou-se a massa seca e o teor de água do exocarpo, mesocarpo, endocarpo e semente. Utilizaram-se procedimentos usuais em anatomia vegetal e foram realizados testes histoquímicos. O fruto demanda cerca de um ano para o desenvolvimento, que apresenta três fases: histodiferenciação do pericarpo (até aproximadamente 90 dias após a antese); maturação da semente (até 300 dias após a antese) e maturação do mesocarpo (até a abscisão). A flor é tricarpelar e sincárpica, mas normalmente apenas um óvulo se desenvolve em semente; os demais óvulos se degeneram e ficam completamente envolvidos pelo endocarpo *lato sensu*. O embrião possui desenvolvimento inicialmente lento, mas encontra-se diferenciado aos 130 dias após a antese. A placa do poro constitui o endocarpo *stricto sensu* e se origina a partir da epiderme locular. O exocarpo é a primeira estrutura a atingir a maturação, seguido pela semente, enquanto que o endocarpo continua se lignificando até próximo à abscisão. O mesocarpo inicia a deposição de lipídeos por volta de 345 dias após antese e não apresenta indícios de maturação, o que sugere possível comportamento climatérico.

Palavras-chave: Macaúba. Embriogênese. Morfoanatomia de fruto. Oleaginosa. Palmeiras.

CHAPTER 3- DEVELOPMENT OF *Acrocomia aculeata* (ARECACEAE) FRUIT

ABSTRACT

Acrocomia aculeata is a palm economically important, especially for oleaginous potential of mesocarp and seed. It was characterized the fruit development by means of morphological and anatomical descriptions and physiological aspects, aiming to define stages of development, relating embryogenesis with fruit development and characterize the ontogeny of structures related to pronounced dormancy of the species. Flowers and fruits throughout the development had the length, diameter and fresh weight measured and it was determined the dry mass and water content of the exocarp, mesocarp, endocarp and seed. We used standard procedures in plant anatomy and histochemical tests were performed. The fruit requires about a year to its development, which consists of three phases: pericarp histodifferentiation (until approximately 90 days after anthesis); seed maturation (up to 300 days after anthesis) and mesocarp maturation (up to abscission). The flower is tricarpellate and syncarp, but usually only one ovule develops into seed; others ovules degenerate and become completely involved by the *lato sensu* endocarp. The embryo has developing initially slow, but is differentiated to 130 days after anthesis. The pore plate constitutes the *stricto sensu* endocarp and originates from the locular epidermis. The exocarp is the first structure to achieve maturation, followed by the seed, whereas the endocarp continues lignifying until near the abscission. The mesocarp begins the deposition of lipids about 345 days after anthesis and shows no signs of maturation, suggesting possible climacteric behavior.

Keywords: Macaw. Embryogenesis. Fruit morfoanatomy. Oilseed. Palm.

1 INTRODUÇÃO

A família Arecaceae é composta por um grupo de plantas economicamente importantes, que se encontram distribuídas nos trópicos e subtropicais, especialmente na América Tropical (JUDD *et al.*, 2009; LORENZI *et al.*, 2010). No Brasil, são descritas mais de 300 espécies de palmeiras, muitas com elevado potencial econômico (LORENZI *et al.*, 2010).

A macaúba, *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. (Arecoideae, Cocoeae) apresenta ampla distribuição no território brasileiro e destaca-se pela elevada produtividade e potencial oleaginoso relacionado ao mesocarpo e semente, com perspectivas para a produção de biocombustíveis (HIANE *et al.*, 2005; MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; MANFIO *et al.*, 2011; PIRES *et al.*, 2013). A espécie é considerada a segunda oleaginosa mais produtiva já descrita e é adaptada a ambientes tropicais secos, no bioma Cerrado, onde vastas extensões territoriais subutilizadas poderão ser incorporadas ao sistema produtivo (MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; RIBEIRO *et al.*, 2012b; PIRES *et al.*, 2013).

O endocarpo apresenta elevada concentração de lignina, possibilitando a sua utilização para a produção de carvão vegetal para siderúrgicas, operações metalúrgicas e uso doméstico (SILVA; BARRICHELO; BRITO, 1986). Entretanto, a macaúba não é domesticada, sendo limitadas as informações sobre o desenvolvimento e as características do fruto e da semente, incluindo o padrão de maturação e o desenvolvimento da pronunciada dormência que dificulta a produção de mudas (CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005; RIBEIRO; OLIVEIRA; GARCIA, 2012a).

Em palmeiras, é comum a presença de ovários tricarpelares que originam frutos contendo apenas uma semente e classificados como drupoide, do tipo pseudomonômero (MAHABALE; BIRADAR, 1967; BIRADAR; MAHABALE, 1968; UHL; MOORE JR., 1971; OROZCO-SEGOVIA *et al.*, 2003; REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012). Análises ontogenéticas da formação desse fruto característico abrangem poucas espécies da tribo

Borasseae (ROMANOV *et al.*, 2011) e do gênero *Eugeissona* (BOBROV *et al.*, 2012).

Apesar de haver uma descrição do desenvolvimento do pericarpo de *A. aculeata* (REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012), permanecem sem definição as fases do desenvolvimento do fruto que demanda cerca de um ano da antese à abscisão (SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995). Outros processos peculiares, como a origem do poro germinativo, o padrão de acúmulo dos óleos, a formação da semente, bem como os fatores relacionados ao possível comportamento climatérico merecem atenção e poderão contribuir para a ampliação dos conhecimentos, ainda restritos, sobre os frutos das palmeiras (OROZCO-SEGÓVIA *et al.*, 2003).

A embriogênese em palmeiras é muito peculiar e resulta na formação de um eixo embrionário microscópico, envolvido pelo pecíolo cotiledonar e de um limbo com notável função haustorial (HACCIUS; PHILLIP, 1979; DEMASON; THOMSON, 1981). O conhecimento sobre o tema é escasso, principalmente nas fases iniciais (MAHABALE; BIRADAR, 1967; KULKARNI; MAHABALE, 1974) e não existem trabalhos relacionando detalhes da embriogênese com o desenvolvimento do fruto em *Arecaceae*.

Estudos com embriões de palmeiras têm objetivado compreender aspectos relacionados à caracterização histológica e ultraestrutural (DEMASON; THOMSON, 1981; PANZA; LAINEZ; MALDONADO, 2004; MOURA *et al.*, 2010); mobilização das reservas (DEMASON *et al.*, 1985); maturação fisiológica do embrião (PÉREZ, 2012) e germinação (RIBEIRO *et al.*, 2011; RIBEIRO; OLIVEIRA; GARCIA, 2012a; MAGALHÃES *et al.*, 2012).

Para *A. aculeata*, há trabalhos que descrevem a estrutura de embriões maduros (MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; RIBEIRO; OLIVEIRA; GARCIA, 2012a), porém, não há relatos sobre o seu desenvolvimento. Embriões zigóticos têm sido utilizados para a propagação via embriogênese somática em *A. aculeata*, mas sem resultar na produção de plântulas viáveis (MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010). O uso de embriões imaturos poderá constituir alternativa de fonte de explante, como ocorre em diversas espécies (GEORGE; HALL; KLERK, 2008). Pesquisas sobre a embriogênese em macaúba poderão contribuir para a definição dos estádios adequados à

coleta de embriões e para o estabelecimento de protocolos eficientes de propagação.

A dormência em palmeiras tem forte componente estrutural (NEVES *et al.*, 2013). O crescimento do embrião e o desenvolvimento da plântula são restringidos, em diversas espécies, pelos tecidos que preenchem o poro germinativo do endocarpo (HUSSEY, 1958; NEVES *et al.*, 2013) e ou pelo opérculo da semente (MYINT; CHANPRASERT; SRIKUL, 2010; RIBEIRO *et al.*, 2011; FIOR *et al.*, 2011). A caracterização da ontogênese dessas estruturas poderá contribuir para a ampliação dos conhecimentos sobre a natureza da dormência em *A. aculeata* e em outras palmeiras, favorecendo o desenvolvimento de estratégias para sua superação.

Dentre as principais limitações à exploração agroindustrial da macaúba, a maturação e abscisão desuniformes dos frutos do cacho, que associadas à perecibilidade do óleo do mesocarpo, têm sido relacionadas à dificuldade na obtenção de matéria-prima com qualidade adequada para a produção de biodiesel e outros produtos (CLEMENT; LLERAS PÉREZ; VAN LEEUWEN, 2005).

O conhecimento sobre o padrão de maturação dos frutos e sementes é importante para subsidiar iniciativas de melhoramento genético e para a definição de técnicas de colheita e manuseio pós-colheita para a espécie (REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012). O estudo do desenvolvimento do fruto favorece também investigações de cunho taxonômico (BOBROV *et al.*, 2012) e podem fornecer informações úteis para a caracterização e delimitação das espécies de *Acrocomia*, o que ainda está em discussão (LORENZI *et al.*, 2010; PIMENTEL *et al.*, 2011).

Objetivou-se descrever os aspectos fisiológicos e a morfoanatomia dos frutos de *A. aculeata* durante o desenvolvimento, a fim de: (a) definir fases de desenvolvimento e padrões de maturação das estruturas; (b) estabelecer a relação entre a embriogênese e o desenvolvimento do fruto e (c) descrever a ontogênese e caracterizar as estruturas relacionadas à dormência.

2 METODOLOGIA

2.1 Biometria e Avaliações Fisiológicas

Populações naturais de *A. aculeata* (FIG. 1A) foram avaliadas durante o período de novembro de 2011 a novembro de 2012, onde foram observadas fenologia de frutificação, biometria e morfoanatomia dos frutos em desenvolvimento. As populações selecionadas localizam-se nos municípios de Brasília de Minas (S 16°12'53.74" W 44°26'08.86"), Mirabela (S 16°15'42.36" W 44°09'10.29") e Montes Claros (S 16°49'09.53" W 43°55'46.56"), estado de Minas Gerais, Brasil. Essas áreas possuem vegetação típica de Cerrado e grande parte é composta de pastagem para a criação de gado. O material-testemunha foi depositado no Herbário BHCB da Universidade Federal de Minas Gerais, sob o número de registro 149985.

Para observações da fenologia de frutificação e biometria dos frutos em desenvolvimento, em cada população foram selecionadas 4 palmeiras, das quais foram observadas as datas de antese da bráctea e liberação da inflorescência (FIG. 1B). A flor pistilada foi coletada no dia da antese da bráctea, e os frutos, em amostras de 5, foram coletados, inicialmente em períodos de 10 dias até 100 dias de desenvolvimento, e em seguida, em períodos de 20 em 20 dias, até o início de abscisão, por volta de 360 dias após a antese da bráctea.

De cada fruto foram obtidos o comprimento e o diâmetro máximo, usando paquímetro digital (King Tools) e massa fresca total. Massa fresca, massa seca e teor de umidade foram obtidos do exocarpo, mesocarpo, endocarpo e semente. Para a massa seca, o material foi desidratado por 24 horas em estufa de ventilação forçada a 105 °C.

2.2 Morfoanatomia Dos Frutos

Fragmentos com cerca de 5mm² dos frutos com 1, 2, 3, 4, 5, 6, 13, 28, 45, 75, 105, 134, 164, 200, 260 e 345 dias de desenvolvimento foram fixadas

em FAA₅₀, por 24 horas e armazenadas em álcool 70% (JOHANSEN, 1940). O material foi incluído em glicolmetacrilato (Leica), segundo metodologia adaptada por Paiva, Pinho e Oliveira (2011). Seções transversais e longitudinais de 5-7 µm de espessura foram obtidas em micrótomo rotativo Atago (Tokio, Japão), coradas com azul de toluidina pH 4,7 (O'BRIEN; MCCULLY, 1981, modificado) e montadas em resina acrílica Itacril (Itaquaquecetuba, Brasil).

Para detecção dos metabólitos, foram realizados testes histoquímicos como Lugol (JENSEN, 1962) para amido e Sudan IV (PEARSE, 1980) para lipídeos totais. A documentação fotográfica foi obtida em estereomicroscópio e fotomicroscópio AxioVision LE, acoplado à câmera AxioCam MRc (Zeiss, Oberkochen, Germany).

3. RESULTADOS

3.1 Biometria e Avaliações Fisiológicas

O desenvolvimento do fruto da macaúba demanda cerca de um ano e, apesar de seguir padrões específicos para cada estrutura (FIG. 1C e 1D), apresenta três fases distintas (GRÁF. 1A-1C). Na primeira fase, que vai da antese até cerca de 90 dias, ocorre a diferenciação e crescimento dos tecidos do pericarpo, associado à manutenção de teores de água elevados. Ao final dessa fase, as dimensões do fruto maduro são alcançadas.

