

**CARPOLOGIA DE Couroupita guianensis Aublet (Lecythidaceae)**  
**I — Morfologia e classificação.**

**CARPOLOGY OF Couroupita guianensis Aublet (Lecythidaceae)**  
**I — Morphology and classification**

MARIA MIRANDA SCHOENBERG \*

RECEBIDO EM: 21/06/82  
APROVADO EM: 21/07/82

**INTRODUÇÃO**

O fruto de *Couroupita guianensis* Aublet apresenta nuances estruturais deveras interessantes, tanto do ponto de vista da origem quanto da morfo e histogênese.

Seu estudo ontogenético requer metodologia específica, possibilitando observações corretas e completas, tanto em campo quanto em laboratório.

Observações biométricas, efetuadas no decorrer do desenvolvimento, revelam variações na velocidade de crescimento, tanto no todo quanto em suas partes, esclarecendo as modificações na forma externa e às relações de crescimento das estruturas internas.

As características do fruto maduro estão, indubitavelmente, inferidas na estrutura da flor que lhe dá origem. Partindo das estruturas florais, a polinização e a fecundação desencadeiam mecanismos biológicos destinados a promover a adequação destas estruturas às funções da biofase carpomática. O crescimento do fruto é condicionado a modificações morfológicas e histológicas. Com o estudo das principais etapas do desenvolvimento, conseguem-se melhores condições para a interpretação da natureza de cada parte constituinte do fruto.

A aplicação de um Sistema de Classificação Carpológica deverá permitir tipificar o fruto, tão útil para a Taxinomia como para a Morfologia.

A bibliografia selecionada não deve abranger apenas as descrições desse fruto, mas incluir aquelas de Taxinomia, Carpologia e Morfologia, permitindo a interpretação do fruto dentro do contexto da Botânica de maneira mais ampla.

---

\* Professor Assistente do Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

## MATERIAL E MÉTODOS

Os frutos de *C. guianensis* Aublet estudados provém de árvores cultivadas no Horto Botânico do Museu Nacional do Rio de Janeiro. As observações de morfologia e anatomia basearam-se especificamente em frutos da árvore cuja exsicata se encontra no Herbário da mesma Instituição sob nº R-138,673.

**BIOMETRIA** — Marcaram-se com etiquetas datadas, 220 frutos jovens, em três etapas, devido a sua queda precoce. Destes, o crescimento de apenas oito foi acompanhado, procedendo-se as medidas, com paquímetro, de seus maiores diâmetros, longitudinal e transversal. A princípio, em intervalos de sete dias, pela insignificante variação, aumentou-se o intervalo para dez dias, até o quarto mês; depois, a cada trinta dias. Fez-se uma estimativa média entre os parâmetros, idade e tamanho dos frutos. Em frutos maduros o diâmetro transversal varia desde 12,6 cm até 23,6 cm. Assim, é difícil precisar a idade de um fruto pelo porte. Como quatro frutos, dos oito medidos até a maturidade, pertenciam à mesma árvore e como a diferença de tamanho entre eles era reduzida, aceitou-se a validade dessa estimativa e elegeu-se aquela árvore para os estudos de morfologia e anatomia dos frutos. É necessário esclarecer contudo, que, numa mesma árvore, podem ocorrer frutos de tamanhos diversos. Como, no decorrer destes estudos, o número de observações foi elevado, adquiriu-se alguma experiência para reconhecer quando esta ou aquela modificação ocorria, associando forma e cor.

Procedeu-se à biometria das regiões externas e das estruturas internas do fruto nas etapas do desenvolvimento, consideradas marcantes pelas modificações estruturais. As medidas diferenciais entre as zonas acima e abaixo do anel calicino efetuaram-se ao longo do eixo longitudinal de frutos selecionados.

Para avaliar a relação existente entre o tamanho do fruto e o número das sementes, contaram-se as sementes de doze deles.

**MORFOLOGIA** — Os estudos morfológicos consistiram em observações diretas e sob microscópio estereoscópico, tanto de frutos inteiros como secções longitudinais e transversais, em onze estádios do desenvolvimento. Para a interpretação da morfologia do fruto muito jovem, fez-se necessário construir uma réplica ou modelo em isopor, a partir de cortes em série, de 1 mm de espessura. Os desenhos em câmara clara, foram transferidos para placas de isopor de 10 mm de espessura, que, cortadas e coladas convenientemente, forneceram os modelos, permitindo reconstituir a cavidade e as estruturas internas do fruto.

As ilustrações da morfologia fizeram-se por desenhos esquemáticos e fotomacografias.

**TERMINOLOGIA** — A escolha da terminologia fez-se mediante levantamento bibliográfico e a verificação dos conceitos originais dos termos. Evitaram-se termos dúbios e os desgastados por aplicações incorretas. Preferiram-se termos mais universais e generalizados na carpologia. Sua aplicação

foi orientada segundo os conceitos de origem, topografia, textura, etc.

**TIPIFICAÇÃO** — Para a tipificação e classificação do fruto, fez-se uma análise crítica dos diversos sistemas classificatórios para selecionar aquele que, além de prático, fosse também lógico dentro da pragmática científica e que cumprisse os objetivos de uma classificação natural.

## RESULTADOS

**BIOMETRIA DO FRUTO** — Em *C. guianensis* Aublet, o tamanho do fruto maduro varia entre 12,6 cm e 23,6 cm de diâmetro transversal e de 12,2 cm a 23,4 cm no longitudinal. As médias em 70 frutos maduros são: 17,5 cm de diâmetro transversal e de 17,3 cm de diâmetro longitudinal. Do total, 31 possuem diâmetro longitudinal maior que o transversal mas, em média a diferença é de apenas 0,82 cm; 22 apresentam diâmetro transversal maior que o longitudinal, com diferenciação média de 0,54 cm. Os demais são estéricos.

Grande é o número de frutos que se desprendem nos primeiros estádios de desenvolvimento, atingindo, quanto muito, 4 cm de diâmetro transversal. A abscisão ocorre na articulação com o pedúnculo, o qual permanece no galho florífero. Assim, é possível avaliar o número de flores em cada período fértil.

Pelo constante no quadro nº 1, referente às grandes etapas do desenvolvimento do fruto, embora as medidas não se fizessem num mesmo elemento, e tidas as estimativas como válidas, pode-se ter uma imagem biométrica aceitável. Assim, verifica-se que, enquanto o diâmetro longitudinal cresceu 18,8 cm, o transversal acusa 20,4 cm. A zona acima do anel calicino sofreu um acréscimo de 5,6 cm no seu comprimento, e de 15 cm na zona inferior. O sarcocarpo interno ampliou seu raio em 8,1 cm, e o externo, a sua espessura em apenas 1,2 cm.

Contaram-se as sementes de 12 frutos, verificando-se que existe uma íntima relação entre o tamanho deles e o número das sementes. Há uma média de 187 sementes por fruto.

O tamanho das sementes varia entre 0,95 cm a 1,5 cm em seu maior diâmetro.

**ORIGEM DO FRUTO** — As flores de *C. guianensis* Aublet nascem em galhos especiais, desenvolvidos diretamente do tronco, desde a base até quase o ápice, os quais alternam uma biofase antomática com uma teleomática, com folhas apicais, cuja queda antecede nova fase fértil. A periodicidade é anual e os galhos tornam-se longos, aumentando em diâmetro a partir da região proximal. Com o desenvolvimento de um fruto, cessa sua atividade floral e foliar. O número de flores, para cada galho, varia, mas pode-se contar de 10 a 20 flores em cada período de floração. São pedunculadas e distribuídas alternadamente. Abrem-se, a cada manhã, duas ou três flores por galho no sentido acrópeto, caindo, à tarde, a corola e o androceu, em um único conjunto.

A flor é perígona, arquiclamídea, de perianto hexâmero; cálice com sépalas iguais, corola zigomorfa de simetria bilateral; androceu polistémone,

fortemente zigomorfo e composto de um anel estaminal interno em forma de disco anular que circunda o ovário, cujo ápice permanece livre, uma liguila externa munida de um capuz, em íntima união orgânica com o interno, sobre o qual se curva e cobre inclusive o ovário (Prancha I, fotos 1 e 2).

As sépalas são persistentes, mas a corola e androceu são caducos, caindo aproximadamente 12 horas após a antese, em um único conjunto.

Ovário semi-ínfero, sincárpico, geralmente hexacarpelar, adnato a um hipanto de natureza apendicular — o androperianto. No terço basal, os carpelos delimitam lóculos decorrentes do seu concrecimento central. Aqui a placentação é axial. Nos 2/3 superiores, os carpelos projetam seus septos, em forma de seta, em corte transversal, até o centro, sem contudo haver concrecimento axial, limitando, assim, um único lóculo na porção mediana, onde a placentação é parietal. Os septos, cada qual com duas hemiplacentas, originadas de carpelos vizinhos, são introflexionados. No ápice volta a ser plurilocular. Estilete curto, canal estilar em secção transversal estrelado prolongando-se até o estígrma lobato (Prancha II, fotos 3, 4 e 5).

A polinização é alogâmica, sistema comum nas *Lecythidaceae*. A morfologia do androceu aberto (espaço entre androceu interno e externo), em contraposição a outros gêneros da família que apresentam o mesmo tipo de androceu, permite a entrada livre de insetos (abelhas e vespas).

A partir da polinização, desencadeiam-se os fenômenos de desenvolvimento do ovário, que é a última parte da flor a se formar. As demais atingem sua plena organização funcional para a polinização. O ovário tem seu crescimento sustado até que a progressão do tubo polínico ative substâncias de crescimento. Com a fecundação e formação do endosperma, estas substâncias, em sementes jovens, se difundem destas para as outras partes da flor, persistentes no fruto, que crescem de maneira característica para o gênero. Inicia-se, assim, a fase carpomática.

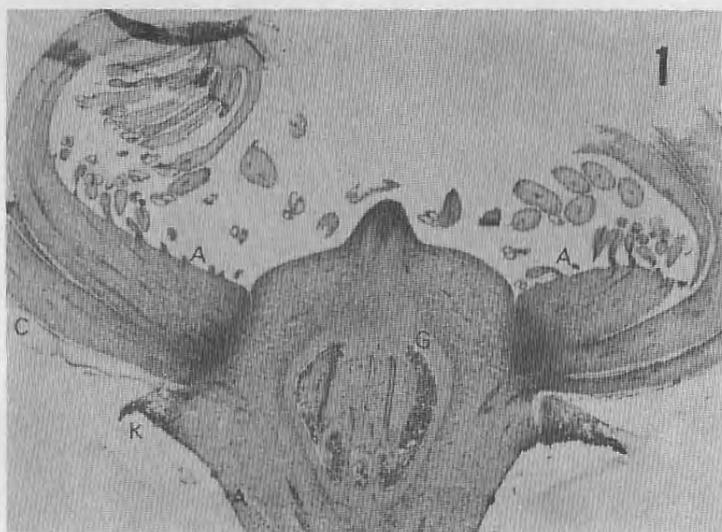
**MORFOGÊNESE DO FRUTO** — Analisando o quadro nº 1, das grandes etapas do desenvolvimento do fruto, verifica-se, entre o 2º e o 7º mês a maior intensidade de crescimento ativo e faz-se acompanhar de modificações na forma, em seus diversos diâmetros que não aumentam nas mesmas proporções, além de modificações estruturais necessárias à execução de suas funções carpomáticas.

