



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus de Botucatu



# **MORFOANATOMIA DE OVÁRIO, PERICARPO E SEMENTE DE SETE ESPÉCIES DE MYRTEAE DC. (MYRTACEAE)**

**INARA REGIANE MOREIRA CONEGLIAN**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Morfologia e Diversidade de Plantas.

**BOTUCATU-SP**

**2011**



**unesp**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Campus de Botucatu



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA**  
**“Julio de Mesquita Filho”**  
**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU**

**MORFOANATOMIA DE OVÁRIO, PERICARPO E SEMENTE**  
**DE SETE ESPÉCIES DE MYRTEAE DC. (MYRTACEAE)**

**INARA REGIANE MOREIRA CONEGLIAN**

**PROF<sup>A</sup> DR<sup>A</sup> DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA**  
**ORIENTADORA**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de concentração: Morfologia e Diversidade de Plantas.

**BOTUCATU-SP**

**2011**

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.  
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE

Moreira-Coneglian, Inara Regiane.

Morfoanatomia de ovário, pericarpo e semente de sete espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae) / Inara Regiane Moreira-Coneglian. – Botucatu : [s.n.], 2011

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu

Orientador: Denise Maria Trombert Oliveira

Capes: 20302037

1. Botânica – Anatomia. 2. Mirtácea. 3. Morfologia vegetal.

Palavras-chave: Anatomia; *Blepharocalyx*; *Eugenia*; Flor; Fruto; *Myrcia*; Ontogênese; *Psidium*; Semente; Vascularização floral.

“O correr da vida entulha tudo. A vida é assim esquentada e esfria, aperta e depois afrouxa, aquieta e depois desinquieta. O que ela quer da gente é coragem. O que Deus quer é ver a gente aprendendo a ser capaz de ficar alegre e amar no meio da alegria. E ainda mais no meio da tristeza. Todo o caminho da gente é resvaloso, mas cair não prejudica demais, a gente levanta, a gente sobe, a gente volta”.

João Guimarães Rosa

“Segue o teu destino... Rega as tuas plantas; ama as tuas rosas. O resto é a sombra de árvores alheias”

Fernando Pessoa

À minha filha Sofia  
Helena Coneglian, como  
demonstração de que, com força  
de vontade, persistência, e um  
pouco de abstinência, podemos  
atingir o topo...

## AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de estudo concedida nos primeiros cinco meses de doutorado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), do Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu.

À profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira, pelas inúmeras conversas e esclarecimentos relacionados à minha vida profissional e pessoal. Levarei por toda minha vida os seus ensinamentos e seus exemplos diários de persistência e superação, além da imensa saudade de ter você por perto. Você é um grande exemplo do que é orientar pessoas. Muito obrigada por tudo.

À profa. Dra. Carolyn Eleonora Barnes Proença e ao M.Sc. Jair Eustáquio Quintino de Faria Júnior, da Universidade de Brasília, pelo auxílio na identificação das espécies de Myrtaceae selecionadas para este trabalho.

À profa. Dra. Silvia Rodrigues Machado, coordenadora do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), IB, UNESP, Botucatu, pelos pedidos atendidos.

Aos funcionários da Seção de Pós-Graduação Luciene, Luciana, Davi e Herivaldo, pelas solicitações atendidas e pela disponibilidade em resolver os problemas que surgiram.

À minha amiga Karina Luiz Chamma, pelo socorro emergencial na elaboração do abstract.

Ao meu marido Renato Luiz Coneglian, pela colaboração diária, pelo seu empenho em me ajudar em tudo o que foi preciso e por me assistir (em vários sentidos da palavra) na conquista de mais esta meta.

À minha filha Sofia Helena Coneglian que, sem saber o que estava acontecendo, me acompanhou inúmeras vezes ao laboratório de Morfologia e Anatomia Vegetal nos fins de semana e no período noturno e que teve que abrir mão de sua convivência comigo por um período de sua vida para que eu concluísse este trabalho.

À minha família que, apesar de não entender muito bem o que estou fazendo, nunca me questionou ou desestimulou, e que me socorreu nos momentos de finalização deste trabalho. Muito obrigada à minha mãe Jandira, meu pai Ivan, meu avô Jayro,

minha tia-mãe Janira e minha prima-irmã Thais, e a todos os outros familiares que eu sei que torceram muito por mim.

Às amigas prestativas que cuidaram com carinho da minha filha nos momentos em que eu estava totalmente envolvida na finalização deste trabalho: Cristiane de Paula Andretto, Elenize Jamas Pereira, Janaína de Paula Paes e Maria Carolina Carvalho Ricardo.

À amiga Natália Arias Galastri, por me incentivar e apoiar nos momentos mais difíceis e por estar sempre disposta a ouvir meus desabafos e lamúrias durante a condução deste trabalho. Você é muito especial.

Às amigas de trabalho Juliana Ramos (que se levantou como um anjo para me ajudar na reta final!) e Maria Helena Godoy, que, diariamente, me incentivaram e auxiliaram no que foi possível para a conclusão deste trabalho. Também agradeço ao amigo de trabalho José Eduardo Costa que, rotineiramente, perguntava-me sobre o andamento da tese, incentivando-me a finalizá-la (mesmo que dizendo que eu não conseguiria terminar).

Aos amigos de laboratório que me acompanharam durante estes intensos meses e que me aguentaram surtando duzentas vezes ao dia: Amanda Gobette Coneglian, Clívia Carolina Violin Possobom, Cristiane Di Pieri, Debora Crocomo dos Reis, Hugo Leonardo Fermino do Carmo, Priscila Gonzales Figueiredo e Yve Canaveze.

Aos amigos da Pós-Graduação, pelas agradáveis horas de convivência com conversas “botânicas” e/ou “inúteis” que muito me ajudaram a superar esta fase: Daniel Baron, Débora Kestring Klein, Letícia Silva Souto, Sérgio Akira Adachi e Valdir Zucareli.

Finalmente, agradeço imensamente a Deus pela saúde, pela força e pela capacidade de superação que colocou em minha vida!!! Também agradeço pela orientadora que Ele colocou em meu caminho, sem a qual nada disso teria sido concretizado.