Na segunda fase, ocorre a substituição da água por substâncias estruturais e de reserva em todas as estruturas do fruto. Essa fase termina quando ocorre a histodiferenciação e maturação da semente. A maturação fisiológica da semente é alcançada cerca de 300 dias após a antese.

Na terceira fase, ocorre a maturação do mesocarpo, associada à contínua deposição de reservas até a abscisão. A lignificação do exocarpo é mais precoce que as demais estruturas, e a maturação do endocarpo é alcançada apenas poucos dias antes da abscisão.

3.2 Morfoanatomia

Os frutos maduros de *A. aculeata* são globulares com perianto e remanescente do estigma persistente (FIG. 1C). O exocarpo é espesso e apresenta uma coloração verde com manchas marrons (FIG. 1C e 1D). O mesocarpo é amarelo/alaranjado, que envolve um endocarpo espesso, duro e de coloração negra. A semente é rígida, de coloração branca e o endosperma envolve um pequeno embrião, posicionado próximo ao poro germinativo (FIG. 1D).

As flores pistiladas de *A. aculeata* geralmente são ladeadas por duas flores estaminadas, formando tríades (FIG. 2A). As flores pistiladas são tricarpelares e sincárpicas (FIG. 2B). Após um dia da emissão da inflorescência, é possível identificar a alteração na coloração da corola e do estigma, que ficam amarelo-esverdeado e marrom, respectivamente (FIG. 2C).

O exocarpo constitui-se da epiderme abaxial e duas camadas subjacentes, com feixes de células alongadas e o mesofilo possui pequenos ductos mucilaginosos, formados pela fusão de idioblastos contendo ráfides (FIG. 2D). Nessa fase, observa-se que todos os óvulos, hemianátropos e bitegmentados, estão bem desenvolvidos, com o aparelho oosférico conspicuo. Tanto as sinérgides quanto a oosfera possuem um aparelho filiforme evidente (FIG. 2E e 2F). A fecundação ocorre nesse período, visualizada por meio da cariocinese do núcleo espermático e do núcleo da oosfera (FIG. 2G). Entretanto, no segundo dia após a emissão da inflorescência ainda é possível identificar que há flores pistiladas que ainda se encontram receptivas, com estigmas úmidos e de coloração clara (FIG. 2H).

Após a fecundação, evidencia-se um aumento no número de idioblastos contendo fenólicos no mesocarpo, bem como o aumento do volume dos ductos mucilaginosos (FIG. 2I). O afastamento dos dois tegumentos na região micropilar é evidente e verifica-se uma intensa atividade meristemática na zona interna no mesocarpo (FIG. 2J).

No terceiro dia, o desenvolvimento inicial do fruto é evidenciado pela mudança da coloração do perianto, que fica verde-escuro; o estigma trilobado é persistente (FIG. 2K). O zigoto permanece ladeado pelas duas sinérgides, e há uma proliferação de células na cavidade seminífera (FIG. 2L). O tegumento externo apresenta atividade meristemática, na região micropilar, evidenciada pelas células de tamanho reduzido e núcleos volumosos.

No quarto dia de desenvolvimento, o estigma e os tricomas encontram-se secos e com coloração escura (FIG. 3A). Os três óvulos apresentam cavidades seminíferas aumentadas, contendo endosperma líquido (FIG. 3B). Na região micropilar são observadas as duas sinérgides com aparelho filiforme fortemente corado (FIG. 3C), núcleo conspícuo e o citoplasma tem aspecto granuloso (FIG. 3D). Com cinco dias, o estigma está degenerado, mantendo alguns rudimentos e nessa região não há espessamento (FIG. 3E). A cavidade seminífera dos três óvulos está bem desenvolvida, e o afastamento dos tegumentos na região micropilar permanece (FIG. 3F e 3G).

As sinérgides são persistentes e envolvem completamente o zigoto, que ainda não se encontra em divisão (FIG. 3G e 3H). O zigoto possui a região central fortemente corada, semelhante ao aparelho filiforme inicial. No sexto dia de desenvolvimento, com o aumento do diâmetro do ovário, as pétalas se posicionam basalmente e os tricomas permanecem envolvendo o fruto (FIG. 3I). Nessa fase, é possível identificar a degeneração de um carpelo, cujo óvulo não foi fertilizado (FIG. 3J) e esse carpelo tem a cavidade seminífera totalmente preenchida por células do tegumento interno que se proliferaram (FIG. 3K).

A fertilização dos óvulos é aleatória, podendo ocorrer em dois deles ou nos três. Quando um dos óvulos não é fertilizado, sua degeneração é precoce (FIG. 3J). Entretanto, quando os três óvulos são fertilizados, estes se desenvolvem normalmente, até aproximadamente aos treze dias, quando um ou dois começam a degenerar (FIG. 4A), ocorrendo o fechamento da cavidade seminífera, que pode apresentar rudimentos das sinérgides (FIG. 4B).

Na região micropilar do óvulo desenvolvido, o tegumento externo encontra-se separado do tegumento interno e é constituído por várias

camadas de células volumosas e vacuoladas (FIG. 4C). O tegumento interno é formado por algumas camadas de células diminutas e com núcleos grandes. As sinérgides são persistentes, sendo que uma delas encontra-se em fase inicial de degeneração (FIG. 4C e 4D).

O fruto com 28 dias de desenvolvimento possui o exocarpo completamente revestido por tricomas marrons e rudimentos do estigma são persistentes (FIG. 4E e 4F). O mesocarpo possui três zonas topográficas, dentre as quais a interna é diferenciada, constituída por células arredondadas e vacuoladas, que envolvem a região do poro germinativo (FIG. 4G). O poro é preenchido por tecido do mesocarpo, contudo, é mais fibroso e ricamente vascularizado. A epiderme locular apresenta-se delimitando o poro e o tegumento externo, formando a placa do poro (FIG. 4G).

O exocarpo possui feixes de fibras alongados no sentido radial e algumas esclereídes são observadas (FIG. 4H). No mesocarpo externo, as células são alongadas tangencialmente e estão dispostas de forma mais compacta, havendo poucos ductos nesta região (FIG. 4H). Já no mesocarpo mediano, são observados idioblastos fenólicos e volumosos ductos (FIG. 4I). Nessa fase, o óvulo degenerado apresenta-se como uma cicatriz, totalmente envolvido pelas células do mesocarpo interno (FIG. 4J). Ocorre deposição de compostos fenólicos nas células que formam o tegumento. As células da placa do poro são alongadas radialmente, estão organizadas em paliçada e estão se dividindo anticlinalmente, promovendo o crescimento dessa estrutura (FIG. 4K). Nessa fase, o proembrião apresenta-se em divisão e apenas uma das sinérgides é persistente (FIG. 4K e 4L).

Após 45 dias de desenvolvimento é possível delimitar as estruturas que compõem o pericarpo, no entanto, a semente se apresenta pouco desenvolvida, com endosperma nuclear (FIG. 5A). No exocarpo pode-se observar a aglomeração de esclereídes entre os feixes de fibras (FIG. 5B). O endocarpo, oriundo do mesocarpo interno, ainda não se encontra lignificado e possui células com orientação em vários planos (FIG. 5A e 5C).

O arilo, constituído por células volumosas e vacuoladas, e espaços intercelulares, tem origem no tegumento externo e é delimitado pela placa do poro (FIG. 5D). Nessa fase, é possível identificar o início da celularização do

endosperma, próximo à região micropilar (FIG. 5D). O embrião encontra-se na fase globular, com suspensor multicelular (FIG. 5D e 5E).

Eventualmente, mais de uma semente pode se desenvolver, formando um fruto dímero (FIG. 6A). Aos 75 dias de desenvolvimento, o fruto apresenta um exocarpo espesso, de coloração verde. O mesocarpo apresenta uma coloração esbranquiçada e o endocarpo encontra-se em processo de esclerificação (FIG. 6A).

O mesocarpo é constituído por células parenquimáticas, idioblastos contendo fenólicos, feixes de fibras e volumosos ductos (FIG. 6B). O espessamento e lignificação das paredes celulares que constituem o endocarpo bem como a orientação das células em sentidos diferentes são conspícuos (FIG. 6C). O arilo é vascularizado e o tegumento da semente encontra-se bem desenvolvido. O endosperma encontra-se em fase inicial de proliferação celular, próximo à micrópila, e envolve o embrião (FIG. 6D). As células que constituem a placa do poro possuem parede espessa e lignificada, com pontuações evidentes.

O embrião possui dois lóbulos cotiledonares, como na fase cordiforme de eudicotiledôneas e verifica-se uma protoderme, onde ocorrem divisões periclinais e anticlinais (FIG. 6D e 6E). A função haustorial do embrião é precocemente evidenciada, com células endospermicas colapsadas em torno do lóbulo cotiledonar (FIG. 6E). A partir dessa fase, o embrião tem um aumento pronunciado, que pode ser observado aos 105 dias de desenvolvimento (FIG. 7A).

O endosperma envolve o embrião, mas ainda não preenche a cavidade seminífera completamente. A plúmula já está diferenciada, apresentando primórdios foliares e os cordões procambiais partem da porção proximal para a distal (FIG. 7A e 7B). Em torno do pecíolo cotiledonar é possível verificar que as células do endosperma estão colapsadas, formando uma linha de fraqueza no endosperma micropilar (FIG. 7A). A radícula está diferenciada e o suspensor é persistente (FIG. 7C).

Aos 134 dias de desenvolvimento, o mesocarpo apresenta uma coloração amarelo-pálida, e o endocarpo é rígido, de coloração negra (FIG. 7D-F). A semente está formada, apresentando um formato cordiforme e uma cavidade

no centro. O embrião é relativamente pequeno, inserido na região micropilar, próximo ao poro germinativo (FIG. 7D e 7E). Os dois óvulos que não formaram sementes são visualizados como pontos claros envolvidos pelo endocarpo (FIG. 7D e 7F). Nestes, evidencia-se a formação do tegumento, do arilo e do pseudoporo, que não atinge o endosperma da semente (FIG. 7F).

O embrião encontra-se inserido numa cavidade formada pela degradação do endosperma adjacente e possui uma porção distal, que corresponde ao limbo cotiledonar e uma proximal, que corresponde ao pecíolo cotiledonar, onde está incluído o eixo embrionário microscópico (FIG. 7G). O eixo hipocótilo-radícula está posicionado perpendicularmente ao eixo cotiledonar. A plúmula possui dois primórdios foliares e o promeristema é evidenciado (FIG. 7H). O haustório possui invaginações na protoderme e cordões procambiais (FIG. 7I).

Com 164 dias de desenvolvimento, o embrião preenche a cavidade formada pela degradação das células endospermicas, apresentando um crescimento do haustório, que possui um maior número de invaginações (FIG. 7J). O embrião é constituído por células vacuoladas, com início de alocação de reservas. Ocorre uma zona meristemática adjacente à radícula e a fenda cotiledonar adjacente à plúmula (FIG. 7K). A protoderme possui células de formato cúbico e núcleos conspícuos. As células do endosperma adjacente ao haustório são degradadas (FIG. 7L).

Aos 260 dias de desenvolvimento, o exocarpo encontra-se lignificado e é constituído pela epiderme ovariana e várias camadas subjacentes, compostas por feixes de fibras, esclereídes e células parenquimáticas do mesocarpo externo, que apresentaram espessamento da parede e deposição de lignina (FIG. 8A). Verifica-se um grupo de células, que apresentam esse mesmo aspecto, circundando alguns ductos localizados no mesocarpo externo.

Apesar de o embrião apresentar-se bem desenvolvido, é possível verificar que o acúmulo de reservas em suas células ainda não ocorreu totalmente, podendo-se observar células vacuoladas próximas à plúmula (FIG. 8B). O opérculo, que é formado pelo tegumento opercular e endosperma micropilar,

reveste a região proximal do embrião e adjacente a ele encontra-se o arilo (FIG. 8B). Nas fases finais de desenvolvimento, com 345 dias, as células do mesocarpo ainda não apresentam um elevado armazenamento de compostos, podendo observar grãos de amido (FIG. 8C), diferente do embrião, que já apresenta células com acúmulo máximo de reservas (FIG. 8D).

3.3 Histoquímica

Nas fases iniciais de desenvolvimento do fruto, não foi detectado armazenamento de compostos nas células do mesocarpo. Por volta de 200 dias de desenvolvimento, é iniciada a deposição de grãos de amido, revelados pelo lugol, por meio de coloração negra (FIG. 9A). Nessa fase, observam-se algumas gotas, espaçadas, de lipídeos, reveladas pelo Sudan IV, com coloração vermelha.

