



República Federativa do Brasil
Ministério da Educação
Fundação Universidade Federal de Mato Grosso do Sul



**Desenvolvimento do fruto e da semente de *Pteroceltis
tatarinowii* Maxim. e *Trema micrantha* (L.) Blume
(Cannabaceae)**

Staci Arielli Caires Correia

Campo Grande- MS

2022

Desenvolvimento do fruto e da semente de *Pteroceltis tatarinowii* e *Trema micrantha* (Cannabaceae)

Staci Arielli Caires Correia

Orientadora: Ângela Lúcia Bagnatori Sartori

Co-orientadora: Flávia Maria Leme

Trabalho de Conclusão de Curso de Graduação em Ciências Biológicas apresentado à Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como requisito à aprovação na Disciplina Introdução à Pesquisa Científica II.

**Campo Grande - MS
2022**

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente à UFMS pela bolsa de PIBIC concedida e a CAPES pelo apoio financeiro a este trabalho.

À UFMS e ao Laboratório de Botânica (INBIO/UFMS) por conceder a infraestrutura necessária à realização do trabalho.

Aos meus familiares, que sempre estiveram comigo, me apoiando e me ajudando a não desistir. Sempre me direcionando no melhor caminho possível. Minha mãe, meu pai, meus tios e tias, avôs e avós, primos e primas.

Agradecer também, as minhas orientadoras, Dra. Ângela Sartori que começou a me orientar esse ano, e a Dra. Flávia Maria Leme que está nessa jornada como minha orientadora há três anos, sem elas nada disso seria proporcionado.

Agradecer meus amigos da graduação, Aryanne, Eduardo, Lucas e Mariana que nesses quatro anos sempre foram meu apoio dentro e fora da faculdade, sempre me incentivando e me dando suporte em todos os momentos da minha vida. Aos amigos fora da graduação também, principalmente minha prima Stephanie, que foi uma das minhas maiores incentivadoras nesses anos de graduação.

E por fim, gostaria de agradecer a todos os docentes e técnicos que me proporcionaram chegar até o último ano de faculdade, me ensinando sempre com muita sabedoria em todo o caminho desses quatro anos.

Sumário

RESUMO	5
ABSTRACT	6
INTRODUÇÃO	7
MATERIAIS E MÉTODOS	10
RESULTADOS	13
Desenvolvimento do fruto.....	13
Desenvolvimento da semente	26
DISCUSSÃO	29
CONCLUSÃO	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	35

RESUMO

A família Cannabaceae possui dez gêneros e três tipos frutos. *Trema micrantha* e *Pteroceltis tatarinowii* são espécies que pertencem a família, tem frutos tipo drupa e sâmara, respectivamente. Estudos anatômicos dos frutos são raros na família, e são importantes para a classificação dos frutos e a identificação de caracteres que podem estar associados à síndrome de dispersão. Portanto, o objetivo do trabalho foi analisar e compreender o desenvolvimento do fruto e da semente de *Pteroceltis tatarinowii* e *Trema micrantha*. Comparar o desenvolvimento dos três tipos de frutos, sâmara, drupa e aquênio e avaliar a relação dos compostos químicos e da estrutura do fruto com a síndrome de dispersão. Para o estudo, frutos em vários estádios de desenvolvimento, de *P. tatarinowii* e *Trema micrantha*, foram processados para análise histológica. Testes histoquímicos foram realizados no fruto maduro de *P. tatarinowii* e para *Trema micrantha* foram obtidos da literatura. Os dados para aquênio (*Cannabis sativa*) foram obtidos por meio de consulta bibliográfica. O fruto de *P. tatarinowii* possui exocarpo unisseriado com tricomas secretores, tricomas não secretores e cristólitos em todas as fases de desenvolvimento, o mesocarpo é distinto em duas regiões, a mais externa se alonga e forma as asas e a mais interna possui parede espessada, no fruto maduro o mesocarpo é homogêneo formado por parênquima esponjoso, o endocarpo é unisseriado e formado por macroesclereídes até a penúltima fase desenvolvimento, e no fruto maduro é reduzido e forma uma pequena camada com parede celular lignificada. *Trema micrantha* possui exocarpo unisseriado, com cutícula e cristólito, mesocarpo dividido em três regiões em todas as fases de desenvolvimento e o endocarpo formado por macroesclereídes no fruto maduro. A semente de ambos os frutos possui testa e tégmen e o embrião ocupa quase toda a cavidade seminal. Embora as três espécies possuam três tipos de frutos distintos, apresentam várias semelhanças na ontogenia. Frutos conferem não somente proteção à semente, mas também exercer papel fundamental na atração de dispersores bióticos, e oferta de alimento para os mesmos. Os dados anatômicos deste estudo devem contribuir com futuros estudos voltados à sistemática da família.

Palavras chave: Aquênio, drupa, pericarpo, sâmara, síndrome de dispersão.

ABSTRACT

The Cannabaceae family has ten genera and three types of fruit. *Trema micrantha* and *Pteroceltis tatarinowii* belong to the family and have drupe and samara-type fruit, respectively. Anatomy studies of the fruit for this family are rare and have importance to classifying the fruit and identifying characters that may be associated with the dispersion syndrome of fruit. Therefore, the objective of this work was to analyze and understand the development of fruit and seed of *Pteroceltis tatarinowii* e *Trema micrantha*. Compare the development of those three types of fruit samara, drupe, achene and evaluate if there is a relation between the compounds and the fruit structures to the dispersion syndrome. For this study, several fruits on different development stages, of *P. tatarinowii* and *Trema micrantha*, were processed for histological analysis. The histochemical analysis has been done on the mature fruit of *P. tatarinowii* and for *T. micrantha* were obtained from literature. The details from *Cannabis sativa* achene were obtained from literature. The fruit of *P. tatarinowii* has a uniseriate exocarp with secretory trichomes, non-secretory trichomes, and cystoliths in all stages of development, the mesocarp is distinct in two regions. The outermost elongating and forming the wings and the innermost part has a thickened wall, in the mature fruit the mesocarp is homogeneously formed by spongy parenchyma, the endocarp is uniseriate and formed by macrosclereids until the penultimate stage of development and in the mature fruit, it is reduced and forms a small layer with a lignified cell wall. *Trema micrantha* has a uniseriate exocarp, with a cuticle and cystolith, a mesocarp divided into three regions at all stages of development, and an endocarp formed by macrosclereids in the mature fruit. The seed of both fruits has a testa and tegmen and an embryo occupying almost the entire seminal cavity. Although the three species had three distinct types of fruit, they had many similarities in ontogeny. The fruits not only provide protection to the seed but also play a fundamental role in attracting biotic dispersion, especially in the supply of food. The anatomical data from this study should contribute to future studies focused on family systematics.

Keywords: Achene, drupe, Pericarp, samara, dispersion syndrome

INTRODUÇÃO

Cannabaceae pertence a ordem Rosales e conforme estudos filogenéticos encontra-se incluída no clado Urticoide (Sytsma et al. 2002). A família ocorre em regiões temperadas e tropicais (Jin et al. 2019) e seus representantes possuem hábito de crescimento arbóreo, arbustivo, herbáceo e trepador (Yang et al. 2013). É uma família de grande importância econômica devido aos gêneros *Cannabis*, usado como fitoterápico (Lima et al. 2021) e *Humulus*, empregado principalmente na produção de cerveja (Guimarães et al. 2021).

As quatro famílias que compõem o clado Urticoide (Fig. 1) agregam cerca de 3935 espécies e 110 gêneros (mobot.org 2022). O monofiletismo do clado Urticoide (Fig. 1) é sustentado por várias sinapomorfias, como a presença de cistólitos globosos, ovário unilocular com óvulo apical, dois carpelos, flores inconspícuas com até cinco estames, folhas com dentes urticoides e pelo menos um broto proeminentemente (Sytsma et al. 2002).

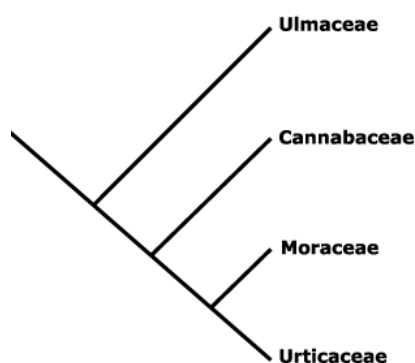


Figura. 1. Relações hipotéticas no Clado Urticoide. (Fonte: Mobot.org, acessado dia 24/06/2022).

Em termos taxonômicos, Cannabaceae agregava apenas *Cannabis* e *Humulus* (Yang et al. 2013). A partir de estudos moleculares a circunscrição de Cannabaceae, atualmente ampliada, conta com 10 gêneros e 117 espécies (Sytsma

et al. 2002; Jin et al. 2019). Assim três tipos de frutos reconhecidos para o clado Urticoide estão representados em Cannabaceae, tais como drupa (*Aphananthe*, *Gironniera*, *Lozanella*, *Celtis*, *Chaetachme*, *Trema* e *Parasponia*), aquênio (*Cannabis* e *Humulus*) e sâmara (*Pteroceltis*) (Sytsma et al. 2002).

Dentre os gêneros de Cannabaceae são reconhecidas 19 espécies para *Trema* caracterizada por conter drupa carnosa, com endocarpo esclerenquimático aderido à semente designado de pirênio (Souza 2006). Uma espécie de *Cannabis* possui fruto tipo aquênio, caracterizado pela semente aderida ao pericarpo apenas em um ponto, mesocarpo parenquimático com pouca água e na maioria das vezes possui exocarpo e endocarpo lignificados (Prakash 1979; Gonçalves e Lorenzi 2011). Em *Pteroceltis*, com sâmara, o fruto é simples, seco, proveniente de um ovário súpero, uni ou bicarpelar, unilocular ou unispérmico no qual, o pericarpo é provido de uma expansão laminar denominada por asa ou ala (Souza 2006).

Estudos anatômicos são raros para os frutos do clado Urticoide, com destaque para as descrições anatômicas do fruto de *Cannabis sativa* L. (Prakash 1979), *Celtis occidentalis* L. (Cowan et al. 1997) e *Trema micrantha* (L.) Blume (no prelo), todos de Cannabaceae. Estudos morfológicos foram realizados principalmente para o endocarpo de espécies de *Celtis* (Zarafsbar et al. 2010; Chernik 1980; Sattarian & Van Der Maesen 2006), na tentativa de resolver problemas taxonômicos quanto à delimitação das espécies. Para Urticaceae estudos de anatomia comparativa se referem a 15 espécies de *Poikilospermum* (Kravtsova et al. 2020), a 27 espécies de *Pouzolzia* (Kravtsova et al. 2003) e a 10 espécies de *Boehmeria* (Kravtsova et al. 2000). Para Moraceae, foram estudados os frutos de *Brosimum alicastrum* Sw. (Brechú-Franco et al. 2021), *Sorocea bonplandii* (Baill.) W.C. Burger, Lanj. & Wess. Boer (Souza & Rosa 2005), 21 espécies de *Ficus* (Fan et al. 2019), *Brosimum gaudichaudii* Trécul (Jacomassi et al. 2010), *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex G. Don (Oyama & Souza 2011) e *Maclura pomifera* (Raf.) C.K. Schneid. (Arab et al. 2019). Em Ulmaceae inexistem dados anatômicos sobre os frutos. Deste modo, até o presente momento, apenas 2% das espécies do clado urticoide possuem estudos relacionados à anatomia dos frutos.

Estudos anatômicos e de desenvolvimento do fruto fornecem dados para a correta classificação dos tipos de frutos e propiciam a identificação de caracteres

que podem estar associados à síndrome de dispersão dos frutos (Brobov & Romanov 2019; Souza 2006). Os frutos com distintas características morfológicas representam importantes estratégias evolucionárias para a dispersão de diásporos e principalmente para proteção das sementes (Dardick & Callahan 2014). Os mecanismos de dispersão podem ser abióticos (vento, gravidade) e bióticos. Na anemocoria, por exemplo, os frutos possuem acessórios que ajudam na disseminação como é o caso da sâmara que possui alas ou asas (Haven et al. 2001). Na zoocoria, os frutos quando consumidos pelos animais recebem em sua dieta fonte de nutrientes como carboidratos, lipídios e proteínas (Haven et al. 2001). Nestes casos, os frutos são carnosos, pois, geralmente apresentam uma das camadas espessa que constituem o pericarpo.