## SUMÁRIO

Resumo.....	1
Abstract .....	3
Introdução Geral e Revisão de literatura.....	5
1. A família Myrtaceae.....	6
2. Classificação de Myrtaceae.....	7
3. Órgãos vegetativos de Myrtaceae.....	9
4. Órgãos reprodutivos de Myrtaceae.....	9
5. Espécies selecionadas para o trabalho.....	13
5.1.O gênero <i>Blepharocalyx</i> Berg.....	13
5.2.O gênero <i>Eugenia</i> Linnaeus.....	14
5.3.O gênero <i>Myrcia</i> De Candolle.....	17
5.4.O gênero <i>Psidium</i> Linnaeus.....	19
6. Objetivos.....	20
Capítulo I - Vascularização floral de espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae), com ênfase na natureza do ovário ínfero e no suprimento vascular ovular.....	23
Resumo .....	25
Introdução .....	26
Material e Métodos .....	27
Resultados .....	28
Discussão .....	31
Agradecimentos .....	33
Referências bibliográficas .....	33
Tabela.....	36
Figuras .....	37
Capítulo II – Morfoanatomia e ontogênese dos pericarpos de sete espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae) .....	42
Resumo .....	44
Introdução .....	45
Material e Métodos .....	46
Resultados .....	47



Discussão .....	53
Agradecimentos .....	57
Referências bibliográficas .....	58
Tabela.....	63
Figuras .....	65
Capítulo III – Morfoanatomia e ontogênese da semente de sete espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae) .....	71
Resumo .....	72
Introdução .....	73
Material e Métodos .....	74
Resultados .....	75
Discussão .....	81
Agradecimentos .....	84
Referências bibliográficas .....	85
Tabela.....	88
Figuras .....	90
Considerações finais .....	97
Referências bibliográficas .....	99

MOREIRA-CONEGLIAN, I.R. **MORFOANATOMIA DE OVÁRIO, PERICARPO E SEMENTE DE SETE ESPÉCIES DE MYRTEAE DC. (MYRTACEAE)**. 2011. 107p. TESE (DOUTORADO) – INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

**RESUMO** – Myrtaceae é uma das mais relevantes famílias da flora brasileira. Foi tradicionalmente dividida em duas subfamílias, Myrtoideae, com frutos carnosos, e Leptospermoideae, com frutos secos. Esta classificação vem sendo questionada e estudos moleculares atuais vêm reorganizando a família; a classificação mais recente divide a família em Myrtoideae e Psiloxylodeae, sendo que todas as espécies nativas do Brasil encontram-se em Myrteae. Dentro de Myrteae, trabalhos clássicos reconhecem três subtribos, distintas com base na morfologia do embrião e nas características do tegumento seminal, Eugeniinae, Myrciinae e Myrtinae; no cerrado *sensu stricto* da região de Botucatu, há representantes destas três subtribos. Atualmente, reconhecem-se espécies cuja posição nas subtribos é indefinida, caso de *Blepharocalyx salicifolius*. Apesar de sua importância taxonômica, os órgãos reprodutivos de Myrtaceae ainda são pouco conhecidos e poderiam fornecer informações relevantes para a compreensão da evolução dos caracteres nos grupos infrafamiliares. Estudos envolvendo a ontogênese de tais órgãos são ainda mais raros, e estudos ontogenéticos que busquem diferenças no desenvolvimento entre estados de caráter aparentemente idênticos com origens independentes, caso dos frutos carnosos, podem fornecer novas informações, passíveis de aplicação em classificações infrafamiliares. Desta forma, sete espécies de Myrteae tiveram seus órgãos reprodutivos analisados anatomicamente, fazendo-se uso de técnicas usuais de anatomia vegetal, com relação aos seguintes aspectos: 1) Vascularização do ovário de botões florais, a fim de se definir o tipo de ovário ínfero e de se reconhecerem possíveis características utilizáveis em estudos filogenéticos; 2) Desenvolvimento dos pericarpos, procurando reconhecer fases e/ou características utilizáveis em estudos filogenéticos; 3) Desenvolvimento das sementes, procurando reconhecer diferenças que caracterizem as espécies ou os grupos a que elas pertencem e reconhecer e descrever estruturas ainda não descritas. O estudo da vascularização ovariana permitiu classificar o ovário ínfero de *Blepharocalyx salicifolius* como sendo do tipo receptacular, enquanto nas demais espécies, o ovário é apendicular; além disso, também se notou variação no tipo de suprimento vascular para os óvulos, que é

transeptal nas espécies de *Eugenia* e *Psidium*, e axial em *Blepharocalyx salicifolius* e nas espécies de *Myrcia*. O estudo do desenvolvimento do pericarpo revelou homogeneidade entre as espécies, havendo um momento inicial com divisões celulares, a segunda fase de diferenciação celular e, finalmente, a maturação; foram reconhecidas características particulares, tais como a presença de esclereídes no mesocarpo de *E. aurata* e das duas espécies de *Psidium*, o alongamento radial das células do mesocarpo interno em *B. salicifolius* e *M. laruooteana*, e a ocorrência de cavidades secretoras de desenvolvimento tardio e volume muito aumentado em *M. laruooteana*. Os resultados sugerem que os pericarpos de Myrteae são ricos em informações e a disponibilização de novos dados pode permitir seu uso em análises filogenéticas, podendo esclarecer a evolução dos estados desse caráter na família. Quanto às sementes, os resultados obtidos neste trabalho ilustram a variedade morfológica presente na tribo, e mostram que o estudo das sementes de maior número de espécies deste grupo pode acrescentar dados ainda pouco disponíveis na literatura, como a presença de paquicalaza, pericalaza e sarcotesta. Diante do exposto, conclui-se que os órgãos reprodutivos de espécies de Myrteae são um amplo campo de investigação a ser explorado e que a disponibilização de um maior volume de dados estruturais pode permitir a utilização em estudos filogenéticos que, associados a análises moleculares, permitem compreender a evolução do grupo.

Palavras-chave: Myrtaceae, Myrteae, vascularização ovariana, pericarpo, semente.