Aos 260 dias de desenvolvimento, nota-se reduzida deposição de lipídeos nas células do mesocarpo interno e do externo (FIG. 9B). Com 342 dias de desenvolvimento, o mesocarpo revela um aumento significativo no armazenamento de lipídeos em todas as suas regiões (FIG. 9C), e o acúmulo elevado é observado após a abscisão do fruto, cerca de 360 dias (FIG. 9D).

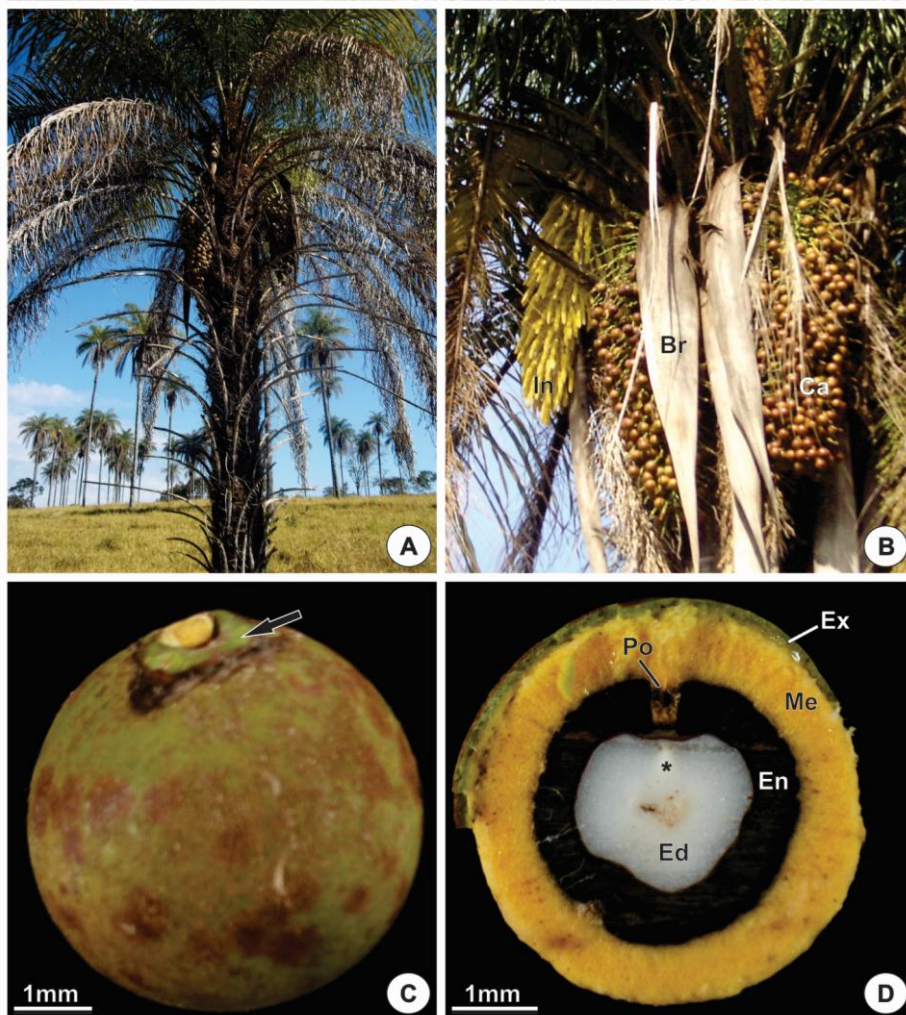


FIGURA 1. População e fruto de *A. aculeata*. Planta com remanescentes de folhas no estipe (A). Sobreposição de fases com liberação de inflorescência do tipo panícula e cachos de frutos maduros, com brácteas persistentes (B). Fruto maduro com perianto persistente (seta) (C). Secção longitudinal do fruto maduro (D). Br, bráctea; Ca, cacho; Ed, endosperma; En, endocarpo; Ex, exocarpo; In, inflorescência; Me, mesocarpo; Po, poro germinativo; (*) embrião.

Fonte: da autora.

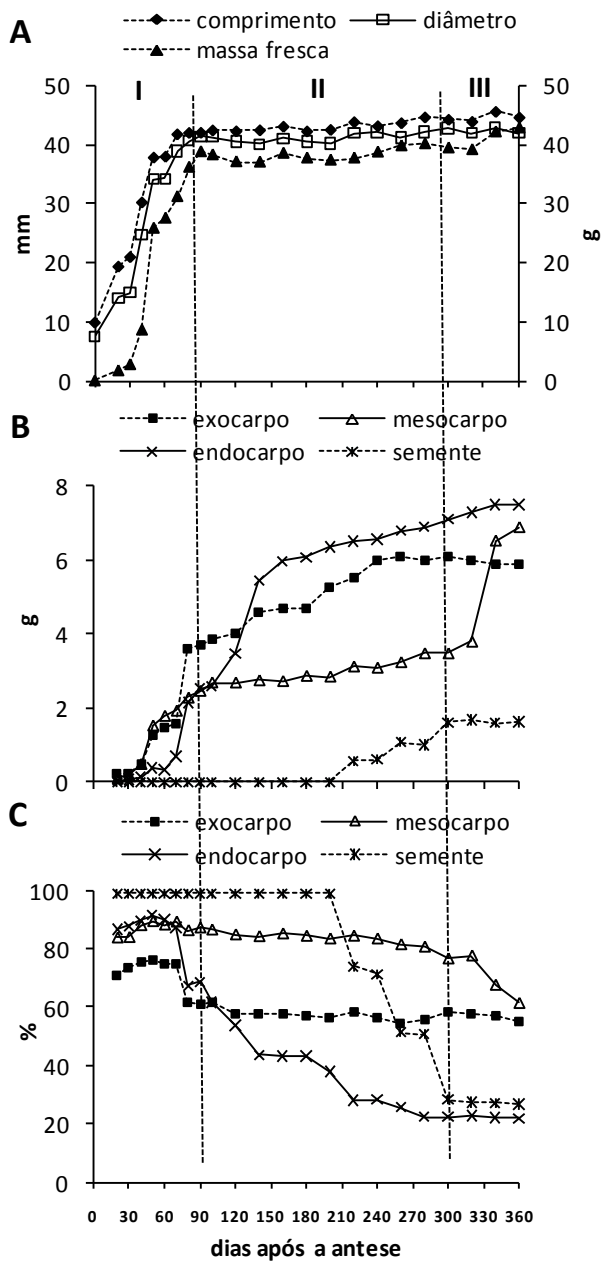


GRÁFICO 1. Fases do desenvolvimento do fruto de *A. aculeata*. Variação do comprimento, diâmetro e massa fresca do fruto (A), massas secas (B) e teores de água das estruturas do fruto ao longo do desenvolvimento (C). As linhas tracejadas indicam as delimitações das fases de desenvolvimento do fruto (I, II e III).

Fonte: da autora.

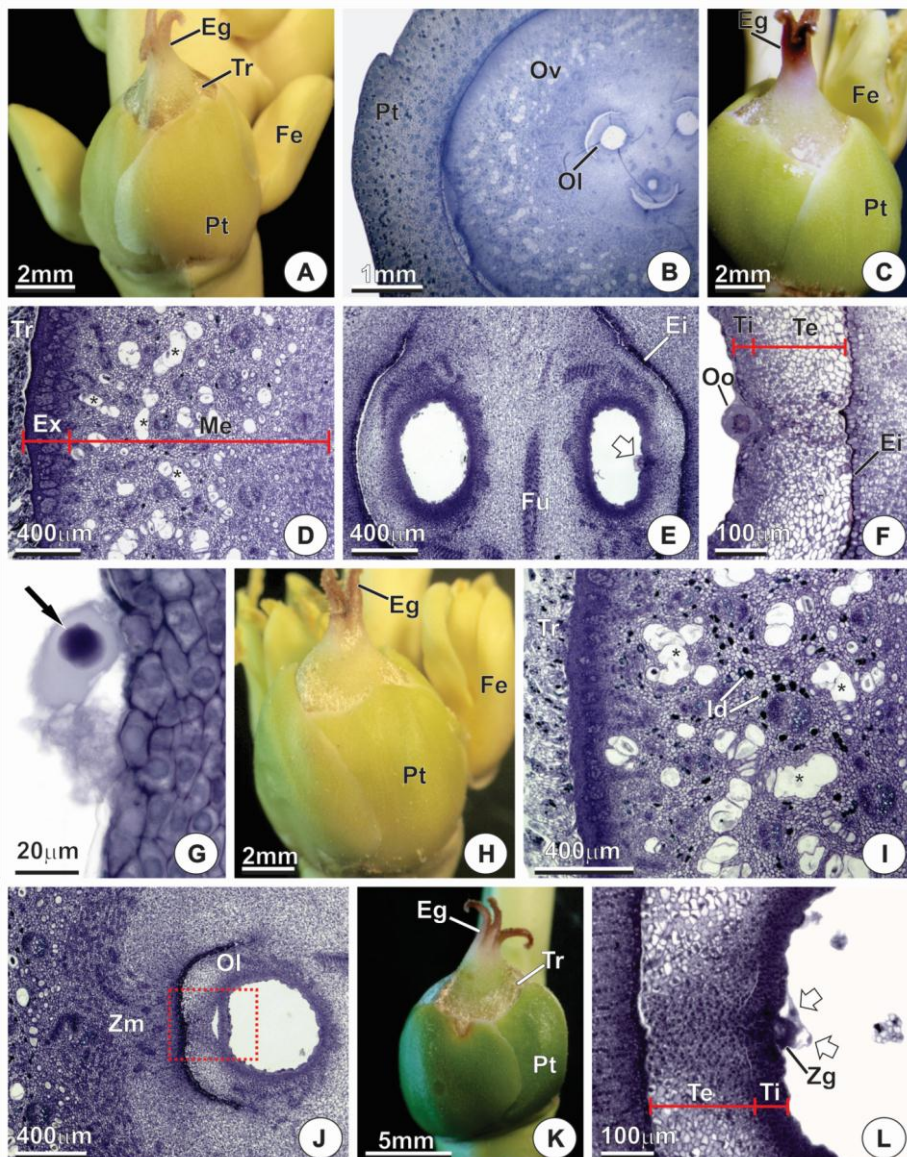


FIGURA 2. Flor e frutos de *A. aculeata*. Triáde (A). Flor tricarpelar (B). Fruto com um dia de desenvolvimento (C). Mesocarpo com ductos mucilaginosos (*) (D). Óvulos com sinérgides (seta branca) (E) e oosfera (F). Cariogamia (seta preta) (G). Flor receptiva após dois dias da antese (H). Idioblastos fenólicos e ductos mucilaginosos (I). Afastamento dos tegumentos (quadro vermelho) (J). Fruto com três dias de desenvolvimento (K). Zigoto ladeado pelas sinérgides (setas brancas). Eg, estigma; Ei, epiderme interna; Ex, exocarpo; Fu, funículo; Id, idioblastos fenólicos; Me, mesofilo; Ol, óvulo; Oo, oosfera; Ov, ovário; Pt, pétala; Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; Tr, tricoma; Zg, zigoto; Zm, zona meristemática.

Fonte: da autora.