**Modificações externas** — Externamente o fruto muito jovem é piriforme e sua epiderme é delgada, verde-acinzentada. Mostra-se com as seguintes regiões distintas, do ápice para a base:

- a) **Zona filostega** — É mamiliforme, de natureza carpelar. No ápice, o estígrma persiste. Próximo ao anel calicino, a faixa de abscisão da corola e androceu é levemente rebaixada devido ao processo de cicatrização (fig. 1).
- b) **Anel calicino** — Caracteriza-se pelos lacíneos do cálice. Correspondente ao maior diâmetro transversal do fruto. Limite superior da adnação do androperianto com o ovário (fig. 1).
- c) **Zona anfistega** — Estende-se a partir do anel calicino para a base. Seu diâmetro transversal vai, progressivamente, diminuindo até a articulação constricta com o pedúnculo. A epiderme é aveludada

Quadro I – Grandes etapas do desenvolvimento do fruto  
MORFOGÊNESE

Estádios de Desenvolvimento	Diâmetros Transversal (D.T.) e Longitudinal (D.L.)	Crescimento diferencial acima e Abaixo do anal Caisino	Crescimento diferencial entre o Sarcocárpio externo e Sarcocárpio interno	MODIFICAÇÕES MORFOLOGICAS	
				Fruto	Sementes
JANEIRO 1 mês	2,2 cm D.T. 1,6 cm D.L.	0,9 cm Acima 1,3 cm Abaixo	1,3 cm S.P.	–	Indiferenciadas, glândulas, húmida, inflada, longa e sinuosa.
FEVEREIRO 2 meses	2,7 cm D.T. 2,3 cm D.L.	1,1 cm Acima 1,6 cm Abaixo	1,8 cm S.P.	–	Aumento do volume dos septos e placenta. Concreção entre a placenta e o fruto.
MARÇO 3 meses	4,0 cm D.T. 3,0 cm D.L.	1,4 cm Acima 2,6 cm Abaixo	2,5 cm S.P.	–	Desenvolvimento de 6 glândulas mucilaginosas acima do fruto e 1 abaixo dos focais em cada extremidade.
ABRIL 4 meses	8,5 cm D.T. 7,0 cm D.L.	3,0 cm Acima 5,5 cm Abaixo	5,9 cm S.P.	–	Concreção cateniforme, lâminas separadas, evitando a reabsorção das placenta. Evidente anel calcário constante na borda do fruto.
MAIO 5 meses	12,0 cm D.T. 11,0 cm D.L.	4,5 cm Acima 7,5 cm Abaixo	1,5 cm S.E. 7,6 cm S.I.	0,2 cm	Diferenciação do putâmen, aparece como uma faixa branca em seção transversal do fruto.
JUNHO 6 meses JULHO 7 meses	14,2 cm D.T. 13,6 cm D.L. 16,0 cm D.T. 15,5 cm D.L.	5,1 cm Acima 9,1 cm Abaixo 5,5 cm Acima 10,0 cm Abaixo	2,0 cm S.E. 9,2 cm S.I. 2,0 cm S.E. 11,0 cm S.I.,	0,2 cm 0,2 cm	Não oferece resistência ao corte. Sem diferenciações morfológicas significativas.
OUTUBRO 10 meses	19,0 cm D.T. 19,0 cm D.L.	6,0 cm Acima 13,0 cm Abaixo	1,4 cm S.E. 15,6 cm S.I.	0,3 cm	Concreção castanha de tonalidade laranja, com linhas mais claras, em seção transversal do fruto.
DEZEMBRO 12 meses	20,5 cm D.T. 20,5 cm D.L.	6,0 cm Acima 14,5 cm Abaixo	1,4 cm S.E. 17,2 cm S.I.	0,3 cm	Evidenciação de grânulos, mais duros no sarcocárpio interno, em seção transversal do fruto. Putâmen oferecendo resistência ao corte.
FEVEREIRO 14 meses	20,8 cm D.T. 20,8 cm D.L.	6,2 cm Acima 15,3 cm Abaixo	1,4 cm S.E. 17,2 cm S.I.	0,4 cm	Todo o fruto bastante duro, resistente, ao corte. Putâmen seco e subabdômico.
MARÇO 15 meses	21,0 cm D.T. 21,0 cm D.L.	6,5 cm Acima 16,3 cm Abaixo	1,5 cm S.E. 17,2 cm S.I.	–	Concreção castanho-avermelhada, finamente granulosa, coriácea. Amdedimento dos tecidos, queda do fruto para atração na zona de articulação com o pedunculo. Concreção castanha, não oferecendo resistência ao corte. Sarcocárpio externo pastoso e homogêneo. Putâmen seco, podendo quebrar-se na queda do fruto. Sarcocárpio interno pastoso, porém mais fluido e abundantemente granulado, cujos grânulos diminuem do centro para a periferia.

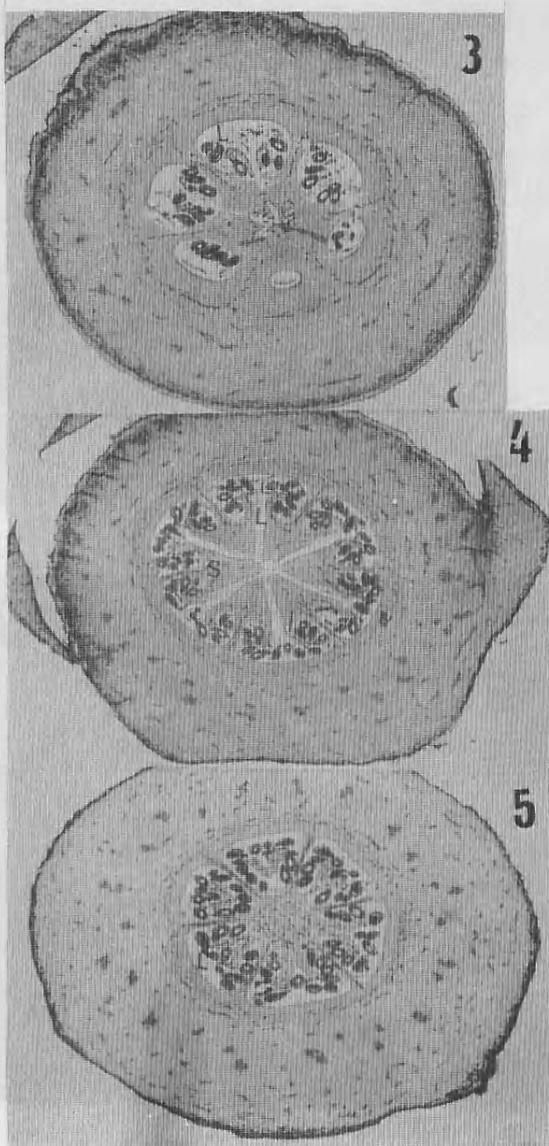


1



2

PRANCHA I — Características do antoma. Foto 1, botão floral em secção longitudinal (K — cálice; C — corola; A — androceu, anel estaminal; A' — androceu, lígula e capuz). Foto 2, flor.



PRANCHA II — Fruto com 15 dias, secção transversal. Foto 3, ápice do ovário. Foto 4, porção mediana do ovário, com placentação parietal. Foto 5, base do ovário, com placentação axial. (L — lóculo, CE — canal estilar). (6X).

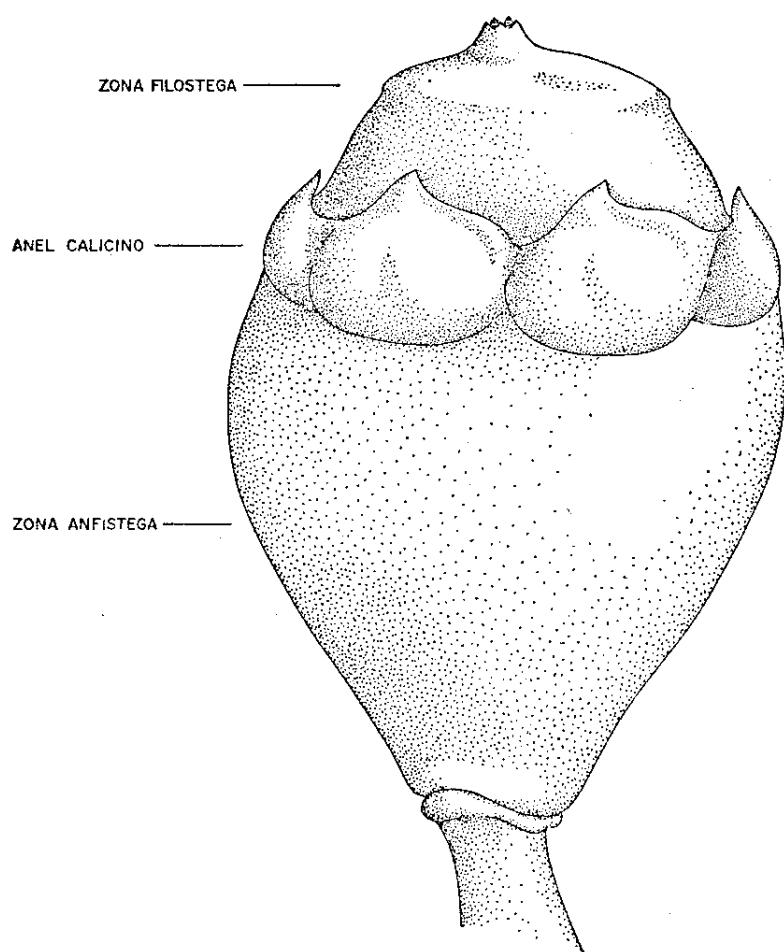


FIG. 1 — Características externas do fruto jovem.

pela abundância de tricomas. Sua natureza é carpelar e androperianática (fig. 1).

Durante a maturação, o fruto passa de piriforme a globóide. A epiderme de verde-acinzentada, velutinosa e delgada, transforma-se em córtice de cor castanha, granulosa e resistente ao corte nos últimos estádios da maturação; na maturidade mostra-se coriácea, castanho-avermelhada, podendo romper-se ao cair o fruto.

O estíigma fenecido fica levemente depresso e a faixa de abscisão da corola e androceu torna-se cada vez menos distinta, enquanto a zona filostega torna-se quase homogênea em seu exterior.

O anel calicino permanece até a maturidade do fruto e os resíduos dos lacíneos sepalares se distanciam consideravelmente.

A zona anfistega é a que apresenta maior desenvolvimento, responsável pela forma globóide do fruto. Há um crescimento do pedúnculo, em diâmetro e comprimento, proporcional ao volume do fruto. A queda deste se dá pelo amolecimento de seus tecidos o que não ocorre com o pedúnculo, que permanece na planta mãe.

**Modificações internas** — Quando muito jovem, a estrutura interna do fruto não difere daquela descrita para a flor (fig. 2). Nas primeiras etapas da maturação, a atividade de crescimento é principalmente interna, daí não se manifestar um aumento significante de volume, a não ser a partir do 2º mês. A proliferação dos tecidos localiza-se principalmente nas paredes internas dos carpelos, nos septos e placenta, preenchendo os lóculos. Inicia-se pelo concrescimento centrípeto das paredes placentárias contíguas; depois pela adnação de placenta e septos e, finalmente, com as paredes internas dos carpelos (Prancha III, fotos 6 e 7). Organiza-se, assim, um sarcocarpo primordial, contínuo, que deixa cavidades individuais às sementes (Prancha IV, foto 8).

A partir do 2º mês, aproximadamente, evidenciam-se: uma glândula mucilaginosa no centro basal do fruto, logo abaixo dos lóculos e, acima dos lóculos, tantas glândulas quantos sejam os carpelos (Prancha V, fotos 9 e 10).

A diferenciação morfológica do sarcocarpo em externo e interno se dá por ocasião das primeiras manifestações do putâmen, aproximadamente no 6º mês. A princípio, apenas como faixa de tonalidade mais clara, ainda sem endurecimento.

O sarcocarpo externo permanece homogêneo enquanto o interno apresenta granulações mais claras, embora da mesma consistência; isso ocorre a partir do 10º mês, quando também se destacam as linhas de sutura dos carpelos.

Aproximadamente no 10º mês de desenvolvimento, o putâmen torna-se duro e perfeitamente diferenciado como tal.

O crescimento do sarcocarpo interno, em volume, é marcadamente maior que o do externo; este, porém, acompanha-o aumentando sua extensão.