MOREIRA-CONEGLIAN, I.R. OVARY, PERICARP AND SEED MORPHOANATOMY OF SEVEN SPECIES OF MYRTEAE DC. (MYRTACEAE).2011. 107p. THESIS (DOCTOR THESIS) – INSTITUTE OF BIOSCIENCES, UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA, BOTUCATU.

**ABSTRACT** – Myrtaceae is one of the most relevant families of the Brazilian flora. It was traditionally divided into two subfamilies, Myrtoideae, with fleshy fruits, and Leptospermoideae, with dry fruits. This classification has been questioned and current molecular studies have been reorganizing the family; the most recent classification has divided the family into Myrtoideae and Psiloxylloideae, and all species native to Brazil are included in Myrteae. Considering Myrteae, classic studies have recognized three subtribes that are different based on the embryo morphology and on the seed coat features, Eugeniinae, Myrciinae and Myrtinae; in *sensu stricto* cerrado in the region of Botucatu, there are representatives of these three subtribes. Currently, species with undefined position in the subtribes, such as *Blepharocalyx salicifolius*, have been recognized. Although taxonomically important, the reproductive organs of Myrtaceae are still little known and could yield relevant information to understand the evolution of traits in infrafamilial groups. Studies involving the ontogeny of such organs are even scarcer, and ontogenetic studies searching for development differences between character states apparently identical with independent origins, such as fleshy fruits, may provide new information that could be applied in intrafamilial classifications. Thus, seven Myrteae species had their reproductive organs anatomically analyzed by adopting usual techniques of plant anatomy for the following aspects: 1) Vasculature of the ovary of floral buds, to define the type of inferior ovary and to recognize characters that may be used in phylogenetic studies; 2) Pericarp development, attempting to recognize phases and/or traits that may be used in phylogenetic studies; 3) Seed development, attempting to recognize differences that characterize the species or the groups to which they belong, and to recognize and describe structures that have not been described so far. The ovarian vasculature study allowed the classification of the inferior ovary of *Blepharocalyx salicifolius* as receptacular, whereas in the remaining species the ovary is appendicular; in addition, there was a variation in the type of vascular supply to the ovules, which is transeptal in species of *Eugenia* and *Psidium*, and axial in *Blepharocalyx salicifolius* and *Myrcia* species. The pericarp development study

revealed homogeneity among species, with an initial moment of cell divisions, second phase of cell differentiation and finally maturation; particular traits were recognized, including presence of sclereids in the mesocarp of *E. aurata* and two *Psidium* species, radial elongation of inner mesocarp cells in *B. salicifolius* and *M. laruotteana*, and occurrence of late-development secretory cavities, which had extremely increased volume in *M. laruotteana*. Results suggest that Myrteae pericarps are rich in information, and making new data available may allow their use in phylogenetic analyses, which may elucidate the evolution of the states of this character in the family. As to seeds, the results obtained in this study illustrate the morphological variety present in the tribe and show that the study of seeds from a larger number of species within this group may increase data still poorly available in the literature, such as the presence of pachychalaza, perichalaza and sarcotesta. The presented data lead to the conclusion that reproductive organs of Myrteae species constitute a wide investigation field to be explored and that making available a larger volume of structural data may allow their use in phylogenetic studies which, associated with molecular analyses, result in the understanding of the group evolution.

Keywords: Myrtaceae, Myrteae, ovary vasculature, pericarp, seed.



*Blepharocalyx salicifolius* (H. B. K.)

# Introdução Geral e Revisão de literatura

## INTRODUÇÃO GERAL E REVISÃO DE LITERATURA

### 1. A família Myrtaceae

Myrtaceae é a segunda maior família de Myrtales (Conti *et al.* 1997), com 144 gêneros (Judd *et al.* 2007) e mais de 4.000 espécies (Souza & Lorenzi 2008). A família apresenta dois centros principais de diversidade, a Oceania, onde seus membros possuem folhas alternas e frutos secos, e a região neotropical, nos quais as folhas são opostas e os frutos, carnosos (Souza & Lorenzi 2008). O hábito das espécies de Myrtaceae varia de grandes árvores perenes, como muitos *Eucalyptus*, a arbustos pequenos ou prostrados, como *Darwinia* (Rye & James 1992, Beardsell *et al.* 1993).

A característica mais marcante das espécies de Myrtaceae é a presença amplamente difundida de glândulas de óleo que, anatomicamente, são cavidades secretoras cujo desenvolvimento tem sido explorado, mas ainda há divergências quanto ao tipo de desenvolvimento que tais estruturas apresentam. Segundo Welch (1923) e Ciccarelli *et al.* (2008), as cavidades apresentam desenvolvimento esquizolisígeno; para Carr & Carr (1970), Van Wyk & Botha (1984) e Kalachanis & Psaras (2005), o desenvolvimento das glândulas é do tipo esquizógeno. É provável que ambos os padrões ocorram e o pequeno número de espécies analisadas não permite maiores considerações sobre sua distribuição.

As espécies de Myrtaceae podem ser utilizadas para diversos fins, apresentando significativo interesse econômico para o Brasil (Jorge *et al.* 2000). Várias espécies são utilizadas como plantas ornamentais e outras apresentam potencial para tal uso, tais como espécies de *Blepharocalyx*, *Campomanesia*, *Eugenia*, *Myrciaria*, dentre outras (Demattê 1997). Muitas espécies têm sido utilizadas na alimentação humana, como a goiaba, a jabuticaba e a pitanga, cujos frutos são comercializados e comumente consumidos, além de diversas espécies nativas, que não são comercializadas, mas são consumidas por comunidades locais, como a gabioba, a uvaia, o cambuci, o araçá, dentre outras (Barroso *et al.* 1991). Além disso, várias espécies são utilizadas como medicinais, tais como *Eucalyptus* spp., do qual se obtém óleo bastante usado na medicina (Metcalf & Chalk 1965), *Eugenia brasiliensis* Lam., que possui atividade anti-inflamatória tópica (Petrovski *et al.* 2008) e *Myrcia sphaerocarpa* DC., *Eugenia puniceifolia* (H.B. & K.) DC., *Myrcia citrifolia* (Lam.) DC. e *Myrcia guianensis* (Aubl.)