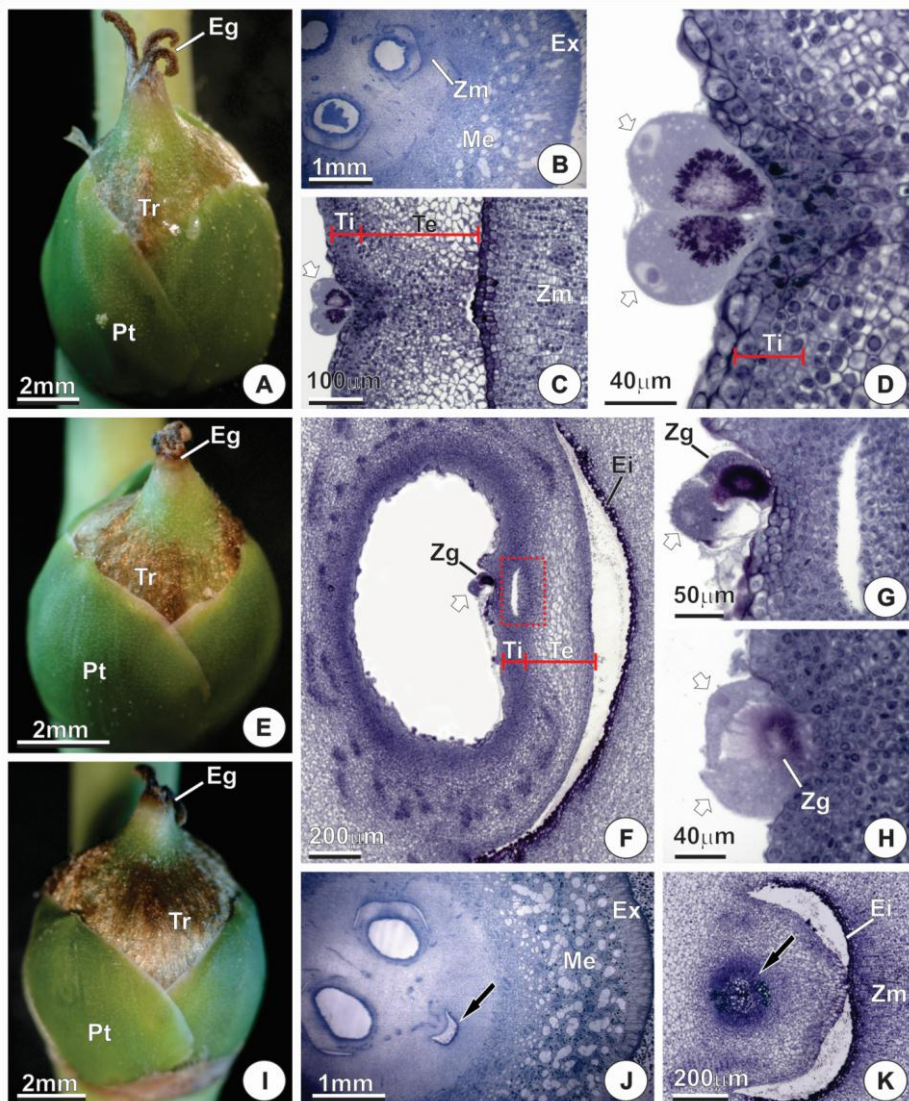


FIGURA 3. Desenvolvimento do fruto de *A. aculeata*. Fruto com quatro dias (A-D). Três óvulos desenvolvidos (B). Sinérgides persistentes, com núcleos evidentes (C, D). Fruto com cinco dias (E-H). Separação dos tegumentos (quadro vermelho), onde o zigoto e as sinérgides (seta branca) encontram-se aderidos (F). Visão do zigoto e de uma sinérgide (seta branca) em secção longitudinal (G). Visão do zigoto envolvido pelas duas sinérgides (setas brancas) em secção transversal (H). Fruto com seis dias (I-K). Dois óvulos desenvolvidos e um em degeneração (seta preta) (J). Óvulo em degeneração, com preenchimento da cavidade seminífera (seta preta) (K). Eg, estigma; Ex, exocarpo; Me, mesocarpo; Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; Tr, tricomas; Zg, zigoto; Zm, zona meristemática.

Fonte: da autora.

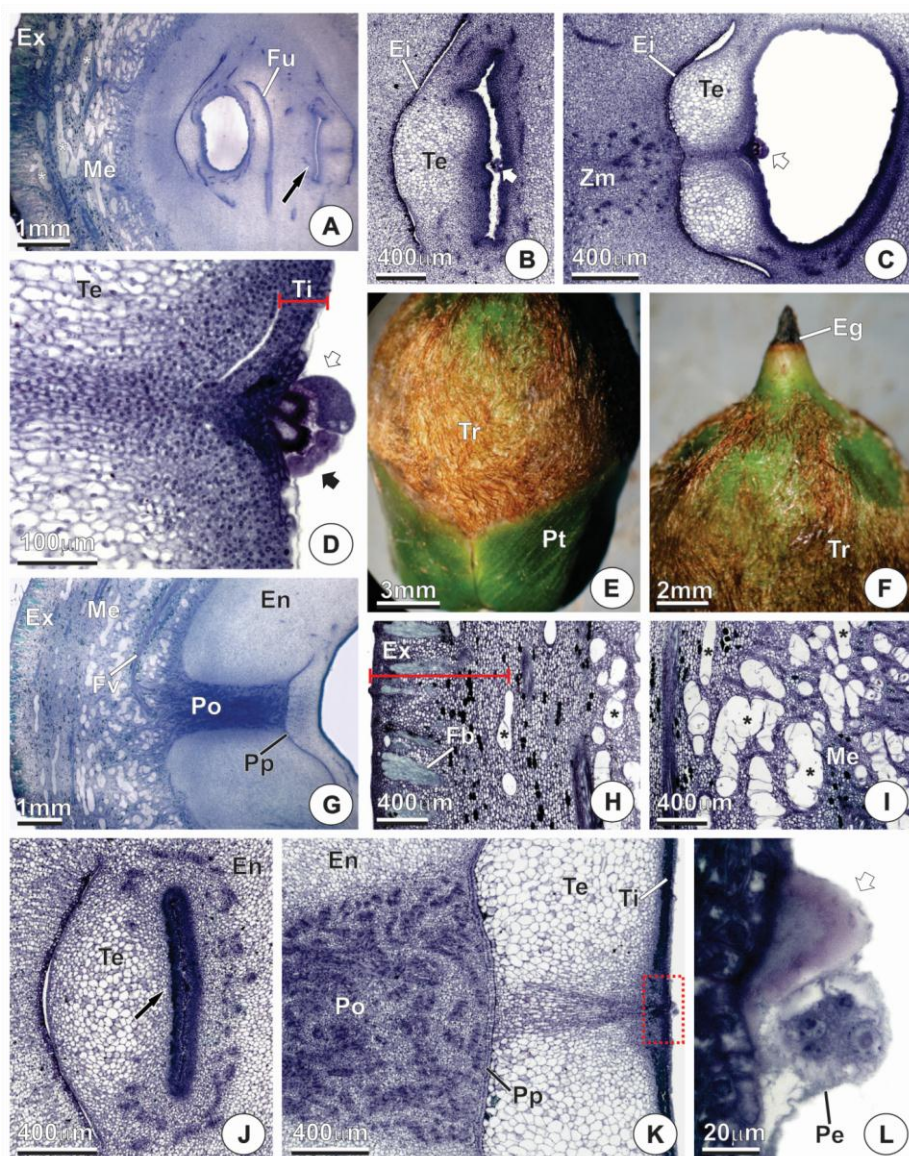


FIGURA 4. Fruto com 13 (A-D) e 28 dias (E-L). Pseudomonômero (A). Degeneração de óvulo fertilizado (B). Sinérgides (seta branca) persistentes (C). Sinérgide em degeneração (seta preta) (D). Fruto revestido por tricomas; perianto e remanescente do estigma persistentes (E, F). Endocarpo em diferenciação; poro germinativo e placa do poro evidentes (G). Exocarpo (E). Mesocarpo (I). Óvulo degenerado (J). Proembrião (quadro vermelho) em fases iniciais de divisão, com uma sinérgide persistente (K, L). Ei, epiderme interna; Ex, exocarpo; Fb, feixes de fibras; Fu, funículo; Fv, feixe vascular; Me, mesocarpo; Pe, proembrião; Po, poro germinativo; Pp, placa do poro; Te, tegumento externo; Ti, tegumento interno; Zm, zona meristemática. Fonte: da autora.

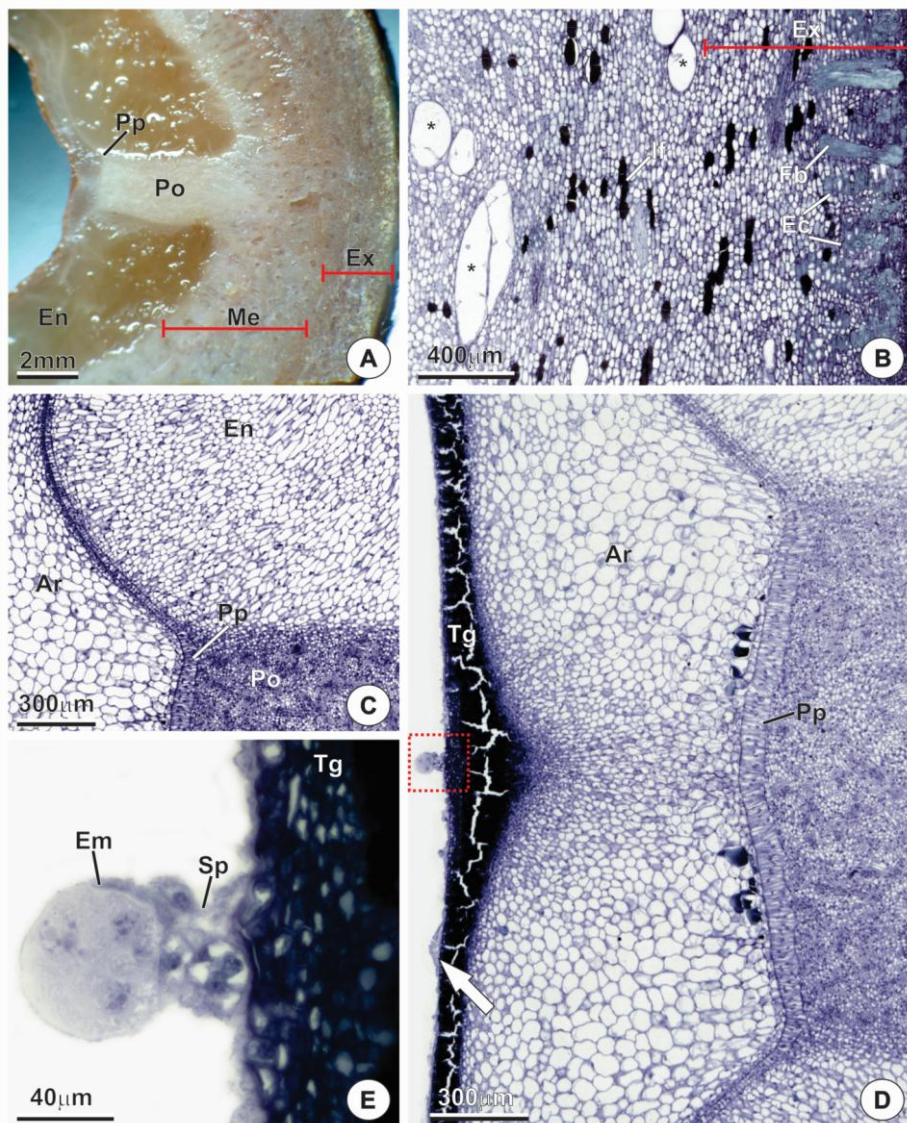


FIGURA 5. Fruto com 45 dias de desenvolvimento. As estruturas do fruto são evidentes, exceto o endosperma que não se celularizou (A). Formação e aglomeração de esclereídes na composição do exocarpo (B). Diferenciação do endocarpo, com células orientadas em direções diferentes (C). Placa do poro; embrião (quadro vermelho); início da celularização do endosperma (seta branca) (D). Embrião globular, com suspensor multicelular (E). Ar, arilo; Em, embrião; En, endocarpo; Ex, exocarpo; Me, mesocarpo; Po, poro germinativo; Pp, placa do poro; Sp, suspensor; Tg, tegumento. Fonte: da autora.