Nas últimas fases da maturação o fruto é muito duro, resistindo ao corte. Com a maturidade, os tecidos carnosos amolecem, com exceção do

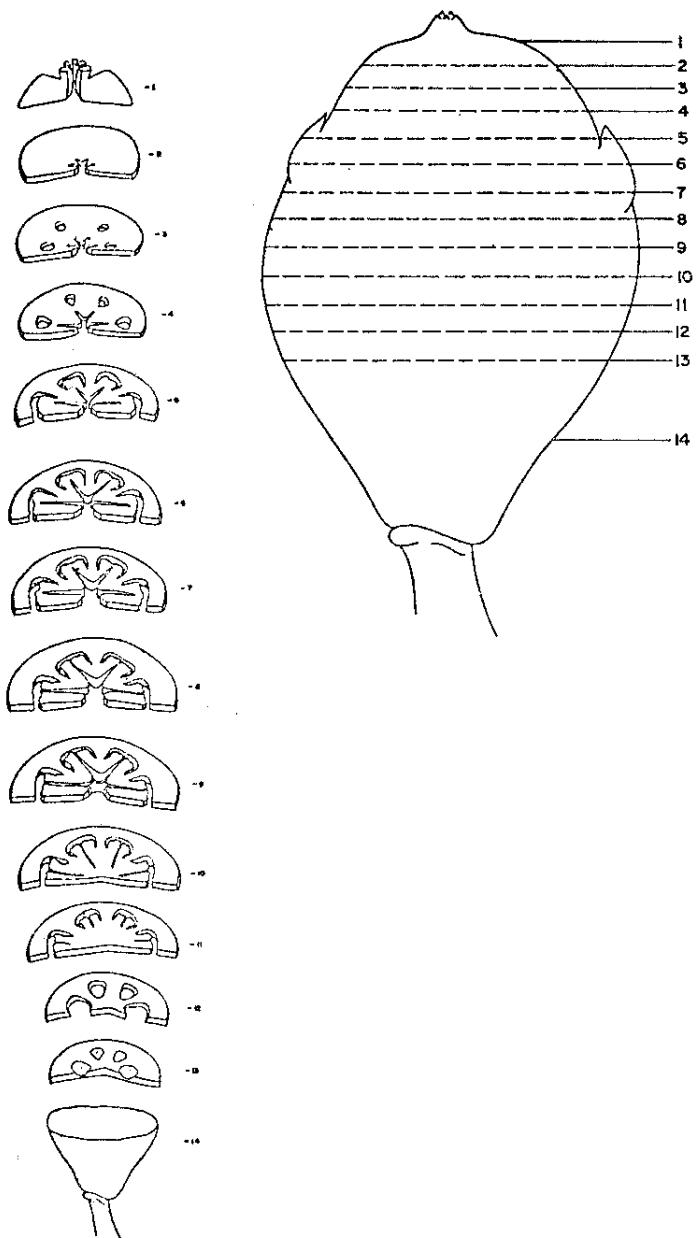
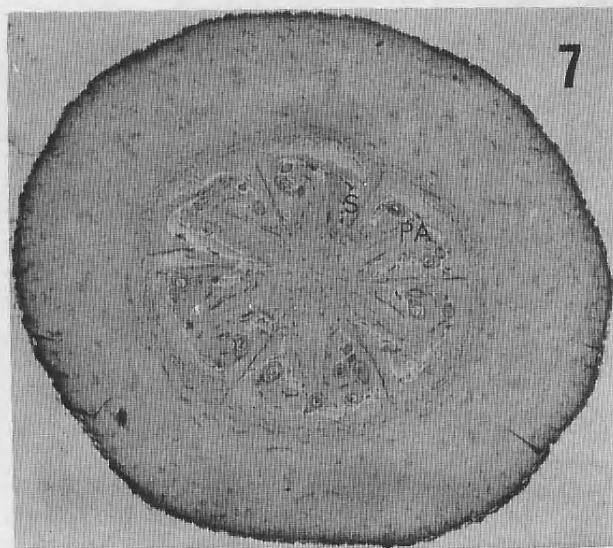
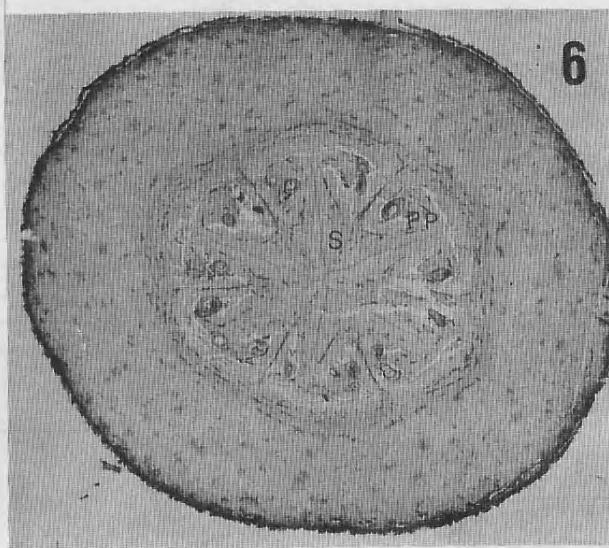
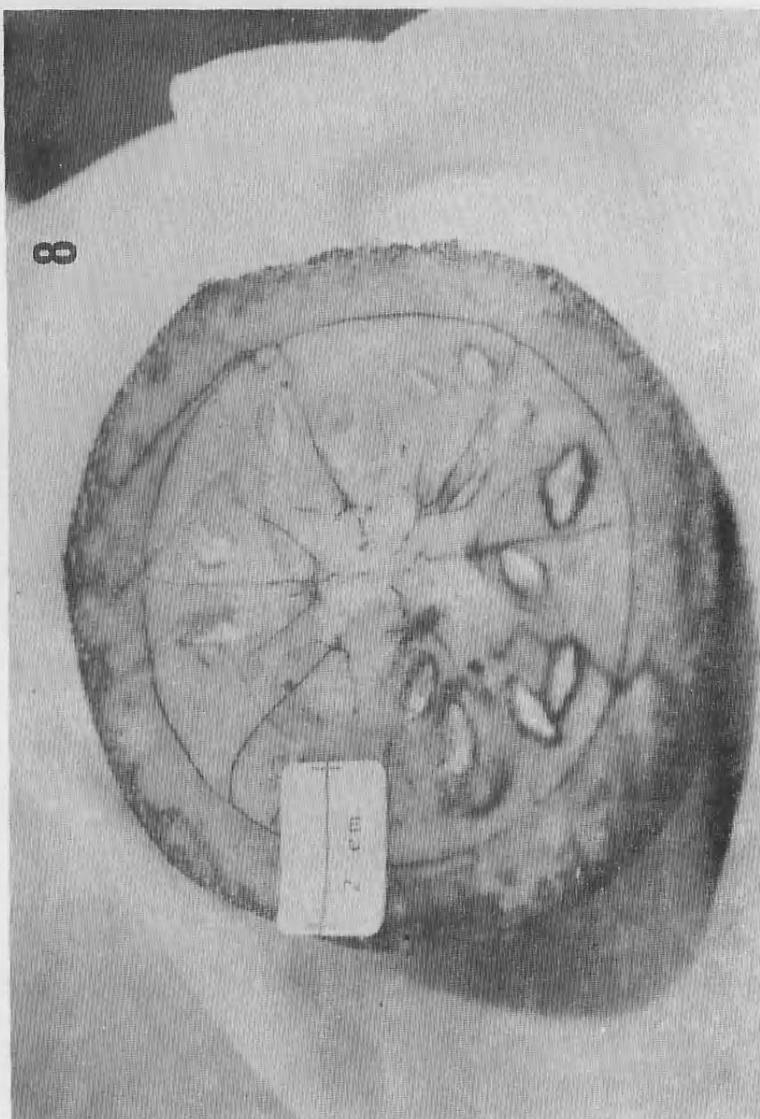


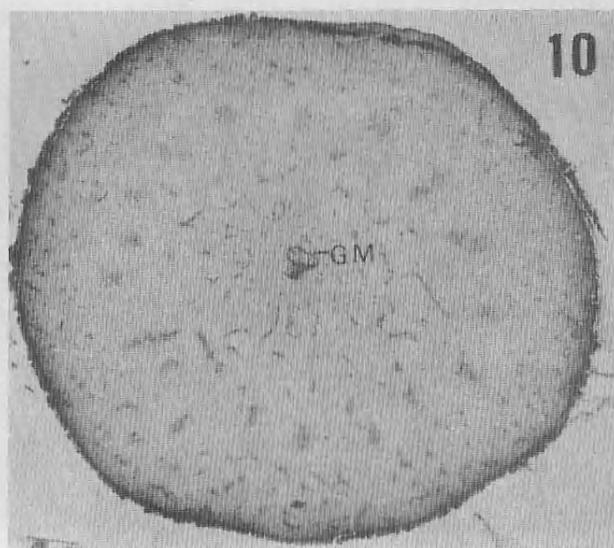
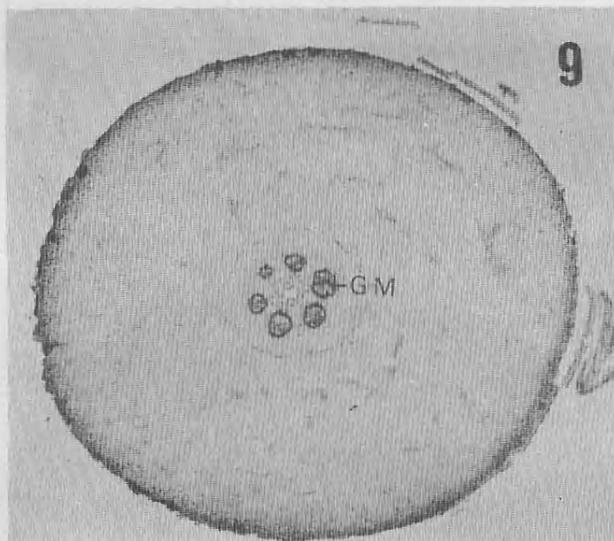
FIG. 2 — Cortes do fruto muito jovem mostrando a placentação, loculação e canal estilar.



PRANCHA III — Fruto com 60 dias, secção transversal, proliferação dos tecidos dos septos Sp e placenta PA para preenchimento dos lóculos. Foto 6, porção mediana do ovário. Foto 7, base do ovário. (3,5X).



PRANCHA IV — Fruto com 5 meses. Foto 8, secção transversal, completo preenchimento dos lóculos.



PRANCHA V — Fruto com 60 dias, secção transversal, glândulas mucilaginosas GM.  
Foto 9, acima dos lóculos (6,6X). Foto 10, abaixo dos lóculos (4,5X).

putâmen e dos grânulos (caliônios).

**MORFOGÊNESE DA SEMENTE** — As sementes, a princípio são pequenas, tenras, glabras, livres nos lóculos, apenas ligadas às placenta pelos longos funículos (Prancha II, fotos 3, 4 e 5). Com o progressivo desenvolvimento dos funículos, placenta e septos, que, adnados, preenchem os lóculos, as sementes passam a ocupar cavidades restritas no sarcocarpo interno (Prancha III, fotos 6 e 7; Prancha IV, foto 8). No decorrer da maturação as sementes aumentam consideravelmente seu volume. Por toda a superfície emitem longos tricomas para dentro do sarcocarpo interno e intimamente ligam-se a ele nos últimos estádios da maturação.

Nas fases finais do desenvolvimento, a testa torna-se resistente na região próxima ao embrião enquanto os tricomas permanecem vilosos e maiores (Prancha VII, foto 13A).

O desenvolvimento do embrião é tardio, porém rápido. Organizam-se os cotilédones amplos, foliáceos e profundamente plicados; o hipocôtilo curvo alonga-se e o epicôtilo permanece curto.

Na maturidade, com o amolecimento do sarcocarpo, a semente é facilmente destacável, deixando nele uma cavidade bastante evidente (Prancha VII, foto 14).

**CARACTERIZAÇÃO E TIPIFICAÇÃO DO FRUTO E SEMENTE** — Em plena maturidade o fruto é globóide, de cor castanho-avermelhada, com superfície finamente granulada (Prancha VI, foto 11). O estegosperma constitui-se de uma zona filostega superior encimada pelo estíigma persistente, levemente depresso e uma zona anfistega inferior, mutuamente limitadas pelo anel calicino. Na base, uma depressão circular marca a abscisão na articulação com o pedúnculo (Prancha VI, foto 11, fig. 3A).

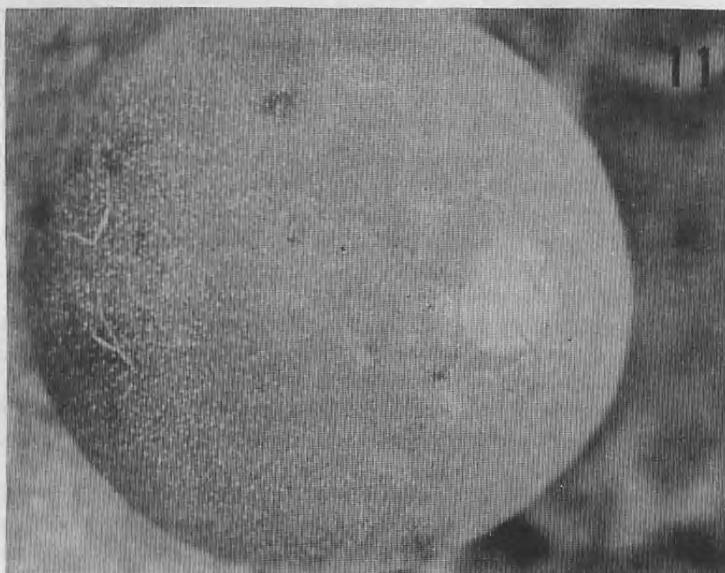
Estruturalmente é constituído pela corteza coriácea; sarcocarpo externo, pastoso, homogêneo; putâmen delgado, duro e quebradiço (Prancha VI, foto 12) que contém o sarcocarpo interno, pastoso, porém mais fluido e intensamente granuloso. Este último é de cor amarelada e, retirado do putâmen, separa-se em gomos pelas linhas centrais dos primitivos septos. Tais gomos expõem em suas faces, superfície fibrosa amolecida (Prancha VII, foto 14; fig. 3B e C).

O fruto maduro desprende-se da árvore, produzindo forte ruído ao chocar-se com o solo, podendo ou não se fraturar. Expostos ao ar, os sarcocarpos externo e interno tornam-se cor-de-vinho, exalando odor fortemente acre e desagradável.

Em poucas horas, acha-se totalmente infestado por insetos que nele se desenvolvem e o consomem. À noite, é também visitado por ratos.