Urb., todas estas referidas como pedra-hume-caá, indicadas para tratamento de diabetes (Jorge *et al.* 2000); há referência do gênero *Myrcia* apresentar amplo espectro de atividades farmacológicas (Jorge *et al.* 2000), embora ainda pouco estudadas.

No Brasil, Myrtaceae é representada por cerca de 26 gêneros e 1.000 espécies (Souza & Lorenzi 2008), todas com frutos carnosos e, portanto, pertencentes à tradicional subfamília Myrtoideae (*sensu* Niedenzu 1893), tribo Myrteae (*sensu* Berg 1855-1856, 1857-1859). Dentre os gêneros ocorrentes no Brasil, os maiores são *Eugenia* (1.000 espécies, Merwe *et al.* 2005), *Myrcia* (300 espécies, Judd *et al.* 2007) e *Psidium* (100 espécies, Judd *et al.* 2007), pertencentes, respectivamente, às subtribos Eugeniinae, Myrciinae e Myrtinae (Landrum & Kawasaki 1997), componentes de Myrteae.

Floristicamente, Myrtaceae desponta como uma das famílias mais importantes em todos os domínios brasileiros (Jorge *et al.* 2000, Souza & Lorenzi 2005), sendo uma das mais representativas em biomas como Mata Atlântica (Mori *et al.* 1983), restinga (Assumpção & Nascimento 2000, Souza *et al.* 2007, Souza & Morim 2008), e cerrado (Mendonça *et al.* 1998); este último vem sendo intensamente devastado, sem que muitas das espécies nele presentes sejam conhecidas pela ciência.

## 2. Classificação de Myrtaceae

A primeira classificação da família é de De Candolle (1827, 1828, 1842), que, usando a deiscência, a suculência e o número de cavidades seminais do pericarpo, classificou Myrtaceae em cinco tribos: Chamaelaucieae, cujos frutos são secos, indeiscentes e uniloculares, Leptospermae, com cápsulas secas multiloculares, e Myrteae, com bagas carnosas indeiscentes e multiloculares; Barringtonieae e Lecythideae eram outras duas tribos, mas ambas foram transferidas para Lecytidaceae. Berg (1855-1856, 1857-1859) usando a textura da testa e o tipo de embrião, dividiu a tribo Myrteae em três subtribos: Eugeniinae, Myrciinae e Pimentinae, esta última posteriormente denominada Myrtinae; além destas três subtribos, Berg (1855-1856, 1857-1859) ainda elencou mais duas subtribos, que foram, posteriormente, agrupadas em outras famílias.

Niedenzu (1893) classificou a família em duas subfamílias, Myrtoideae, com uma única tribo – Myrteae, que apresenta frutos carnosos e é encontrada nas Américas e



também nos trópicos do Velho Mundo, e Leptospermoideae, com duas tribos – Leptospermeae e Chamaelaucieae, cujos membros apresentam frutos secos e são restritos à Austrália. Esta classificação tornou-se a mais amplamente utilizada e, até recentemente, era a mais aceita.

Uma classificação menos utilizada foi a de Kausel (1966), que elevou as duas subfamílias de Niedenzu (1893) a famílias e, com base em características do embrião e de germinação, dividiu a família Myrtaceae, sinônimo da subfamília Myrtoideae de Niedenzu (1893), em seis subfamílias: Eugenioideae, Acmenoideae, Cryptorhizoideae, Plinioideae, Myrcioideae e Myrtoideae.

McVaugh (1968) propôs a primeira reorganização das Myrtaceae americanas, ou seja, da tribo Myrteae, agrupando-as em seis grupos informais, além de um grupo com gêneros que não se encaixavam em nenhum destes seis grupos.

Johnson & Briggs (1984), baseando-se em caracteres morfológicos, propuseram que as duas tradicionais subfamílias fossem abandonadas e que se usasse um agrupamento informal dos gêneros em “alianças” ou “subalianças”.

Entretanto, pesquisas recentes de cunho molecular (Wilson *et al.* 2001, 2005) têm demonstrado que os tradicionais grupos não são naturais e que devem ser abandonados. No primeiro estudo, conduzido por Wilson *et al.* (2001), foi feita uma reclassificação da família e, pela primeira vez, os autores declararam que os *taxa* de frutos carnosos não formam um grupo monofilético; a partir disso, os autores consideraram conveniente dividir a família em grupos informais.

A mais recente filogenia molecular da família (Wilson *et al.* 2005) fez uma importante reclassificação de Myrtaceae, dividindo-a em duas subfamílias, Myrtoideae, com 15 tribos, e Psiloxylloideae, com duas tribos. Na primeira subfamília, estão todas as espécies comumente conhecidas como Myrtaceae *sensu stricto* e, na segunda, os gêneros *Heteropyxis* e *Psiloxylon*, que passaram por muitas mudanças de posição dentro das famílias Myrtaceae-Heteropyxidaceae-Psiloxylaceae. Incluída em Myrtoideae (*sensu* Wilson *et al.* 2005), encontra-se a tribo Myrteae, com cinco subtribos: Eugeniinae, Myrciinae, Myrrhiniinae, Pimentinae e Feijoinae, nas quais se distribuem todas as espécies brasileiras.

Com esta nova classificação, é importante atentar para a duplicidade de termos com amplitudes diferentes: *Myrtoideae sensu Niedenzu (1893)* é muito diferente de *Myrtoideae sensu Wilson et al. (2005)*.

Os trabalhos de Lucas *et al.* (2005, 2007) envolveram, especificamente, os gêneros da tribo Myrteae (*sensu Wilson et al. 2005*); analisando aspectos moleculares e morfológicos, os autores buscaram entender a evolução de alguns caracteres morfológicos dentro da tribo. Para Lucas *et al.* (2005), Myrciinae parece ser monofilética, enquanto Myrtinae e Eugeniinae parecem polifiléticas. Segundo Lucas *et al.* (2007), Myrteae compreende sete clados, além de dois *taxa* isolados de posição duvidosa.

