

Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae)

Natália Arias Galastri^{1,2} e Denise Maria Trombert de Oliveira^{2,3}

Recebido em 07/01/2009. Aceito em 22/04/2009

RESUMO – (Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae). Asteraceae possui cerca de 23.000 espécies e Vernoniae tem sua maior representatividade no Brasil, sendo *Vernonia* o maior gênero da tribo. Devido à ampla ocorrência nos Cerrados, *V. platensis* foi selecionada para a realização deste trabalho, que objetiva descrever a morfoanatomia e o desenvolvimento do pericarpo e da semente desta espécie, comparando os resultados com a literatura. O material coletado foi processado segundo técnicas usuais. O ovário é ínfero, bicarpelar, sincárpico, unilocular, com um óvulo anátropo, unitegumentado, tenuinucelado, formado em placentação basal. A parede ovariana é homogênea, com células mais densas periféricamente. O tegumento possui três regiões, destacando-se evidente endotélio. Na maturidade, a maioria das camadas colapsa, mantendo-se as fibras mesocárpicas externas; o pápus duplo persiste formado por células lignificadas. A semente madura apresenta testa restrita a uma faixa de células colapsadas; o endosperma é celular, persistindo residualmente na maturidade, e o embrião exibe eixo hipocótilo-radícula axial, espesso e curto. Em apenas 40% das cipselas maduras analisadas, há sementes completamente desenvolvidas. As observações deste trabalho corroboram pesquisas anteriores com Asteraceae, mas destaca-se o papel nutritivo do tegumento no desenvolvimento seminal e a baixa produção de sementes em *V. platensis*.

Palavras-chave: anatomia, desenvolvimento, morfologia, pericarpo, tegumento

ABSTRACT – (Morphology, anatomy and ontogeny of the fruit and seed of *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. (Asteraceae). The Asteraceae comprises approximately 23,000 species and Vernoniae is best represented in Brazil; *Vernonia* is the largest genus in this tribe. Due to occurrence in extensive areas of Cerrado, *Vernonia platensis* was selected for this work that aims to describe the morphology, anatomy and development of the pericarp and seed of this species, comparing the results with the literature. The collected material was processed by conventional techniques. The ovary is inferior, bicarpellate, syncarpous, unilocular with a single anatropous ovule, unitegmic, tenuinucelate, attached in a basal placenta. The ovary wall is homogenous with dense cells peripherally. The integument has three zones, with a conspicuous endothelium. At maturity, most layers collapse, only the outer mesocarp fibers remaining; the double pappus persists and has lignified cells. The mature seed has a testa composed of collapsed cells; the endosperm is cellular, residual at maturity, and the embryo has a thick, short, and axial embryo axis. Completely developed seeds were found in only 40% of the mature cypselae evaluated. Our observations corroborate previous research with Asteraceae; we call attention to the nutritive role of the seed coat in seed development, and the low production of seeds in *V. platensis*.

Key words: anatomy, development, morphology, pericarp, seed coat

Introdução

O Cerrado é um bioma que se restringe ao Brasil, com somente pequenas áreas na Bolívia e no Paraguai (Ratter 2004). É reconhecido como a savana mais rica do mundo em biodiversidade e contém um gradiente natural de fisionomias vegetais de acordo com as condições do solo e disponibilidade de água (Pivello & Coutinho 1996). No Cerrado, há grande riqueza de espécies de Asteraceae, muitas delas endêmicas (Almeida *et al.* 2005). Com 106 gêneros e 557 espécies listadas por Mendonça *et al.* (1998), a família destaca-se por sua importância econômica, visto que muitas espécies são comercializadas principalmente para fins medicinais, ornamentais e culinários, além de várias delas serem invasoras. Isso torna os estudos morfoanatômicos dos frutos e sementes de plantas desta família indispensáveis para a compreensão de suas estratégias reprodutivas e para gerar subsídios para pesquisas futuras, de modo a explorar seus possíveis benefícios ou mesmo para controlar as ruderais.

As Asteraceae apresentam órgãos reprodutivos morfológicamente homogêneos, com ovário ínfero, sincárpico e bicarpelar, com um único óvulo unitegumentado e basal; os frutos são denominados cipselas ou aquênios, dependendo do autor considerado, muitas vezes com pápus bem

desenvolvido e carpopódio distinto, onde se dá a abscisão do fruto no momento da dispersão (Corner 1976; Bremer 1994; Judd *et al.* 1999). Neste trabalho, adota-se o termo cipsela, conforme recentemente indicado por Marzinek *et al.* (2008), que consideraram que a origem complexa do pericarpo, produzido pelo desenvolvimento do receptáculo e da parede ovariana do ovário ínfero, é motivo suficiente para separar as cipselas dos aquênios, os quais são frutos simples, com pericarpo originado apenas pela parede ovariana desenvolvida.

Corner (1976) generalizou que as sementes de Asteraceae são pequenas, com tegumento fino e papiráceo, geralmente albuminosas, embora Judd *et al.* (1999) destaquem que o endosperma é escasso. Segundo as descrições de Corner (1976), as sementes de Asteraceae são constantes em suas características estruturais, mas o endosperma é variável, podendo ser celular ou nuclear, oleaginoso, persistente ou não.

A literatura relata variações na vascularização seminal para a família e Corner (1976) destacou três possibilidades. Na primeira, um único feixe vascular estende-se ao redor da semente, partindo do funículo até a região micropilar; na segunda, a vascularização é composta por dois a três feixes pós-calazais, estendendo-se até a micrópila; e na terceira, o feixe rafeal divide-se na entrada do funículo, produzindo

¹ Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Botucatu, SP, Brasil

² Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Belo Horizonte, MG, Brasil

³ Autor para correspondência: dmtoliveira@icb.ufmg.br

mais dois feixes, os quais se dividem mais uma vez, de modo que, a partir da calaza, observam-se cinco feixes vasculares.

Dentre as Asteraceae nas Américas, a tribo Vernonieae (Cichorioideae) constitui, provavelmente, o grupo melhor conhecido (Cabrera 1944). A tribo abrange cerca de 35% das espécies de Asteraceae do Cerrado (Almeida *et al.* 2005) e tem sua maior representatividade no Brasil, compreendendo 98 gêneros e aproximadamente 1.300 espécies (Bremer 1994; Judd *et al.* 1999). *Vernonia* é o gênero mais numeroso da tribo, abrangendo cerca de 1.000 espécies (Humbert 1960; Jones 1977; Bremer 1994). Segundo Mendonça *et al.* (1998), 92 espécies do gênero *Vernonia* são encontradas no Cerrado, o que representa 16,5% do total de espécies da família registradas para o bioma.

Bremer (1994) caracterizou *Vernonia* como ervas, arbustos ou árvores com folhagem e hábitos variados. Possui capítulos solitários, racemosos, paniculados ou escorpióides, com flores de cores variadas. Os frutos são cipselas bem variáveis, podendo apresentar-se angulosas ou não, glabras ou setosas. O pápus é quase sempre duplo, raramente ausente, apresentando cerdas pequenas ou escamas na camada externa; é recoberto por tricomas, persistentes ou não, na camada interna.

Vernonia platensis (Spreng.) Less. tem grande ocorrência em remanescentes de Cerrado, especialmente na região de Botucatu, estado de São Paulo. É descrita como erva perene, com cerca de 1,5 m de altura, com xilopódio bem desenvolvido e ramos aéreos densamente cobertos por tricomas cinzentos e acetinados; as folhas são curto-pecioladas e alternas, formadas até a base dos capítulos; estes são sésseis ou curto-pedicelados, com flores violáceas, de corola pentaseta; os frutos são cônicos invertidos, com grande quantidade de tricomas; o pápus é duplo, branco, com a camada externa formada por cerdas curtas e planas (Cabrera 1944).

Poucos trabalhos anatômicos são conhecidos sobre a espécie, destacando-se o de Hayashi & Appezzato-da-Gloria (2005), que estudaram a origem e anatomia do rizóforo, constituído por um sistema subterrâneo engrossado, que promove o crescimento da planta e armazena substâncias de reserva, além de ser uma forma de resistência da planta às queimadas naturais frequentes no Cerrado, promovendo sua propagação vegetativa. Segundo as autoras, este processo de propagação é muito importante em várias espécies de *Vernonia*, porque muitas delas não possuem sementes no interior dos frutos.