As sementes são lenticulares, cobertas por uma pasta pegajosa, castanho-escura, proveniente dos tricomas e substâncias do sarcocarpo interno, liquefeito em torno da semente, quando o fruto está plenamente maduro (Prancha VII, foto 13B). A testa, por debaixo desta cobertura, é coriácea e permite rápida germinação do embrião com desdobramento dos cotilédones foliáceos e plicados (fig. 3D).

Sendo o fruto originado de uma flor plurigamocarpelar, indeísciente carnoso, com putâmen que contém sarcocarpo interno multispermado, clas-

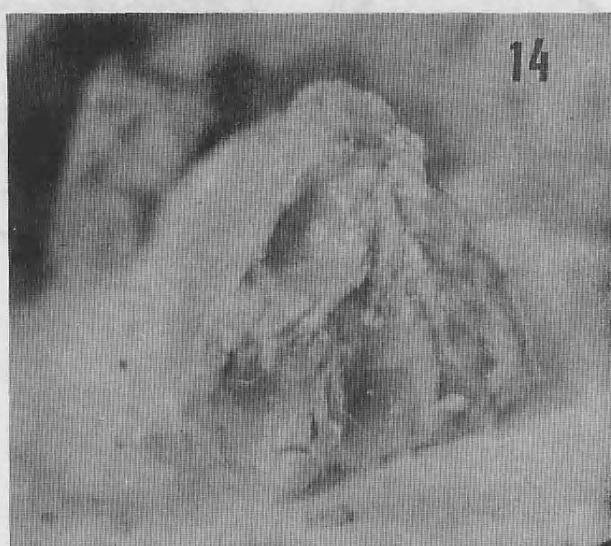
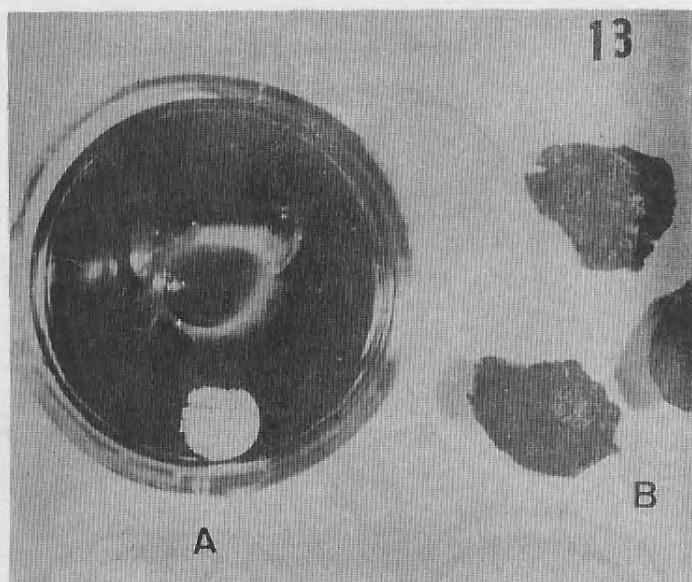


11



12

PRANCHA VI — Fruto maduro. Foto 11, fruto inteiro mostrando a cicatriz de abscisão na base e corte granulosa. Foto 12, putamen, região apical.



PRANCHA VII – Foto 13, sementes em plena maturidade, A – semente lavada mostrando vilosidade e embrião antes da germinação; B – sementes ao natural com substância do sarcocarpo interno mascarando a vilosidade. Foto 14, gorno do sarcocarpo interno partido, em plena maturidade do fruto, mostrando onde estava aninhada a semente.

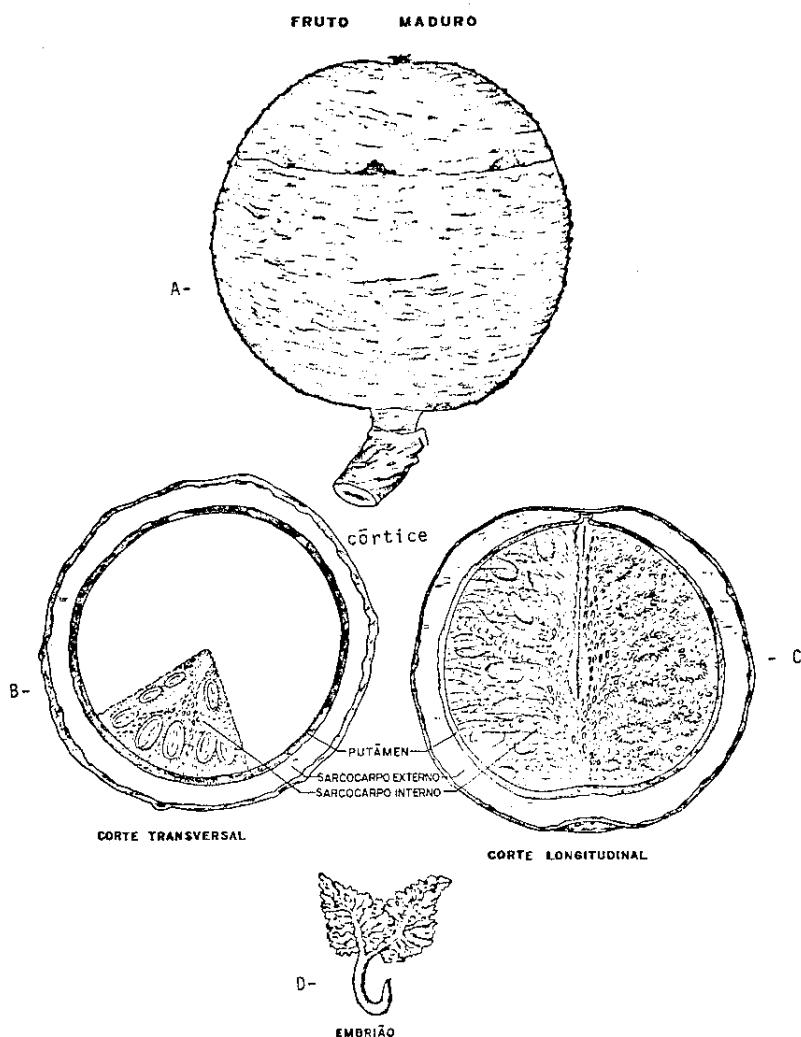


FIG. 3 – Fruto maduro. A – fruto inteiro no fim da maturação. B – um gomo na maturidade do fruto, no interior do putâmen. C – à esquerda, fibras que separam os gomos e à direita sem as mesmas, abundância de caliônios na região central. D – embrião com hipocôtilo-radícula longa e curva, cotilédones foliáceos e plicados.

sifica-se como: EUCARPO, DRUPÓIDE, DRUPÁCEO, DRUPISARCÍDIO.

A semente apresenta embrião axial de cotilédones foliáceos e plicados, classifica-se como: AXIAL, FOLIADA, DOBRADA.

## DISCUSSÃO

**TERMINOLOGIA E CLASSIFICAÇÃO** — Para a tipificação do fruto de *C. guianensis* Aublet, fez-se uma análise crítica de trabalhos carpológicos para selecionar uma terminologia mais adequada e um sistema de classificação mais eficiente e prático.

Em carpologia, a terminologia e classificação constituem problemas cruciais. Muitas obras de Morfologia, Anatomia e Taxinomia salientam tais problemas, como WETTSTEIN (70), LAWRENCE (36), EAMES (16), ESAU (20), mas deixam a solução para os especialistas. Os carpólogos sentem esta deficiência e cada qual faz sua proposição, como KNOLL (34), WINKLER (71 e 72), EGLER (18), LEVINA (38), KADEN & KIRPICZNIKOV (33), PYJL (58) e outros, sem contudo apresentarem soluções de aplicação universal.

O estudo do fruto de *C. guianensis* Aublet põe em destaque esses problemas. Em se tratando de fruto proveniente de flor de ovário semi-ínfero, a primeira dificuldade é a terminologia adequada à parede do mesmo. A maioria das obras de Carpologia, Morfolofia e Anatomia vegetal, usa o termo **pericarpo**, conceituado originalmente por RICHARD como "parede do ovário desenvolvido após a fecundação" — GAERTNER (25); GRAY (26); ENGLER (19); EAMES & MAC DANIELS (17), ULRICH (68); EAMES (16); FAHN (22). Entretanto, usam-no indiscriminadamente, tanto para frutos provenientes de flores de ovário súpero quanto ínfero. Muitos deles aceitam que, também, outras partes da flor participam do fruto. FIRBAS (23) e FONT QUER (24) generalizam o uso de tal termo para a parede do fruto de qualquer natureza. ESAU (20) comenta: "não existe um termo apropriado para designar a estrutura composta, que consta de pericarpo e partes acessórias".

Essa situação, provavelmente, seja decorrente da conceituação de fruto como, "ovário desenvolvido após a fecundação", bastante antiga, mas que permanece, apesar de muitos autores sugerirem a necessidade de torná-la mais abrangente. JANCHEN (32) e FIRBAS (23) concordam em conceituar fruto como "recipiente que envolve a semente". KNOLL (34) propõe que se conceitue o fruto como a "flor na maturidade da semente", conceituação aceita por TROLL (67), EAMES (16) e ROTH (60). Para HERTEL (30) o fruto é "o antoma em estádio de maturidade da semente". Tal conceituação permitiu a esse autor generalizar o termo **estegosperma** para a parede do fruto, particularizando os termos: **filostego** para a parede do fruto proveniente de flores de ovário súpero e **anfistego** para aqueles de ovário ínfero. Para a parede extra carpelar dos anfistegos, de natureza apendicular, particularizou-se o termo **androperianto**, já anteriormente usado por EGLER (18), que se aplica ao fruto de *C. guianensis* Aublet.

Conceituam-se os termos **epicarpo**, **endocarpo** de RICHARD e **meso-**

**carpo** de CAFFIN, com base na respectiva **origem** da epiderme externa, epiderme interna e mesófilo da folha carpelar — ULRICH (68). O termo exocarpo é empregado como sinônimo de epicarpo em frutos drupáceos — GRAY (26) e ROTH (60). **Sarcocarpo e esclerocarpo**, também de RICHARD, confundem-se com os primeiros, embora sua conceituação se baseie na **consistência** da parede do fruto — ROTH (60).

Basta consultar algumas obras como GUIBOURT (27), GRAY (26), ENGLER (19), GUSULEAC (28), EAMES & MAC DANIELS (17), e outros para constatar-se a afirmação.

Os termos acima são apropriados e úteis quando empregados adequadamente. ULRICH (68) usa os termos epicarpo, mesocarpo e endocarpo quando se refere à natureza de cada um na histogênese, e pericarpo, apenas quando os frutos são provenientes de flores de ovário súpero, portanto às paredes do ovário. Isso sugere que se empreguem tais termos apenas quando se faz uma análise histogênica do fruto. Para FAHN (22), a divisão do estegosperma, nestas camadas, é somente uma conveniência para facilitar a descrição anatômica. Desta forma, são termos empregáveis em estudos histogênicos, que possibilitem determinar sua origem, não sendo recomendável usá-los com conotação topográfica como faz ROTH (60).

São bastante convenientes, para as descrições morfológicas, os termos **sarcocarpo e esclerocarpo**, de RICHARD apud ULRICH (68), referindo-se à consistência. Também o são os termos **córtice** para casca esclerosada (ou **cutícula** para as delgadas), e **putâmen** para caroço, com conotação topográfica, já empregados por GAERTNER (25).

Sobre tal base usou-se, para o fruto de *C. guianensis* Aublet, os termos córtice, sarcocarpo externo, putâmen e sarcocarpo interno nas descrições morfológicas, reservando-se para a histogênese os termos epicarpo, mesocarpo e endocarpo (parte II deste trabalho). Evitou-se o termo pericarpo pelo seu desgaste e elegeu-se os termos estegosperma para generalizar a parede do fruto quando sua natureza não é determinada; filostego, quando sua natureza é apenas carpelar; anfistego, quando a parede do fruto é constituída pelo ovário e partes acessórias.

Na elaboração de qualquer sistema de classificação biológica, deve-se pressupor uma "coordenação hierárquica dos elementos em um esquema lógico e metódico, segundo o princípio de subordinação dos caracteres. É um produto da inteligência humana derivada da necessidade de compreender a natureza o mais próximo da realidade" — BUARQUE DE HOLANDA (5). Somente um estudo dos princípios fundamentais que norteiam essa classificação podem orientar a melhor consecução dela, sempre com base comum para os aspectos da lógica e pragmática das atividades científicas. Assim, uma classificação carpológica, tanto quanto a classificação dos vegetais "sensu lato", deve partir de sua filosofia de trabalho. Em carpologia, seus aspectos de lógica e pragmática devem estar baseados na Botânica, principalmente, e devem fornecer quanto receber subsídios da Taxinomia, Morfologia, Anatomia, Ecologia e, se possível, da Bioquímica ou outros campos da Botânica.