Em termos evolutivos, a drupa corresponde ao estado ancestral do fruto de Cannabaceae a partir da qual ocorreram mudanças para sâmara (*Pteroceltis*) e aquênio (*Cannabis* e *Humulus*), este último tipo inclusive representa uma sinapomorfia do complexo *Cannabis-Humulus* (Yang et al. 2013). A fim de complementar e ou corroborar com os dados moleculares, são necessárias mais análises anatômicas dos frutos de espécies de Cannabaceae, de modo a favorecer uma melhor compreensão dos eventos evolutivos que geraram os diferentes tipos de frutos na família.

A importância dos estudos anatômicos para entender a evolução dos frutos têm sido evidenciada por alguns autores (Melikian 1981, 1996; Romanov et al. 2011, 2018; Thadeu 2015 e Bronov & Romanov 2019). Este será o primeiro estudo comparativo entre os diferentes frutos de Cannabaceae, importante para auxiliar na delimitação de gêneros e espécies, especialmente para *Celtis* que possui vários dados divergentes. Deste modo, o presente estudo pretende contribuir com a caracterização anatômica e o desenvolvimento do fruto e da semente de duas espécies de Cannabaceae, são elas: *Pteroceltis tatarinowii* Maxim. e *Trema micrantha* L. Blume. Pretende-se por meio da análise comparativa, também com dados existentes na literatura, trazer novas contribuições quanto à homologia e evolução do fruto em Cannabaceae e no clado Urticoide.

Visto isso, o objetivo geral do estudo é contribuir para o conhecimento anatômico e ontogenético do fruto em Cannabaceae. Como objetivos específicos

pretende-se: 1) Analisar e compreender o desenvolvimento do fruto e da semente de *Pteroceltis tatarinowii* e *Trema micrantha* 2) Analisar comparativamente o desenvolvimento do fruto e da semente de três espécies de Cannabaceae: *Pteroceltis tatarinowii*, *Trema micrantha* e *Cannabis sativa* e 3) Avaliar se há relação dos compostos e da estrutura do fruto com a síndrome de dispersão.

MATERIAIS E MÉTODOS

Neste estudo foram avaliadas as espécies: *Pteroceltis tatarinowii* e *Trema micrantha* (Fig. 2). Os frutos estudados foram obtidos em campo. Os materiais coletados em campo foram depositados nos herbários SPFR (Universidade de São Paulo, campus Ribeirão Preto) e CGMS (Universidade Federal de Mato Grosso do Sul) (ver Tabela 1). Para a análise comparativa do fruto e da semente de *Cannabis sativa* os dados foram obtidos de Prakash (1979).

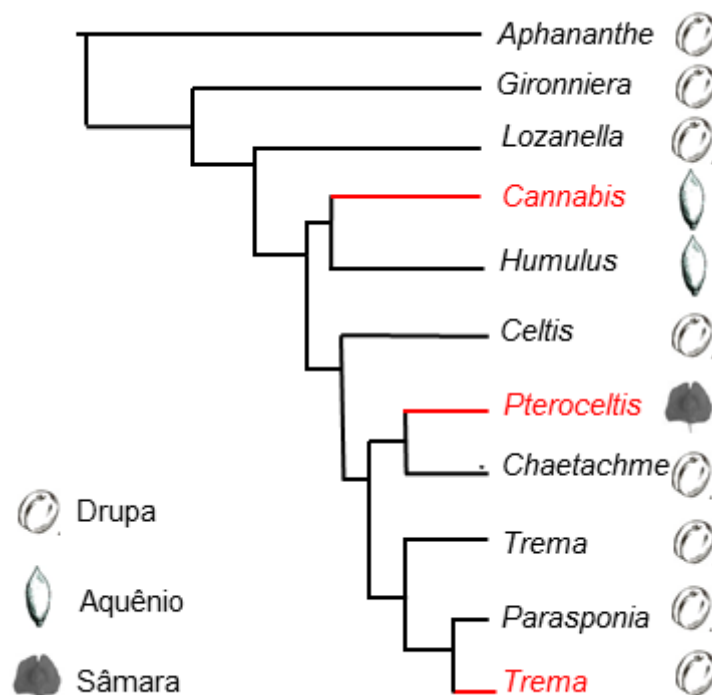


Figura 2. Relações hipotéticas dos gêneros de Cannabaceae, baseado em Yang, 2013. Em vermelho os gêneros estudados.

Tabela 1. Informações sobre as espécies de Cannabaceae que serão avaliadas no estudo com dados dos frutos, vouchers e herbários.

Espécie	Tipo de fruto	Voucher/Herbário
<i>Pteroceltis tatarinowii</i>	Sâmara	F.M. Leme nº128 (81156) CGMS
<i>Trema micrantha</i>	Drupa	F.M. Leme nº 94 (15957), 97 (16306), 101 (15958) SPFR
		F.M. Leme nº 92 (15959), 93 (15960) SPFR
		S.A. Correia nº01 (81140) CGMS

O material foi fixado em FAA (formol, ácido acético e álcool 50%, Johansen 1940), desidratado em série etanólica e conservado em etanol 70%, para posterior processamento e observação em microscopia de luz.

Para a análise anatômica, o material foi desidratado em série etanólica até 95%, incluído em historesina Leica e seccionado transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (4ª 6 µm de espessura). As secções foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato (pH = 4,6) (O'Brien et al., 1964), montadas em resina sintética e observadas em microscópio de luz. As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Nikon eclipse Ci acoplado a uma câmera digital Moticam pro 252b..

Testes histoquímicos foram realizados em materiais fixados e emblocados, seguindo o protocolo dos testes usualmente utilizados para a detecção de polissacarídeos totais, amido, lipídeos, proteína e mucilagem (Tabela 2).

Baseado nas características anatômicas foram separados quatro estádios de desenvolvimento para *P. tatarinowii* e cinco estádios para *T. micrantha*: (I) ovário da flor em antese, (II) fruto jovem, (III) fruto imaturo I, (IV) fruto imaturo II (somente para *T. micrantha*) e (V) fruto maduro (Figs. 3 e 4). O pericarpo é dividido em três partes distintas em todos os estádios de desenvolvimento: exocarpo, mesocarpo e endocarpo.

Tabela 2. Informações dos testes histoquímicos realizados para as duas espécies de Cannabaceae.

Composto alvo	Teste aplicado	Referências
Polissacarídeos totais	PAS	O' Brien & McCully, 1981
Amido	Lugol	Johansen, 1940
Lipídeos totais	Sudan black	Pearse, 1972
Proteína	Xilidine ponceau	Vidal, 1970
Mucilagem	Vermelho de Rutênio	Johansen, 1940

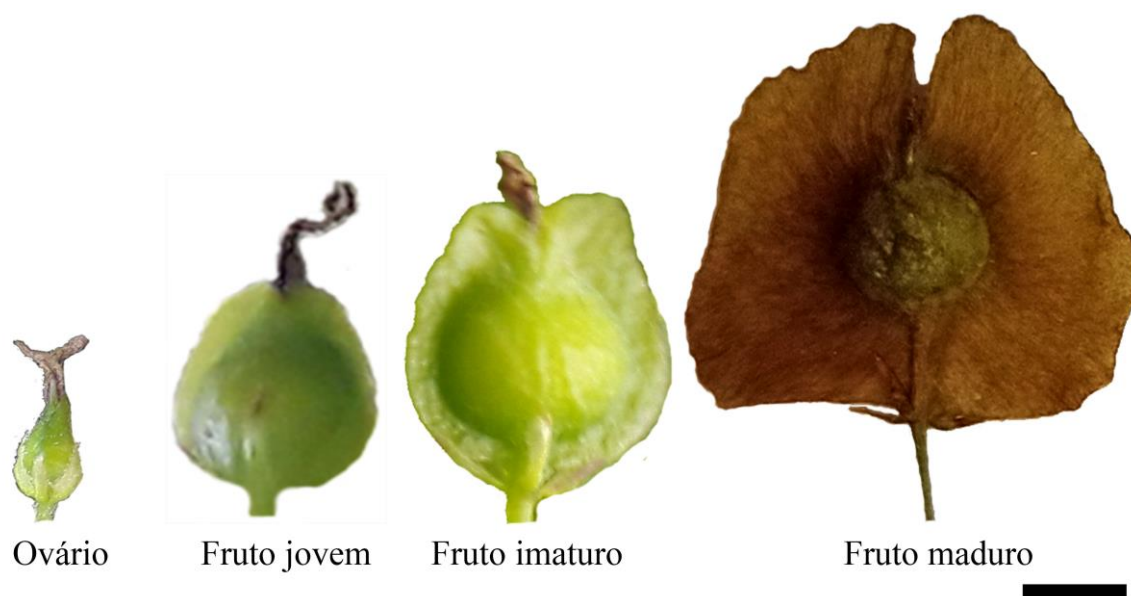


Figura 3. Estádios de desenvolvimento do fruto de *Pteroceltis tatarinowii* (Cannabaceae). Ovário: ovário da flor em pós antese. Fruto jovem: fruto jovem com início da formação das alas. Fruto imaturo: fruto imaturo com alongamento das alas em todas as direções. Fruto maduro: alas totalmente expandidas. Escala: 5 mm.



Figura 4. Estádios de desenvolvimento do fruto de *Trema micrantha* (Cannabaceae). Ovário: ovário da flor em pós antese. Fruto jovem: fruto jovem com aumento em diâmetro. Fruto imaturo I: fruto imaturo com expansão dos tecidos do pericarpo em todas as direções. Fruto imaturo II: fruto imaturo de coloração verde com expansão completa dos tecidos do pericarpo. Fruto maduro: epicarpo avermelhado cálice e estigma persistentes. Escala: 2 mm.

RESULTADOS

Desenvolvimento do fruto

Pteroceltis tatarinowii

Ovário: *Pteroceltis tatarinowii* possui ovário com 5 mm de comprimento, ovoide e de coloração esverdeada. Possui na base o cálice e no ápice o estigma, (Fig. 3). É unilocular com um óvulo de placentação apical (Fig. 5a). A parede do ovário é constituída por epiderme externa, mesofilo e epiderme interna (Fig. 5b, c, d, e). A epiderme externa do ovário é unisseriada, formada por células cuboides a

colunares, com cutícula, papilas, estômatos, tricomas secretores e tricomas não secretores (Fig. 5b, c, d). O mesofilo é parenquimático e dividido em duas regiões: região externa e região interna aos feixes vasculares (Fig. 5e). Na região do ápice, o mesocarpo externo possui células com alongamento tangencial (Fig. 5g). Na região mediana do ovário, o mesofilo externo apresenta células com citoplasma denso e núcleo evidente, com divisão celular nos planos anticlinal e periclinal (Fig. 5h). O mesocarpo interno pode variar de 14 até 18 camadas de células isodiamétricas em toda a região interna aos feixes, com divisões anticlinais e periclinais (Fig. 5i). A epiderme interna é composta por uma camada de células amplas e retangulares (Fig. 5j). O óvulo é bitegumentado, o tegumento externo apresenta de duas a três camadas de células e o tegumento interno de três a quatro camadas de células (Fig. 5f).