Para *V. herbacea*, Sasaki *et al.* (1999) verificaram que apenas 24% dos frutos apresentaram sementes completamente desenvolvidas e, utilizando o teste de tetrazólio, apenas 15% das sementes apresentaram embrião ativo. Em *Vernonia*, a baixa produção de sementes, acompanhada pela baixa viabilidade das mesmas, tem sido relacionada à eficiente propagação vegetativa feita pelos rizóforos (Sajo & Menezes 1986).

Descreve neste trabalho a morfoanatomia e o desenvolvimento do pericarpo e da semente de *Vernonia pla-*

tensis, comparando-a com espécies próximas previamente estudadas.

Materiais e métodos

Espécimes de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less. (sinônimo: *Conyza platensis* Sprengel) foram coletados em áreas residuais de Cerrado no Distrito de Rubião Júnior, Botucatu, São Paulo, Brasil (22°53'25,9" S e 48°30'01" W). Ramos férteis foram herborizados, identificados por especialista e registrados sob o número 25.368 no Herbário "Irina D. Gemtchujnicov" (BOTU).

O material vegetal constou de ovários e óvulos, retirados de botões florais e flores em antese, e de frutos e sementes jovens e maduros, cujas amostras foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) e conservadas em álcool etílico 70% (Jensen 1962).

Foram confeccionadas lâminas permanentes, com desidratação em série etílica crescente e inclusão em metacrilato Leica®, conforme orientação do fabricante; os blocos foram seccionados em micrótomo rotativo com cerca de 8 µm de espessura, obtendo-se séries transversais e longitudinais. As seções obtidas foram coradas com azul de toluidina a 0,05% em tampão acetato, pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964) e montadas com Entellan. Algumas seções foram utilizadas para testes histoquímicos com vermelho de rutênio, para detecção de substâncias pécticas (Jensen 1962), e com cloreto férrico acrescido de carbonato de cálcio, para verificar a ocorrência de substâncias fenólicas (Johansen 1940).

O laminário foi analisado em microscópio de luz e a documentação foi feita com fotomicrografias digitais obtidas em fotomicroscópio Olympus, aplicando-se as escalas nas condições ópticas adequadas.

Para verificar a porcentagem de frutos com sementes, cem cipselas maduras foram coletadas ao acaso e de quatro indivíduos na área de coleta, totalizando 25 cipselas de cada matriz. Estas foram seccionadas com o auxílio de lâmina de aço descartável e observadas sob estereomicroscópio, verificando-se o número de frutos com sementes completamente desenvolvidas ou mal formadas. Os dados são apresentados em porcentagem.

Resultados

Estádio I – Em *V. platensis*, esta fase é representada pelo ovário e óvulo de botões florais pré-antese (Fig. 1-6).

O ovário é ínfero (Fig. 1), bicarpelar, sincárpico, unilocular (Fig. 2) e contém um único óvulo (Fig. 1-2). A epiderme externa é unisseriada, composta por células cubóides justapostas e de paredes delgadas, recobertas por fina cutícula, com citoplasma denso e núcleos evidentes (Fig. 3). Existem numerosos tricomas tectores (Fig. 1-3), formados por duas células basais curtas e cubóides e duas células apicais alongadas e paralelas.

O mesofilo ovariano está diferenciado em duas regiões distintas (Fig. 2-3). O mesofilo externo apresenta de uma a três camadas de células (Fig. 2-3), de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleos evidentes, com grande quantidade de cristais prismáticos (Fig. 3) de oxalato de cálcio; são células levemente alongadas radial (Fig. 3) e longitudinalmente. O mesofilo interno apresenta de sete a nove camadas de células com contornos transversais variados, alongadas longitudinalmente, abrigando evidentes espaços intercelulares; são células de paredes delgadas, bastante vacuoladas e com núcleos pequenos e evidentes (Fig. 3). Entre o mesofilo externo e interno, estão imersos pequenos feixes vasculares colaterais em início de diferenciação (Fig. 3).

A epiderme interna é formada por uma única camada de células cubóides, mais volumosas que as da epiderme externa (Fig. 2-3), com paredes delgadas, citoplasma pouco denso

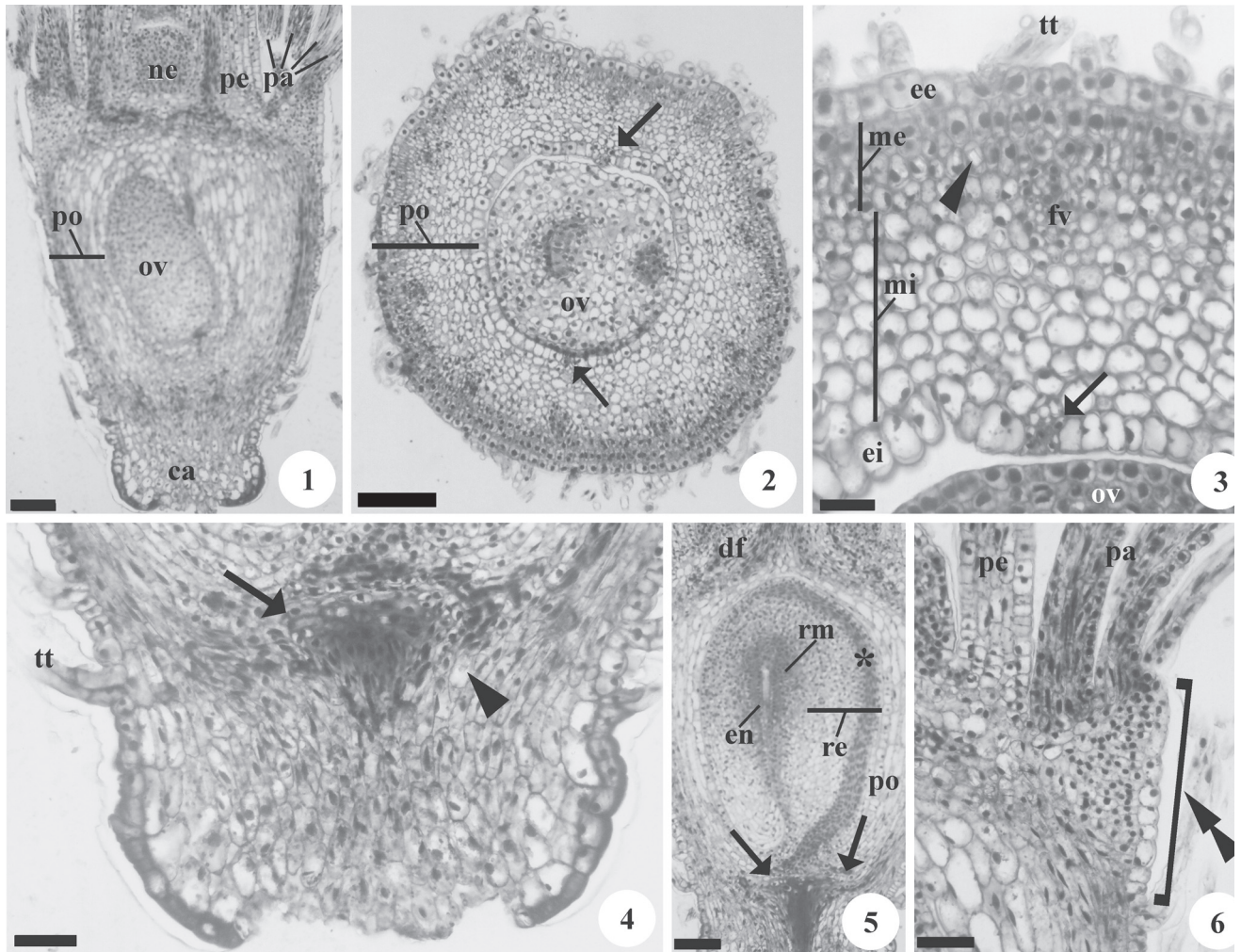
e núcleos pequenos, mas evidentes (Fig. 3). Observam-se duas regiões restritas, lateralmente opostas ao óvulo, multisseriadas, compostas por várias células pequenas, de paredes irregulares, levemente espessadas (Fig. 2-3) e pécticas, que correspondem às regiões de fusão entre os dois carpelos.