Tanto quanto na Taxinomia, na Carpologia a classificação deve ser na-

tural. Não necessariamente filogenética, como propõem WINKLER (71), MCLEAN & IVELEY (43), LEVINA (38), PYJL (59), uma vez que nem mesmo a Taxinomia tem condições de fazê-lo – HEYWOOD (31). A classificação carpológica deve utilizar os caracteres e atribuições dos frutos apoiando-se na correlação e coerência dos caracteres, inclusive os filogenéticos, sendo por isso proveitosa tanto para a Carpologia quanto para a Morfologia, Anatomia e Taxinomia. Para a filogenia dos frutos, a escolha dos caracteres é assunto de testes e experiências, discussões e acordos.

Para a classificação dos frutos, foi eleito o sistema de HERTEL (30), que cumpre os objetivos de uma classificação carpológica natural, considerando tão lógico e dentro da pragmática científica quanto os de alguns outros autores estrangeiros. A hierarquização jamais se prende à Taxinomia; traduz, de certo modo e adequadamente processada, a filogenia das frutescências. Permite o enquadramento de grande número de frutos e está em aberto para a criação de novos gêneros de frutescências. Portanto, abre campo para trabalhos de carpologia, principalmente de frutos tropicais que, geralmente, não encontram, nas classificações embasadas em frutos de áreas temperadas, uma tipificação adequada.

**BIOMETRIA** – Estudos biométricos são importantes em morfogênese para avaliar em que proporções as estruturas progredem, sugerem questões e trazem respostas.

A avaliação das medidas dos frutos e sementes, quanto ao número dessas, fornece uma justa visão da realidade.

Na bibliografia, o tamanho dos frutos de **C. guianensis** Aublet, foi avaliado apropriadamente por POINTEAU (51) como variando entre 10 e 20 cm. Não apresentou o mesmo resultado neste trabalho, onde o número de frutos medidos foi elevado, mas deixou clara a variabilidade no tamanho do fruto. THOMPSON (66) e RIZZINI & MORS (59) dão, para o tamanho do fruto, 20 cm, aproximando-se da média que foi de 17,5 cm; não apresentam, porém, as máximas e mínimas que são muito importantes na caracterização do fruto. A forma quase esférica, pode ser demonstrada, com as medidas diferenciais entre o diâmetro transversal e longitudinal. EYMA (21) avaliou a altura do anel calicino entre 1/4 a 1/5 abaixo do ápice; as medidas feitas no presente trabalho situam-no aproximadamente a 1/3 abaixo do ápice. Como aquele autor não esclarece o método das medições, é possível que aí esteja a causa da diferença. Estas medidas, quando feitas no decorrer da maturação, permitiram demonstrar que a zona inferior ao anel calicino tem maior desenvolvimento em relação à superior (Quadro 1).

As medidas diferenciais entre sarcocarpo interno e externo, durante o desenvolvimento do fruto, deixam patente o acentuado aumento, em volume, do primeiro e, em extensão, do segundo (Quadro II).

Quanto ao número de sementes, DE CANDOLLE (11), BAILLON (2) e LEMÉE (37) apenas registraram um “grande número”. MIERIS (44) e PITTIER (49 e 50) citam como 30-40, quando na realidade a média do número de sementes nos frutos é de 187, podendo variar de 82, em frutos menores, a 291 em frutos maiores.

O tamanho das sementes, para CORNER (9), é de 12 mm em seu

maior diâmetro, com o que se concorda plenamente como tamanho médio. Entretanto, ele pode variar entre 9 mm a 15 mm, em função do tamanho do fruto; para os menores a média do tamanho das sementes é de 11,2 mm e para os maiores é de 12,7 mm – SCHOENBERG (64).

Quando, numa árvore, ocorre elevado número de frutos, seu tamanho médio é menor. Acredita-se tratar de frutos provenientes de flores fecundadas em uma mesma época favorável à polinização. Havendo uma concorrência, pelo elevado número de flores e menor número de rudimentos seminais fecundados, resultará, em consequência, um menor número de sementes por fruto. Além disso, o elevado número de frutos, em um vegetal, determina a competição por uma quantidade de substâncias nutritivas – ULRICH (68), o que implica num menor fornecimento destas substâncias por fruto.

PRANCE & MORI (54), relacionam o grande tamanho dos frutos de *Lecythis ampla* Miers e *Bartholettia excelsa* Humb. & Bonpl. ao longo período de maturação, 12 a 14 meses. Pode-se extrapolar esses dados para os frutos de *C. guianensis* Aublet uma vez que seu período de maturação pode ultrapassar 14 meses. Observações demonstraram tal fato, impedindo a queda de alguns frutos que continuaram seu crescimento.

A possível causa da queda precoce dos frutos pode ter sua origem na polinização. Segundo MANGENOT (40) e CORNER (8), caso esta não ocorra, a flor cai, sem que haja gastos de nutrientes que seriam utilizados no desenvolvimento dos frutos de flores polinizadas. Em ULRICH (68) é demonstrado que o tubo polínico ativa substâncias de crescimento em sementes jovens que, por sua vez, estimulam o crescimento do ovário e outras partes florais envolvidas na estrutura carpológica, dados também confirmados por McLEAN & IVERMEY (43), CORNER (8) e ROTH (60).

Em *C. guianensis* Aublet, foi evidenciada a relação existente entre o número de sementes e o tamanho do fruto SCHOENBERG (64). É de se presumir, associando todos esses fatos que, se a polinização é reduzida e o número de rudimentos seminais fecundados é baixo, o fruto cai tanto mais cedo quanto menor for a polinização.

MORI *et alii* (46) correlacionam o sucesso da polinização em *Lecythidaceae* com os seguintes fatores: ocupação de diferentes habitats, ocupação de diferentes estratos na floresta; diferenças fenológicas entre as várias espécies; estratégia de floração; restrição mecânica para seleção de polinizadores que, em *Lecythidaceae* reside no tipo de androceu, produção de pólen e néctar, fator compensatório para o polinizador. Estes autores concluem que a competição por polinizadores é reduzida para as diferenças interespécificas no habitat. Para *C. guianensis* Aublet, infelizmente, não se tem dados sobre seu habitat natural nem a relação de porte desta árvore em relação às demais que lhe são associadas na floresta. Quanto à fenologia, verifica-se que a floração perdura todo o ano, apresentando um "máximo" entre os meses de agosto e março. Flores em abundância mas de pouca duração é sua estratégia de floração. Dita "floração em massa" e que ocorre comumente na periferia da copa da árvore – MORI *et alii* (46), o que não é o caso de *C. guianensis* Aublet na qual as flores posicionam-se justamente abaixo da copa, em galhos especiais que partem do tronco. A característica

estrutural do androceu, tipicamente zigomorfa constitui-se de um anel estaminal, uma lígula e um capuz que cobre o referido anel e o ápice do ovário. Difere do androceu do mesmo tipo, em outros gêneros, por se apresentar como estrutura aberta (espaço entre o capuz e o anel estaminal), não restringindo a entrada de insetos polinizadores. Quanto a produção de pólen, é abundante, mas não se obtiveram dados sobre a produção de néctar, para se avaliar o grau de atração dos polinizadores.

Como as observações foram feitas em indivíduos cultivados, uma série de fatores pode estar interferindo: novos polinizadores, provavelmente poliléticos, e elevado número de indivíduos da mesma espécie em uma área restrita, podem reduzir a polinização; o novo habitat pode não ser favorável tanto no fornecimento de água, no tipo de solo quanto no clima; a estratégia de floração pode não estar condizente com o novo polinizador.

MORI & KALLUNKI (45), para *Gustavia superba*, indicam a maturidade dos frutos entre os meses de maio e julho, estação seca na região central do Panamá, onde foram feitas as observações. Coincide com a época de maturação dos frutos em questão, observados para este trabalho. Os autores sugerem a provável correlação entre a maior ou menor produção de frutos com as modificações climáticas. Ocorrendo a floração logo após a queda das folhas, haverá, portanto, uma competição entre o desenvolvimento das novas folhas e frutos; como a competição é fotossintética, aquelas se desenvolvem em detrimento destes. Em *C. guianensis* Aublet, observou-se que a queda das folhas ocorre duas vezes por ano, mas a época da queda varia de indivíduo para indivíduo. Portanto, indica ser mais um fenômeno fisiológico intrínseco que resultante de variação climática. Poderia residir, aqui, a provável causa da queda de frutos jovens?

Uma verdade, porém, é patente: todas estas informações só serão passíveis de avaliação quando comparadas com os dados tomados em indivíduos no seu habitat natural.

Como se pode notar, o estudo do fruto, muitas vezes, implica na obtenção de uma série de informações, principalmente da biologia floral.

ORIGEM DO FRUTO — No estudo ontogenético do fruto é imprescindível que as partes florais, que dão origem ao mesmo, sejam corretamente interpretadas.

No caso de *C. guianensis* Aublet, as interpretações da natureza do hipanto, estruturação do ovário e placentaçao são controvertidas e, muitas vezes, incorretas.

Quanto à natureza do hipanto, a maioria dos autores limita-se a aceitar o ovário como ínfero, sem contudo esclarecer a natureza da parede extra carpelar. BAILLON (2) e THOMPSON (66) aceitam-no como receptacular, enquanto AUBLET (1), DESCOURTILZ (12) e BERG (4) como proveniente do cálice. Os estudos sobre a natureza dos ovários ínferos, embora já iniciados por VAN TIEGHEM (69) e outros, só foram amplamente discutidos por DOUGLAS (13 e 14), EAMES & MAC DANIELS (17) e PURI (55), portanto posteriores àquelas publicações acima citadas, dificultando a correta interpretação dessas estruturas por aqueles autores. Isto se demonstra por trabalhos mais recentes, como por exemplo, SCANAVACCA (61) no qual a

natureza do hipanto, em **C. guianensis** Aublet, é corretamente interpretada como apendicular, ainda que considere o ovário como ínfero, quando é semi-ínfero (comprovado na parte II deste estudo).

No que diz respeito à estruturação do ovário e tipo de placentação, CRUGER (10) esclarece que os carpelos sincápicos apresentam concrecimento axial apenas na base do ovário, e que a placentação é parietal, radizada, lamelar, tendo margens ovulíferas introflexionadas para a cavidade dos lóculos, dividindo a cavidade axial. Descrição próxima da realidade apesar de não considerar a placentação axial da base e referir-se apenas a lóculos, quando existe um único lóculo na porção mediana ao qual o autor chama de cavidade axial.

MIERS (44), aceita a descrição de CRUGER (10) mas contesta a interpretação. Em sua versão, indica a presença de um eixo placentário ordinário e, através dele, o estilete oco estende seu canal até o ponto onde as placenta se ramificam, na cavidade dos lóculos, dividindo a coluna central, que inferiormente é compacta. Essa idéia foi aceita por THOMPSON (66) que ainda cita os septos carpelares como projetados até o centro e concrecidos até a base. Estas últimas interpretações de um eixo central perfurado, trazem problemas aos autores na interpretação da não deiscência do fruto, conforme abordar-se-á mais adiante.

Segundo PURI (56), os tipos de placentação axial e parietal ocorrem em gineceu multicarpelar e sincárpico. Quando a placentação é axial, o gineceu é multilocular e as placenta se dispõem nas margens fundidas de cada um dos carpelos; quando parietal, o gineceu é unilocular e as placenta se dispõem nas margens fundidas de carpelos diferentes. Os feixes carpelares ventrais, em ovário de placentação axial, têm posição inversa, isto é, xilema para fora e floema para o centro enquanto na placentação parietal têm posição normal de xilema e floema. Em **C. guianensis** Aublet, o ovário é multilocular na base, com placentação axial, passa ao tipo unilocular com placentação parietal em certa altura e, novamente é multilocular, conforme comprovação no presente estudo (Prancha II, fotos 3, 4 e 5). SCANAVACCA (62) admite que em **Lecythidaceae** a placentação parietal, plenamente visível em certos níveis entre a base e o ápice do ovário, é derivada do tipo axial.

Abordando a polinização nas **Lecythidaceae**, PRANCE (52) e PRANCE & MORI (54) fornecem esclarecimentos sobre a morfologia e biologia do androceu, inclusive para o gênero **Couroupita** Aublet, perfeitamente aceitável para a espécie **C. guianensis** Aublet pelas observações deste trabalho (Prancha I, fotos 1 e 2).

As modificações estruturais que sofre a flor, até que o fruto atinja a sua maturidade, são as mais variadas possíveis, podendo-se reconhecer padrões não ocasionais mas funcionais, à biofase carpomatáctica. Numa mesma família, alguns gêneros podem apresentar flores bastante semelhantes, que originam frutos de tipos diversos: cápsula, bagas ou drupas e esses com características particulares, permitindo a identificação da planta que lhe deu origem. Portanto, a estrutura do fruto não está ligada **unicamente** à estrutura da flor. Pergunta-se: que fator ou fatores conduzem a essas modificações,

dentro de determinados padrões? Essa é uma pergunta que necessita muitos esclarecimentos dentro dos estudos da biofase carpomática, não só no âmbito das Angiospermae quanto em toda escala vegetal.