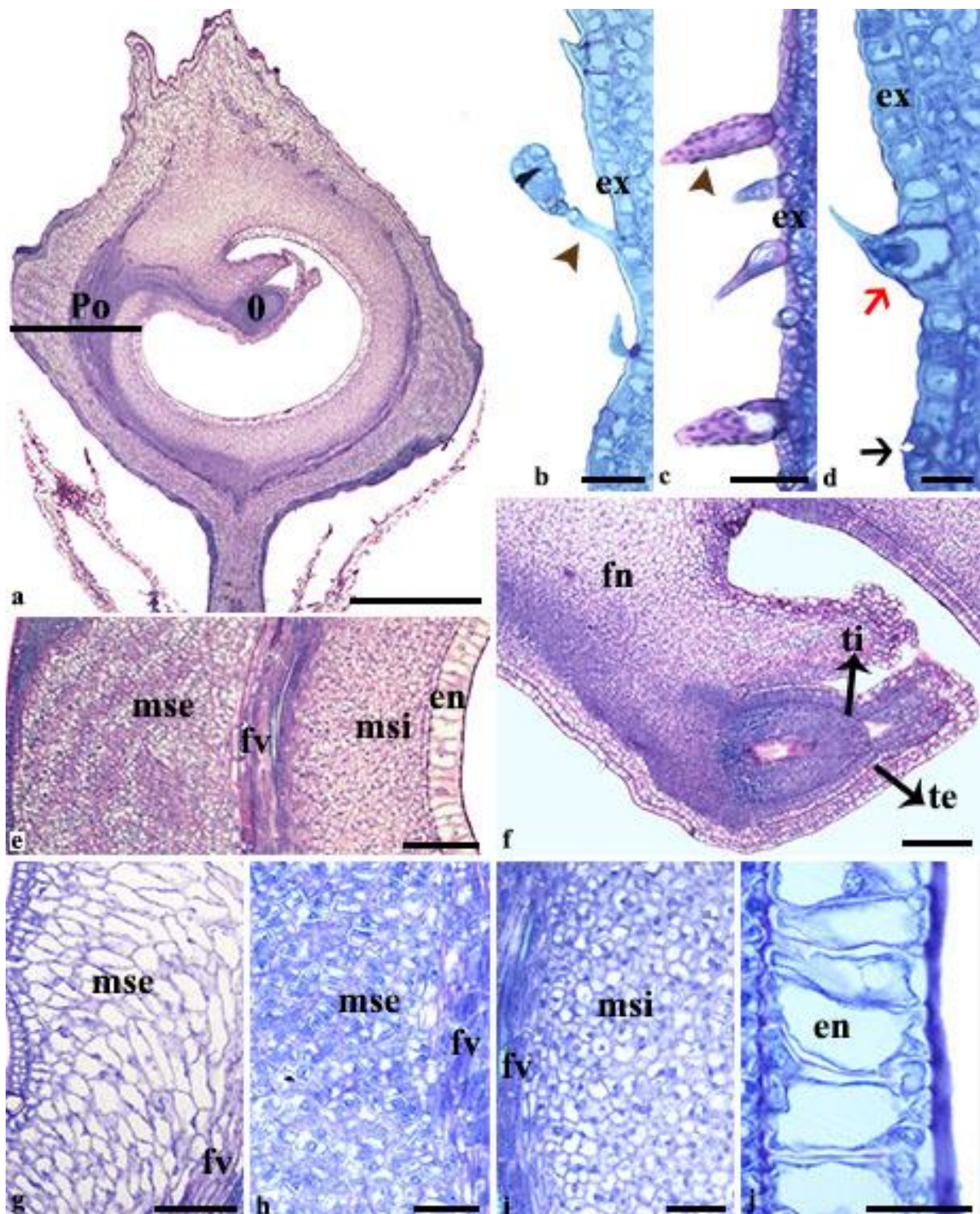


Figura 5. Ovário de *Pteroceltis tatarinowii* em corte longitudinal (a-e). a) Visão geral do ovário, com a parede do ovário (Po) e o óvulo. b) Epiderme externa com tricomas secretores (cabeça de seta marrom). c) Epiderme externa com um tricoma ornamentado (cabeça de seta marrom). d) Epiderme externa com cristólito. e) Detalhe da parede do ovário mesofilo externo (mse) com expansões laterais e mesofilo interno (msi), presença do feixe vascular (fv) e epiderme interna (ei). e)

Detalhe do óvulo bitegumentado ligado ao óvulo pelo funículo (fn) com tegumento externo (te) e tegumento interno (ti). (g-j) Esquema das regiões analisadas. g) Detalhe do mesofilo externo (mse) na região apical com o alongamento de células. h) Células do mesofilo externo (mse) na região mediana do ovário. i) Detalhe das células do mesofilo interno (msi). j) Epiderme interna (ei) com células alongadas e regulares. Escala: (a) 200 μm , (b, c, h, i) 50 μm , (d, j) 25 μm , (e, g) 100 μm .

Fruto jovem: O fruto jovem apresenta aproximadamente 1 cm de comprimento e 9mm de largura (Fig. 4). Nesse estágio o exocarpo, mesocarpo (externo e interno) e endocarpo são evidentemente distintos (Fig. 6a). O exocarpo é unisseriado, com cutícula, papilas, estômatos, tricomas secretores e tricomas não secretores (Fig. 6b, c). O mesocarpo externo é parenquimático, com drusas presentes, compostos fenólicos e feixes vasculares (Fig. 6d). Na região mediana do ovário as células do mesocarpo externo adjacentes ao exocarpo são irregulares e apresentam divisões anticlinal e periclinal; mais internamente as células são alongadas tangencialmente e se expande por toda lateral do fruto para formar as alas (Fig. 6e). O mesocarpo interno, homogêneo por todo o fruto, apresenta células com divisões anticlinais e periclinais com até 25 camadas de células, com formato plicado e paredes celulares espessadas (Fig. 6f). As células do endocarpo possuem parede celular com expansões em direção ao interior, parede celular com reentrâncias e iniciam a lignificação pelo funículo (Fig. 6f).

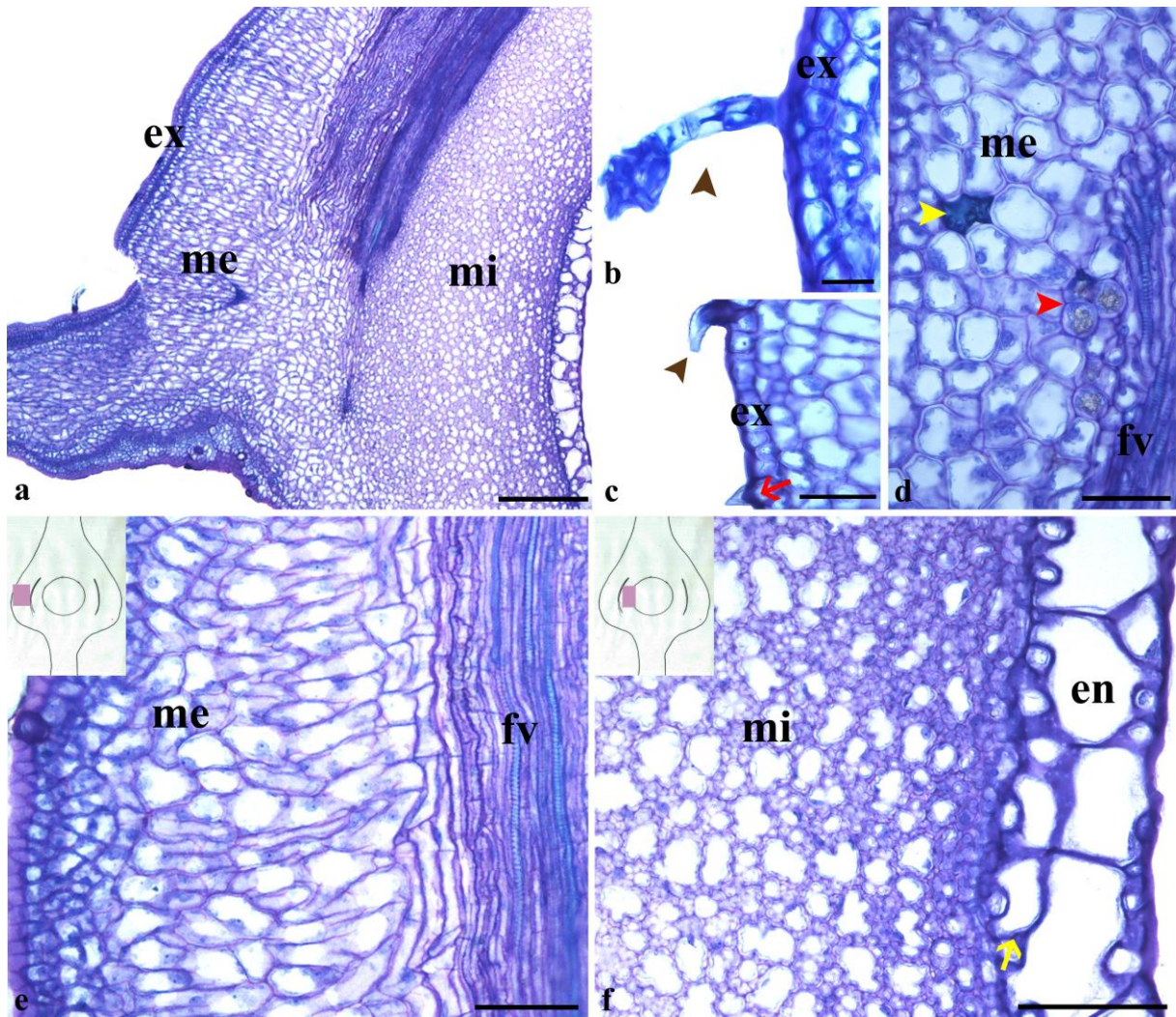


Figura 6. Fruto jovem de *Pteroceltis tatarinowii* em corte longitudinal (a-f). a) Visão geral do pericarpo do fruto, com exocarpo (ex), mesocarpo externo (me), mesocarpo interno (mi) e endocarpo (en). b) Exocarpo com tricoma secretor (cabeça de seta marrom). c) Exocarpo com tricoma não secretor (seta marrom) e cristólito (seta vermelha). d) Mesocarpo externo (me) evidenciando composto fenólico (cabeça de seta branca), drusas (cabeça de seta vermelha) e feixe vascular (fv). (e,f) Esquema do fruto com marcação nas regiões analisadas. e) Mesocarpo externo (me) com o alongamento das células e a presença de feixe vascular (fv). f) Mesocarpo interno (mi) com as células plicadas e espessamento de parede e invaginações da parede nas células do endocarpo (en) (seta amarela). Escala: (a, c) 100 µm, (b, d, f) 50 µm, (e) 200 µm.

Fruto imaturo: As alas apresentam maior expansão lateral com 1,2 cm de largura e 1,5 cm de comprimento (Fig. 4). O exocarpo é unisseriado, presença de cutícula, papilas, estômatos, tricomas secretores e tricomas não secretores (Fig. 7a). O mesocarpo externo é parenquimático, apresenta drusas e compostos fenólicos (Fig. 7a), a parede celular é lignificada em algumas células. O mesocarpo interno é formado por parênquima com parede celular espessa, lúmen reduzido e as células possuem formato plicado, não ocorrendo mais divisões celulares (Fig. 7c, d); há início de degradação celular do mesocarpo interno adjacente ao endocarpo (Fig. 7d). O endocarpo está totalmente lignificado, apresenta células de lúmen reduzido, formado por macroesclereídes (Fig. 7d).