Na região basal do ovário, observa-se o carpópódio (Fig. 1, 4), estrutura pela qual a flor se insere na inflorescência e cuja base forma a região de abscisão do fruto. A epiderme apresenta-se glabra e com as paredes ligeiramente espessadas, revestindo uma região parenquimática, formada por células de formato irregular, paredes delgadas, vacuoma variável e núcleos evidentes (Fig. 4). É expressiva a presença de cristais prismáticos de pequenas dimensões nestas células (Fig. 4). Percorrendo a região central do carpópódio, observa-se um amplo feixe vascular, acompanhado por células de paredes espessas (Fig. 4) e pécticas, que emite traços

vasculares para o óvulo e para a parede ovariana (Fig. 5).

Na porção apical do ovário, observa-se, periféricamente, uma protuberância revestida por epiderme unisseriada e composta por células de formatos irregulares, paredes delgadas e núcleos evidentes, sobre a qual se insere o pápus (Fig. 6). O pápus é duplo (Fig. 1, 6) e composto por cerdas multisseriadas, cujas células são arredondadas transversalmente e alongadas no plano longitudinal; são células de conteúdo denso, com núcleo alongado e evidente (Fig. 6). No disco floral (Fig. 5), região central sobre o ápice do ovário, ocorrem células de paredes delgadas, com grande acúmulo de cristais prismáticos de oxalato de cálcio; inseridos no disco floral, observam-se as pétalas e o amplo nectário (Fig. 1).

O óvulo é anátropo, unitegumentado, tenuinucelado e de placentação basal; seu suprimento vascular consiste de um feixe que percorre do funículo até a região calazal (Fig. 5).



Figuras 1-6. Ovario de botão floral de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less (estádio I). Seções longitudinais (1, 4-6). Seções transversais (2-3). 1-2. Aspecto geral do ovário; em 2, observar as regiões de fusão carpelar (setas) e comparar as células da epiderme externa com as da interna. 3. Detalhe da parede ovariana; notar o mesofilo externo com cristais prismáticos (ponta de seta) e o interno mais vacuolado (seta: região de fusão carpelar). 4. Detalhe do carpópódio, com grande quantidade de cristais prismáticos (ponta de seta); notar o feixe vascular basal (seta). 5. Aspecto geral do óvulo; observar o amplo feixe vascular na base do ovário, que emite traços para o óvulo e para a parede ovariana (setas); notar um cordão procambial percorrendo a rafe (asterisco). 6. Detalhe da protuberância na qual se insere o pápus (dupla ponta de seta). (ca: carpópódio, df: disco floral, ee: epiderme externa, ei: epiderme interna, en: endotélio, fv: feixe vascular, me: mesofilo externo, mi: mesofilo interno, ne: nectário, ov: óvulo, pa: pápus, pe: pétala, po: parede ovariana, re: região externa do tegumento, rm: região mediana do tegumento, tt = tricoma tector). Barras: 100 μ m (1-2, 5), 50 μ m (4, 6), 25 μ m (3).

O tegumento pode ser dividido em três regiões (Fig. 5): a externa, multisseriada e extensa, é composta por células de formato variado e paredes delgadas; internamente e, principalmente, voltado para a região calazal, a região mediana apresenta células com citoplasma mais denso e núcleos evidentes; em direção ao pólo micropilar, as células desta camada são mais vacuoladas, ocorrendo numerosas divisões celulares; e a região interna, que constitui o endotélio (Fig. 5), formado por uma única camada de células, ligeiramente alongadas no sentido radial, de paredes delgadas, citoplasma bem mais denso e núcleos grandes e evidentes.

O nucelo é composto por uma única camada de células, margeando o megagametofito.

Estádio II – Fase inicial do desenvolvimento (Fig. 7-14), em que prevalece o alongamento do pericarpo e, na semente, alterações tegumentares. Abrange a antese e a fase pós-antese, quando se observam pétalas e estames em senescência.

Nenhuma das regiões pericárpicas é multiplicativa, não se reconhecendo divisões celulares; no entanto, ocorre intenso alongamento celular no sentido axial, que torna a cavidade seminal bem maior que a semente jovem no início desta fase (comparar as Fig. 5 e 7).

O exocarpo é formado por epiderme unisseriada e apresenta células mais volumosas e vacuoladas (Fig. 8-9) que as da epiderme externa ovariana. Os tricomas tectores apresentam espessamento (Fig. 14) e lignificação das paredes das células apicais paralelas. O mesocarpo mantém a diferenciação em duas regiões (Fig. 8-9). Nesta fase, observa-se nítido aumento dos espaços intercelulares do mesocarpo interno (Fig. 9). O endocarpo é composto por uma única camada de células (Fig. 9), pouco distintas das mesocárpicas adjacentes. Nas regiões de fusão carpelar, o endocarpo mantém-se multisseriado e suas células apresentam-se menores que as demais, com paredes irregularmente espessadas, citoplasma mais denso e com núcleo evidente (Fig. 8-9).

Nesta fase, não ocorrem mudanças anatômicas no carpópodio e na protuberância onde o pápus está inserido (Fig. 7). A região central do disco apical do pericarpo diferencia, além de células parenquimáticas com grande quantidade de cristais prismáticos de oxalato de cálcio, duas a três camadas de fibras típicas, de paredes espessadas (Fig. 7) e lignificadas, contendo cristais.

No pápus, as cerdas apresentam células lignificadas e afiladas, cujas extremidades apicais projetam-se para o exterior (Fig. 10). Ao final desta fase, com a abscisão das demais peças florais, o pápus passa a ocupar a região apical do pericarpo, embora inicialmente sejam reconhecidos pétalas, estames, nectário e o estilete (Fig. 7).

O desenvolvimento seminal é iniciado ainda durante a antese, quando o tegumento já apresenta maior espessura, resultante das divisões anteriormente relatadas. As diferenças mais significativas são percebidas na região mediana da testa, justaposta ao endotélio, onde há evidente espessamento irre-

gular das paredes celulares (Fig. 11-12, 14) por impregnação de substâncias pécticas. O endotélio mantém-se evidente (Fig. 12-13), como previamente descrito.

Exclusivamente sobre a região calazal e porção distal da rafe, o revestimento da semente é formado por células de formato irregular, paredes delgadas, citoplasma denso (Fig. 11, 13) e núcleo evidente, nas quais ocorrem substâncias fenólicas.

O endosperma escasso é do tipo celular (Fig. 12). Até esta fase, o embrião é indistinto. Com o alongamento da semente, a cavidade seminal é preenchida ao final desta fase (Fig. 14).

Estádio III – Seguindo-se à pós-antese, quando se observa a abscisão das pétalas, estames e estilete, o pericarpo apresenta pequenas variações e destacam-se as alterações na semente (Fig. 15-19).

No pericarpo, prossegue o espessamento e lignificação dos tricomas exocárpicos. No mesocarpo externo, as células tornam-se mais densas (Fig. 15, 18-19) e seus núcleos menos visíveis, mascarados pelo acúmulo de cristais. O mesocarpo interno começa a ser compactado, em função da pressão que a semente em crescimento exerce, reduzindo-se os espaços intercelulares e o tamanho das células (Fig. 16, 18-19).