Discutem-se muitas teorias a respeito. Para MANGENOT (40), o que importa para um "filum", em evolução, não é a natureza morfológica dos materiais empregados, mas a eficácia biológica do dispositivo construído. A posição dos elementos utilizados para a edificação de um aparelho, ao menos em parte, é determinada pela ação das auxinas ou outras substâncias de crescimento que circulam por vias anatômicas e se localizam em tecidos sensíveis à sua ação. Sob esse aspecto a relação flor-fruto, está dentro de um esquema de sucessivas tentativas evolutivas cíclicas, onde novos dispositivos, cada vez mais complexos, levam a processos arquiteturais convergentes. Essa transferência de função é aceita por CORNER (7) a nível das Angiospermae. Segundo CUNEO apud MANGENOT (40) estas não seriam relações de parentesco, mas respostas análogas a necessidades ou estímulos ao acaso da variação. MANGENOT (40), chama, ainda, a atenção para as convergências, como não sendo apenas de forma-homoplásticas, onde órgãos ou organismos semelhantes, em "filum" diferente, são formados dos mesmos elementos, mas convergências heteroplásticas, com materiais muito diferentes em dispositivos idênticos, como é o caso do aparelho reprodutivo feminino. No esquema proposto por MANGENOT (40), *C. guianensis* Aublet apresenta angioginia e angiocarpia, estádios de maior evolução, por exibir adnação do envoltório perianal com o ovário. Nestas condições, o desenvolvimento deste é bloqueado por se achar precocemente incluso.

Para CORNER (8), os carpelos representam esporófilos femininos imaturos, protegidos no centro do botão floral e, neste, as demais peças já estão plenamente desenvolvidas, funcionando para a polinização. Só após a ação do tubo polínico os carpelos continuam seu desenvolvimento, estruturando as sementes e o estegosperma.

Além da ação do tubo polínico, ocorre a produção de substâncias de crescimento nas sementes jovens, difundidas para as outras partes da flor que venham participar do fruto — ULRICH (68) e ROTH (60).

Esses fatos, entretanto, não explicam as variações dos frutos, dentro dos grupos menores, apresentando, provavelmente, efeitos bastante complicados de herança, modificados no decurso da evolução carpológica.

CORNER (8) e PYJL (58), deixam transparecer no contexto de seus trabalhos que a estruturação dos frutos e sementes tem significado ecomorfológico e que a dispersão é fator primordial.

Acredita-se que o estudo ontogenético pode, por si só, interpretar a origem dessas estruturas carpológicas e demonstrar que nenhuma estrutura antomática predestina uma estrutura carpomática, tanto na sua consistência quanto no seu comportamento biológico. A estrutura antomática passa a ser apenas substrato para novas estruturas, altamente funcionais, para assegurar o desenvolvimento e dispersão das sementes. As variações ocorrem dentro de grupos vegetais menores, determinadas não só pela herança mas também por um processo evolutivo em função de padrões ecomorfológicos que garantam uma dispersão mais eficiente nos diferentes ambientes.

Observou-se que na família **Lecythidaceae** gêneros como por exemplo, **Lecythis** Loefl., **Bertholletia** Humb. & Bonpl. e **Couroupita** Aublet, apresentam flores bastante semelhantes, cada qual, porém, com tipo diferente de fruto. Segundo PRANCE & MORI (54), em **Lecythis** Loefl., os frutos lenhosos são do tipo pixídio, abrindo-se por um amplo opérculo, libertando as sementes grandes, ariladas; o estegosperma permanece longo tempo, ainda, preso à planta mãe. Em **Bertholletia** Humb. & Bonpl., o fruto é também lenhoso, seu opérculo, porém, é tão reduzido que as sementes grandes, com testa lenhosa e espessa, permanecem no interior do fruto, que cai na maturidade; nele pode-se distinguir o estegosperma duplo e concêntrico. Em **Couroupita** Aublet, o fruto é drupáceo e apresenta córtice, sarcocarpo externo, putâmen e sarcocarpo interno, no qual estão mergulhadas as sementes, pequenas e vilosas.

O ovário é, portanto, uma estrutura que sustou temporariamente seu desenvolvimento para a polinização, e o fruto é a expressão final dessa gema germinativa cujas estruturas respondem às necessidades de dispersão das sementes.

**MORFOGÊNESE DO FRUTO – CARACTERES EXTERNOS** – A morfologia externa do fruto de **C. guianensis** Aublet, só tem sido abordada na maturidade e, por isso, nessa fase será discutida.

As descrições do aspecto externo são relativamente coerentes entre os diversos autores. AUBLET (1), não esclarece sua forma nem suas diversas zonas, ao descrevê-lo na diagnose da espécie. A forma globosa, sub-globosa ou redonda é unânime para a maioria dos autores. Quanto à coloração, apenas DESCOURTILZ (12) e AUBLET (1), citam-na como parda e, acertadamente THOMPSON (66) como pardo-avermelhada. A consistência da córtice varia entre coriácea – BAILLON (2), coriácea lenhosa – BAILLON (3); LEMÉE (37); KNUTH (35) e MOXOSO (47) e, lenhosa – DESCOURTILZ (12). Estes aspectos externos, algumas vezes controvértidos, devem-se à observação do fruto no fim da maturação ou em plena maturidade. Demonstrou-se, pelo presente estudo, que sua coloração é castanha, passando a castanho-avermelhada na maturidade. No fim da maturação, a córtice esclerosada, contínua com o sarcocarpo duro, é resistente ao corte. Na maturidade, com o amolecimento dos tecidos internos, torna-se facilmente destacável mostrando-se coriácea.

Sobre seu aspecto externo, o assunto mais controvértido é aquele que diz respeito às zonas discerníveis. Os estudos de morfogênese agora efetivados, permitem reconhecer uma zona superior – o filostego, e uma zona inferior – o anfistego e, entre elas, o anel calicíno. Os diversos autores seguem um mesmo esquema, utilizado para os frutos de gêneros diversos das **Lecythidaceae**. Assim, o termo opérculo é usado, para o fruto em questão, por DESCOURTILZ (12), MIERS (44), BERG (4), PITTIER (49) e EYMA (21), enquanto BAILLON (2) se refere mais apropriadamente a "uma espécie de calota operculiforme" e LEMÉE (37), "simulando um opérculo apical". É certamente reconhecida a conceituação de opérculo como estrutura desta-

cável (tampa) para expor a foice de uma cápsula "sensu lato", que assim é utilizada em toda Botânica. Esses autores são unâimes em afirmar que o fruto de *C. guianensis* Aublet não desprende tal estrutura; portanto não se trata de opérculo, mas que, por analogia com frutos de outros gêneros da família, é assim denominado. PRANCE & MORI (53) fazem um estudo para uniformizar a terminologia para o androceu, fruto e semente de *Lecythis* Loefl. Esta terminologia não pode ser aplicada na íntegra ao fruto de *C. guianensis* Aublet. O termo anel calícino é perfeitamente aceitável. Entretanto preferiu-se o termo filostego para a parte superior ao anel calícino, dada sua natureza carpelar e, em carpologia se refere à parede do ovário já em fase carpomática. Para a parte inferior ao anel calícino, que PRANCE & MORI (53) denominam infracálice, preferiu-se anfistego, pois, realmente, não é uma zona abaixo do cálice mas é o próprio cálice adnato à corola, androceu e ao ovário, comprovado pelos estudos de histogênese (parte II deste estudo).

**MORFOGÊNESE DO FRUTO – CARACTERES INTERNOS** – Os estudos da estruturação do fruto de *C. guianensis* Aublet até aqui, nunca foram feitos sob o aspecto ontogenético, as poucas referências morfológicas são falhas em detalhes e na interpretação. Em decorrência, as conceituações emitidas e a terminologia carpológica usada, refletem erros repetidos nas diversas descrições. Na maturidade plena, o fruto mostra-se constituído de córtice, sarcocarpo externo, putâmen e sarcocarpo interno (fig. 3C). AUBLET (1) faz referência efetiva a essas quatro estruturas, entretanto com terminologia inadequada; menciona cápsula externa e uma interna as quais, neste trabalho, correspondem respectivamente à córtice e ao putâmen. Acrescenta que a cápsula está dividida em seis lojas pouco distintas nos frutos verdes. À primeira vista tem-se a impressão de que a cápsula interna é loculada, momente se for observada a figura que ilustra o texto mas, continuando sua descrição, esclarece que as lojas são formadas por membranas que se confundem com a polpa. Realmente, em estádios de maturidade plena, não se constata a existência de lojas. Quando o fruto é jovem, porém, elas existem, mas confinadas à porção basal e apical, enquanto a mediana é delas isenta. No estudo realizado verificou-se que as referidas membranas são, na realidade, o conjunto de feixes fibro vasculares que atravessam os antigos septos em direção às placenta (parte II deste estudo), que na maturidade, pelo amolecimento dos tecidos, separam o sarcocarpo interno em gomos (Prancha VII, foto 14, fig. 3B).

POINTEAU (51) reconhece as quatro porções estruturais internas do fruto e se utiliza da terminologia de RICHARD para descrevê-las. Segundo ele, o epicarpo (córtice) é coscoroso, e o sarcocarpo (sarcocarpo externo) é espesso e carnoso e o endocarpo (putâmen) é lenhoso e cheio de uma polpa (sarcocarpo interno). Verificou-se pelos presentes estudos de histogênese (parte II deste estudo), que a córtice tem sua origem em camadas sub-epidérmicas, portanto não é de origem epicárpica mas androperiântica. Aquele autor, usou o caráter consistência carnosa para caracterizar duas estruturas, sarcocarpo e polpa, quando o termo sarcocarpo já abrange as partes carnosas de um fruto. O que as diferencia é a natureza e não a consistência. Cita lócu-

los no fruto verde, que só desaparecem quando plenamente maduro, mas, a ontogenia revela que os lóculos são preenchidos já nas primeiras fases do desenvolvimento (Prancha IV, foto 8).

Na descrição da estrutura interna do fruto, MIERS (44) refere-se ao pericarpo como "constituído de três camadas: o epicarpo, reduzido, duro, lenhoso; o endocarpo interno, delgado e ósseo e o mesocarpo intermediário denso e sub-carnoso", e, depois de tecer considerações sobre a não deiscência do fruto, continua: "O endocarpo tem 6-7 cavidades divididas por septos, os quais juntamente com a placenta, são dissolvidos em copiosa polpa, que escapa através da estrutura opercular". Assim, tem-se, o epicarpo (côrte), o mesocarpo (sarcocarpo externo), o endocarpo (putâmen) e a polpa (sarcocarpo interno). Quanto às cavidades, no tanto que o autor se refira ao endocarpo do fruto muito jovem e na região basal, é válido; não deixa claro, porém, o fato. E, sempre que se refere ao putâmen, chama-o de endocarpo. O leitor, que desconhece a ontogenia do fruto, não tem condições para interpretá-lo. Já nos primeiros estádios de desenvolvimento, não apresenta cavidade alguma dessa natureza. É incompreensível também, a afirmação de que a polpa escapa pelo opérculo, uma vez que o próprio autor afirma a indeiscência do fruto. MIERS (44) persiste na afirmação da existência de uma coluna axial, para explicar a não deiscência do fruto. Segundo ele, o opérculo seria retido pela contração da coluna central a ele agregada. Critica os trabalhos de AUBLET (1) e POINTEAU (51), sobre o fruto em questão e principalmente a ilustração apresentada pelo primeiro, no qual o endocarpo não apresenta continuidade da coluna axial com o estíigma. A figura, entretanto, não é esférica como quer MIERS (44), apresenta uma pequena emergência, mas, por um posicionamento incorreto dá a impressão de estar relacionada com o pedúnculo quando, na realidade, relaciona-se com o estíigma. Tal emergência, além de curta, não ultrapassando o sarcocarpo externo, não participa de uma coluna axial, se é que MIERS (44) se refere à "coluna axial inferior compacta" ao descrever a placentação. Essa coluna se faz presente em frutos secos de alguns outros gêneros de *Lecythidaceae* que, apesar disso, desprendem o opérculo. O próprio autor se contradiz afirmando que "os septos e placenta são dissolvidos em copiosa polpa", portanto sem eixo axial que possa prender o opérculo. Se ele pretendeu referir-se ao putâmen como eixo axial, o fato seria inaceitável, de vez que o posicionamento não é axial e também, anteriormente, já havia usado a expressão "eixo axial" com outra conotação.