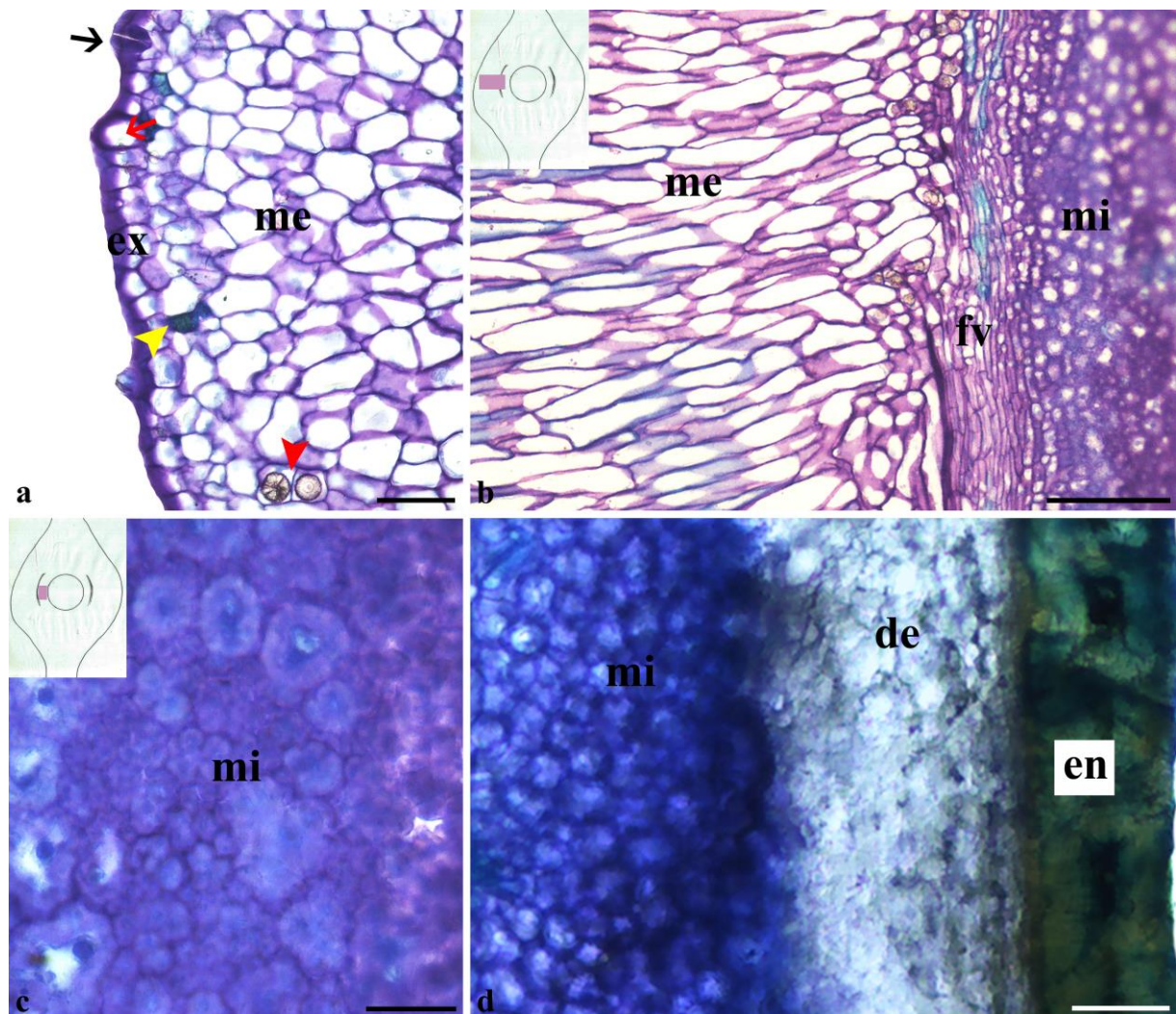


Figura 7. Fruto imaturo de *Pteroceltis tatarinowii* em corte longitudinal (a-c) e corte transversal (d). a) Exocarpo com cystólito (seta vermelha), estômato (seta preta), presença de composto fenólico (cabeça de seta amarela) e drusas (cabeça de seta

vermelha) no mesocarpo externo. (b.c) Esquema das regiões analisadas. b) Mesocarpo externo (me) com células alongadas, algumas com lignificação, feixes vasculares (fv) ao centro e mesocarpo interno com células plicadas (mi). c) Mesocarpo interno (mi) com células plicadas e parede celular espessa. d) Mesocarpo interno (mi) e o início da degradação (de) das células do tecido; endocarpo (en) totalmente lignificado. Escala: (a, c, d) 50 μm , (b) 200 μm .

Fruto maduro: O fruto maduro é formado por pericarpo e semente (Fig. 8a) apresenta aproximadamente 3 cm de largura e 2,5 de comprimento (Fig. 4). O exocarpo é unisseriado, apresenta cutícula, estômatos e tricomas secretores (Fig. 8b). O mesocarpo externo possui uma camada subepidérmica de células arredondadas de diferentes tamanhos; adjacente a essa camada, há um parênquima esponjoso que compõe maior parte do mesocarpo com drusas, feixes vasculares dispersos (Fig. 8b, d, e) e mucilagem (Fig. 8c); a camada final do mesocarpo interno é cristalífera com cristais romboides ao redor de todo o endocarpo (Fig. 8b, f). Nesse estágio, o endocarpo é constituído por uma fina camada de células achatadas com lignificação na parede celular (Fig. 8f).

Os testes histoquímicos reagiram positivamente para amido, lipídios e proteínas. Amido foi localizado na epiderme e no mesocarpo do fruto (Fig. 8g, h), lipídeos (Fig. 8i) e proteína (Fig. 8j) localizados no mesocarpo.

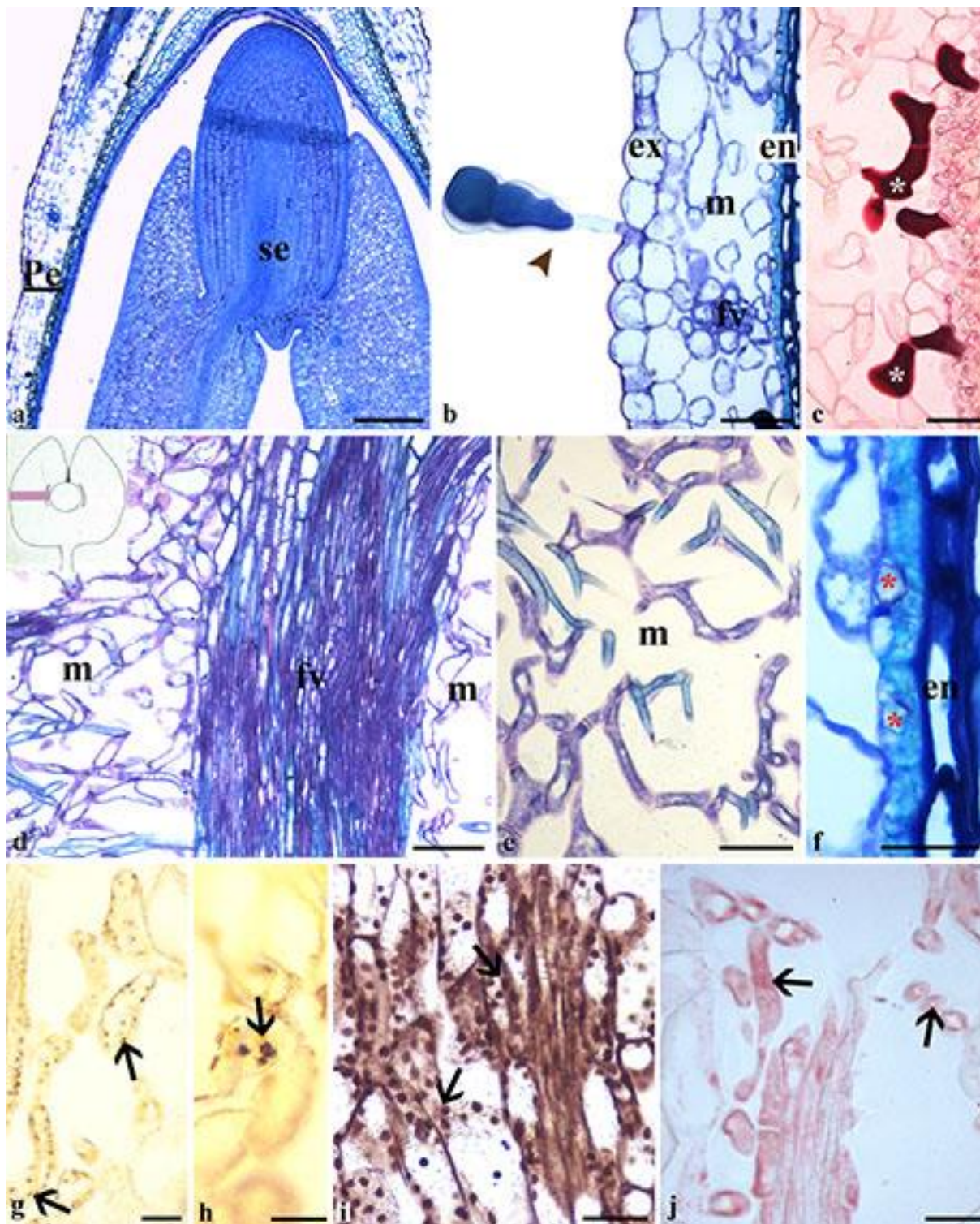


Figura 8. Fruto maduro de *Pteroceltis tatarinowii*. Corte longitudinal tangencial (a, f), corte longitudinal radial (c, d, e) e corte transversal (b). a) Fruto maduro com pericarpo (Pe) e semente (se). b) Pericarpo: exocarpo (ex) com tricoma secretor (cabeça de seta marrom), mesocarpo (m) formado por parênquima esponjoso com feixes vasculares (fv), e endocarpo (en). c) Presença de células mucilaginosas (asterisco branco) no mesocarpo. d) esquema da região analisada. d-e) Note o

formato das células de parênquima do mesocarpo (m) em corte longitudinal radial. f) Camada cristalífera (asterisco vermelho) do mesocarpo adjacente ao endocarpo (en). g-j) Testes histoquímicos em corte longitudinal. g) Reação positiva para amido (seta preta) no mesocarpo no fruto. h) Detalhe do amido (seta preta) na célula do exocarpo. i) Detalhe dos grãos de lipídeos (seta preta) no mesocarpo. j) Note os grãos de proteína (seta preta) nas células do mesocarpo. Escala: (a, c, f, g, h, i, j) 25 µm, (b) 50 µm, (d, e) 100 µm.

Tabela 3. Teste histoquímico nos frutos maduros das espécies: *Pteroceltis tatarinowii* e *Trema micrantha*; (+) indica a presença e (-) indica ausência

Composto alvo	<i>Pteroceltis tatarinowii</i>
Polissacarídeos totais	-
Amido	+
Lipídeos totais	+
Proteína	+
Mucilagem	+

Trema micrantha

Ovário: *Trema micrantha* possui ovário ovoide e coloração esverdeada (Fig. 4). Possui na base o cálice e no ápice o estigma, com 2 mm em média de comprimento. É unilocular, com placentação apical (Fig. 9a). A epiderme externa do ovário é unisseriada, formada por células cuboides com deposição de cutícula, apresenta estômatos e cystólito (Fig. 9b). O mesofilo é formado por células parenquimáticas de formato irregular, apresenta feixes vasculares e células com cristais (Fig. 9b). A epiderme interna é unisseriada, constituída por células grandes e alongadas de forma retangular (Fig. 9b). O óvulo é bitegumentado. O tegumento externo apresenta de duas a três camadas de células, com compostos fenólicos na

camada mais externa; o tegumento interno possui três camadas de células, a camada mais interna com compostos fenólicos (Fig. 9c).

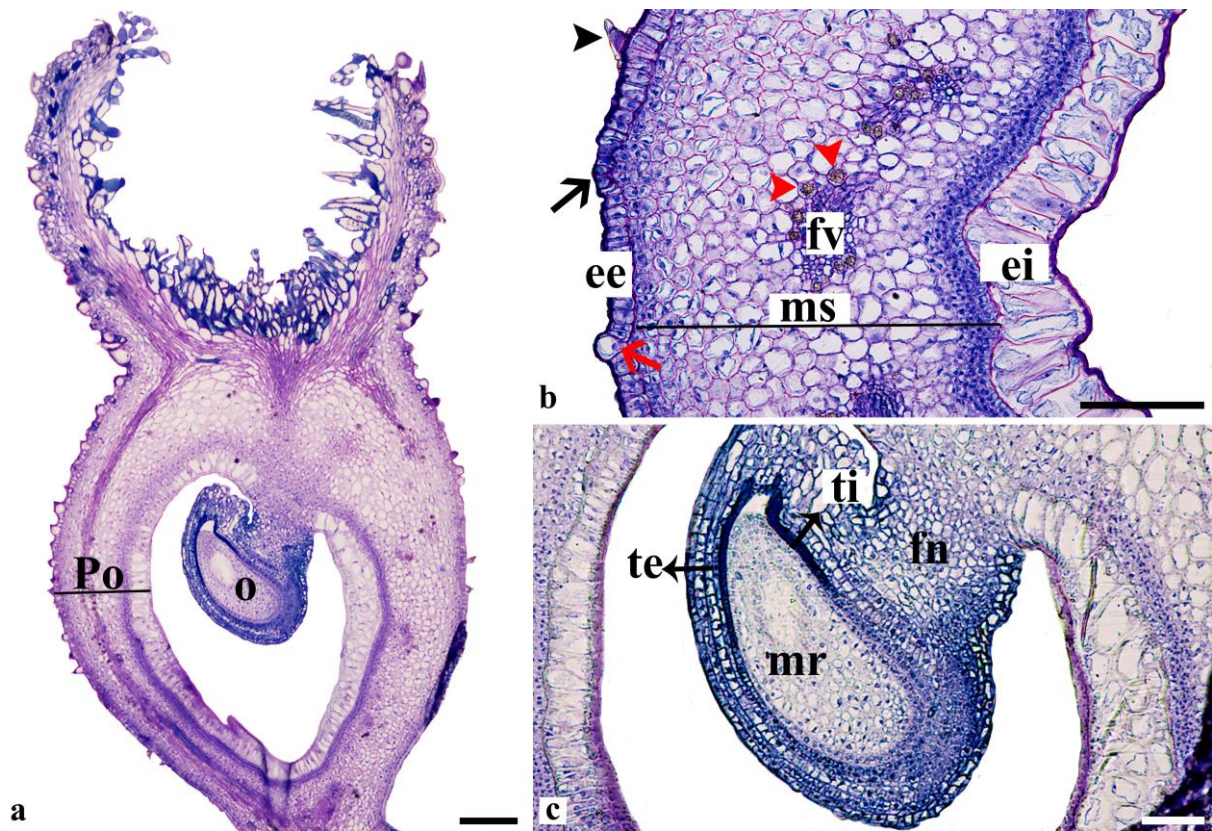


Figura 9. Ovário de *Trema micrantha*. Corte longitudinal (a, c), corte transversal (b). a) Vista geral do ovário: parede do ovário (Po) e óvulo (O). b) Parede do ovário contendo epiderme externa (ee) com tricoma (cabeça de seta preta), cystólito (seta vermelha) e estômatos (seta preta); mesofilo (ms) com drusas (cabeça de seta vermelha) e feixes vasculares (fv); epiderme interna unisseriada (ei). c) Detalhe do óvulo ligado a parede do ovário pelo funículo, com o tegumento interno (ti), e tegumento externo (te). Escala: (a) 200 μm , (b, c) 100 μm .