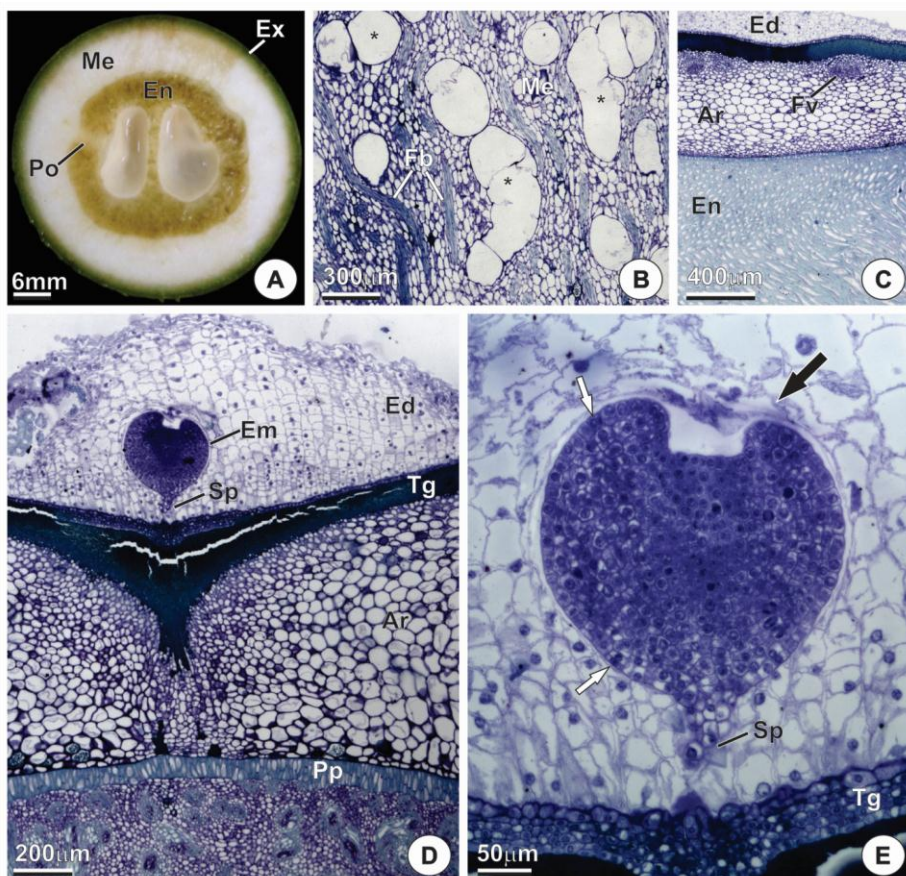


FIGURA 6. Fruto com 75 dias de desenvolvimento. Fruto com duas sementes sendo formadas (A). Mesocarpo com volumosos ductos (*) e feixes de fibras (B). Endocarpo em processo de lignificação; arilo vascularizado (C). Proliferação do endosperma; embrião globular (D). Embrião com protoderme sendo formada por meio de divisões periclinais e anticlinais (setas brancas), e apresentando função haustorial (seta preta) (E). Ar, arilo; Ed, endosperma; Em, embrião; En, endocarpo; Ex, exocarpo; Me, mesocarpo; Po, poro germinativo; Pp, placa do poro; Sp, suspensor; Tg, tegumento.
Fonte: da autora.

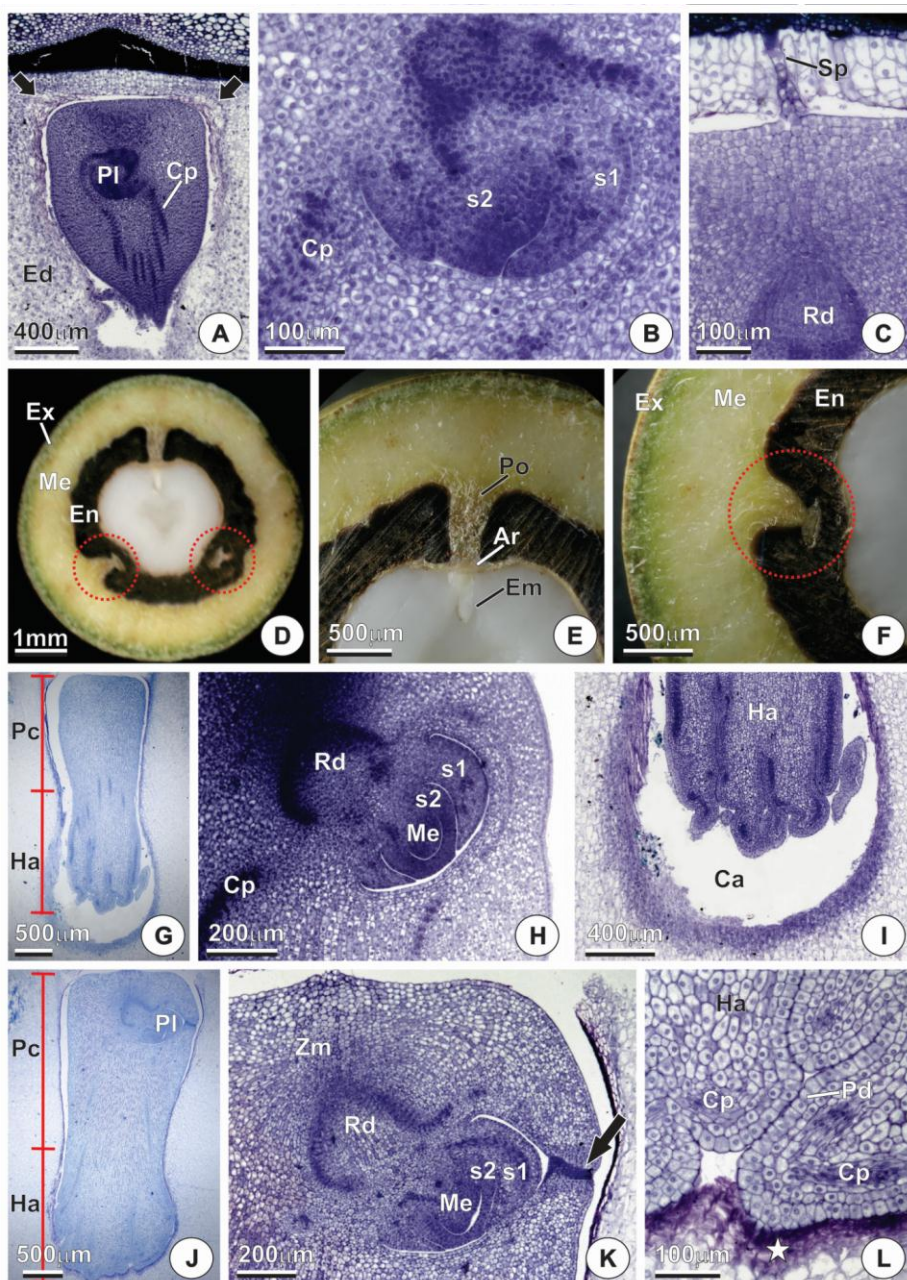


FIGURA 7. Fruto com 105 (A-C), 134 (D-I) e 164 dias de desenvolvimento (J-L). Região de fraqueza (setas pretas) (A). Primórdios foliares (B). Radícula diferenciada e suspensor persistente (C). Semente e embrião formados, com óvulos degenerados (círculo vermelho) (D-F). Embrião na cavidade do endosperma (G). Plúmula e radícula diferenciadas (H). Cavidade no endosperma (I). Embrião imaturo (J), com fenda cotiledonar (seta preta) (K). Degradação do endosperma (estrela). Fonte: da autora.

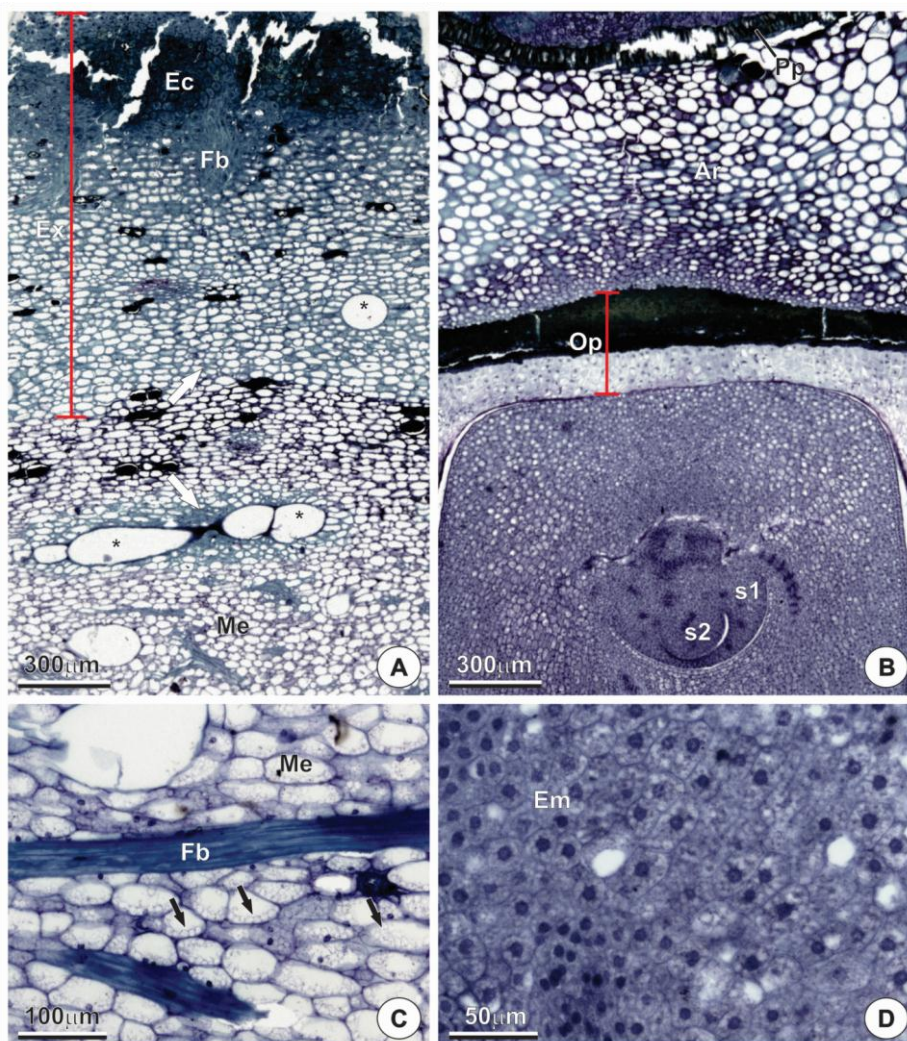


FIGURA 8. Fruto com 260 dias (A, B) e 345 dias de desenvolvimento (C, D). Constituição do exocarpo maduro; os ductos (*) são envolvidos por células de paredes espessas e lignificadas (seta branca) (A). Embrião com células vacuoladas, plúmula, opérculo e arilo evidenciados (B). Mesocarpo com deposição de amido (setas pretas) (C). Embrião com acúmulo máximo de reservas (D). Ar, arilo; Em, embrião; Ex, exocarpo; Fb, feixes de fibras; Me, mesocarpo; Op, opérculo; Pp, placa do poro; s1, primeira folha plumular; s2, segunda folha plumular.

Fonte: da autora.

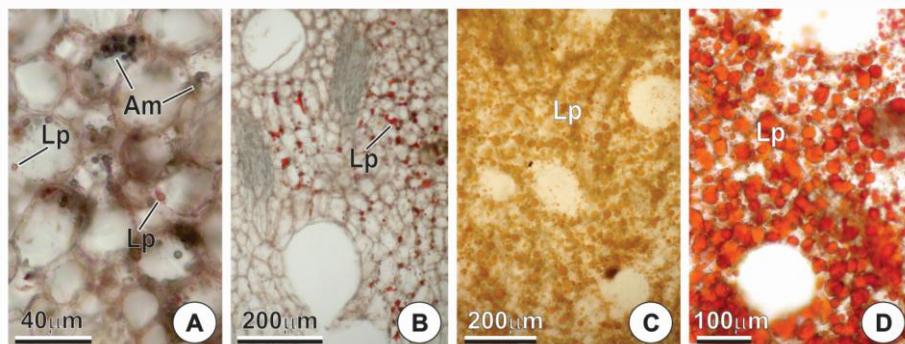


FIGURA 9. Testes histoquímicos nos frutos em desenvolvimento. Fruto com 200 dias, armazenamento do amido, coloração negra, e lipídeos, coloração vermelha (A). Fruto com 260 dias, lipídeos no mesocarpo externo e interno, coloração vermelha (B). Fruto com 342 dias, deposição de lipídeos em todas as regiões do mesocarpo, coloração vermelha (C). Fruto maduro, após abscisão, acúmulo significativo de lipídeos no mesocarpo, coloração vermelha (D). Am, amido; Lp, lipídeos.

Fonte: da autora.

4 DISCUSSÃO

O desenvolvimento do fruto de *A. aculeata* ocorre durante um longo período, cerca de 360 dias, momento em que se inicia a abscisão. Essa característica corrobora o que foi verificado em trabalhos de fenologia de frutificação e desenvolvimento do pericarpo, realizados com a espécie em diferentes áreas (SCARIOT; LLERAS, 1991; SCARIOT; LLERAS; HAY, 1995; (REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012). Entretanto, nas primeiras fases de desenvolvimento, por volta de 75 dias, algumas estruturas histológicas, inclusive as de função de proteção, como exocarpo e endocarpo, já se encontram bem diferenciadas, assim como observado em espécies da tribo Borasseae e do gênero *Eugeissona* (ROMANOV *et al.*, 2011; BOBROV *et al.*, 2012).