### **3. Órgãos vegetativos de Myrtaceae**

Os órgãos vegetativos de Myrtaceae, especificamente de Myrtoideae (*sensu Niedenzu 1893*) são bastante estudados, principalmente no que se refere às folhas.

A anatomia foliar vem sendo descrita para muitas espécies nativas, tais como *Eugenia uniflora* (Alves *et al.* 2008), *Eugenia brasiliensis* Lam. e *Eugenia florida* DC. (Donato & Morretes 2007, 2009), *Eugenia cuprea* (Berg) NDZ. e *Marlierea suaveolens* Gard. (Callado 1993/1997), dentre muitas outras. A vascularização das folhas de algumas espécies também foi estudada e mostrou ser eficiente para identificar espécies, como no trabalho de Alvarez *et al.* (2006), com espécies de *Eugenia* L. da restinga de Algodual, no Pará, e nos de Cardoso & Sajo (2004, 2006), com representantes de 22 dos 23 gêneros de Myrtaceae ocorrentes no Brasil.

Poucos trabalhos estudaram raízes e caules em estrutura primária, embora vários estudos de anatomia do lenho tenham sido conduzidos. Para as espécies nativas, destaca-se o trabalho de Dias-Leme *et al.* (1995), com o lenho de 31 espécies de quatro gêneros da subtribo Myrciinae.

### **4. Órgãos reprodutivos de Myrtaceae**

Segundo Schmid (1972a), o conhecimento das estruturas reprodutivas dos membros de Myrtaceae é bastante escasso e, embora tal referência já tenha sido feita há quase quatro décadas, pouco foi acrescentado nesta área do conhecimento.

Como alguns textos gerais, que apresentam aspectos dos órgãos reprodutivos nas subfamílias, podem ser citados os trabalhos de Beardsell *et al.* (1993), com espécies australianas de Myrtaceae, Nic Lughadha & Proença (1996) e Landrum & Kawasaki (1997), com Myrtaceae nativas do Brasil, o trabalho de Landrum (1982), que tratou de frutos de *Campomanesia*, e o trabalho de Von Teichman & Van Wyk (1984), que apresenta a ontogênese de sementes de *Eugenia*; os demais trabalhos desenvolvidos com órgãos reprodutivos de Myrtaceae detalham aspectos de flores, frutos e/ou sementes de algumas espécies em particular.

Os estudos de estruturas reprodutivas de Myrtaceae praticamente limitam-se às espécies economicamente importantes, como as pertencentes à subfamília Leptospermoideae (especialmente *Eucalyptus*) ou a cultivares disponíveis das duas subfamílias (Schmid 1972a). As espécies nativas brasileiras ainda têm suas estruturas reprodutivas desconhecidas anatomicamente (Schmid 1972a) e trabalhos envolvendo a ontogênese de órgãos reprodutivos são ainda mais escassos.

As flores das espécies de Myrtaceae são bissexuais, actinomorfas, epíginas, muito raramente semi-epíginas (Nic Lughadha & Proença 1994), e polistêmones (Judd *et al.* 2007). Já foram abordados aspectos da biologia floral (Proença & Gibbs 1994, Torezan-Silingardi & Del Claro 1998, Silva & Pinheiro 2007), anatomia floral (Schmid 1972a, 1972b, 1972c, Tantawy, 2004), desenvolvimento floral (Prakash 1969, Carrucan & Drinnan 2000, Belsham & Orlovich 2002, Pimentel 2010), polinização (Gressler 2006), dentre outros, mas o número de espécies estudadas ainda é muito reduzido se comparado ao total de espécies da família.

Dentre os estudos da anatomia floral, aqueles que envolvem vascularização floral parecem ser de grande importância para Myrtaceae, devido ao interesse em se reconhecer qual o tipo de ovário ínfero que ocorre na família, se apendicular ou receptacular. Poucas espécies foram submetidas a este tipo de estudo; para Tantawy (2004), em seu estudo de anatomia floral de *Eugenia uniflora*, *Psidium guajava* e três espécies de Leptospermoideae, o ovário mostrou-se do tipo apendicular; para Schmid (1972a), só há evidências negativas para definir o ovário ínfero das espécies por ele estudadas como apendicular, pois o autor considera que o arranjo dos traços vasculares no hipanto, relacionado ao conceito de ovário apendicular, ainda não foi registrado em Myrtaceae.

Outros aspectos também podem ser analisados em estudos de vascularização floral, como, por exemplo, o tipo de suprimento vascular ovular, que é variável entre os membros da família (Schmid 1972a). Ao conduzir estudos de anatomia floral em espécies de *Eugenia* e *Syzygium*, gêneros de difícil delimitação, Schmid (1972a, 1972b, 1972c) observou que a vascularização floral forneceu informações relevantes para a separação dos dois gêneros, baseando-se no tipo de suprimento vascular ovular, que é axial em *Syzygium* e transeptal em *Eugenia*. Contudo, não há estudos relacionados a este aspecto para outras espécies da família, e infere-se que o suprimento vascular ovular do tipo transeptal seja característico de Myrteae (Lucas *et al.* 2007).

Myrtaceae apresenta diversos tipos de frutos (Barroso *et al.* 1999). Os frutos variam de secos do tipo noz ou cápsula lenhosa (Beardsell *et al.* 1993) a bagas carnosas e indeiscentes (Barroso *et al.* 1999), além de tipos menos comuns, como os drupáceos e subdrupáceos (Nic Lughadha & Proença 1996). Todas as espécies nativas do Brasil apresentam fruto do tipo baga (Barroso *et al.* 1991, Landrum & Kawasaki 1997), de coloração, textura e espermia bastante variáveis (Nic Lughadha & Proença 1996), geralmente associados à dispersão endozoocórica (Nic Lughadha & Proença 1996, Pizo 2002).