Fruto jovem: O fruto jovem possui aproximadamente 3 mm de comprimento. O pericarpo em desenvolvimento possui exocarpo, mesocarpo e endocarpo distintos (Fig. 10a). O exocarpo unisseriado com depressões formando dobras ao redor do fruto, que se afundam até o mesocarpo médio (Fig. 10a), apresenta deposição de cutícula espessa, possui cystólito, estômatos e tricoma não secretor (Fig. 10b). Suas células estão em constante divisão anticlinal. O mesocarpo é parenquimático, pode ser dividido em: externo, médio e interno (Fig. 10c). O mesocarpo externo possui

três a quatro camadas de células pequenas, arredondadas a cúbicas; mesocarpo médio possui 11 camadas com formato sinuoso com crescimento por aumento celular e divisão anticlinal, há presença de drusas e feixes vasculares; mesocarpo interno com 4 a 5 camadas de células de tamanho pequeno e arredondadas, células com núcleo denso e em divisão celular no plano anticlinal (Fig. 10c). O endocarpo possui uma camada bem delimitada, no qual sua parede celular demonstra expansões na região periclinal; ocorre o início da lignificação nas células do endocarpo próximas ao funículo (Fig. 10d).

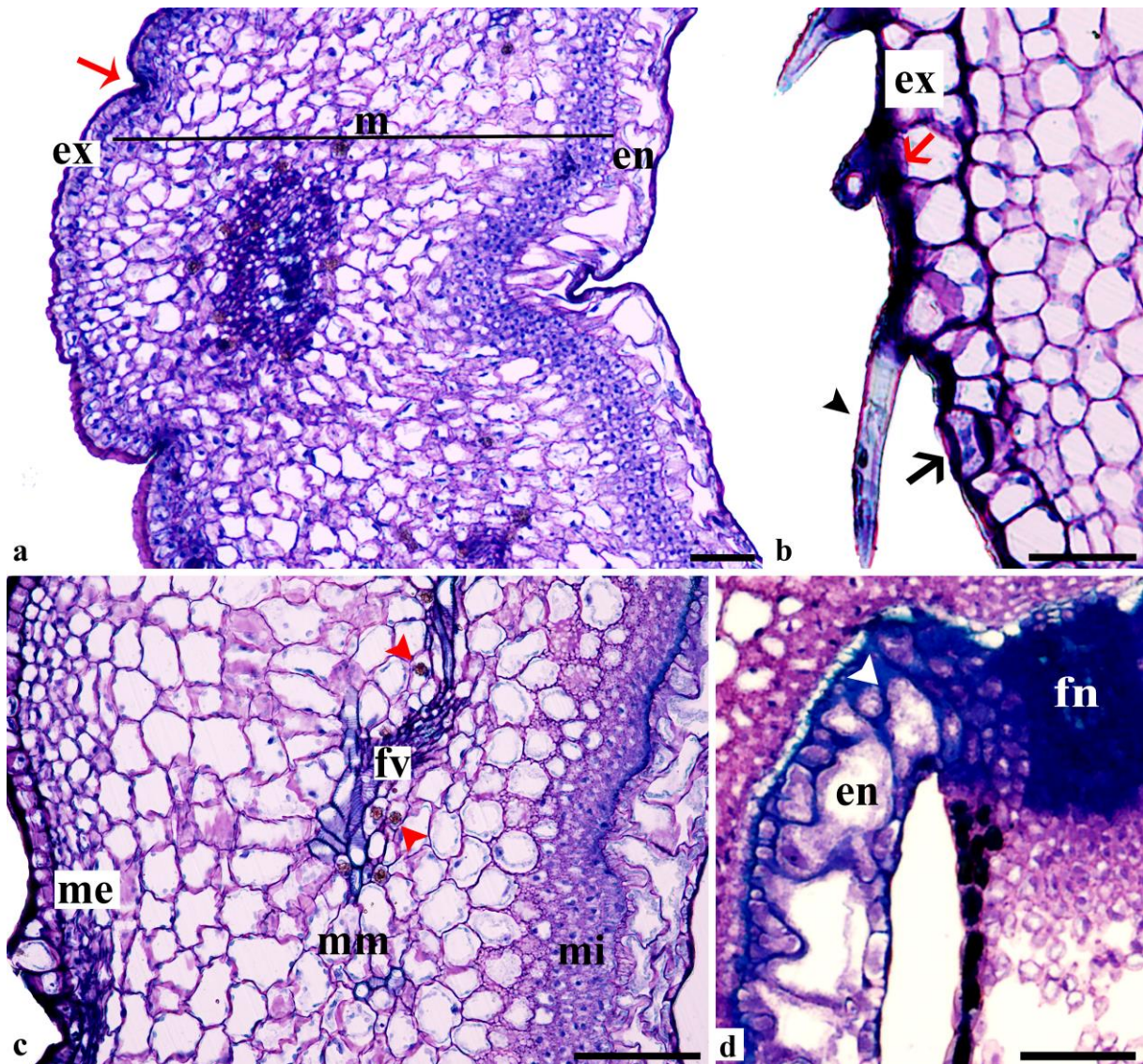


Figura 10. Fruto jovem de *Trema micrantha* em corte transversal (a, b) e longitudinal (c, d). a) Visão geral do pericarpo: exocarpo (ex), mesocarpo (m) e endocarpo (en); note as depressões do exocarpo (seta vermelha). b) Exocarpo com papila (seta branca), tricoma não secretor (cabeça de seta preta), estômatos (seta preta) e

deposição de cutícula. c) Mesocarpo com três regiões distintas: mesocarpo externo (me) com células pequenas, mesocarpo médio (mm) com drusas (cabeça de seta vermelha) e vascularização (fv) e mesocarpo interno (mi) com células de núcleo denso. d) Detalhe do início da lignificação da parede das células do endocarpo, próximo ao funículo (Fn). Escala: 100 μ m

Fruto imaturo I: Fruto com aproximadamente 4 mm de comprimento. Exocarpo com estômatos, cistólito e cutícula (Fig. 11a). As camadas do mesocarpo não aumentam em número no sentido periclinal, as células aumentam em volume e passam por divisões no plano anticlinal, presença de drusas (Fig. 11b). Neste estágio as paredes das células do endocarpo estão lignificadas, formando um tecido esclerenquimático (Fig. 11c).

Fruto imaturo II: Fruto imaturo II possui de 5 a 6 mm de comprimento. O exocarpo permanece unisseriado, tricomas são raros, presença de estômatos e cutícula (Fig. 11d). Mesocarpo externo contém de 3 a 4 camadas de células comprimidas, com presença de drusas; mesocarpo médio com células um pouco mais alongadas que na fase anterior, presença de drusas e feixes vasculares; mesocarpo interno com 4 a 5 camadas de células comprimidas (Fig. 11e). As células do endocarpo continuam a receber deposição de lignina na parede celular, o lúmen celular é reduzido neste estágio (Fig. 11f).

Fruto maduro: Fruto maduro possui de 5 a 6 mm de comprimento e apresenta cálice e estigma persistentes (Fig. 4). Exocarpo unisseriado com cutícula e espessamento de parede anticlinal e periclinal, com estômatos e cistólito (Fig. 11g). O mesocarpo é parenquimático: mesocarpo externo formado de 3 a 4 camadas de células com drusas; mesocarpo médio com várias camadas e células grandes e alongadas, com drusas e feixes vasculares; mesocarpo interno constituído de 4 a 5 camadas de células arredondadas que ficam bem comprimidas nessa fase final (Fig. 11h). Endocarpo totalmente lignificado, células sem lúmen visível composto por macroesclereides (Fig. 11i).

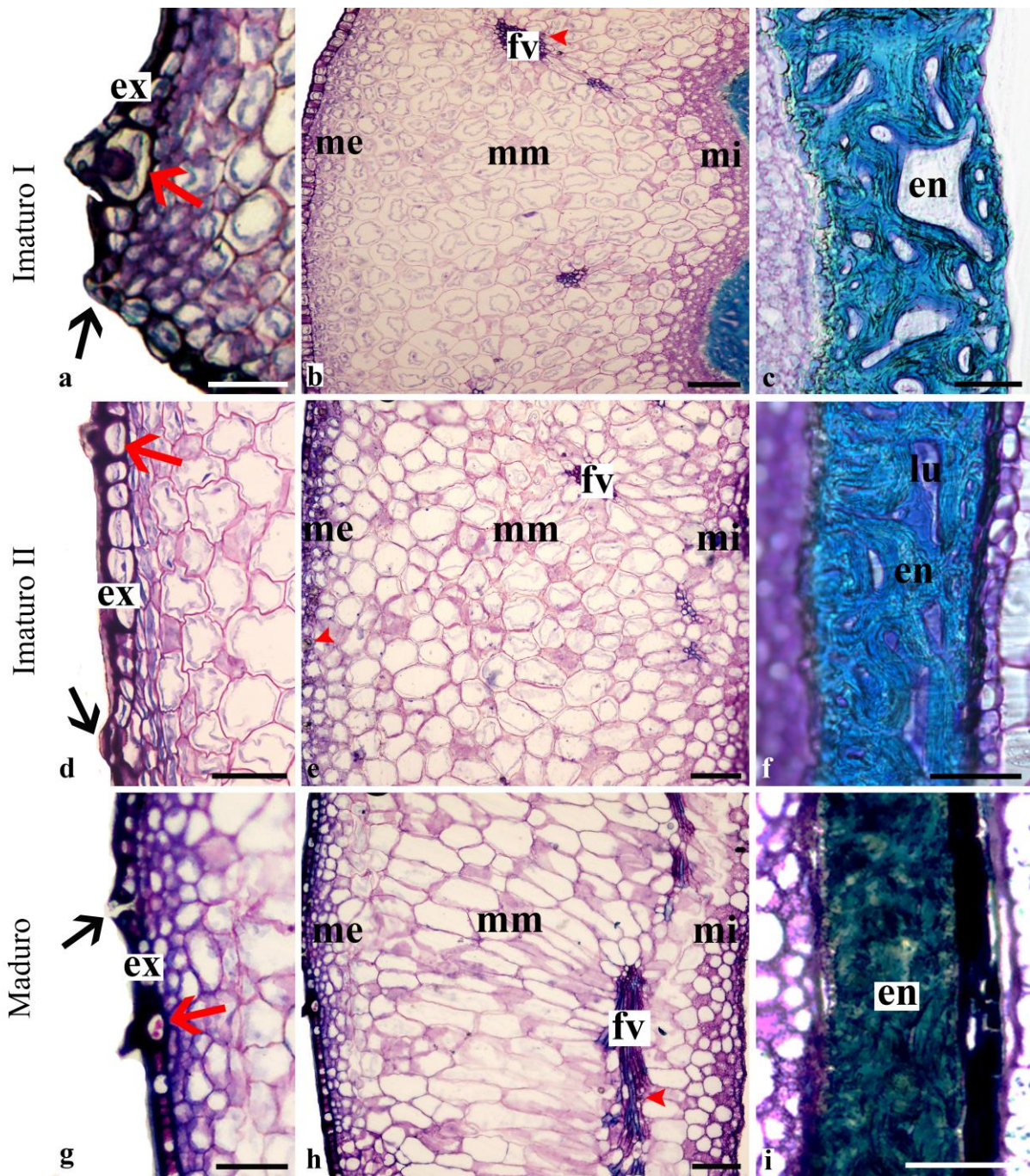


Figura 11. Fruto imaturo I, imaturo II e maduro de *Trema micrantha*. Fruto imaturo I (a-c) em corte transversal; Fruto imaturo II (d-e) em corte transversal; Fruto maduro (f-h) em corte longitudinal. (a, d, g) Exocarpo (ex), note a presença de cutícula, estômatos (seta preta) e cystólito (seta vermelha). (b,e,h) Mesocarpo: mesocarpo externo (me) com algumas células contendo drusas (cabeça de seta vermelha); mesocarpo médio (mm) com células bem alongadas quando maduro, presença de drusas e vascularização (fv). (c, f, i) Endocarpo (en), note o começo da lignificação

até a ocupação de todo lúmen (lu) celular e formação das macroesclereídes no fruto maduro. Escala: (a,c,d,f,g,i) 50 μm , (b,e,h) 100 μm .