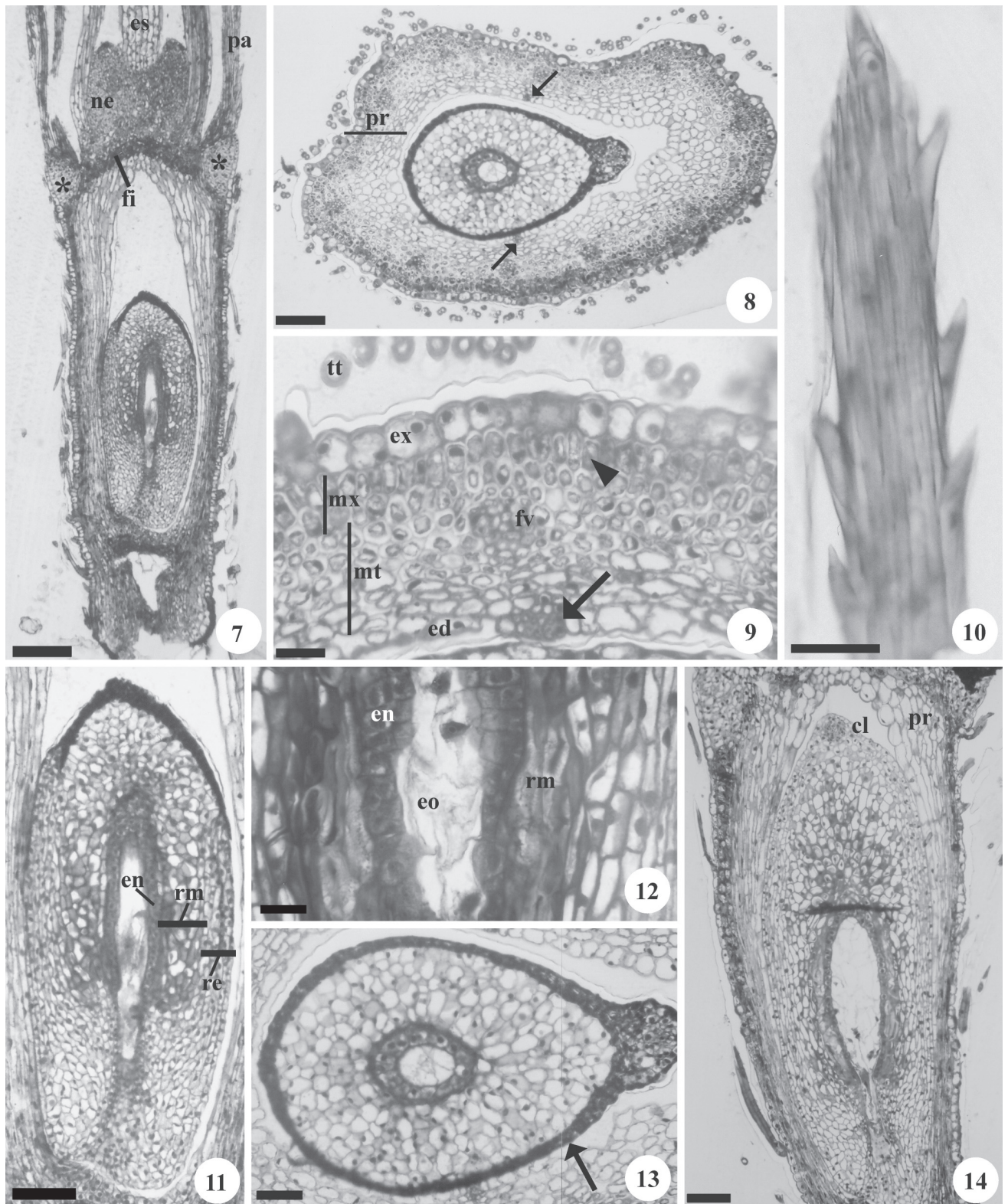
Na semente, a região externa da testa mantém as características descritas na fase anterior (Fig. 15-19), destacando-se a diferenciação do feixe rafeal (Fig. 18). A região mediana e espessada da testa passa a ser consumida, simultaneamente ao desenvolvimento do embrião, ocorrendo reabsorção celular e formando-se um amplo espaço lisígeno entre a região externa da testa e o endotélio (Fig. 15-19). A reabsorção inicia-se apical e lateralmente na semente, progredindo em direção a região micropilar. O endotélio é mantido, delimitando internamente o tegumento; suas células continuam densas, embora o contorno da camada fique completamente irregular em função da reabsorção da região mediana (Fig. 15-19).

O endosperma é restrito e visível ao redor do embrião, que se encontra no estágio globular (Fig. 17, 19).

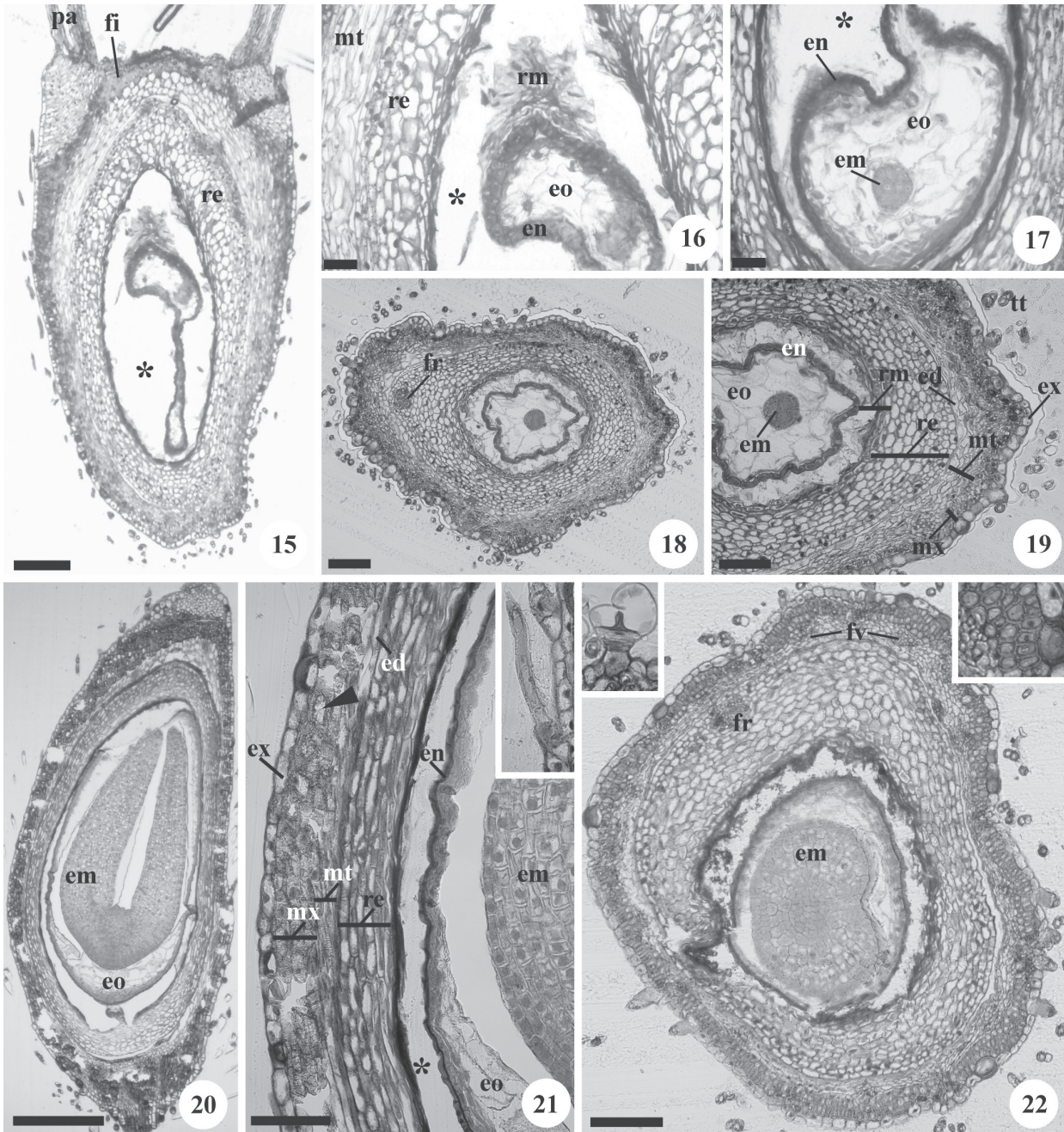
Estádio IV – Neste estágio, o fruto entra em maturação e destaca-se o crescimento do embrião (Fig. 20-27), após o quê ocorre a dispersão da cipsela.