Alguns aspectos dos frutos de espécies nativas vêm sendo analisados estruturalmente. Santos *et al.* (2004) analisaram a morfologia e morfometria de frutos de *Acca sellowiana*, *Myrcianthes pungens*, *Psidium cattleianum*, *Campomanesia xanthocarpa*, *Campomanesia guazumifolia* e *Eugenia rostrifolia*. Silva *et al.* (2001) caracterizaram morfometricamente os frutos de *Eugenia dysenterica*. Rego *et al.* (2010) descreveram morfologicamente os frutos de *Blepharocalyx salicifolius* e *Myrceugenia gertii*. Contudo, poucos estudos morfoanatômicos foram conduzidos, sendo os de cunho ontogenético ainda mais restritos.

Quanto à ontogênese de frutos, foram analisadas apenas *Acca sellowiana* (Esemann-Quadros *et al.* 2008), espécies de *Campomanesia* (Landrum 1982), e *Eugenia puniceifolia*, *Myrcia guianensis* e *Campomanesia xanthocarpa* (I.R. Moreira-Coneglian & S.M. Carmello-Guerreiro, dados não publicados), havendo necessidade de novos estudos para a ampliação do volume de dados disponíveis para uso em estudos filogenéticos que busquem analisar a distribuição dos caracteres dentro da família. Os resultados destes trabalhos evidenciam que tais frutos são constituídos por exocarpo

unisseriado, mesocarpo parenquimático suculento e endocarpo também unisseriado, seguindo o padrão de fruto tipo baga (Roth 1977). Contudo, observam-se características particulares que podem ser interessantes para identificação das espécies e no fornecimento de características para serem utilizadas em estudos filogenéticos que visem a compreender a evolução dos caracteres na família (Lucas *et al.* 2007).

As sementes das espécies de Myrtaceae mostram uma ampla variação de tamanho, estrutura do tegumento seminal e morfologia do embrião (Corner 1976, Nic Lughadha & Proença 1996, Landrum & Kawasaki 1997), e foram de grande importância na taxonomia da família, pois agruparam-se os gêneros de Myrteae em subtribos baseando-se em caracteres seminais (Berg 1855-1856, 1857-1859).

Apesar do considerável valor taxonômico atribuído aos caracteres seminais em Myrteae, pouca atenção tem sido direcionada à anatomia da semente e seu desenvolvimento (Van Wyk & Botha 1984). Segundo Corner (1977), as sementes de poucos outros gêneros, além de *Eucalyptus*, têm sido estudadas em detalhe.

Dentre os estudos ontogenéticos conduzidos com espécies de Myrteae, destaca-se o de Van Wyk & Botha (1984), abrangendo 13 espécies de *Eugenia*, no qual se reconheceu que o gênero apresenta dois tipos de desenvolvimento seminal, relacionados aos dois grupos de espécies definidos dentro do gênero (grupo X e grupo Y). Estes autores, seguindo o já declarado por Corner (1976), confirmaram que o tegumento é paquicalazal em algumas espécies.

Landrum (1982) descreveu a anatomia de frutos e sementes de *Campomanesia*, e definiu como característica do grupo a presença de um “falso tegumento seminal”, que o estudo de Moreira-Coneglian (2007) elucidou tratar-se da justaposição do tegumento seminal com o endocarpo e camadas internas do mesocarpo.

Landrum & Sharp (1989) declararam que há quatro características no tegumento seminal que permitem distinguir *Psidium* dos gêneros a ele relacionados, sendo a presença de tegumento seminal grosseiro ou áspero com camada externa de tecido pulposo, a mais importante delas. Ainda não foram conduzidos estudos que definam a quais camadas do tegumento seminal este tecido pulposo se relaciona.

O embrião das espécies de Myrteae também se mostra bastante variável e serviu de base para a classificação do grupo nas subtribos (Barroso *et al.* 1984). Inicialmente, reconheceram-se três tipos básicos de embrião: 1) embrião eugenióide, com hipocótilo

mais curto do que os cotilédones, indistinto em alguns gêneros, e cotilédones carnosos espessos, planoconvexos ou fundidos; 2) embrião mircióide, com cotilédones membranosos a submembranosos, com hipocótilo circundando os cotilédones; 3) embrião mirtóide, com cotilédones mais estreitos ou do mesmo tamanho do hipocótilo, com eixo embrionário bastante alongado (Berg 1855-1856, 1857-1859). Landrum & Stevenson (1986) chegaram a estabelecer linhas evolutivas entre os diferentes tipos de embrião e declararam que os vários tipos de embrião encontrados na família representam diferentes formas de evolução sob uma mesma pressão seletiva de acúmulo de reservas para o desenvolvimento inicial da plântula. Na medida em que o número de estudos com embriões de espécies de Myrteae aumentou, foram reconhecidos novos tipos de embrião, muitos intermediários entre os tipos tradicionais. Barroso *et al.* (1991), por exemplo, reconheceu oito tipos de embrião entre as espécies de Myrteae. Em um estudo recente, Lucas *et al.* (2007) declararam que o embrião eugenióide, aparentemente homogêneo, surgiu independentemente nos grupos “*Plinia*” e “*Eugenia*”, e que estudos de desenvolvimento serão necessário antes de tais reversões ou paralelismos serem confirmados.

Algumas espécies de Myrteae são referidas como poliembriônicas (Gurgel & Soubiê Sobrinho 1951), mas, atualmente, considera-se que a ocorrência de tal característica seja típica do gênero *Syzygium* (Van Wyk & Botha 1984).

Trabalhos envolvendo fracionamento de sementes vêm sendo conduzidos, especialmente com espécies de *Eugenia*, e têm se mostrado eficientes para a obtenção de um número maior de plântulas a partir de cada semente (Silva *et al.* 2003, 2005), resultado interessante para aumentar o número de plântulas que podem ser obtidas em espécies utilizadas em recuperação de áreas degradadas. Os mecanismos envolvidos em tal fenômeno ainda precisam ser melhor compreendidos.

## **5. Espécies selecionadas para o trabalho**

### **5.1. Espécie do gênero *Blepharocalyx* Berg**

O gênero *Blepharocalyx* apresenta posição filogenética ainda obscura (Lucas *et al.* 2005) e tem sido reposicionado constantemente. Inicialmente, o gênero foi incluído em Myrtinae (Berg 1857-1859). Para McVaugh (1968), o gênero é próximo de *Campomanesia*. Landrum (1986) posicionou-o dentro do clado denominado “complexo

*Campomanesia*”, no qual todas as espécies, com exceção de *Pimenta pseudocaryophyllus*, têm tegumento seminal membranoso a cartilaginoso e não apresentam opérculo. Na recente filogenia de Lucas *et al.* (2007), *Blepharocalyx* aparece como um gênero basal, isolado das demais espécies de Myrteae.