Desenvolvimento da semente

Pteroceltis tatarinowii

O óvulo de *Pteroceltis tatarinowii* tem dois tegumentos. No fruto jovem com o desenvolvimento da semente o tegumento externo dá origem a testa que possui de três a cinco camadas de células no qual, a camada mais externa possui composto fenólico; e o tegumento interno dá origem ao tégmen que possui entre duas e três camadas de células, e a camada mais interna possui compostos fenólicos (Fig. 12a, b). Já na semente imatura o embrião começa a aparecer e a consumir o endosperma e as camadas da testa e do tégmen começam a se comprimir (Fig. 12c), a testa mantém o mesmo número de camadas de células, no qual a parede celular da camada mais externa sofre lignificação e o tégmen se mantém (Fig. 12d). Na semente madura a semente ocupa quase toda a cavidade seminal (Fig. 12 e). É possível visualizar resquícios do endosperma, dois cotilédones e o eixo hipocótilo radial e também, os tecidos de proteção, a testa com camadas que variam de duas a três camadas de células com parede espessa, e o tégmen que possui entre duas e três camadas de células lignificadas (Fig, 12 e, f).

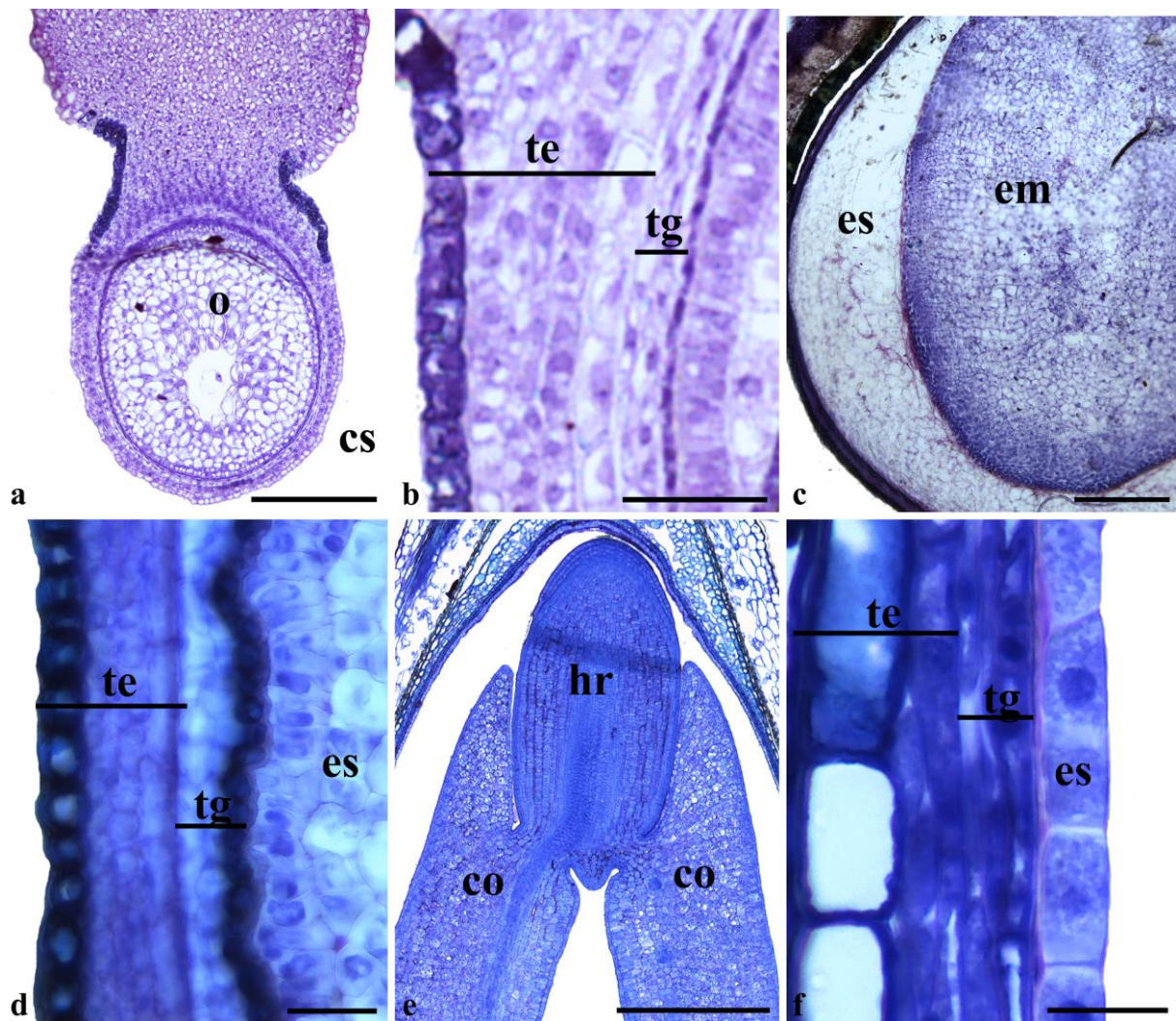


Figura 12. Desenvolvimento da semente de *Pteroceltis tatarinowii* em corte longitudinal. a) Início do desenvolvimento da semente, com resquícios do saco embrionário após fecundação do óvulo (o). b) Detalhes da testa e do tégmen na semente jovem. c) Semente imatura com presença do endosperma (es) e do embrião (em). d) Detalhe da testa (te) e do tégmen (tg) na semente imatura. e) Semente madura com presença dos cotilédones (co) e o eixo hipocótilo-radicular (hr) do embrião. f) Detalhe da testa (te) e do tégmen (tg) comprimidos, ambos com parede celular lignificada. Escala: (a,c) 100 μ m, (b,d,f) 25 μ m,(e) 50 μ m.

Trema micrantha

O óvulo de *Trema micrantha* possui dois tegumentos. Com o desenvolvimento da semente, já no fruto jovem, essas camadas envoltórias não passam por modificações mantendo o número de camadas: testa com três camadas na região

calazal e duas na região micropilar, com compostos fenólicos na camada mais externa e o tégmen com três camadas com compostos fenólicos nas células da camada mais interna (Fig. 13a,b). No início do desenvolvimento da semente ainda é possível visualizar a cavidade seminal (Fig. 13a, b). Na semente imatura I não é possível observar o embrião. Este começa a aparecer na fase imatura II e conforme seu crescimento ocorre a cavidade seminal é totalmente preenchida e as camadas da testa e do tégmen ainda são bem visíveis (Fig. 13c, d, e). Na semente madura parte do endosperma é consumido na formação do embrião e ainda é possível visualiza-lo até a semente madura (Fig.13f), que possui eixo hipocótilo-radicular e dois cotilédones (Fig. 13g). A semente madura é albuminosa e a testa e o tégmen são compostos por células achatadas que são comprimidas pelo embrião e fortemente aderidas ao endocarpo (Fig. 13h).

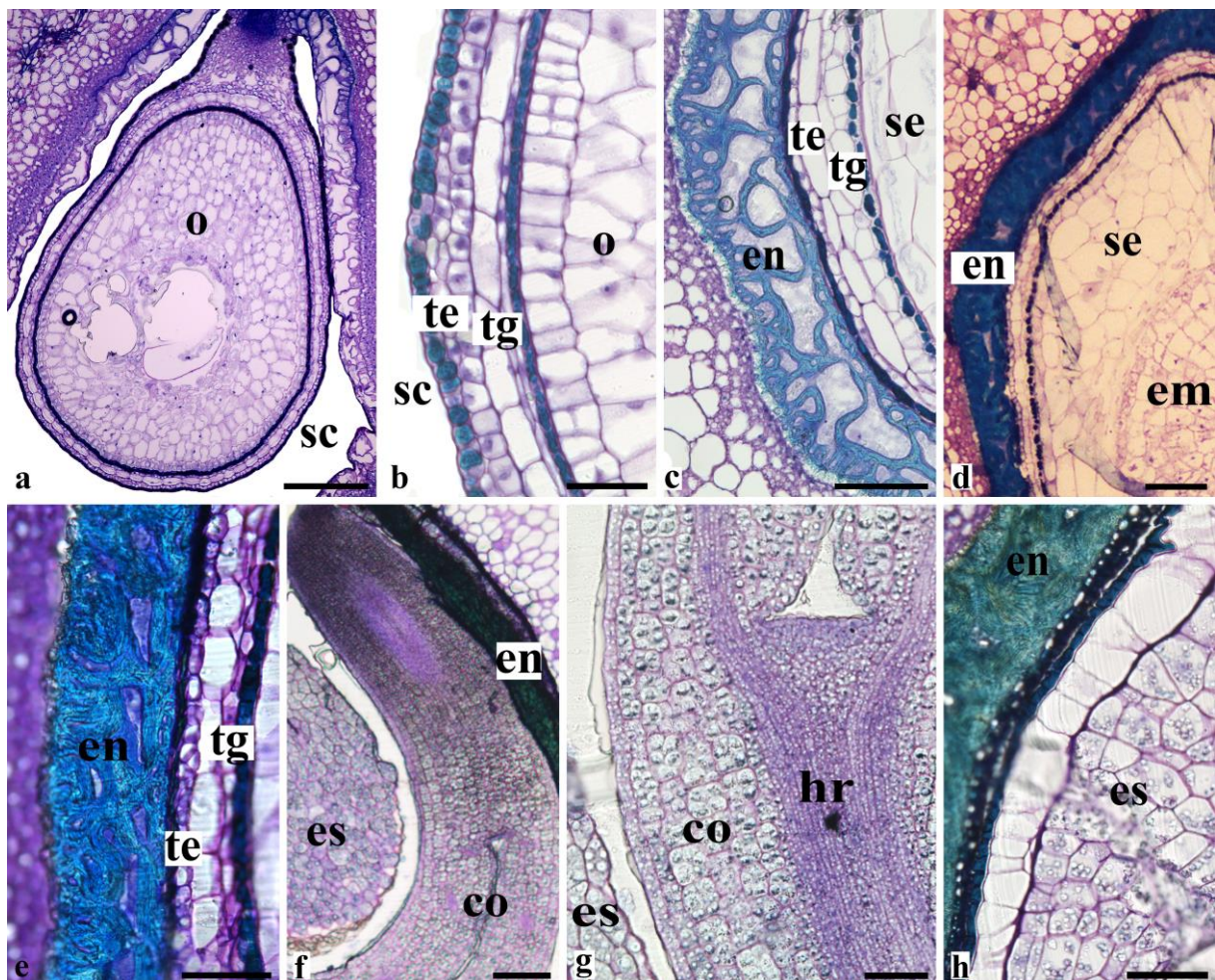


Figura 13. Desenvolvimento da semente de *Trema micrantha* em corte longitudinal. a) Início do desenvolvimento da semente, note a presença da cavidade seminal e óvulo após fecundação. b) Detalhe dos tecidos de revestimento, testa (te) com

presença de compostos fenólicos na camada mais externa e tégmen (tg) com compostos fenólicos em sua camada mais interna. (c-e) Detalhe das camadas da testa e do tégmen. Semente imatura ocupa todo o espaço da cavidade seminal. f) Semente madura evidenciando a presença dos cotilédones (co) e resquícios de endosperma (es). g) Detalhe do eixo hipocótilo-radicular (hr) no centro dos cotilédones. h) Endocarpo fortemente aderido a semente e as camadas de testa e tégmen comprimidas. Escala: (a,d) 200 µm, (c, e, f, g, h) 100 µm, (b) 50 µm,

DISCUSSÃO

O fruto de *Pteroceltis tatarinowii* e de *Trema micrantha* são do tipo sâmara e drupa, respectivamente, conforme já descrito em estudos anteriores (Sytsma, 2022) e aqui corroborado (presente estudo). Contudo, este é o primeiro estudo de desenvolvimento de uma drupa e uma sâmara de Cannabaceae e traz novos aspectos relacionados ao desenvolvimento desses tipos de frutos. Somando ao estudo de ontogenia do aquênio de *Cannabis sativa* (Prakash 1979), este é o primeiro trabalho comparativo de desenvolvimento do fruto para espécies de Cannabaceae (tabela 4).