Inicialmente, o exocarpo não mostra alterações anatômicas nítidas, mantendo as células justapostas, de paredes delgadas e vacuoladas (Fig. 20-22). Os tricomas tectores apresentam maior espessamento e lignificação das células apicais paralelas; são muito alongados no plano longitudinal (Fig. 20-21) e arredondados transversalmente (Fig. 22). Na fase final do desenvolvimento, são observados tricomas glandulares, cuja base é formada por uma única célula de conteúdo denso e núcleo evidente, e porção secretora apical multicelular, formada por células de paredes delgadas, citoplasma menos denso e núcleos evidentes (Fig. 22).

No mesocarpo externo, ocorre intenso espessamento e lignificação das paredes celulares, formando uma zona fibro-



Figuras 7-14. Fruto de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less em fase inicial de desenvolvimento (estádio II). Secções longitudinais (7, 10-12, 14). Secções transversais (8-9, 13). 7. Aspecto geral do pericarpo (asterisco: protuberância onde se insere o pápus); notar a cavidade seminal bem maior que a semente jovem. 8-9. Aspecto geral do pericarpo e semente jovens. 9. Detalhe do pericarpo, mostrando as quatro regiões; notar a presença de cristais prismáticos no mesocarpo externo (ponta de seta). 10. Detalhe do pápus. 11. Aspecto geral da semente. 12. Detalhe da semente; observar, na região mediana do tegumento, o espessamento irregular das paredes celulares por impregnação de substâncias pécticas e a presença de endosperma celular escasso. 13. Detalhe da semente jovem, próximo à região calazal, com revestimento fenólico (seta). 14. Aspecto geral da semente em desenvolvimento, preenchendo a cavidade seminal. (cl: calaza, ed: endocarpo, en: endotélio, eo: endosperma, es: estilete, ex: exocarpo, fi: fibras, fv: feixe vascular, mt: mesocarpo interno, mx: mesocarpo externo, ne: nectário, pa: pápus, pr: pericarpo, re: região externa do tegumento, rm: região mediana do tegumento, tt: tricoma tector). Barras: 200 µm (7, 11, 14), 100 µm (8, 13), 50 µm (10, 12), 25 µm (9, 12).



Figuras 15-22. Fruto jovem (15-19) e em maturação (20-22) de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less (respectivamente, estágio III e início do estágio IV). Seções longitudinais (15-17, 20-21). Seções transversais (18-19, 22). 15. Aspecto geral; observar o espaço lisígeno que se formou pela reabsorção da região mediana do tegumento. 16. Detalhe da semente na região próxima à calaza. 17. Detalhe da semente, passando pelo embrião; notar o endotélio com reduzido volume celular. 18. Aspecto geral do fruto, com seção passando pelo embrião. 19. Detalhe da figura anterior; notar a região mediana do tegumento, ainda não completamente reabsorvida devido ao início do processo ter ocorrido na região calazal. 20. Aspecto geral; observar o eixo embrionário diferenciado e os dois cotilédones; notar o colapso de grande parte do espaço lisígeno em função do crescimento do embrião. 21. Detalhe do pericarpo e da semente; notar a zona fibrosa do mesocarpo externo com cristais prismáticos (ponta de seta); observar o endocarpo bastante comprimido; no destaque, detalhe de um tricoma tector. 22. Aspecto geral da semente, passando pelo eixo embrionário; no destaque à esquerda, detalhe de um tricoma glandular, e à direita, detalhe das fibras mesocárpicas externas. (ed: endocarpo, em: embrião, en: endotélio, eo: endosperma, ex: exocarpo, fi: fibras, fr: feixe rafeal, fv: feixe vascular, mt: mesocarpo interno, mx: mesocarpo externo, re: região externa do tegumento, rm: região mediana do tegumento, tt: tricoma tector, asterisco: espaço lisígeno da região mediana do tegumento). Barras: 500 µm (20), 200 µm (15), 150 µm (18, 22), 100 µm (19, 21), 50 µm (16-17).

sa, composta por duas a três camadas de células justapostas com grande número de cristais prismáticos de oxalato de cálcio (Fig. 22); blocos destas fibras são intercalados com grupos de células parenquimáticas de paredes delgadas, especialmente em direção à região proximal (Fig. 23).

Imersos entre o mesocarpo externo e interno, os pequenos feixes vasculares colaterais são pouco distintos (Fig. 22). O mesocarpo interno e o endocarpo colapsam com a compactação causada pelo crescimento seminal, não sendo possível reconhecer o número de camadas celulares que os compõe

(Fig. 20-22); na maturidade, observa-se apenas uma faixa de natureza péctica, formada pelos resíduos das paredes das células colapsadas.

À medida que o fruto amadurece, o carpópodio exibe espessamento e lignificação das paredes das células situadas ao redor do feixe vascular (Fig. 24), que mantêm numerosos cristais. O pápus duplo também é mantido até a dispersão (Fig. 24).

A semente madura é anátropa e, no momento da dispersão, mostra-se bastante desidratada. O tegumento restringe-se a uma faixa de células colapsadas, adjacentes e justapostas ao pericarpo, sendo difícil distingui-los (Fig. 24-25).

Durante a maturação, a região externa da testa permanece com as mesmas características anatômicas, reduzindo-se, por compressão, na maturidade. O espaço produzido pela total reabsorção da região mediana da testa desaparece, comprimido pelo embrião. Nesta fase, as células endoteliais desorganizam-se, de modo que não podem ser reconhecidas na dispersão.

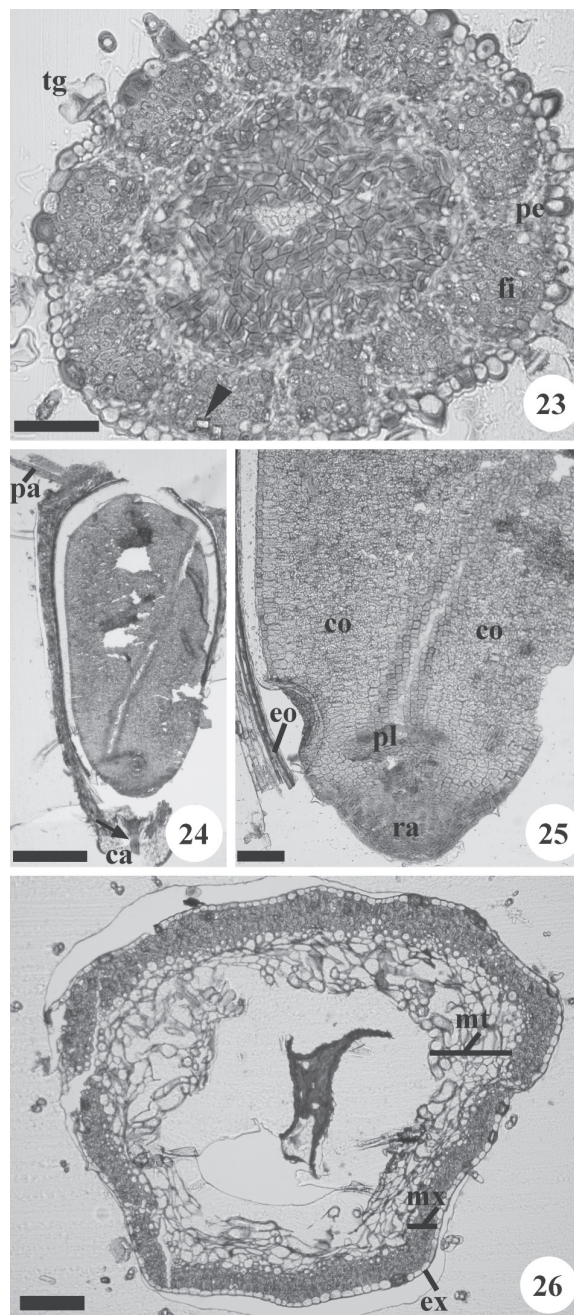
O endosperma persiste, parcialmente compactado, como uma a duas camadas celulares, deslocado para junto dos resíduos do tegumento (Fig. 25).