O gênero é, principalmente, sul-americano (Landrum 1986), havendo três espécies que ocorrem do Caribe ao sul do Chile (Landrum & Kawasaki 1997). No Brasil, há duas espécies, *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg e *B. eggersii* (Kiaersk.) Landrum (Landrum & Kawasaki 1997).

*Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg (Figura 1), espécie comumente conhecida como murta, cambuí, cambuim ou guamirim (Legrand & Klein 1978), é um arbusto ou árvore (Landrum 1981) encontrado do Rio Grande do Sul a Goiás, além do Paraguai, Uruguai, Argentina, Bolívia e Equador (Landrum 1961).



Figura 1. *Blepharocalyx salicifolius*. Aspecto de um indivíduo (esquerda) e detalhe de ramo com flor (direita).

#### 4.2. Espécies do gênero *Eugenia* Linnaeus

O gênero *Eugenia* pertencia à subtribo Eugeniinae (Berg 1855-1856, 1857-1859) e já foi considerado um dos mais controversos entre as angiospermas (Schmid 1972c), sendo sua circunscrição bastante confusa e difícil. *Eugenia sensu lato* é um “imenso gênero coletivo” que inclui, dentre outros, o gênero *Syzygium* (Merwe *et al.* 2005). Schmid (1972a), usando características anatômicas florais, demonstrou que há diferenças entre estes dois gêneros, e declarou que caracteres florais e do fruto são essenciais para a circunscrição de *Eugenia sensu lato*. Nas filogenias atuais, baseadas em aspectos moleculares, os gêneros *Eugenia* e *Syzygium* encontram-se separados,

sendo posicionados em tribos distintas, respectivamente Myrteae e Syzygieae (Wilson *et al.* 2001, 2005, Lucas *et al.* 2005), corroborando a separação previamente feita por meio de análises anatômicas. As espécies de *Eugenia*, atualmente, são colocadas no grupo *Eugenia* de Myrteae, juntamente com *Myrcianthes* (Lucas *et al.* 2007).

Apesar da separação de *Syzygium*, *Eugenia sensu stricto* ainda é considerado um gênero grande, com cerca de 1.000 espécies, a maioria ocorrendo na América Central e do Sul, além de cerca de 60 espécies na África (Merwe *et al.* 2005). No Brasil, infere-se a presença de 350 espécies (Landrum & Kawasaki 1997), distribuídas em diversos ecossistemas.

Van Wyk *et al.* (1980), com base em características do caule, dividiram as espécies de *Eugenia* sul-africanas em dois grupos, X e Y; várias outras características anatômicas e morfológicas confirmaram tal separação (Van Wyk *et al.* 1982, Van Wyk & Botha 1984, Van Wyk 1985, Van Wyk & Lowrey 1988). Análises moleculares recentes apoiaram a separação nos dois grupos anteriormente referidos e adicionaram um novo grupo, M, no qual se encontram espécies de *taxa* mauritanos (Merwe *et al.* 2005). As espécies do grupo X relacionam-se intimamente com as espécies de *Eugenia* do Novo Mundo; provavelmente, a origem deste grupo é na América do Sul, e as do grupo Y relacionam-se com as espécies do Velho Mundo (Merwe *et al.* 2005).

Espécies de *Eugenia* são encontradas nos trópicos e subtropicais do Novo Mundo, trópicos da Ásia, África e Austrália, havendo espécies inclusive na Nova Zelândia (Haron & Moore 1996). No Brasil, estima-se a ocorrência de 350 espécies (Landrum & Kawasaki 1997), amplamente distribuídas nos diferentes biomas.

Segundo Landrum & Kawasaki (1997), os frutos e sementes de *Eugenia* são extremamente variáveis e pouco investigados, sendo conhecidos somente em poucas espécies (Van Wyk & Botha 1984), das quais em muitas se conhece somente a morfologia externa. As sementes de *Eugenia* são referidas como supercrescidas (Corner 1976), podendo ser paquicalazais (Corner 1976, Van Wyk & Botha 1984). Com relação ao tegumento, tradicionalmente referido como membranoso (Landrum & Kawasaki 1997), vale ressaltar que alguns estudos têm observado que há lignificação de camadas do tegumento seminal, principalmente próximo ao estágio de maturação (Van Wyk & Botha 1984), sendo necessária cautela nas observações.



*Eugenia* é o gênero mais estudado entre os quatro escolhidos para este trabalho. Os estudos anatômicos com espécies nativas estão relacionados à anatomia foliar (Alves *et al.* 2008, Donato & Morretes 2007, 2008, Callado 1993/1997, Alvarez *et al.* 2006, dentre outros), vascularização foliar (Cardoso & Sajo 2004, 2006), ontogênese floral (Lopes 2008, Pimentel 2010), estudos de polinização (Silva & Pinheiro 2009), descrição morfológica de frutos (Nascimento *et al.* 1995, Silva *et al.* 2001, Santos *et al.* 2004), trabalhos relacionados ao fracionamento de sementes (Silva *et al.* 2003, 2005), dentre outros. Apenas o estudo de Moreira-Coneglian (2007) abordou a ontogênese de frutos e sementes de uma espécie, *Eugenia puniceifolia*, não havendo descrição ontogenética do pericarpo de outras espécies.

Dentre as espécies de *Eugenia* ocorrentes no cerrado do estado de São Paulo encontram-se *Eugenia aurata* e *Eugenia bimarginata* (Durigan *et al.* 2004).

*Eugenia aurata* O. Berg (Figura 2) é uma árvoreta de tronco tortuoso e casca espessa, com fendas longitudinais, que ocorre em fisionomias campestres de cerrado e em cerrado típico (Durigan *et al.* 2004). Os frutos são bagas depresso-globosas, de coloração quase preta quando maduros e cerca de 1cm de diâmetro (Durigan *et al.* 2004).