Pteroceltis tatarinowii, *Trema micrantha* e *Cannabis sativa* (Prakash et al. 1979), embora possuam três tipos de frutos distintos, apresentam várias semelhanças na ontogenia (tabela 4). Três espécies caracterizadas por possuírem frutos com exocarpo e endocarpo de origem *strictu sensu* (Roth 1977). Porém, o mesocarpo possui desenvolvimento distinto entre as espécies; *P. tatarinowii* possui duas regiões distintas durante parte do seu desenvolvimento, enquanto *T. micrantha* três regiões, e *C. sativa* com mesocarpo homogêneo e uma camada interna distinta (Prakash et al.1979). O endocarpo das três espécies apresenta semelhanças nas fases de desenvolvimento, todavia, no estágio final de desenvolvimento, o endocarpo de *P. tatarinowii* teve sua estrutura modificada completamente. Ressaltaremos a seguir os principais dados obtidos sobre a estrutura e o desenvolvimento do fruto e da semente das espécies de Cannabaceae estudadas.

Pericarpo

O exocarpo das três espécies possui origem da epiderme externa do ovário (*strictu sensu*), que segundo Roth 1977, é quando não há partes do mesocarpo inserido. O exocarpo de *Pteroceltis tatarinowii* é cuticularizado e delgado. No entanto, estudos em sâmaras identificaram exocarpos suberizados para espécies do gênero *Astronium*, Anacardiaceae (Lima et al. 2022), e também a presença de hipoderme em *Ulmus* (Ulmaceae) (Chernik 1980) e *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) (Gonzales e Vesprini 2010). O exocarpo de aquênio comumente possui a parede celular altamente espessa, como ocorre em *Cannabis sativa* (Prakash 1979) e em outras espécies, por exemplo, *Persicaria chinensis*, Polygonaceae (Guimire et al. 2016). Espessamento de parede do exocarpo também é verificado em *Trema micrantha*, porém menor do que o descrito para *C. sativa* (Prakash 1979), contudo, mesmo menor, provavelmente desempenha função de proteção do fruto. O exocarpo de *Pteroceltis tatarinowii* foi o que menos se modificou durante o desenvolvimento, o que sugere que esta camada não tem relação com proteção das estruturas mais internas.

No desenvolvimento do mesocarpo as espécies *Trema micrantha* e *Cannabis sativa* seguem um padrão de desenvolvimento. *Cannabis sativa* possui um mesocarpo parenquimático com aumento de camadas e das células, e uma camada mais interna que ao final do desenvolvimento fica lignificada, no fruto maduro o mesocarpo é reduzido e contém oito camadas de células. Desenvolvimento semelhante ocorre para o aquênio de *Persicaria chinensis* (Guimire et al. 2016), onde o mesocarpo também é parenquimático e reduzido. Por outro lado, *Trema micrantha* possui três regiões distintas do mesocarpo: mesocarpo externo, mesocarpo médio e mesocarpo interno, em todo seu desenvolvimento até o fruto maduro. Desde a fase do fruto imaturo, em *T. micrantha*, as camadas do mesocarpo médio não aumentam, apenas se alongam até o final do desenvolvimento, enquanto as camadas celulares do mesocarpo externo e interno se comprimem, formando ao total até 20 camadas de células. A disposição do mesocarpo em três regiões também foi analisado na drupa de *Piper amalago* (Piperaceae) (Souza 2006). Importante ressaltar, que em *C. sativa* o pericarpo é ocupado por mais de 50% pelo

exocarpo e endocarpo, sendo que em *T. micrantha* a maior parte é ocupado pelo mesocarpo carnoso, importante na atração de espécie para dispersão. Em *Pteroceltis tatarinowii*, o mesocarpo é distinto em duas regiões, mesocarpo externo e interno limitados pelos feixes vasculares, no qual o externo possui células mais delgadas que formará as alas e o interno possui células plicadas com parede espessada. Fato inusitado ocorre ao final do desenvolvimento, pois é verificada a degradação do mesocarpo e a formação de parênquima esponjoso em todo mesocarpo até as asas. Diferentemente do que ocorre na sâmara de *Tipuana tipu* (Fabaceae) (Martins e Oliveira 2001) onde o mesocarpo é formado por fibras e colênquima.

A presença e a localização de idioblastos de mucilagem no mesocarpo, restrito a camada adjacente da camada cristalífera pode desempenhar distintas funções. Idioblastos mais próximos à semente provavelmente devem auxiliar na proteção do embrião e também, ajudam as sementes a manter umidade, atuando como agente hidratante (Tosif et al. 2021).

A formação do endocarpo das três espécies é do tipo *strictu sensu*, tendo origem da epiderme interna do ovário. As três espécies apresentaram desenvolvimento do endocarpo similar, somente *P. tatarinowii* alterou o processo no estágio de fruto imaturo II. *T. micrantha* e *C. sativa* completaram o desenvolvimento de forma similar, com endocarpo lignificado formando macroescléides. Contudo *P. tatarinowii* embora apresente as macroescléides, estas são perdidas na última fase de desenvolvimento, onde são verificadas apenas uma fina camada de células de parede celular levemente lignificadas. A formação do endocarpo esclerificado é também verificado em drupas, além de serem fortemente aderidos a semente como ocorre em *T. micrantha* e em outras espécies, como por exemplo, em *Macluria tinctoria* (Moraceae) (Oyama e Souza 2011). Endocarpo esclerificado também é registrado em frutos tipo aquênio, como em *Cannabis sativa* (Prakash 1979) e espécies de *Bolboschoenus* (Cyperaceae) (Browning et al. 1997). Tanto em *T. micrantha*, quanto *C. sativa* o endocarpo maduro atua na proteção do embrião. O endocarpo de *Pteroceltis tatarinowii* é unisseriado com células de parede celular levemente lignificado, diferentemente do que acontece em outras sâmaras como, por exemplo, em *Centrololobium tomentosum* e *Tipuana tipu* (Fabaceae) (Oliveira e

Nakamura 2007) onde o endocarpo é dividido em externo e interno no qual, o externo é esclerificado e o interno formado por aerênquima. Em outros casos o endocarpo pode ter até quatro camadas de células como nas espécies dos gêneros de *Myracrodruon* e *Schinopsis* (Anacardiaceae) (Lima et al. 2022), com uma camada cristalífera, duas camadas de esclereídes quadricular e uma camada de macroesclereídes.

Semente

A semente das três espécies são bitegmentadas e albuminosas, quando há resquícios do endosperma (Souza 2006), além de também se desenvolverem paralelamente com o pericarpo do fruto. Em relação as camadas da testa, *Pteroceltis tatarinowii* e *Trema micrantha* possuem a camada celular mais externa com parede celular lignificada, no qual a de *T. micrantha* possui também composto fenólico, em *Cannabis sativa* há a presença de uma camada de células com tanino (um tipo de composto fenólico). Já no tégmen de *P. tatarinowii* há uma camada de células com parede celular lignificada e de *T. micrantha* uma camada de células com composto fenólico. Tanto a testa quanto o tégmen atuam como tecido de proteção do embrião, a presença de tanino e composto fenólico nessa camada, além da lignificação das camadas é mais uma maneira que a semente encontra para proteção do embrião, já que são compostos que atuam na defesa de patógenos e herbívoros (Souza et al. 2019). Logo, é muito comum nas sementes dos frutos, como ocorre na sâmara de *Centrolobium tomentosum* (Fabaceae) (Oliveira et al., 2007), assim como ocorre na semente dos frutos drupáceos de *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae) (Jacomassi et al. 2010). Nas três espécies o embrião ocupa a maior parte da semente, com resquícios de endosperma tendo de duas a três camadas de células. Em relação a camada mecânica de cada semente, em *T. micrantha* e *C. sativa* a função é principalmente do endocarpo, por ser uma camada de células grandes e parede celular totalmente lignificada e resistente. Em *P. tatarinowii* as células do endocarpo são menores e menos lignificadas e a presença de mucilagem deve atuar na proteção da semente, conforme verificado para outras espécies (Nakamura e Oliveira 2005).

Relação da estrutura do pericarpo e dispersão

Em relação as estruturas de dispersão de cada espécie com seu tipo de fruto, cada espécie apresenta uma particularidade para o meio de dispersão. A presença de uma cutícula relativamente espessa no exocarpo, além de atuar como proteção contra perda de água, patógenos, danos por radiação e geada, atua também na atração de dispersores (Hardie et al. 1996). A cera epicuticular confere brilho ao fruto e o deixa visualmente mais atrativo para os pássaros, principais dispersores de *Trema micranta* (Andreani et al. 2014). Além disso, o mesocarpo carnoso deste fruto é rico, principalmente, em lipídeos e proteínas (Correia & Leme, no prelo), o que torna o fruto mais nutritivo para as aves (Koutsos et al. 2001). Em contrapartida, o fruto de *Pteroceltis tatarinowii* é disperso pelo vento, provavelmente o mesocarpo composto por parênquima esponjoso torna o fruto mais leve para alcançar lugares mais distantes. Os testes histoquímicos mostraram a presença de proteínas e lipídeos no mesocarpo, porém em menor quantidade de grãos do que em *T. micrantha*, o que ocorre, provavelmente pelo tipo de dispersão de cada uma. No exocarpo de *P. tatarinowii* a grande quantidade de tricomas, principalmente de tricomas secretores podem estar associados à estratégia de dispersão, pois permite uma rápida hidratação ou desidratação da sâmara, como ocorre no gênero *Ulmus* (Ulmaceae) (Guzman- Delgado et al. 2016), o que permite ao fruto um controle fisiológico até o diásporo chegar em condições adequadas de germinação. Os tricomas também permitem flutuabilidade para o fruto em ambiente aquático (Guzman- Delgado et al. 2016). O fruto de *Cannabis sativa* também pode ser disperso por aves, atraídas pela semente (Duvall 2014). Nesta espécie, o pericarpo é reduzido e a maior parte do fruto é formada pela semente, rica em lipídeos e proteínas (Haddou et al. 2022).

Taxonomia e sistemática dos tipos de fruto de Cannabaceae

Algumas características são similares no desenvolvimento das três espécies, como a presença de cistólitos no exocarpo, uma característica do clado Urticoide.

Outra característica é o endocarpo formado por macroescléides pelo menos até uma determinada fase dos frutos, o que pode ser uma possível sinapomorfia da família. O fruto tipo drupa é o mais basal da família, tem a tendência de prevalecer na família, pois dos dez gêneros, sete são drupas (Yang et al. 2013). O fruto tipo aquênio foi a primeira novidade evolutiva dentro do tipo de fruto na família, que surgiu no clado constituído pelos gêneros *Cannabis* e *Humulus*. A segunda novidade foi o fruto sâmara, que surgiu em apenas um gênero da família, *Pteroceltis*. A sâmara de *P. tatarinowii* possui desenvolvimento do endocarpo semelhante a drupa de *T. micrantha* até a sua fase imatura, característica provavelmente presente no ancestral e mantida nos estádios iniciais de desenvolvimento da espécie. .

No entanto, são necessários estudos de ontogenia dos frutos de mais espécies da família, do complexo *Pteroceltis-Chaetachme* e principalmente do complexo *Parasponia-Trema* que segundo Yang (2013) corresponde a um grupo parafilético.

Tabela 4. Morfologia e anatomia do fruto e da semente de três espécies de Cannabaceae.