A formação do fruto pseudomonômero pode ser estabelecida precocemente, quando apenas um carpelo se apresenta fértil (CHAPIN; ESSIG; PINTAUD, 2001) ou pode ocorrer tardiamente, como visto em *A. aculeata*, cerca de 13 dias após a fertilização, ao contrário do que foi descrito para a espécie, com degeneração dos óvulos não fertilizados após dois dias, apenas (REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012). Essa

característica também foi observada em espécies de *Eugeissona* (BOBROV *et al.*, 2012). Mesmo ocorrendo a fertilização, esses óvulos se degeneram em uma determinada fase, e dentre os motivos conhecidos, destaca-se o aborto programado de alguns óvulos, comum em certas espécies (LERSTEN, 2004).

Flores tricarpelares com um carpelo mais desenvolvido, denominado gineceu pseudomonômero, são comuns em palmeiras (UHL; MOORE JR., 1971; MURRAY, 1973; CHAPIN; ESSIG; PINTAUD, 2001). Contudo, o fruto pode desenvolver apenas um carpelo e os demais não contribuírem para a constituição do fruto, formando um monômero; ou um carpelo se desenvolve, mas os demais que degeneram contribuem para a formação do fruto, denominado pseudomonômero (ROMANOV *et al.*, 2012). Desse modo, a classificação do fruto de *A. aculeata* como do tipo pseudomonômero é justificada, considerando que os carpelos que não se desenvolvem ficam inclusos no tecido esclerenquimático do endocarpo, formando o pirênio. A mesma constituição foi descrita apenas para *P. sylvestris* e *Arecastrum romanzoffianum* (MAHABALE; BIRADAR, 1967; MURRAY, 1973).

Nas fases iniciais da embriogênese de *A. aculeata*, o aparelho oosférico é constituído pela oosfera ladeada por duas sinérgides. As sinérgides possuem uma coloração escura na região central, que consiste do aparelho filiforme. Importantes funções são atribuídas a essa estrutura, principalmente a de secretar substâncias químicas envolvidas na atração e entrada do tubo polínico no saco embrionário, permitindo a fertilização da oosfera (LERSTEN, 2004).

Após a fertilização, é comum ocorrer a degeneração de uma das sinérgides (LERSTEN, 2004). Contudo, foi verificado que em *A. aculeata* as duas sinérgides permanecem até os 13 dias de desenvolvimento, apresentando citoplasma denso e granuloso. Nesse período, uma das células inicia a degeneração enquanto a outra permanece até aos 28 dias de desenvolvimento, fase em que o embrião é globular, assim como verificado em *C. nucifera* (HACCIUS; PHILIP, 1979). O zigoto permanece sem se dividir por um tempo prolongado, sendo possível verificar que as divisões ocorrem pouco antes de 28 dias. O tempo que o zigoto requer para iniciar sua divisão

varia de espécie para espécie e nem sempre ocorre imediatamente após a fertilização (LERSTEN, 2004).

O conhecimento sobre a embriogênese em palmeiras é escasso, principalmente nas fases iniciais (KULKARNI; MAHABALE, 1974; LERSTEN, 2004) e foi tratado de forma negligenciada por algum tempo (HACCIUS; PHILIP, 1979). Na fase globular, o embrião de *A. aculeata* aparenta possuir dois lóbulos cotiledonares, adquirindo a forma cordiforme, assim como considerado em diversos trabalhos de embriologia de palmeiras (MAHABALE; BIRADAR, 1967; BIRADAR; MAHABALE, 1968; KULKARNI; MAHABALE, 1974). Segundo esses autores, na fase inicial, o embrião possui dois lóbulos cotiledonares, dentre os quais um se desenvolve de sobremaneira e curva-se sobre o meristema apical formando uma fenda com a união das margens dos cotilédones.

Algumas pesquisas pioneiras geraram conclusões equivocadas sobre aspectos evolutivos do grupo e do desenvolvimento inicial do embrião de palmeiras, somente elucidado em trabalho realizado com *C. nucifera*, que evidenciou que a análise em apenas um plano de corte causa a falsa impressão de haver dois cotilédones. Nesse caso, há apenas um grande cotilédone, porém um dos lados possui uma maior atividade de divisão celular (HACCIUS; PHILLIP, 1979).

Durante o desenvolvimento embrionário de *A. aculeata*, o suspensor é multicelular e persistente, assim como verificado em *C. nucifera* (HACCIUS; PHILLIP, 1979). Essa estrutura possui formas extremamente variáveis e importantes funções são atribuídas a ela, como fixar o embrião na semente, o transporte de nutrientes ou produção de hormônios para o desenvolvimento do embrião (LERSTEN, 2004).

O afastamento dos dois tegumentos na região micropilar, visualizados logo nas fases iniciais do desenvolvimento do fruto de *A. aculeata*, evidencia a formação do arilo a partir do tegumento externo, que se solta da semente e fica preso no endocarpo. A ocorrência de arilo no óvulo, assim como variações na forma e fusão dos tegumentos podem ser identificados, mas não são bem conhecidos em todos os gêneros de palmeiras (MOORE JR.; UHL, 1982). Essa estrutura também foi verificada em *Livistona Chinensis*

(KULKARNI; MAHABALE, 1974) e pode estar relacionada com a proteção do embrião contra impactos ou dessecação, já que as células são volumosas e armazenam água.

A partir da fase globular, cerca de 75 dias, o embrião de *A. aculeata* apresenta notável função haustorial, com degradação do endosperma adjacente. Em palmeiras, essa função tem sido relatada apenas em embriões em fases mais desenvolvidas, quando apresentam um haustório especializado em digerir e absorver as reservas do endosperma durante o crescimento e germinação (DEMASON; THOMSON, 1981; SEKHAR; DEMASON, 1988; PANZA; LÁINEZ; MALDONADO, 2004; IOSSI; MORO; SADER, 2006; MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; RIBEIRO *et al.*, 2012b). Entretanto, é evidente que essa degradação ocorre ao longo do desenvolvimento do embrião, a fim de garantir espaço para o seu crescimento entre as células do endosperma, que se multiplicam inicialmente na região micropilar.

A presença de uma linha de fraqueza no endosperma micropilar, causada pela degradação das paredes celulares foi verificada precocemente em *A. aculeata*. A mesma estrutura foi observada em *Phoenix dactilifera* (GONG *et al.*, 2005) e *Attalea vitrivir* (NEVES *et al.*, 2013), cuja função foi relacionada ao deslocamento do opérculo durante a germinação. O eixo microscópico e uma fenda cotiledonar, por onde a plúmula emergirá durante a germinação, bem como o desenvolvimento de um haustório com protoderme apresentando invaginações, que permitem maior superfície de contato com o endosperma adjacente foi descrito para embriões maduros de *Euterpe precatoria* (AGUIAR; MENDONÇA, 2003), *E. edulis* (PANZA; LÁINEZ; MALDONADO, 2004), *Butia capitata* (MAGALHÃES *et al.*, 2012) e *A. aculeata* (MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010; RIBEIRO *et al.*, 2012b). Contudo, é possível verificar que essas estruturas são formadas precocemente no embrião de *A. aculeata*, antes mesmo da maturação do fruto ou da semente.

No embrião, a presença de células inicialmente vacuoladas demonstra o elevado percentual de água, que ao longo do desenvolvimento é deslocada pelas reservas que estão sendo armazenadas (PÉREZ, 2012), geralmente

proteínas e lipídeos (PANZA; LÁINEZ; MALDONADO, 2004; MOURA; VENTRELLA; MOTOIKE, 2010). Essas observações permitem verificar a precocidade de maturação do embrião, corroborada por trabalhos realizados com *P. remota*, cujo embrião apresenta acúmulo total de massa seca antes do fruto e da semente (PÉREZ, 2012) e pelo desenvolvimento de plântulas a partir de embriões provenientes de frutos imaturos, como verificado em *B. capitata* (NEVES *et al.*, 2010).

O exocarpo é a estrutura que atinge a maturação fisiológica mais rapidamente, seguida pela semente. A lignificação do endocarpo é contínua até o final do desenvolvimento do fruto, ratificando a teoria de que esclerificação do endocarpo não ocorre totalmente até que o fruto adquira o seu tamanho final (MURRAY, 1973). Essa observação não está de acordo com a teoria de que o volume final do fruto, bem como a completa esclerificação do endocarpo ocorre em aproximadamente 70 dias após a antese (REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012).

Após a diferenciação do exocarpo e do endocarpo, o mesocarpo de *A. aculeata* é composto por duas regiões distintas. A diferenciação do mesocarpo em zonas topográficas é descrita para outras espécies da família (ROMANOV *et al.*, 2011; BOBROV *et al.*, 2012). Em *A. aculeata*, a região interna é constituída por um tecido de aspecto esponjoso, devido à grande quantidade de ductos contendo mucilagem, que pode desempenhar importante função de armazenamento de água (REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012). O teor de umidade nessa estrutura mantém-se elevado durante todo o desenvolvimento do fruto e observa-se possível tendência de fruto climatérico, uma vez que a matéria seca do mesocarpo, embora não inicie tão próximo à abscisão, como é descrito (REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012), não apresenta tendência de estabilização ao final.

O amadurecimento após a abscisão é conhecido em *Elaeis guineensis* (HENDERSON *et al.*, 2000 a,b) e *Mauritia vinifera* (SANTELLI; CALBO; CALBO, 2009). Em *A. aculeata*, a dispersão dos frutos perdura por vários meses (SCARIOT; LLERAS, 1991), o que permite relacionar o longo período de maturação, que poderia ser antecipado com práticas de armazenamento

viáveis, como destacado em *M. vinifera*, na qual os níveis de maturação podem variar quando os frutos são armazenados juntos ou isolados (SANTELLI; CALBO; CALBO, 2009).

O endocarpo de *A. aculeata* origina-se de várias camadas de células parenquimáticas do mesocarpo interno, sendo classificado como endocarpo *lato sensu* (ROTH, 1977; REIS; MERCADANTE-SIMÕES; RIBEIRO, 2012). A mesma formação foi evidenciada em espécies da tribo Borasseae, em que os autores classificaram a estrutura espessa e lignificada como pirênio (ROMANOV *et al.*, 2011). Contudo, no estudo ontogenético de *A. aculeata*, verifica-se a formação da placa do poro a partir da esclerificação da epiderme locular, portanto, classificado como endocarpo *stricto sensu* (ROTH, 1977). Desse modo, apesar de a placa do poro ser independente do endocarpo *lato sensu*, o endocarpo da macaúba possui constituição mista e complexa, e a compreensão da formação dessa estrutura, associada às demais características morfológicas dos frutos podem fornecer indicativos de relações e valor diagnóstico em grupos de palmeiras (MURRAY, 1973).

Apesar de não ocorrer a formação da semente nos três carpelos, todos formam poro, preenchido pelo tecido do mesocarpo, mas não atingem a semente formada, sendo, portanto, um pseudoporo. A presença de três ou mais poros, dos quais um está posicionado adjacente ao embrião da semente madura, por onde ocorrerá o crescimento da plântula, é uma característica que separa a tribo Cocoeae de todas as outras palmeiras, também evidenciado em *Bactris* sp. e *B. capitata* (UHL; MOORE JR., 1971).

Os frutos podem ser constituídos por diferentes estruturas florais, além dos carpelos (ROTH, 1977). A persistência de remanescentes florais, perianto e estigma residual, em frutos de palmeiras é uma característica comum (UHL; MOORE JR., 1977), podendo ser observados em *P. sylvestris*, *A. maripa*, espécies do gênero *Pelagodoxa*, *Astrocaryum*, *Eugeissona* e em vários gêneros da tribo Borasseae (MAHABALE; BIRADAR, 1967; ARAÚJO; LEITÃO; MENDONÇA, 2000; CHAPIN; ESSIG; PINTAUD, 2001; VEGAS *et al.*, 2008; ROMANOV *et al.*, 2001; BOBROV *et al.*, 2012).

5 CONCLUSÃO

- O fruto de *A. aculeata* é do tipo pseudomonômero, uma vez que todos os carpelos, mesmo os que não se desenvolvem, contribuem para a formação do fruto.

- O desenvolvimento do fruto demanda cerca de 360 dias e possui três fases distintas.

- O endocarpo tem origem mista, podendo ser considerado complexo e mantém a lignificação até as fases finais do desenvolvimento do fruto.

- A celularização do endosperma se inicia por volta de 75 dias e a maturação fisiológica da semente ocorre por volta de 300 dias.