O embrião ocupa a maior porção da cipsela e exibe o eixo embrionário axial espesso e curto, com a plúmula indiferenciada (Fig. 25); nele se inserem dois cotilédones, plano-convexos e justapostos (Fig. 24-25). A protoderme do cotilédone é formada por uma única camada de células cubóides, pequenas, de paredes delgadas, recobertas por fina cutícula, citoplasma denso e núcleos evidentes. O meristema fundamental junto à face adaxial é formado por uma ou duas camadas de células que tendem a paliçádicas, de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleos evidentes. Abaxialmente, o meristema fundamental apresenta células isodiamétricas, de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleos também evidentes. O procâmbio exibe células alongadas longitudinalmente, estando disposto em cordões.

Avaliando-se as cipselas maduras, foram encontradas sementes completamente desenvolvidas em apenas 40% delas, ou seja, 60% dos frutos avaliados desenvolveram-se sem a completa formação do embrião, por vezes encontrando-se apenas resíduos tegumentares.

O pericarpo de cipselas com sementes abortadas exibe pequenas alterações. O exocarpo e o mesocarpo externo não diferem dos frutos com sementes bem formadas. O mesocarpo interno, contudo, não apresenta compactação, ocorrendo, pelo contrário, aumento nos espaços intercelulares (Fig. 26). Independentemente da formação da semente, o endocarpo fica sempre descontínuo, não sendo distinguível. O carpópodio e o pápus são similares tanto nas sementes completamente formadas quanto nas abortadas.

O grau de desenvolvimento seminal nos casos de aborto é variável, podendo restar resíduos das três regiões tegumentares internamente à ampla cavidade seminal (Fig. 26). Em nenhuma das sementes abortadas avaliadas, o embrião pôde ser reconhecido entre os resquícios tegumentares.



Figuras 23-26. Fruto maduro de *Vernonia platensis* (Spreng.) Less (estádio IV). Seções longitudinais (24-25). Seções transversais (23, 26). 23. Aspecto geral da base do fruto; observar blocos de fibras intercalados com grupos de células parenquimáticas (ponta de seta: cristal). 24. Aspecto geral de cipsela contendo semente bem formada; observar o embrião maduro e, no carpópodio, o feixe vascular (seta). 25. Detalhe do embrião. 26. Aspecto geral de cipsela com semente abortada. (ca: carpópodio, co: cotilédone, eo: endosperma, ex: exocarpo, fi: fibras, mt: mesocarpo interno, mx: mesocarpo externo, pa: pápus, pe: parênquima, pl: plúmula, ra: radícula, tg: tricoma glandular). Barras: 500 µm (24), 150 µm (25-26), 100 µm (23).

Discussão

As características encontradas em *Vernonia platensis* concordam com a literatura disponível sobre as Asteraceae, no que se refere à posição do ovário, número e fusão de carpelos, número de lóculos e de óvulos por lóculo (Pandey &

Singh 1980; Bremer 1994; Judd *et al.* 1999); estes caracteres parecem ser constantes na família, não havendo exceções registradas na literatura.

A estrutura da parede ovariana de *V. platensis* assemelha-se às descrições feitas por Misra (1972) para *V. anthelmintica*, por Pandey & Singh (1980) para *V. altissima*, *V. anthelmintica*, *V. cinerea*, *V. fasciculata* e *V. missurica*, e por Martins & Oliveira (2007) para *V. herbacea* e *V. brevifolia*. Em todas estas espécies, a parede ovariana apresentou-se composta por quatro regiões, incluindo a epiderme externa, mesofilo externo, mesofilo interno e epiderme interna. A presença de cinco camadas na parede ovariana tem sido descrita para espécies de Heliantheae, como *Bidens gardneri* Baker e *B. pilosa* L. (Julio & Oliveira 2009), e de Eupatorieae (Marzinek 2008), tribos que produzem e acumulam fitomelanina nas cípselas; nas espécies destas tribos, observou-se a presença de uma camada de células densas, entre a epiderme externa e as fibras, com a deposição da fitomelanina ocorrendo em espaços esquizógenos entre as regiões externa e mediana do mesocarpo, o que não ocorre em Vernonieae.

Com relação à epiderme interna ovariana, merece destaque a presença das duas regiões multisseriadas, restritas às regiões de fusão carpelar, como também registrado para *V. herbacea* e *V. brevifolia* (Martins & Oliveira 2007). Misra (1972) e Pandey & Singh (1980) também observaram esta região nas espécies por eles estudadas, interpretando-as como tecido de transmissão, responsável pela passagem e encaminhamento do tubo polínico até a base do ovário, onde se encontra o óvulo. As características estruturais observadas em *V. platensis*, como a presença de espessamentos irregulares nas paredes celulares e a densidade citoplasmática, permitem concordar com a interpretação dos autores supracitados.

Em *V. platensis*, na fase que antecede a antese, observa-se grande quantidade de cristais de oxalato de cálcio no disco floral. Somente após a antese, observam-se células com paredes espessadas, além da presença dos cristais. Tanto a presença de cristais quanto de fibras no disco floral é reforçada pela literatura para as espécies de *Vernonia* (Pandey & Singh 1980), embora haja variações de ordem cronológica. É interessante destacar que, na espécie estudada, as fibras são diferenciadas previamente à abscisão das pétalas, estames e estilete constituindo um reforço estrutural que protege o ápice da cavidade seminal após a abscisão das referidas peças.

Um aspecto marcante do desenvolvimento do fruto da espécie estudada é a ausência de mitoses, caracterizando o desenvolvimento não multiplicativo. Nos frutos secos, a ampliação ou não das camadas celulares do pericarpo depende do tipo de fruto e de seu papel com relação à proteção e/ou dispersão da semente. Os pericarpos de frutos secos deiscentes e de frutos secos indeiscentes, que têm a função primária de proteger a semente, tendem a ser multiplicativos, com diferenciação de vários tecidos, em especial do esclerênquima, que irá atuar como parte do aparelho de deiscência ou realizando a proteção da semente respectivamente. Em

V. platensis, assim como verificado em *V. herbacea* e *V. brevifolia* (Martins & Oliveira 2007), o reduzido pericarpo e a compressão quase total das camadas de células com paredes delgadas, conferem leveza ao fruto, o que favorece a dispersão anemocórica. Além disso, destaca-se o investimento na formação do pápus, uma das estruturas especializadas que favorecem o transporte pelo vento (Pijl 1982).

Com relação à maturação do pericarpo, o espessamento e lignificação das células do mesocarpo externo e a compactação do mesocarpo interno parecem constituir um padrão para o gênero e foram registrados em *V. platensis* neste trabalho e em todas as espécies de *Vernonia* estudadas por Misra (1972), Pandey & Singh (1980) e Martins & Oliveira (2007). Em espécies das tribos produtoras de fitomelanina, é a região mediana do mesocarpo que é lignificada, compactando-se as demais porções quando a dispersão se aproxima (Marzinek 2008; Julio & Oliveira 2009).

A intensa desidratação do fruto maduro, que permite distinguir apenas parte do exocarpo, o mesocarpo externo e o xilema nos feixes, também foi relatada para as espécies de *Vernonia* descritas por Tiagi & Taimni (1960), Misra (1972), Pandey & Singh (1980) e Martins & Oliveira (2007). A literatura registra apenas duas exceções, *V. fasciculata* e *V. missurica* (Pandey & Singh 1980), que não apresentam colapso do mesocarpo interno.

Alguns trabalhos têm sugerido que o número de camadas fibrosas do mesocarpo externo pode ser diagnóstico para determinadas espécies, embora a literatura registre relatos de variação, ao longo do comprimento do fruto, de uma a quatro camadas de células; tais variações foram documentadas em *V. cinerea* (Tiagi & Taimni 1960; Pandey & Singh 1980), *V. fasciculata*, *V. missurica* (Pandey & Singh 1980) e em *V. anthelmintica* (Misra 1972; Pandey & Singh 1980). Em *V. platensis*, o mesocarpo externo apresenta a camada de fibras com espessura variável no plano transversal, resultado da presença de blocos intercalados de parênquima com as fibras, mas não há variação longitudinal. Assim, esse caráter deve ser aplicado com muito cuidado para fins taxonômicos.