Estrutura		<i>Pteroceltis tatarinowii</i>	<i>Trema micrantha</i>	<i>Cannabis sativa</i>
Morfologia	Tipo	Sâmara	Drupa	Aquênio
	Forma	Achatado	ovoide	ovoide e ápice elíptico
	Consistência	Seco	Carnoso	Seco
Anatomia do pericarpo	Exocarpo	Parênquimatoso, tricomas secretores, tricomas não secretores	Parênquimatoso, com papilas e estômatos	Parênquimatoso com alto espessamento de parede (50%) da célula
	Mesocarpo	Parênquima esponjoso, mucilagem, cristais.	Parênquima, drusas	Parênquima
	Endocarpo	Colênquima	Esclerênquima	Esclerênquima
Anatomia da semente	Testa	3 camadas	3 camadas	5 camadas
	Tégmen	3 camadas de	2 camadas	3 camadas
	Endosperma	Presente	Presente	Presente
	Embrião			
Referência		Presente estudo	Presente estudo	Prakash 1979

CONCLUSÃO

O presente estudo voltado aos três frutos de Cannabaceae permitiu a verificação de similaridades no desenvolvimento destes, bem como, modificações estruturais nas fases finais de desenvolvimento. Frutos carnosos ou secos conferem não somente proteção à semente. Os nutrientes disponíveis em distintos tecidos dos frutos de Cannabaceae devem exercer papel fundamental na atração de dispersos bióticos, sobretudo na oferta de alimento. Ainda, nutrientes dos frutos secos devem participar ativamente nos mecanismos prévios à germinação. Os dados anatômicos deste estudo devem contribuir com futuros estudos voltados à sistemática da família, principalmente no complexo *Parasponia-Trema*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andreani D., Macedo M. M., Evangelista M. M. & Almeida S. M. (2014). Aves como potenciais dispersoras de *Trema micrantha* (L.) Blume (Cannabaceae) em um fragmento florestal no estado de Mato Grosso. *Atual. Ornito.*, n. 180, p. 33-37.

Arab R., Majd A., Tajadod G., Rezanejad F. & Mirzaei M. (2019). The morphological and anatomical studies of inflorescence, flower, embryo and fruit development in *Maclura pomifera* (Moraceae). *Cogent Biology*, v. 5, n. 1, p. 1663698.

Bobrov A. V. C. & Romanov M. S. (2019). Morphogenesis of fruits and types of fruit of angiosperms. *Botany Letters*, v. 166, n. 3, p. 366-399.

Brechú-Franco A. E., Larqué-Saavedra A. F., Laguna-Hernández G., Pasillas-Rodríguez K. & Espinosa-Matias S. (2021). Morphology, structure, and histochemistry of the inflorescences, fruit, and seed of the Ramón nut, *Brosimum alicastrum* Sw. subsp. *alicastrum* CC Berg (Moraceae). *Brazilian Journal of Botany*, v. 44, n. 2, p. 457-466.

Browning J., Gordon-Gray K. D. & Smith S. G. (1997). Achene morphology and pericarp anatomy of the type specimens of the Australian and New Zealand

species of *Bolboschoenus* (Cyperaceae). Australian Systematic Botany, v. 10, n. 1, p. 49-58.

Chernik V. V. (1980). Peculiarities of structure and development of the pericarp of the representatives of the family Ulmaceae and Celtidaceae. Bot. Zh., v. 65, p. 521-531.

Cowan M. R., Gabel M. L., Jahren A. H. & Tieszen L. L. (1997). Growth and biomineralization of *Celtis occidentalis* (Ulmaceae) pericarps. American Midland Naturalist, p. 266-273.

Dardick C. & Callahan A. M. (2014). Evolution of the fruit endocarp: molecular mechanisms underlying adaptations in seed protection and dispersal strategies. Frontiers in plant science, v. 5, p. 284.

Duvall C. (2014). *Cannabis*. 1° ed, Reaktion Books, London, England.

Fan K. Y., Bain A., Tzeng H. Y., Chiang Y. P., Chou L. S. & Kuo-Huang L. L. (2019). Comparative anatomy of the fig wall (*Ficus*, Moraceae). Botany, v. 97, n. 8, p. 417-426.

Ghimire B., Choi G. E., Jeong M. J., Lee H., Lee K. M., Son S. W. & Suh G. U. (2016). Fruit morphology and anatomy of *Persicaria chinensis* (Polygonaceae). Journal of Japanese Botany, v. 91, n. 4, p. 218-225.

Gonçalves E. G. & Lorenzi H. (2011). Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares. 2° ed., Instituto Plantarum, Nova Odessa/SP.

González A. M. & Vesprini J. L. (2010, December). Anatomy and fruit development in *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae). In Anales del Jardín Botánico de Madrid, v. 67, n. 2, p. 103-112.

Guimarães B. P., Evaristo R. B. W. & Ghesti G. F. (2021). Prospecção Tecnológica do Lúpulo (*Humulus lupulus* L.) e suas Aplicações com Ênfase no Mercado Cervejeiro Brasileiro. Cadernos De Prospecção, v. 14, n. 3, p. 858-858.

Guzmán-Delgado P., Fernández V., Venturas M., Rodríguez-Calcerrada J. & Gil, L. (2017). Surface properties and physiology of *Ulmus laevis* and *U. minor*

samaras: implications for seed development and dispersal. *Tree physiology*, v. 37, n. 6, p. 815-826.

Haddou S., Loukili E. H., Hbika A., Chahine A. & Hammouti, B. (2022). Phytochemical study using HPLC-UV/GC–MS of different of *Cannabis sativa* L seeds extracts from Morocco. *Materials Today: Proceedings*.

Hardie W. J., O'brien T. P. & Jaudzems V. G. (1996). Morphology, anatomy and development of the pericarp after anthesis in grape, *Vitis vinifera* L. *Australian Journal of Grape and Wine Research*, v. 2, n. 2, p. 97-142.

Haven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. (2001). *Biologia Vegetal*. 6.ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

Jacomassi E., Moscheta I. S. & Machado, S. R. (2010). Morfoanatomia e histoquímica de órgãos reprodutivos de *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *Brazilian Journal of Botany*, v. 33, p. 115-129.

Jin J. J., Yang M. Q., Fritsch P. W., Van Velzen R., Li D. Z. & Yi T. S. (2020). Born migrators: Historical biogeography of the cosmopolitan family Cannabaceae. *Journal of systematics and evolution*, v. 58, n. 4, p. 461-473.

Johansen, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc: London, p 530.

Koutsos E. A., Matson K. D. & Klasing K. C. (2001). Nutrition of birds in the order Psittaciformes: a review. *Journal of Avian Medicine and Surgery*, v. 15, n. 4, p. 257-275.

Kravtsova T. I., Friis, I. & Wilmot-Dear C. M. (2000). Morphology and anatomy of fruits in New World *Boehmeria* in relation to taxonomy. *Kew Bulletin*, p. 43-62.

Kravtsova T. I., Friis I. & Wilmot-Dear C. M. (2003). Morphology and anatomy of fruits in *Pouzolzia* (Urticaceae) in relation to taxonomy. *Kew bulletin*, p. 297-327.

Kravtsova T. I., Moore A., Wilmot-Dear C. M. & Zhinkina N. A. (2020). Comparative carpological study of *Poikilospermum* (Urticaceae) in relation to taxonomy. *Kew Bulletin*, v. 75, n. 1, p. 1-34.

Lima A. A., Alexandre U. C. & Santos J. S. (2021). The use of marijuana (*Cannabis sativa* L.) in the pharmaceutical industry: a review. *Research, Society and Development*, v. 10, n. 12, p. 4610.

Lima E. A., Tölke E. D., da Silva-luz C. L., Demarco D. & Carmello-Guerreiro S. M. (2022). Fruit morphoanatomy of *Astronium* Jacq. and *Myracrodruon* Allemão (Anacardiaceae): taxonomic implications and development of the calycinal wings. *Brazilian Journal of Botany*, v. 45, n. 1, p. 431-447.

Martins M. A. G., Oliveira D. & Trombert M. (2001). Morfo-anatomia e ontogênese do fruto e da semente de *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kuntze (Fabaceae: Faboideae). *Brazilian Journal of Botany*, v. 24, p. 109-121.

Melikian A. P. & Sytnik C. M. (1981). O nekotorykh obshchikh tendentzijakh v evolyutyii i specializatyii plodov. On some general tendencies and specialization of fruits. *Problems of evolutionary morphology and biochemistry in systematics and phylogeny of plants*. Kiev: Naukova Dumka, p. 117-125.

Nakamura A. T. & Oliveira D. M. T. (2005). Morfoanatomia e ontogênese da sâmara de *Pterocarpus violaceus* Vogel (Fabaceae: Faboideae). *Brazilian Journal of Botany*, v. 28, p. 375-387.

Oliveira D. M. T., Siqueira A. C. N. & Nakamura A. T. (2007). Anatomia e ontogênese da sâmara de *Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth. (Leguminosae: Papilionoideae). *Rodriguésia*, v. 58, p. 231-247.

Oyama S. D. O. & Souza L. A. D. (2011). Morphology and anatomy of the developing fruit of *Maclura tinctoria*, Moraceae. *Brazilian Journal of Botany*, v. 34, p. 187-195.

O'Brien T. P., Feder N & McCully M.E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, v. 59, n. 2, p. 368-373.

O'Brien T.P., Feder N., McCully M. E. (1981). *The study of plant structure: principles and selected methods*.

Pearse A. G. E. (1972). *Histochemistry: theoretical and applied*. Vol. 2, 3^a ed.

Prakash N., Bohm L. R. & Maze J. (1979). Developmental anatomy of the achene in *Cannabis*. *Canadian Journal of Botany*, v. 57, n. 11, p. 1243-1251.

Romanov M. S., Bobrov A. V. C., Wijesundara D. S. A. & Romanova E. S. (2011). Pericarp development and fruit structure in borassoid palms (Arecaceae–Coryphoideae–Borasseae). *Annals of Botany*, v. 108, n. 8, p. 1489-1502.

Romanov M. S., Endress P. K., Bobrov A. V. C., Yurmanov A. A. & Romanova E. S. (2018). Fruit structure of Calycanthaceae (Laurales): histology and development. *International Journal of Plant Sciences*, v. 179, n. 8, p. 616-634.

Roth, I. (1977). *Fruits of angiosperms*. 1° ED., Berlin: Gebr. Borntraeger.

Sattarian A. & Maesen V. D. L. (2006). Endocarp morphology of african *Celtis* (celtidaceae/ulmaceae). *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, v. 51, n. 2, p. 389-397.

Souza L. A. & da Rosa, S. M. (2005). Morfo-anatomia do fruto em desenvolvimento de *Sorocea bonplandii* (Baill.) Burger, Lanjow & Boer (Moraceae). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, v. 27, n. 4, p. 423-428.

Souza, L.A. (2006). *Anatomia do fruto e da semente*, 1° ed., UEPG, Rio de Janeiro.

Sytsma K. J., Morawetz J., Pires J. C., Nepokroeff M., Conti E., Zjhra M. & Chase M. W. (2002). Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on rbcL, trnL-F, and ndhF sequences. *American Journal of Botany*, v. 89, n. 9, p. 1531-1546.

Thadeo M., Hampilos K. E. & Stevenson, D. W. (2015). Anatomy of fleshy fruits in the monocots. *American Journal of Botany*, v. 102, n. 11, p. 1757-1779.

Tosif M. M., Najda A., Bains A., Kaushik R., Dhull S. B., Chawla P. & Walasek-Janusz M. (2021). A comprehensive review on plant-derived mucilage: Characterization, functional properties, applications, and its utilization for nanocarrier fabrication. *Polymers*, v. 13, n. 7, p. 1066.

Vidal B. C. (1970). Dichroism in collagen bundles stained with xylydine-Ponceau 2R. *Annales d'Histochemie*, v. 15, n. 4, p. 289-296.

Yang M. Q., Van Velzen R., Bakker F. T., Sattarian A., Li D. Z. & Yi T. S. (2013). Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. *Taxon*, v. 62, n. 3, p. 473-485.

Zarafshar M., Akbarinia M. & Sattarian A. (2010). Endocarp morphology of Iranian *Celtis* (Celtidaceae-Cannabaceae). International Journal of Plant Production, v. 4, n. 1, p. 73-78.