Descrevendo o fruto para o gênero, NIEDENZU (48), também afirma ter o fruto "sua tampa concrescida com o eixo placentário", e constata um pericarpo de epicarpo lenhoso, mesocarpo suculento, endocarpo cônico. Este último dado, completamente improcedente, não esclarece qual a abrangência do mesocarpo.

DE CANDOLLE (11) e KNOTH (35), citam as estruturas internas apenas superficialmente, usando terminologia diversa. Os demais autores consultados apenas se referem à polpa como deliciosa. Todos são unâimes quanto ao seu odor e, enfatizam o quanto é desagradável. A cor da polpa (sarcocarpo interno) é sempre citada como vinosa, sem contudo es-

clarecer que esta coloração decorre da exposição ao ar. Se o fruto íntegro for aberto, verifica-se que ele é amarelado. DESCOURTILZ (12), surpreendentemente, tem-no como "muito agradável e refrescante ao paladar"; DUCKE (15), cita-o como comestível para o gado; TEIXEIRA (65) e LOUREIRO & SILVA (39), como comestível, mas pouco agradável.

A presença de glândulas mucilaginosas no fruto de *C. guianensis* Aublet é ignorada pelos autores. Entretanto PRANCE & MORI (54), citam-nas para as espécies *Lecythis chartacea* Berg e *Eschweilera jarana* (Huber ex Ducke) Ducke. Os caliônios esclerenquimáticos no sarcocarpo interno, também não são citados.

**MORFOGÊNESE DA SEMENTE** — As sementes de *C. guianensis* Aublet, são citadas resumidamente nos trabalhos de Taxinomia. Apenas CORNER (9) faz um estudo de porte a respeito, comentado na parte II deste estudo visto abordar principalmente aspectos anatômicos.

Os estudos realizados permitem caracterizá-la mediante os seguintes atributos: sua forma é lenticular; possui funículo longo, hilo pequeno, micrópila praticamente invisível; testa delgada e córnea vilosa por tricomas longos e não esclerosados. Removida do sarcocarpo, toma cor castanho-escura, tornando-se gomosa (Prancha VII, foto 13 B). Na literatura é tida como redonda achatada, com dois lobos, coberta por delicada película branca — AUBLET (1); membrana lenhoso-coriácea, com longo podosperma igualmente lenhoso — POINTEAU (51); funículo grosso revestido de pêlos aveludados e uma grande micrópila — MIERS (44); coberta por membrana lenhosa ou quase fibrosa, comparável às sementes de Castanha do Pará, embora menores — THOMPSON (66). Como se vê, são citações que, além de controvertidas, incorretas. DE CANDOLLE (11) e EYMA (21), apresentam as descrições mais próximas da realidade, entretanto, parcias em detalhes.

**TIPIFICAÇÃO DO FRUTO** — O fruto de *C. guianensis* Aublet, segundo o presente estudo, é fruto EUCARPO, DRUPÓIDE, DRUPÁCEO, do gênero carpológico DRUPISARCÍDIO.

Foi chamado de cápsula por AUBLET (1) e DESCOURTILZ (12), cujas figuras deixam dúvidas sobre a tipificação; DE CANDOLLE (11), dá este tipo para o fruto na diagnose do gênero; para a espécie, nada esclarece; BERG (4), na diagnose da espécie, denomina-o pixídio, enquanto, para o gênero, puxídio-drupáceo; MIERS (44) e THOMPSON (66), também, consideram-no como pixídio.

As obras mais antigas de carpologia, como por exemplo, as de GAERTNER (25), GRAY (26), ENGLER (19), já fornecem conceituações de cápsula e pixídio como frutos deiscentes. Como todos aqueles que vêm descrevendo o fruto de *C. guianensis* Aublet, são unâmines em tê-lo como indeiscente, não se justifica o uso desses termos, pelo menos naquelas obras posteriores a estes trabalhos. As citações sobre o fruto em questão, simplesmente como indeiscentes, como PITTIER (50) mas que tipifica a espécie *C. dariensis* Pittier como pixídio, e outros como LEMÉE (37), EYMA (21), PRANCE & MORI (53 e 54), somente com uma descrição detalhada, podem levar o leitor a pressupor que se trata de um fruto drupáceo, mas isso não ocorre.

Além do mais, como não se trata de uma drupa típica, as classificações convencionais, provavelmente, dificultaram sua tipificação.

A título de comparação, procurou-se classificá-lo em diversos sistemas. Desta forma, o fruto em questão, segundo tais sistemas, seria do tipo: *melonídeo* GUIBOURT (27), *acessório ou antocarpo* — GRAY (26); *drupa* — ENGLER (19); *eucarpo, sincarpo, indeiscente, carnoso com caroço* — MANNAGETTA (41); *eusincarpo, sincarpo, com caroço, antocarpo* — GUSULEAC (29); *hipoocládeo, carnoso, drupa* — WINKLER (71); *fructus adnato, tipo Cucumber* — EGLER (18); *sincarpo, indeiscente, carnoso, com caroço, ovário ínfero* — JANCHEN (32); *simples, carnoso, drupa* — LAWRENCE (36); *sincarpo, ínfero, com caroço* — LEVINA, (38); *simples indeiscente, drupa* — FIRBAS (23); *falso fruto* — CAPPELLETTI (6), *fruto espúrio* — PYJL (58); *indeiscente, carnoso-pétreo: drupa* — ROTH (60).

Como se pode observar, várias classificações consideram como acessórios, espúrios ou falsos àqueles frutos anfistegos. Construir um grupo carpológico baseado na limitação morfológica das partes do fruto, que, embora sejam de natureza diferente formam unidade biológica, é incongruente. Com isto concordam KNOLL (34), JANCHEN (32), ESAU (20), EAMES (16). Daí serem rejeitadas para a classificação do fruto. TAKTAJAN apud PYJL (58), recomenda a separação dos frutos anfistegos em cada classe, entretanto PYJL (58) chama atenção para o fato de a condição anfistega estar ou não ligada às funções da biofase carpomática.

Classificá-lo como melonídeo ou como fruto adnato tipo Cucumber, estaria completamente fora da realidade e incoerente com os princípios de um sistema de classificação.

Pelos demais sistemas de classificação, este fruto se aproxima mais das drupas ou frutos com caroço, mas as conceituações desse tipo de frutescência variam e, mais comumente, dão como drupa típica aquela unisperma ou fruto com um único putâmen, outras vezes como frutos com um ou vários putâmens, ou ainda, outçamens loculados ou não. O termo drupáceo foi usado por GRAY (26), para englobar frutos com um ou vários putâmens, escolha feliz não fora ter separado aqueles anfistegos com a denominação de acessórios. BERG (4) usa-o referindo-se aos frutos do gênero *Couroupita* Aublet, associando, porém, com o termo pixídio.

O termo DRUPÁCEO foi usado por HERTEL (30), na categoria de família carpológica; permitindo englobar todos os frutos com putâmen. A consistência carnosa e não libertação das sementes ficam implícitos na categoria da sub-classe DRUPÓIDE, enquanto a categoria maior, classe EUCARPO, indica a gênese.

O fruto drupáceo de *C. guianensis* Aublet não se acha caracterizado em nenhum dos sistemas. O sistema de HERTEL (30) permitiu enquadrá-lo, de maneira muito natural e sem violentar qualquer conceito nem deturpar ou torcer divisões sugeridas, mediante a criação de novo gênero na família dos drupáceos — DRUPISARCÍDIO, como caracterizado por SCHOENBERG (63).

Muitas vezes, o reconhecimento das frutescências anfistegas, pode ser feito pela presença do cálice ou pela cicatriz do anel calicino, como ocorre

com os frutos de *C. guianensis* Aublet. A natureza da parede extra carpelar, porém, bem como a origem das estruturas internas do fruto maduro, somente são reconhecidas através do estudo da histogênese, que será abordado na parte II deste estudo.

**TIPIFICAÇÃO DA SEMENTE** -- A tipificação da semente de *C. guianensis* Aublet como axial, foliada dobrada, foi feita segundo o sistema de MARTIN (42).

Segundo PRANCE & MORI (54), o embrião da semente de *Couroupita* Aublet, caracteriza o grupo c de tipos de embrião na família *Lecythidaceae*, do qual fazem parte, também, os embriões dos gêneros *Cariniana* Casar, *Couratari* Aublet e *Planchonia* Blume. Nessa mesma obra, faz uma classificação dos tipos de funículo-arilo para essa família, na qual não se enquadra o tipo de semente em questão. Embora apresente funículo evidente, na biofase carpomática esse funículo, bem como toda a semente, tem tricomas que penetram o sarcocarpo interno. Na maturidade, retirando a semente do fruto, observa-se a vilosidade mascarada pelas substâncias do sarcocarpo, que forma, com os tricomas, uma camada gomosa sobre a testa. Assim, em nada se parece com o tipo b, da classificação, onde o funículo, sem arilo, está presente e evidente na semente madura, bem demonstrado, no exemplo da *Gustavia augusta* L., difere aquela de *C. guianensis* Aublet, por apresentar funículo e testa cobertos com tricomas.

## CONCLUSÕES

### NA TERMINOLOGIA E CLASSIFICAÇÃO

- Os termos: estegosperma, filostego, anfistego e androperianto são mais apropriados para as descrições de frutos provenientes de flores de ovário semi-ínfero.
- Os termos córtice, sarcocarpo externo, putâmen e sarcocarpo interno são mais adequados para as descrições morfológicas do fruto de *C. guianensis* Aublet, enquanto epicarpo, mesocarpo e endocarpo devem ser reservados às descrições anatômicas.
- Para a classificação do fruto, o sistema de HERTEL (30), permite enquadrá-lo de maneira muito natural, sem violentar qualquer conceito nem deturpar ou torcer a divisão sugerida.
- O fruto de *C. guianensis* Aublet classifica-se como: eucarpo, drupáceo, drupisarcídio.

### NA BIOMETRIA

- As considerações biométricas são importantes em morfogênese para avaliar em que proporções as estruturas progredem. Sugerem questões e trazem respostas.
- A avaliação das medidas de vários frutos e sementes, bem como o número delas, fornecem uma justa visão da realidade.
- As medidas diferenciais entre sarcocarpo externo e interno, durante o desenvolvimento do fruto deixou patente o acentuado desenvolvimento em extensão, do primeiro e, em volume, do segundo.

- Em árvores de *C. guianensis* Aublet com elevado número de frutos, estes são menores, com menor número de sementes. Provavelmente devido à concorrência na polinização bem como na obtenção de substâncias nutritivas.
- O grande volume do fruto, provavelmente, esteja ligado ao longo período de maturação.
- Vários fatores podem ser responsáveis pela queda precoce de muitos frutos.

#### NA MORFOLOGIA

- O fruto origina-se da flor com ovário semi-ínfero de natureza apendicular.
- Apesar da semelhança da flor com a de alguns outros gêneros da família, o padrão carpológico é diferente.
- A flor e o fruto de *C. guianensis* Aublet apresentam respectivamente angioginia e angiocarpia, nível mais evoluído para estruturas reprodutivas.
- Externamente, distinguem-se no fruto as seguintes zonas: filostego, anel calicino e anfistego, sendo este último androperiântico.
- Estruturalmente apresenta: córtice, sarcocarpo externo, putâmen e sarcocarpo interno.
- Apresenta uma glândula mucilaginosa na base do ovário e, no ápice tantas glândulas, da mesma natureza, quantos forem os carpelos.

#### RESUMO

O fruto de *C. guianensis* Aublet é proveniente de flor com ovário semi-ínfero, de natureza apendicular, com placentação inferiormente axial e superiormente parietal.

Os frutos maduros apresentam variação de tamanho, conforme o número de sementes.

Exteriormente apresenta as seguintes regiões: a) zona filostega, b) anel calicino, c) zona anfistega.

Estruturalmente apresenta: córtice, sarcocarpo externo, putâmen e sarcocarpo interno.

O sarcocarpo interno, se retirado do putâmen, separa-se em gomos pelas linhas de sutura dos carpelos (septos).

As sementes são lenticulares. O embrião é do tipo axial, foliáceo e pliado.

Pelas suas características tipifica-se como fruto drupáceo drupisarcídio.

**PALAVRAS CHAVE:** Fruto, Carpologia, *Couroupita*, *Lecythidaceae*.

#### SUMMARY

The fruit of *Couroupita guianensis* Aublet originates from flowers with a semi-inferior ovary, apendicular by nature, with axial placentation below and parietal in the upper portion.

Ripe fruits vary in size, in accordance with the number of seeds.

In the outside they present the following regions: a) phyllostego zone, b) calycine ring, c) amphistego zone.

Structurally they present: cortex ("côrtice"), outer sarcocarp and inner sarcocarp.

The inner sarcocarp, if taken from the putamen, separates into section along the lines of carpel sutures (septa).

The seeds are lenticular. The embryo belongs to the axial, foliaceus, plicated type.