Em *V. platensis*, assim como em *V. cinerea* (Pandey & Singh 1980), *V. herbacea* e *V. brevifolia* (Martins & Oliveira 2007), os frutos não são sulcados, enquanto que *V. altissima*, *V. anthelmintica*, *V. fasciculata* e *V. missurica* (Pandey & Singh 1980) apresentam frutos com reentrâncias e saliências distintas, constituindo costelas longitudinais. Pandey & Singh (1980) observaram diferenças anatômicas no pericarpo entre as regiões de saliência e de reentrância, ocorrendo fibras nas regiões convexas e parênquima nas côncavas; em *V. platensis*, embora também se observem parênquima e fibras intercaladas no fruto maduro, não se formam costelas.

Os óvulos de *V. platensis* são anátropos, unitegumentados, tenuinucelados e de placentação basal, como o descrito por Corner (1976), para as Asteraceae, e por Pandey & Singh (1980), para espécies de *Vernonia* por eles estudadas. Embora haja grande semelhança entre as características gerais, o suprimento vascular do óvulo nas Asteraceae,

especialmente em *Vernonia*, é variável. Em *V. platensis*, verificou-se que o feixe vascular termina na região calazal, assim como descrito para *V. cinerea* (Venkateswarlu 1941), *V. cinerascens* (Tiagi & Taimni 1960), *V. brevifolia* e *V. herbacea* (Martins 2006), enquanto que, em *V. anthelmintica* (Misra 1972), o feixe vascular termina na anti-rafe. Outras variações têm sido registradas para outras tribos de Asteraceae, conforme destacado por Corner (1976) e Werker (1997), descrevendo-se novos padrões de vascularização à medida que novos grupos são estudados. Segundo Werker (1997), ainda não está bem estabelecido se a condição ancestral nas sementes é a existência de um único feixe rafeal ou se é a presença de um sistema vascular mais extenso, com várias extensões pós-calazais. Seria interessante que se conhecesse a vascularização seminal de maior número de espécies de Asteraceae, de modo a permitir a utilização desse caráter em análises filogenéticas, que poderiam esclarecer qual é a condição derivada no grupo.

Comparando-se o tegumento de *V. platensis* com o de outras espécies, verifica-se que a formação de espessamento nas paredes celulares da região mediana é relativamente tardia, tornando-se evidente apenas quando a formação do endosperma é iniciada. Pandey & Singh (1980) descreveram que *V. altissima*, *V. anthelmintica*, *V. cinerea*, *V. fasciculata* e *V. missurica* apresentam espessamentos no tegumento já na fase em que ele envolve o megagametofito, mostrando variação temporal deste aspecto.

Com relação à reabsorção da região mediana do tegumento, ela ocorre durante o desenvolvimento do embrião da espécie em estudo, ficando a região externa e o endotélio colapsados na maturidade, como também foi observado por Pandey & Singh (1980) para *V. cinerea*. As outras espécies estudadas pelos referidos autores também apresentaram reabsorção da região mediana, mas sem que houvesse total colapso das outras porções do tegumento, que mantiveram uma ou duas camadas persistentes.

O endotélio é definido por Fahn (1990) como a epiderme interna do tegumento, que se torna nutritiva. De acordo com Werker (1997), o endotélio, além de acumular nutrientes temporariamente, metabolizá-los e transferi-los para o embrião, pode atuar como barreira restritiva, prevenindo o crescimento excessivo do embrião e do endosperma. Em *V. platensis*, sugere-se que o endotélio desempenhe significativo papel na transferência dos nutrientes da região mediana do tegumento para o embrião, sem, contudo, descartar que sua presença, até próximo da maturidade seminal, permita a atuação também como barreira física.

Nas Asteraceae, o endosperma exhibe certa variação. Corner (1976) caracterizou as sementes de Asteraceae como geralmente albuminosas, embora a literatura registre algumas discordâncias e o próprio autor reconheça que o endosperma pode ser persistente ou não. Em *V. platensis*, o endosperma está totalmente colapsado na fase madura, sendo as sementes funcionalmente exalbuminosas. Nas espécies estudadas por Pandey & Singh (1980), o endosperma persistiu como uma

única camada de células, que pode acumular substâncias de reserva; no endosperma de *V. brevifolia* e *V. herbacea*, persiste uma única camada de células muito delgadas, que não acumulam reservas (Martins 2006).

A presença de embrião maduro, que preenche totalmente a cavidade seminal de *V. platensis*, parece ser característica constante em Asteraceae. No embrião, a diferença mais marcante entre as espécies de *Vernonia* estudadas encontra-se na plúmula. Neste trabalho, registrou-se que a plúmula é indiferenciada, assim como relatado para *V. brevifolia* e *V. herbacea* (Martins 2006). Nas espécies estudadas por Pandey & Singh (1980), contudo, o embrião apresentou plúmula diferenciada, distinguindo-se dois primórdios foliares. Esta variação estrutural pode estar relacionada à velocidade de estabelecimento da plântula, visto que os primeiros eofilos já se encontram bem estruturados nas plúmulas diferenciadas.

Um aspecto que chama atenção no início do desenvolvimento da semente de *V. platensis*, observado durante a antese e pós-antese, é a formação de um revestimento especializado, na região calazal, de conteúdo fenólico, não relatado anteriormente para nenhuma outra espécie de *Vernonia*. Como esta estrutura não foi mantida na sequência do desenvolvimento, torna-se difícil discutir sobre seu significado.

Uma estrutura relevante taxonomicamente nas Asteraceae é o carpópodio, região de abscisão do fruto que possui grande variação morfológica (Robinson & King 1977). Em *V. platensis*, essa estrutura é parenquimática e apresenta cristais, conforme também descrito para *V. brevifolia* e *V. herbacea* por Martins & Oliveira (2007). Misra (1972) e Pandey & Singh (1980) não relataram a presença do carpópodio nas espécies estudadas, apenas observaram um maior espessamento das paredes celulares da epiderme na região basal do fruto.

A presença de tricomas nos ovários e frutos de espécies de *Vernonia* merece destaque. Nos estágios iniciais do desenvolvimento do fruto de *V. platensis*, observam-se apenas tricomas tectores. Quando o fruto se aproxima da maturidade, além dos tricomas tectores, inúmeros tricomas glandulares também são observados. Os tricomas glandulares de *V. platensis* são multicelulares, semelhantes aos descritos por Martins & Oliveira (2007) para as duas espécies do gênero por eles estudadas. Cabrera (1944), contudo, relatou tricomas glandulares unicelulares para *Vernonia*. Pandey & Singh (1980) e Tiagi & Taimni (1960) observaram tricomas tectores e glandulares, estes últimos formados por uma única célula ou por grupos de duas ou três células da epiderme externa que se tornaram glandulares. *Vernonia altissima*, *V. cinerea* e *V. anthelmintica* também apresentam tricomas glandulares na maturidade (Tiagi & Taimni 1960; Misra 1972; Pandey & Singh 1980). Os tricomas tectores com duas células apicais paralelas, relatados em *V. platensis*, são de ampla ocorrência em Asteraceae (Bremer 1994).

O pápus encontrado nas cipselas é muito utilizado na identificação de gêneros e espécies. Em *V. platensis*, o pápus é duplo, como é típico de *Vernonia* e *Piptocarpha* (Cabrera

1944), e ocorrem projeções superficiais, também descritas por Martins & Oliveira (2007). Pandey & Singh (1980) descreveram pápus composto por cerdas curtas em *V. cinerea*, por cerdas longas em *V. altissima* e *V. missurica* e, por uma escala de cerdas curtas em *V. anthelmintica* e *V. fasciculata*. Quanto à anatomia, Misra (1972) relatou a presença de um pequeno feixe vascular nas cerdas do pápus de *V. anthelmintica*, o qual não foi observado em *V. platensis*, corroborando o descrito por Martins & Oliveira (2007) para *V. herbacea* e *V. brevifolia*. Embora Bremer (1994) caracterize o pápus de *Vernonia* como recoberto por tricomas, persistentes ou não, os dados obtidos para *V. platensis* são discordantes, visto que tricomas não são reconhecidos durante todo o desenvolvimento. É possível que as projeções distais das fibras nas cerdas, relatadas neste trabalho e também para outras Asteraceae (Martins & Oliveira 2007; Marzinek 2008), possam ser mais longas e evidentes em determinadas espécies, dando a impressão de tricomas em observações sob estereomicroscópio.