- O opérculo tem origem do tegumento interno e endosperma micropilar, e a formação da linha de fraqueza é evidenciada.

- O embrião de *A. aculeata* apresenta desenvolvimento inicialmente lento, mas adquire função haustorial precocemente e atinge a maturidade fisiológica antes do fruto e da semente.

- O fruto de *A. aculeata* inicia a alocação de lipídeos no mesocarpo por volta de 345 dias e a maturação é contínua até a abscisão, o que sugere comportamento climatérico.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, M. O.; MENDONÇA, M. S. Morfo-anatomia da semente de *Euterpe precatoria* Mart. (Palmae). **Revista Brasileira de Sementes**, [S.l.], v. 25, n.1, p.37-42, 2003.
- ALMEIRA, S. P.; PROENÇA, C. E. B.; SANO, S. M.; RIBEIRO, J. F. **Cerrado: espécies vegetais úteis**. [S.l.]: Embrapa,1998. 464p.
- ARAÚJO, M. G. P.; LEITÃO, A. M.; MENDONÇA, M. S. Morfologia do fruto e da semente de inajá (*Attalea maripa* (Aubl.) Mart.) – Palmae. **Revista Brasileira de Sementes**, [S.l.], v. 22, n. 2, p.31-38, 2000.
- ASKGAARD, A.; STAUFFER, F. W.; HODEL, D. R.; BARFOD, A. S. Floral structure in the neotropical palm genus *Chamaedorea* (Arecoidae, Arecaceae). **Anales del Jardín Botánico de Madrid**, [S.l.], v.65, p.197-210, 2008.
- BACELAR-LIMA, C. G.; MENDONÇA, M. S.; BARBOSA, T. C. T. S. Morfologia floral de uma população de tucumã, *Astrocaryum aculeatum* G. Mey. (Arecaceae) na Amazônia. **Acta Amazonica**, [S.l.], v.36, p.407-412, 2006.
- BAKER, W. J.; NORUP, M. V.; CLARKSON, J. J.; COUVREUR, T. L. P.; DOWE, J. L.; LEWIS, C. E.; PINTAUD, J. C.; SAVOLAINEN, V.; WILMOT, T.; CHASE, M. W. Phylogenetic relationships among Arecoid palms (Arecaceae: Arecoidae). **Annals of Botany**, [S.l.], v.108, p.1417-1432, 2011.
- BANDEIRA, F. S. **Cultivo in vitro e embriogênese somática de embriões zigóticos de macaúba (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Loddiges)**. 2008. 92 f. Tese (Doutorado em Ciência Florestal)- Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2008.
- BARFOD, A. S.; UHL, N. W. Floral development in *Aphandra* (Arecaceae). **American Journal of Botany**, [S.l.], v.88, p.185-195, 2001.
- BHERING, L. Macaúba: matéria-prima nativa com potencial para a produção de biodiesel. **Embrapa Agroenergia**, [S.l.], 2009. Disponível em: <<http://www.canaoeste.com.br/principal.php>>. Acesso em: 06 jun. 2011.
- BIRADAR, N. V.; MAHABALE, T. S. Studies on palms: Embryology of *Phoenix robusta* Hook. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences**, [S.l.], v.68, p.1-9, 1968.
- BIRADAR, N. V. Studies on palms: embryology of *Phoenix pusilla* Gaertn., *P. acaulis* Buch. and *P. reclinata* Jacq. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences**, [S.l.], v. 67, p.1-10, 1967.

BOBROV, A. V. F.; DRANSFIELD, J.; ROMANOV, M. S.; ROMANOVA, E. S. Gynoecium and fruit histology and development in *Eugeissona* (Calamoideae: Areaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, [S.l.], v.168, p.377-394, 2012.

CETEC. **Programa Energia**: produção de combustíveis líquidos a partir de óleos vegetais. Belo Horizonte: CETEC, 1983. Relatório Final.

CHAPIN, M. H.; ESSIG, F. B.; PINTAUD, J. C. The morphology and histology of the fruits of *Pelagodoxa* (Areaceae): taxonomic and biogeographical implications. **Systematic Botany**, [S.l.], v.26, n.4, p.779-785, 2001.

CLEMENT, C. R.; LLERAS PÉREZ, E.; VAN LEEUWEN, J. O potencial das palmeiras tropicais no Brasil: acertos e fracassos das últimas décadas. **Agrociencias**, [S.l.], v.9, p.67-71, 2005.

CORNER, E. J. H. **The seeds of dicotyledons**. [S.l.]: Cambridge University Press, 1976. 311 p.

CRUDEN, R. W. Pollen grains: Why so many? **Plant Systematics and Evolution**, [S.l.], v.222, p.143-165, 2000.

DEMASON, D. A.; SEXTON, R.; GORMAN, M.; REID, J. S. G. Structure and biochemistry of endosperm breakdown in date palm (*Phoenix dactylifera* L.) seeds. **Protoplasma**, [S.l.], v.126, p.159-167, 1985

DEMASON, D. A.; THOMSON, W. W. Structure and ultrastructure of the cotyledon of date palm (*Phoenix dactylifera* L.). **Botanical Gazette**, [S.l.], v.142, p.320-328, 1981.

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. [S.l.]: Royal Botanic Gardens, 2008. 355p.

DRANSFIELD, J.; UHL, N. W. **The families and genera of vascular plants**. In: KUBITZKI, K. (Ed.). **Palmae**. Springer-Verlag: Berlin, 1998. v. 4.

EDLUND, A. F.; SWANSON, R.; PREUSS, D. Pollen and stigmas structure and function: the role of diversity in pollination. **The Plant Cell**, [S.l.], v. 16, p. 84-97, 2004.

ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blücher, 1976. 293 p.

FANH, A. **Secretory tissues in plants**. San Francisco: Academic Press, 1979. 302p.

FARIAS, M. R. Avaliação da qualidade de matérias-primas vegetais. In: SIMÕES, C. M. O.; SCHENKEL, E. P.; GOSMANN, G.; MELLO, J. C. P.;

MENTZ, L. A.; PETROVICK, P. R. (Org.). **Farmacognosia: da planta ao medicamento**. Porto Alegre: UFSC, 2003.

FAVA, W. S.; COVRE, W. S.; SIGRIST, M. R. *Attalea phalerata* and *Bactris glaucescens* (Arecaceae, Arecoideae): Phenology and pollination ecology in the Pantanal, Brazil. **Flora**, [S.l.], 2011.

FIOR, C. S.; RODRIGUES, L. R.; LEONHARD, C.; SCHWARZ, S. F. Superação de dormência em sementes de *Butia capitata*, **Ciência Rural**, [S.l.], 2011.

GENINI, J.; GALETTI, M.; MORELLATO, L. P. C. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. **Flora**, [S.l.], v. 204, p.131-145, 2009.

GEORGE, E. F.; HALL, M. A.; KLERK, G. **Plant propagation by tissue culture**, 3rd ed. Dordrecht: Springer, 2008.

GONG, X.; BASSEL, G. W.; WANG, A.; GREENWOOD, J. S.; BEWLEY, J. D. The emergence of embryos from hard seeds is related to the structure of the cell walls of the micropylar endosperm, and not to endo- β -mannanase activity. **Annals of Botany**, [S.l.], v.96, p.1165-1173, 2005.

HACCIUS, B.; PHILIP, V. J. Embryo development in *Cocos nucifera* L.: a critical contribution to a general understanding of palm embryogenesis. **Plant Systematics and Evolution**, [S.l.], v.132, p.91-106, 1979.

HARLEY, M. M.; BAKER, W. J. Pollen aperture morphology in Arecaceae: application within phylogenetic analyses, and a summary of the fossil record of palm-like pollen. **Grana**, [S.l.], v.40, p.45-77, 2001.

HENDERSON, A.; FISCHER, B.; SCARIOT, A.; PACHECO, M. A.W.; PARDINI, R. Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. **Brittonia**, [S.l.], v. 52, p.149-159, 2000a.

HENDERSON, A.; PARDINI, R.; REBELLO, J. F. S.; VANIN, S.; ALMEIDA, D. Pollination of *Bactris* (Palmae) in an Amazon forest. **Brittonia**, [S.l.], v.52, p.160-171, 2000b.

HIANE, P. A.; RAMOS FILHO, M. M.; RAMOS, M. I. L.; MACEDO, M. L. R. Bocaiúva, *Acrocomia Aculeata* (Jacq.) Lodd., Pulp and Kernel Oils: Characterization and Fatty Acid Composition. **Brazilian Journal of Food Technology**, [S.l.], v.8, p.256-259, 2005.

HUSSEY, G. An analysis of the factors controlling the germination of the seed of the oil palm, *Elaeis guineensis* (Jacq.). **Annals of Botany**, v.22, p.259-286, 1958.

INKROT, D.; SATTLER, D.; GEYER, C.; MORAWETZ, W. Flowering and fruiting phenology of *Normanbya normanbyi* (W. Hill) L. H. Bailey (Arecaceae), a palm endemic to the lowland tropical rainforest of north-eastern Australia. **Austral Ecology**, [S.l.], v.32, p.21-28, 2007.

IOSSI, E.; MORO, F. V.; SADER, R. Seed anatomy and germination of *Phoenix roebelenii* O'Brien (Arecaceae). **Revista Brasileira de Sementes**, [S.l.], v.28, p.121-128, 2006.

JENSEN, W. A. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco: W. H. Freeman, 1962.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: Macgraw-Hill Book, 1940.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. Porto Alegre: Artmed, 2009.

KÜCHMEISTER, H.; SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I.; GOTTSBERGER, G. Flowering, pollination, nectar standing crop, and nectaries of *Euterpe precatoria* (Arecaceae), an Amazonia rain forest palm. **Plant Systematics and Evolution**, [S.l.], v.206, p.71-97, 1997.

KULKARNI, K. M.; MAHABALE, T. S. Studies on palms: embryology of *Livistona chinensis* R. Br. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences**, [S.l.], v.80, p.1-17, 1974.

LERSTEN, N. R. **Flowering plant embryology**. [S.l.]: Blackwell publishing, 2004. 212 p.

LEWIS, C. E. A phylogenetic analysis of the palm subtribe *Oncospematinae* (Arecaceae) base don morphological characteres. **Brittonia**, [S.l.], v.54, p.78-91, 2002.

LIMA, E. S.; FELFILI, J. M.; MARIMON, B.; SCARIOT, A. Diversidade, estrutura e distribuição espacial de palmeiras em um cerrado *sensu stricto* no Brasil Central - DF. **Revista Brasileira de Botânica**, [S.l.], v.26, p.361-370, 2003.

LORENZI, H.; SOUZA, H. M.; MEDEIROS-COSTA, J. T.; CERQUEIRA, L. S.; BEHR, N. **Palmeiras do Brasil: exóticas e nativas**. Nova Odessa: Plantarum, 1996.

LORENZI, G. M. A. C. *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. - Arecaceae: Bases Para o Extrativismo Sustentável. 2006. Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2006.

LORENZI, H.; NOBLICK, L.; KAHN, F.; FERREIRA, E. **Flora Brasileira: Areaceae: Palmeiras**. Nova Odessa: Plantarum, 2010. 384p.

MAGALHÃES, H. M.; LOPES, P. S. N.; RIBEIRO, L. M.; SANT'ANNA-SANTOS, B. F.; OLIVEIRA, D. M. T. Structure of the zygotic embryos and seedlings of *Butia capitata* (Areaceae). **Trees**, [S.l.], 2012.

MAHABALE, T. S.; BIRADAR, N. V. Embryology of *Phoenix sylvestris* Roxb. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences**, [S.l.], v.67B, p.77-96, 1967.

MANFIO, C. E.; MOTOIKE, S. Y.; SANTOS, C. E. M.; PIMENTEL, L. D.; QUEIROZ, V.; SATO, A. Y. Repetibilidade em características biométricas do fruto de macaúba. **Ciência Rural**, [S.l.], v.41, p.70-76, 2011.

MENDONÇA, M. S.; OLIVEIRA, A. B.; ARAÚJO, M. G. P.; ARAÚJO, L. M. Morfo-anatomia do fruto e semente de *Oenocarpus minor* Mart. (Areaceae). **Revista Brasileira de Sementes**, [S.l.], v.30, p.90-95, 2008.

MERCADANTE-SIMÕES, M. O.; FONSECA, R. S.; RIBEIRO, L. M.; NUNES, Y. R. F. Biologia reprodutiva de *Butia capitata* (Mart.) Beccari (Areaceae) em uma área de cerrado no norte de Minas Gerais. **Unimontes Científica**, [S.l.], v.8, p.143-149, 2006.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. [S.l.]: Clarendon Press Oxford, 1988. 276p.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. [S.l.]: Clarendon Press Oxford, 1989. 297p.