The fruit characters typify it as drupaceous, "drupisarcídio".

KEY WORDS: Fruit, Carpology, Couroupita, Lecythidaceae.

### RÉSUMÉ

Le fruit du **Couroupita guianensis** Aublet provient de la fleur qui a un ovaire semi-infère, de nature appendiculaire, avec placentation axiale inférieure et placentation pariétale supérieure.

Les fruits déjà mûrs, présentent une variation en ce qui concerne la taille, selon la quantité de graines.

Extérieurement, le fruit présente les régions suivantes: a) zone phyllostège, b) anneau calicin, c) zone amphistège.

Structurallement il présente: cortex, sarcocarpe externe, putâmen et sarcocarpe interne.

Le sarcocarpe interne retiré du putâmen, se sépare en carpes par les lignes de suture des carpelles (cloisons).

Les graines sont lenticulaires. L'embryon est du type axial, foliacé et plissé.

Par ses caractéristiques il se définit comme un fruit "drupisarcídio".

MOTS CLÉS: Fruit, Carpologie, Couroupita, Lecythidaceae.

### AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Ralph J. G. Hertel, mentor dos meus primeiros estudos em Carpologia, pela revisão crítica do texto e sugestões para a análise morfológica do material. À Prof. Aydil Grave de Andrade, Horto Botânico do Museu Nacional do Rio de Janeiro, pelo incentivo e colaboração na fase inicial desse trabalho.

### BIBLIOGRAFIA

1. AUBLET, F. *Histoire des plantes de la Guiane Françoise*. Londres e Paris, DIDOT jeune, 1775. v.2, p.708-711. tab. 282.
2. BAILLON, M.H. Myrtacée. In: *Histoire des plantes*. Paris, Librairie Hachetem, 1877, v.6, p.323-328.
3. \_\_\_\_\_ . *Dictionnaire de botanique*. Paris, Librairie Hechette,

1886. v.2, p.253-254.
4. BERG, O. Myrtaceae. In: MARTIUS, C.F.P. *Flora brasiliensis*, J. Kramer, 1857. Reprint Germany, Wheldon & Weley, 1967, 14(1): 475-476.
  5. BUARQUE DE HOLANDA FERREIRA, A. *Novo Dicionário da Língua Portuguesa*. 1 ed. Rio de Janeiro, Nova Fronteira.
  6. CAPPELLETTI, C. Reproducción y sexualidad. In: GOLA, G.; NEGRÍ, G. & CAPPELLETTI, C. *Tratado de Botánica*. Barcelona, Labor, 1965. p.327-334.
  7. CORNER, E.J. Transference of function. *J. Linn. Soc. London Bot.*, London, 56 (365):33-40, 1958.
  8. \_\_\_\_\_. The fruiting tree. In: *The life of plants*. London, Weidenfeld and Nicolson, 1964. p.207-226.
  9. \_\_\_\_\_. *Lecythidaceae*. In: *The seeds of dicotyledons*. London, Cambridge University Press, 1976. v.1, p.159-259.
  10. CRUGER, H. Abriss der Entwicklungsgeschichte der Blüthe von *Couropita guianensis* Aublet. *Linnaea*, Berlin, 21:737-746, 1848.
  11. DE CANDOLLE, M.A.P. Myrtaceae. In: *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. Paris, Treuttel & Würtz, 1828. v.3, p.293.294.
  12. DESCOURTILZ, M.E. *Flore pittoresque et medicale des Antilles*. Paris, M. Crosnier, 1827. v.5, p.134-139.
  13. DOUGLAS, G.E. The inferior ovary. *Bot. Rev.*, Lancaster, 10(3): 123-186, 1944.
  14. \_\_\_\_\_. The inferior ovary II. *Bot. Rev.*, Lancaster, 23(1):1-46, 1957.
  15. DUCKE, A. Enumeração das plantas amazônicas cultivadas no jardim Botânico e introduzidas pelo Chefe da Seção Adolpho Ducke, de 1920 a 1928. *Arq. Jard. Bot. R. de Janeiro*, Rio de Janeiro, 5:93, 1930.
  16. EAMES, A.J. *Morphology of the Angiospermae*. New York, Mc Graw Hill, 1961. 518p.
  17. EAMES, A.J. & MAC DANIELS, L.H. *An introduction to plant anatomy*. New York. Mac Graw Hill, 1947. 247p.
  18. EGLER, F.E. The fructus and the fruit. *Chron. Bot.*, Leiden, 7(8): 391-395, 1943.
  19. ENGLER, A. Die Fruchte. In: ENGLER, A. & PRANTL, K. *Die Naturlichenfamilien*. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1889, 2(1):175-177.
  20. ESAU, K. *Plant anatomy*. New York, John Wiley, 1953. 735p.
  21. EYMA, P.J. *The Polygonaceae, Guttiferae and Lecythidaceae from Surinam*. Amsterdam, J.H. de Bussy, 1932. 223p.
  22. FAHN, A. The fruit. The seed. In: *Plant anatomy*. London, Pergamon Press, 1974. p.439-479.
  23. FIRBAS, F. Fruto. In: STRASBURGER, E. *Tratado de Botânica*. 5. ed. Barcelona, Manuel Marín, 1960. p.506-508.
  24. FONT QUER, P. *Dicionário de Botânica*. 5. ed. Barcelona. Labor, 1973.

25. GAERTNER, J. *De fructibus et seminibus plantarum*. Stutgardiae, Typis Academiae Carolinae, 1788, 1791, 1805. 3v.
26. GRAY, A. The fruit. In: *The elements of botany for benninger and Schools*. New York, Ivison Black, 1887. p.117-125.
27. GUIBOURT, M. Observations sur la classification carpologique. *J. Pharm. Chim.*, Paris, 14(3):5-15, 1848.
28. GUSULEAC, M. Der genetische Standpunkt in der Taxonomie der Früchte. *Bul. Fac. Sti. Cernauti.*, Cernauti, 12:206-219. 1938.
29. \_\_\_\_\_ Zur Prazisierung der Nomenklatur der Früchte un der Prinzipien eines natürlichen Fruchtsystems. *Bul. Fac. Sti. Cernauti*, Cernauti, 12:337-355, 1939.
30. HERTEL, R.J.G. Contribuições para fitologia teórica. II. Alguns conceitos na carpologia. *Humanitas*, Curitiba 4(4):1-43, 1959.
31. HEYWOOD, V.H. *Modern methods in plant taxonomy*. London and New York, Academic Press, 1965. 312p.
32. JANCHEN, E. Versuch einer zwanglosen Kennzeichnung und Einteilung der Früchte. *Oesterr. Bot. Z.*, Wien, 96:480-485, 1949.
33. KADEN, N.N. & KIRPICZNIKOV, M.E. A possible contemporary System of fruit terminology. *Taxon*, Utrecht, 14(7):218-223, 1965.
34. KNOLL, F. Über den Begriff "Frucht". *Biologe*, Munchen, 8(5):154-160, 1939.
35. KNUTH, R. *Lecythidaceae*. In ENGLER, A. *Das Pflanzenreich*. Leipzig, Var Willeim Engelmann, 1939, v.4, p.1-146.
36. LAWRENCE, G.H. Fruits. In: *Taxonomy of vascular plants*. New York, Macmillan, 1951, p.85-87.
37. LEMÉE, A. *Dictionnaire descriptif et synonymique des genres des plants phanerogames*. Brest, Imprimerie Commerciale Administrative, 1930. v.2, p.344-345.
38. LEVINA, R.E. /Russ title/. On the classification and nomenclature of fruits. *Bot. Zh. SSSR.*, Leningrado, 46:488-495, 1961.
39. LOUREIRO, A.A. & SILVA, M.F. *Catálogo das madeiras da Amazônia*. Belém, Ministério do Interior, SUDAM, 1968. v.1, p.297-300.
40. MANGENOT, G.L. L'évolution de l'ovule du pistil et du fruit. *Ann Biol. Paris*, 28(7-8):149-162, 1952.
41. MANNAGETTA, B.B. von Frucht und same. In: *Handwörterbuch d. Naturwissenschaften*. Jena, G. Fischer, 1913. p.378-411.
42. MARTIN, A.C. The comparative internal morphology of seeds. *Amer. Midl. Nat.*, Notre Dame, 36(3):513-660, 1946.
43. MCLEAN, R.C. & IVELEY-COOK, W.R. Seeds, fruits and seedlings. In: *Textbook of theoretical botany*. London, New York and Toronto, Longmans Green, 1956. v.2, p.1481-1571.
44. MIERS, J. On the Lecythidaceae. *Trans. Linn. Soc. London*, London 30(2):157-318, 1874.
45. MORI, S.A. & KALLUNKI, J.A. Phenology and floral biology of *Gustavia superba* (Lecythidaceae) in Central Panamá. *Biotropica*, Washington, 8(3):184-192, 1976.
46. MORI, S.A.; PRANCE, G.T. & BOLTEN, A.B. Additional notes on

- the floral biology of neotropical Lecythidaceae. *Brittonia*, New York 30(2):113-130, 1978.
47. MOXOSO, R.M. *Catalogues Florae Dominguensis*. Univ. Sto. Domingo 1943. 732p.
48. NIEDENZU, F. *Lecythidaceae*. In: ENGLER, A. & PRANTL, K. *Die Naturlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1898, 7(8):26-38.
49. PITTIER, H. The Lecythidaceae of Central America. *Contr. U.S.Natl. Herb.*, Washington, 12:1-9, 1908.
50. —. The Lecythidaceae of Costa Rica. *Contr. U.S.Natl. Herb.*, Washington, 12:95-101, 1912.
51. POINTEAU, M.A. Mémoire sur les Lecythidées. *Mem. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 13:152-155, 1825.
52. PRANCE, G.T. The pollination and androphore structure of some Amazonian Lecythidaceae. *Biotropica*, Washington, 8(4):235-241, 1976.
53. PRANCE, G.T. & MORI, S.A. What is Lecythis? *Taxon*, Utrecht, 26(2/3):209-222, 1977.
54. —. Observations on the fruits and seed of neotropical Lecythidaceae. *Brittonia*, New York, 30:21-33, 1978.
55. PURI, V. Floral anatomy and inferior ovary. *Phytomorphology*, Delhi, 2:122-129, 1952a.
56. —. Placentation in angiosperms. *Bot. Rev.*, Lancaster, 18(9):603-651, 1952b.
57. PYJL, L. van der. Sarcotesta, pulpa and the evolution of the angiosperm fruit, I. II. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, 56:307-312, 1955.
58. —. Ecological aspects of fruit evolution. A functional estudy on dispersal organs I, II, III. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, 69:597-640. 1966.
59. RIZZINI, C.T. & MORS, W.B. *Botânica econômica brasileira*. São Paulo, EDUSP, 1976. 207p.
60. ROTH, I. *Fruits of Angiosperms*. Berlin and Stuttgart, Gebrüder Borntraeger, 1977. 675p.
61. SCANAVACCA, W.R.M. Vascularização floral na família Lecythidaceae. São Paulo, 1972. 83p. Tese de Doutoramento. Universidade de São Paulo.
62. —. Estudo da placentação em Lecythidaceae. B. *Bot. USP.*, São Paulo 3:75-86, 1975.
63. SCHOENBERG, M.M. Carpologia das plantas brasileiras. II; Drupisarcídio, novo gênero de frutescência Drupóide. *Est. Biol.* Curitiba 4:1-7. 1979a.
64. —. Tamanho de sementes em Couroupita guianensis Aublet. *Est. Biol.* Curitiba, 5:1-7, 1979b.
65. TEIXEIRA, E. *Frutas do Brasil*. Rio de Janeiro, Ministério de Educação e Cultura, Instituto Nacional do livro, 1954. 281p.
66. THOMPSON, J.M. Studies in floral morphology. II. The staminal zy-

- homomorphy of *Couroupita guianensis* Aublet. *Trans. Roy. Soc. Edin.*, Edinburgh, 53(1):1-15, 5 pl., 1921.
- 67. TROLL, W. *Allgemeine Botanik*. Stuttgart, Ferdinand Enke Verlag, 1948. 749p.
  - 68. ULRICH, R. *La vie des fruits*. 6. ed. Paris. Masson, 1952. 366p.
  - 69. VAN THIEGEN, Ph. *Recherches sur la structure du pistil*. *Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Veg.*, Paris, 5e, 9:127-226, 1868.
  - 70. WETTSTEIN, R. *Tratado de Botánica Sistemática*. Barcelona, Labor, 1943. 1039p.
  - 71. WINKLER, H. Versuch eines "natürlichen" systems der Früchte. *Biol. Pfl.*, Berlin, 26:201-220, 1939.
  - 72. —————. Zur Einingung und Weiterführung in der Frage des Früchet systems. *Biol. Pfl.*, Berlin 27(1):92-130, 242-267, 1944.