A análise morfológica realizada mostrou que a espécie estudada apresenta baixa porcentagem de sementes completamente desenvolvidas. Apesar de somente 40% das cipselas apresentarem sementes bem formadas, é razoável considerar que a amostra aqui analisada apresentava baixa variabilidade genética, visto que as coletas restringiram-se a indivíduos de uma mesma população. Altas taxas de aborto seminal também foram relatadas para *V. herbacea*, em que apenas 24% e 28% das cipselas apresentaram sementes, respectivamente de acordo com Sasaki *et al.* (1999) e Martins (2006). Deve-se destacar que, mesmo entre essas sementes, pode haver baixa viabilidade, como relatado por Sasaki *et al.* (1999) para *V. herbacea*.

De acordo com Sasaki *et al.* (1999) e Hayashi & Appezzato-da-Gloria (2005), a baixa proporção de sementes férteis, como a de *V. platensis* e *V. herbacea*, pode estar relacionada à eficiente propagação vegetativa feita pelos rizóforos, processo de propagação considerado por Hayashi & Appezzato-da-Gloria (2005) como uma adaptação às frequentes condições de seca e fogo do Cerrado. Por outro lado, a frequente propagação vegetativa de *V. platensis* é outro fator que contribui para reduzir a variabilidade genética nas populações, e pode ser mais um dos motivos para a baixa formação de sementes. Até o momento, contudo, nenhum trabalho avaliou se há, de fato, relação causal entre a eficiente propagação vegetativa das Asteraceae e a baixa formação de sementes viáveis, nem tampouco se conhecem detalhes sobre o sistema reprodutivo de numerosas espécies, como é o caso de *V. platensis*. Apenas trabalhos de amplo cunho ecológico poderão esclarecer os aspectos relativos à baixa formação de sementes em Asteraceae e, especialmente, em *Vernonia*.

Agradecimentos

Ao CNPq, pela bolsa de iniciação científica de N.A. Galastri e de produtividade em pesquisa de D.M.T.Oliveira. À FAPESP-Programa

BIOTA (Proc. 00/12469-3) e à FAPEMIG, pelo auxílio financeiro. Ao Dr. João Semir (IB-UNICAMP), pela identificação do material vegetal. Aos Assessores que revisaram o trabalho, pelas preciosas contribuições apresentadas.

Referências bibliográficas

- Almeida, A.M.; Fonseca, C.R.; Prado, P.I.; Almeida-Neto, M.; Diniz, S.; Kubota, U.; Braun, M.R.; Raimuno, R.L.G.; Anjos, L.A.; Mendonça, T.G.; Futada, S.M. & Lewinsohn, T.M. 2005. Diversidade e ocorrência de Asteraceae em cerrados de São Paulo. **Biota Neotropica** 5:1-17.
- Bremer, K. 1994. **Asteraceae. Cladistics and classification**. Portland, Timber Press.
- Cabrera, A.L. 1944. Vernoneias Argentinas (Compositae). **Darwiniana** 6: 265-379.
- Corner, E.J.H. 1976. **The seeds of dicotyledons**. 2v. Cambridge, Cambridge University Press.
- Fahn, A. 1990. **Plant anatomy**. 4ª ed. Oxford, Pergamon Press.
- Hayashi, A.H. & Appezzato-da-Gloria, B. 2005. The origin and anatomy of rhizophoris in *Vernonia herbacea* and *V. platensis* (Asteraceae) from Brazilian cerrado. **Australian Journal of Botany** 53: 273-279.
- Humbert, H. 1960. Flore de Madagascar. **Composées**: 05-198 *apud* Jones, S.B. 1997. Vernoneiae – systematic review. Pp.509-521. In: V.H. Heywood; J.B. Harborne & B.L. Turner (eds.). **The biology and chemistry of the Compositae**. London, Academic Press. v.1.
- Jensen, W.A. 1962. **Botanical histochemistry. Principle and practice**. San Francisco. W.H. Freeman.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw-Hill.
- Jones, S.B. 1977. Vernoneiae – systematic review. Pp.503-521. In: V.H. Heywood; J.B. Harborne & B.L. Turner (eds.). **The biology and chemistry of the Compositae**. London, Academic Press. v.1.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellog, E.A. & Stevens, P.F. 1999. **Plant Systematics. A phylogenetic approach**. Massachusetts, Sinauer Associates.
- Julio, P.G.S. & Oliveira, D.M.T. 2009. Morfoanatomia comparada e ontogênese do pericarpo de *Bidens gardneri* Baker e *B. pilosa* L. (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica** 32(1): 85-92.
- Martins, M.A.G. 2006. **Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Vernonia brevifolia* Less. e *V. herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae)**. Dissertação de Mestrado. Botucatu, Universidade Estadual Paulista. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica).
- Martins, M.A.G. & Oliveira, D.M.T. 2007. Morfoanatomia comparada dos frutos em desenvolvimento de *Vernonia brevifolia* Less. e *V. herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica** 30(1): 101-112.
- Marzinek, J. 2008. **Aspectos estruturais de órgãos reprodutivos de seis espécies de Eupatorieae (Asteraceae), com ênfase na ontogênese das cipselas e sementes**. Tese de Doutorado. Botucatu, Universidade Estadual Paulista. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica).
- Marzinek, J.; De-Paula, O.C. & Oliveira, D.M.T. 2008. Cypsela or achene? Refining terminology by considering anatomical and historical factors. **Revista Brasileira de Botânica** 31(3): 549-553.
- Mendonça, R.C.; Felfili, J.M.; Silva Jr., M.C.; Rezende, A.V.; Nogueira, P.E.; Walter, B.M.T. & Filgueiras, T.S. 1998. Flora vascular do cerrado. Pp.289-539. In: S.M. Sano & S.P. Almeida (eds.). **Cerrado. Ambiente e flora**. Planaltina, Embrapa/CPAC.
- Misra, S. 1972. Floral morphology of the family Compositae: IV- tribe Vernoneiae – *Vernonia anthelmintica*. **Tokyo Botanical Magazine** 85: 187-199.
- O'Brien, T.P.; Feder, N. & McCully, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma** 59(2): 368-373.
- Pandey, A.K. & Singh, R.P. 1980. Development and structure of seeds and fruits in tribe Vernoneiae – some *Vernonia* and *Elephantopus* species. **Flora** 169: 443-452.
- Pijl, L. van der. 1982. **Principles of dispersal in higher plants**. Berlin, Springer-Verlag.
- Pivello, V.R. & Coutinho, L.M. 1996. A qualitative successional model to assist in the management of Brazilian cerrados. **Forest Ecology and Management** 87(1): 127-138.

- Ratter, J.A. 2004. Prefácio. Pp.vii-viii. In: G. Durigan; J.B. Baitello; G.A.D.C. Franco & M.F. Siqueira. **Plantas do cerrado paulista. Imagens de uma paisagem ameaçada**. São Paulo, Páginas & Letras Editora e Gráfica.
- Robinson, H. & King, R.M. 1977. Eupatorieae, systematic review. Pp.437-485. In: V.H. Heywood; J.B. Harborne & B.L. Turner (eds.). **The biology and chemistry of the Compositae**. London, Academic Press. v.1.
- Sajo, M.G. & Menezes, N.L. 1986. Origem e crescimento do rizóforo em espécies de *Vernonia* Scrb. (Compositae), da Serra do Cipó, MG. **Revista Brasileira de Biologia** 46: 197-202.
- Sasaki, R.M., Rondon, J.N. & Zaidan, L.B.P. 1999. Germination of seeds from herbaceous plants artificially stored in cerrado soil. **Revista Brasileira de Biologia** 59: 271-279.
- Tiagi, B. & Taimni, S. 1960. Embryo sac development in *Vernonia cinerascens* Schult. and seed development in *V. cinerea* Less. **Current Science** 29: 406.
- Venkateswarlu, J. 1941. Vascular supply in the ovules of some Compositae. **Current Science** 10: 367-368.
- Werker, E. 1997. **Seed anatomy**. Berlin, Gebrüder Borntraeger.