MOORE JR., H. E.; UHL, N. W. Major Trends of evolutions in palms. **The Botanical Review**, [S.l.], v.48, p.1-69, 1982.

MOTTA, P. E. F.; CURI, N.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; GOMES, J. B. V. Ocorrência da macaúba em Minas Gerais: relação com atributos climáticos, pedológicos e vegetacionais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, [S.l.], v.37, p.1023-1031, 2002.

MOURA, E. F.; VENTRELLA, M. C.; MOTOIKE, S. Y. Anatomy, histochemistry and ultrastructure of seed and somatic embryo of *Acrocomia aculeata* (Areaceae). **Scientia Agricola**, [S.l.], v.67, p.375-495, 2010.

MURRAY, S. G. The formation of the endocarp in palm fruits. **Principes**, [S.l.], v.17, p.91-102, 1973.

MYINT, T.; CHANPRASERT, W.; SRIKUL, S. Germination of seed of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) as affected by different mechanical scarification methods. **Seed Science & Technology**, [S.l.], v.38, p.635-645, 2010.

NEVES, S. C.; RIBEIRO, L. M.; CUNHA, I. R. G.; PIMENTA, M. A. S.; MERCADANTE-SIMÕES, M. O.; LOPES, P. S. N. Diaspore structure and germination ecophysiology of the babassu palm (*Attalea vitrivir*). **Flora**, [S.l.], v.208, 2013.

NEVES, S. C.; RIBEIRO, L. M.; SILVA, P. O.; ANDRADE, I. G. Germinação *in vitro* de embriões de coquinho-azedo [*Butia capitata* (Mart.) Becc. (Arecaceae)] obtidos de frutos com diferentes graus de maturação. **Revista Biological Neotropica**, [S.l.], v.7, p.47-54, 2010.

O'BRIEN, T.P.; MCCULLY, M.E. **The study of plant structure principles and select methods**. Melbourne: Termarcaphi Pty, 1981. 45p.

OLIVEIRA, M. S. P.; COUTURIER, G.; BESERRA, P. Biologia reprodutiva da palmeira Tucumã (*Astrocaryum vulgare* Mart.) em Belém, Pará, Brasil. **Acta Botanica Brasileira**, [S.l.], v.17, p.343-353, 2003.

OLIVEIRA, D. A.; MELO JÚNIOR, A. F.; BRANDÃO, M. M.; RODRIGUES, L. A.; MENEZES, E. V.; FERREIRA, P. R. B. Genetic diversity in populations of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae) in the northern region of Minas Gerais, Brazil. **Genetics and Molecular Research**, [S.l.], v.11, p.531-538, 2012.

OROZCO-SEGOVIA, A.; BATAIS, A. I.; ROJA-ARÉCHIGA, M.; MENDOZA, A. Seed biology of palms: a review. **Palms**, [S.l.], v.47, p.79-94, 2003.

OSTROROG, D. R. V.; BARBOSA, A. A. A. Biologia reprodutiva de *Geonoma brevispatha* Barb. Rodr. (Arecaceae) em mata de galeria inundável em Uberlândia, MG, *Brasil*. **Revista Brasileira de Botânica**, [S.l.], v.32, p.479-488, 2009.

PANZA, V.; LÁINEZ, V.; MALDONADO, S. Seed structure and histochemistry in the palm *Euterpe edulis*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [S.l.], v.145, p.445-453, 2004.

PAIVA, E. A. S.; PINHO, S. Z.; OLIVEIRA, D. M. T. Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: CHIARINI-GARCIA, H.; MELO, R. C. N. (Ed.). **Light microscopy: methods and protocols**. New York: Springer/Humana Press, 2011.

PEARSE, A. G. E. **Histochemistry theoretical and applied**. [S.l.]: Longman Group Limited, 1980.

PEREIRA, Z. V.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-OKANO, R. M. Fenologia da floração, morfologia floral e sistema de incompatibilidade em espécies distílicas de Rubiaceae em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, [S.l.], v.29, p.471-480, 2006.

PÉREZ, H. E.; HILL, L. M.; WALTERS, C. An analysis of embryo development in palm: interactions between dry matter accumulation and water relations in *Pritchardia remota* (Arecaceae). **Seed Science Research**, [S.l.], v.22, p.97-111, 2012.

PETROBRAS. 2011. Disponível em: <<http://fatosedados.blogspetrobras.com.br/2011/04/06/usina-de-biodiesel-darcy-ribeiro-completa-dois-anos>> Acesso em: 17 de jun. 2011.

PIMENTEL, L. D.; DIAS, L. A. S.; PAES, J. M. V.; SATO, A. Y.; MOTOIKE, S. Y. Diversidade no gênero *Acrocomia* e proposta de subdivisão da espécie *Acrocomia aculeata*. **Informe agropecuário EPAMIG**, [S.l.], v.32, p.81-87, 2011.

PIRES, T. P.; SOUZA, E. S.; KUKI, K. N.; MOTOIKE, S. Y. Ecophysiological traits of the macaw palm: A contribution towards the domestication of a novel oil crop. **Industrial Crops and Products**, [S.l.], v.44, p.200-210, 2013.

PNPB. **Programa Nacional de Produção e Uso do Biodiesel**. 2004. Disponível em: <<http://www.biodiesel.gov.br>> Acesso em: 17 de jun. 2011.

REIS, S. B.; MERCADANTE-SIMÕES, M. O.; RIBEIRO, L. M. Pericarp development in the macaw palm *Acrocomia aculeata* (Arecaceae). **Rodriguésia**, [S.l.], v.63, n.3, 2012.

RIBEIRO, L. M.; OLIVEIRA, D. M. T.; GARCIA, Q. S. Structural evaluations of zygotic embryos and seedlings of the macaw palm (*Acrocomia aculeata*, Arecaceae) during in vitro germination. **Trees**, [S.l.], v.26, p.851-863, 2012a

RIBEIRO, L. M.; OLIVEIRA, T. G. S.; CARVALHO, V. S.; SILVA, P. O.; NEVES, S. C.; GARCIA, Q. S. The behaviour of macaw palm (*Acrocomia aculeata*) seeds during storage. **Seed Science & Technology**, [S.l.], v.40, p.344-353, 2012b.

RIBEIRO, L. M.; SOUZA, P. P.; RODRIGUES JÚNIOR, A. G.; OLIVEIRA, T. G. S.; GARCIA, Q. S. Overcoming dormancy in macaw palm diaspores, a tropical species with potential for use as bio-fuel. **Seed Science and Technology**, [S.l.], v.39, p.303-317, 2011.

ROBARDS, A. W. An introduction to techniques for scanning electron microscopy of plant cells. In: HALL, J. L. (Ed.). *Electron Microscopy and Cytochemistry of Plant Cells*. New York: Elsevier, 1978. p.343-403.

ROMANOVI, 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). **Annals of Botany**, v.108, p.1489–1502, 2011.

ROSA, L.; CASTELLANI, T. T.; REIS, A. Biologia reprodutiva de *Butia capitata* (Martius) Beccari var. *odorata* (Palmae) na restinga do município de Laguna, SC. **Revista Brasileira de Botânica**, [S.l.], v.21, p.281-287, 1998.

ROTH, I. **Fruits of Angiosperms**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1977. 617p.

RUDALL, P. J.; ABRANSON, K.; DRANSFIELD, J.; BAKER, W. Floral anatomy in *Dypsis* (Arecaceae-Areaceae): a case of complex synorganization and stamen reduction. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [S.l.], v.143, p.115-133, 2003.

SANTELLI, P.; CALBO, M. E. R.; CALBO, A. G. Fisiologia pós-colheita de frutos da palmeira *Mauritia vinifera* Mart.(Ar ecaceae). **Acta Botanica Brasiliense**, [S.l.], v.23, n.3, p.697-702, 2009.

SAS Institute. **Sas users guide**: statistic version. Cary: Statistical Analysis System Institute, 1990. 846p.

SEKHAR, K. N. C.; DeMASON, D. A. A comparison of endosperm and embryo proteins of the palm *Washingtonia filifera*. **American Journal of Botany**, [S.l.], v.75, p.338-342, 1988.

SCARIOT, A. O.; LLERAS, E. Reproductive biology of the palm *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. **Biotropica**, [S.l.], v.23, p.12-22, 1991.

SCARIOT, A. O.; LLERAS, E.; HAY, J. D. Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. **Biotropica**, [S.l.], v.27, p.168-173, 1995.

SILVA, J. C.; BARRICHELO, L. E. G.; BRITO, J. O. Endocarpos de babaçu e de macaúba comparados a madeira de *Eucalyptus grandis* para a produção de carvão vegetal. **IPEF**, [S.l.], v.34, p. 31-34, 1986.

SOUTO, L. S.; OLIVEIRA, D. M. T. Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, [S.l.], v.28, p.697-712, 2005.

SOUZA, L. A. **Anatomia do fruto e da semente**. Paraná: UEPG, 2006. 196p.

STAUFFER, F. W.; ENDRESS, P. K. Comparative morphology of female flowers and systematics in *Geonomeae* (Arecaceae). **Plant Systematics and Evolution**, [S.l.], v.242, p.171-203, 2003.

STAUFFER, F. W.; BAKER, W. J.; DRANSFIELD, J.; ENDRESS, P. K. Comparative floral structure and systematics of *Pelagodoxa* and *Sommieria* (Arecaceae). **Botanical Journal of Linnean Society**, [S.l.], v.146, p.27-39, 2004.

STAUFFER, F. W.; RUTISHAUSER, R.; ENDRESS, P. K. Morphology and development of the female flowers in *Genoma interrupta* (Arecaceae). **American Journal of Botany**, [S.l.], v.89, p.220-229, 2002.

UHL, N. W. Inflorescence and flower structure in *Nypa fruticans* (Palmae). **American Journal of Botany**, [S.l.], v.59, p.729-743, 1972.

UHL, N. W. Developmental studies in *Ptychosperma* (Palmae). I. The inflorescence and the flower cluster. **American Journal of Botany**, [S.l.], v.63, p.82-96, 1976a.

UHL, N. W. Developmental studies in *Ptychosperma* (Palmae). II. The staminate and pistillate flowers. **American Journal of Botany**, [S.l.], v.63, p.97-109, 1976b.

UHL, N. W.; DRANSFIELD, J. **Genera Palmarum**: a classification of palms based on the works of Harold E. Moore, Jr. Kansas: The International Palm Society and L. H. Bailey Hortorium, 1987.

UHL, N. W.; MOORE JR., H. E. The palm gynoecium. **American Journal of Botany**, [S.l.], v.58, p.945-992, 1971.

UHL, N. W.; MOORE JR., H. E. Correlations of inflorescence, flower structure, and floral anatomy with pollination in some palms. **Biotropica**, [S.l.], v.9, p.170-190, 1977.

UHL, N. W.; MOORE JR., H. E. The protection of pollen and ovules in palms. **Principes**, [S.l.], v.17, p.111-149, 1973.

UHL, N. W.; MORROW, L. O.; MOORE JR., H. E. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*, VII. Flowers. **Journal of the Arnold Arboretum**, [S.l.], v.50, p.138-152, 1969.

VEGAS, C.; MILLÁN, B.; PINTAUD, J. C.; KAHN, F. Anatomía del fruto y perianto en especies peruanas del género *Astrocaryum* (Arecaceae): descripción e importancia taxonômica. **Revista Peruana de Biología**, [S.l.], v.15, p.85-96, 2008.

VIEIRA, M. F.; LEITE, M. S. O.; GROSSI, J. A. S.; ALVARENGA, E. M. Biologia Reprodutiva de *Cryptostegia madagascariensis* Bojer ex Decne. (Periplocoideae, Apocynaceae), espécie ornamental e exótica no Brasil. **Bragantia**, [S.l.], v.63, p.325-334, 2004.

VOEKS, R. A. Reproductive ecology of the piassava palm (*Attalea funifera*) of Bahia, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, [S.l.], v.18, p.121-136, 2002.

WENDT, T.; CRUZ, D. D.; DEMUNER, V. G.; GUILHERME, F. A. G.; BOUDET-FERNANDES, H. An evaluation of the species boundaries of two putative taxonomic entities of *Euterpe* (Arecaceae) based on reproductive and morphological features. **Flora**, [S.l.], v.206,p.144-150, 2011.

WERKER, E. **Seed anatomy**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1997. 428p.