Figura 2. *Eugenia aurata*. Aspecto de indivíduo (esquerda) e ramo com botões florais e flores (direita).

*Eugenia bimarginata* DC. (Figura 3), arbusto de até 1,5m, é reconhecida principalmente pelas folhas simples opostas subsésseis, ovais ou ovado-elípticas,

glabras, de margem revoluta e nervura coletora evidente, e pelas flores brancas organizadas em umbelas axilares (Durigan *et al.* 2004). O fruto é uma baga globosa a elipsóide, cuja coloração varia de amarelo a roxo-escuro, de aproximadamente 6 mm de comprimento (Durigan *et al.* 2004). Esta espécie também ocorre em fisionomias campestres de cerrados e em cerrado típico (Durigan *et al.* 2004).



Figura 3. *Eugenia bimarginata*. Aspecto de indivíduo com frutos (esquerda) e frutos em diversos estádios de desenvolvimento (direita).

#### 4.3. Espécies do gênero *Myrcia* De Candolle

As espécies deste gênero são restritas aos trópicos do Novo Mundo, ocorrendo do México e Caribe ao norte da Argentina, estando distribuídas por todo o território brasileiro (Landrum & Kawasaki 1997). Assim como *Eugenia*, é um dos mais numerosos gêneros de Myrtaceae, com cerca de 377 espécies (Lucas *et al.* 2011).

Sua distribuição restrita colabora para o conhecimento limitado da anatomia das espécies do gênero, havendo carência de dados referentes a, praticamente, todos os órgãos. Poucos estudos foram conduzidos com espécies de *Myrcia*, havendo apenas descrições de órgãos vegetativos em espécies de interesse medicinal, como as popularmente conhecidas pedra-hume-caá, *Myrcia sphaerocarpa*, *Myrcia citrifolia* e *Myrcia guianensis* (Jorge *et al.* 2000).

As espécies escolhidas para este estudo foram *Myrcia bella* e *Myrcia laruotteana*, ambas freqüentes no cerrado da região de Botucatu.

*Myrcia bella* Cambess. (Figura 4), espécie ocorrente em cerrado típico e cerradão (Durigan *et al.* 2004), é uma árvore pequena com tronco sulcado longitudinalmente e ramos jovens com pilosidade esbranquiçada (Durigan *et al.* 2004).

As folhas são simples, opostas, com pilosidade argêntea na face abaxial (Durigan *et al.* 2004). As flores brancas dispõem-se em panículas axilares e os frutos são bagas elipsoides de cerca de 4mm de comprimento (Durigan *et al.* 2004), de coloração purpúrea quando maduros.



Figura 4. *Myrcia bella*. Aspecto de indivíduo (esquerda) e ramo com frutos jovens (direita).

*Myrcia laurotteana* Cambess. (Figura 5) é uma espécie amplamente distribuída, ocorrendo em Goiás, Rio de Janeiro e de Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, em matas ciliares ou em capões (Legrand & Klein 1969), mas também presente nos cerrados do centro-oeste paulista. Em material seco, as folhas apresentam-se amareladas e a margem das folhas caracteristicamente onduladas. É popularmente conhecida como cambuí (Morais & Lombardi 2006).



Figura 5. *Myrcia laurotteana*. Aspecto de indivíduo (esquerda) e ramo com frutos maduros (direita).

#### 4.4. Espécies do gênero *Psidium* Linnaeus

*Psidium*, gênero atualmente posicionado no clado “*Pimenta*” (Lucas *et al.* 2007), foi considerado o gênero americano mais numeroso da subtribo Myrtinae (McVaugh 1968), sendo constituído por aproximadamente 100 espécies (Judd *et al.* 2007). Distribui-se do México e Caribe ao norte da Argentina, com espécies ocorrendo por todo o Brasil (Landrum & Kawasaki 1997).

Neste gênero, cerca de 75% das espécies são poliplóides, sendo assim considerado o gênero mais derivado de Myrtinae, subtribo considerada a mais ancestral de Myrteae (Costa & Forni-Martins 2006).

Um representante deste gênero possui interesse comercial no Brasil, *Psidium guajava*, a goiaba, cujos frutos são amplamente cultivados e comercializados (Landrum & Kawasaki 1997). Além disso, também há algumas espécies nativas que são localmente consumidas, como vários tipos de araçás (Franzon *et al.* 2009).

*Psidium australe* var. *argenteum* (O. Berg) Landrum (figura 6) é uma nova combinação que ocorre no Paraguai e no Brasil, nos estados de Minas Gerais, Goiás, Paraná e São Paulo (Landrum 2005). É um arbusto de cerca de 1,5m de altura, que difere das demais variedades por apresentar folhas densamente cobertas com tricomas na superfície abaxial das folhas, exceto nas nervuras mais calibrosas (Landrum 2005). A espécie mostrou-se bastante comum nos cerrados da região centro-oeste paulista.



Figura 6. *Psidium australe* var. *argenteum*. Aspecto de indivíduo (esquerda) e ramo com frutos jovens (direita).

*Psidium guineense* Sw. (figura 7), popularmente conhecido como araçá-verdadeiro ou araçá-azedo (Franzon *et al.* 2009), é um arbusto ou árvore pequena, de casca lisa e ramos novos pubescentes, facilmente confundido com *P. guajava* (Arantes & Monteiro 2002). É amplamente distribuída pelo Brasil, além de ser encontrada no Paraguai, Argentina e México (Legrand & Klein 1977), estando, portanto, presente em vários domínios fitogeográficos, como na floresta amazônica, caatinga e mata atlântica (Sobral *et al.* 2010). Além disso, é comumente encontrada em fisionomias campestres de cerrado, cerrado típico e em cerradão (Durigan *et al.* 2004), ocorrendo em áreas de cerrado da região de Botucatu.



Figura 7. *Psidium guineense*. Aspecto de indivíduo (esquerda) e detalhe de frutos jovens (direita).

## 6. Objetivos

Diante do exposto, o presente trabalho tem como objetivo geral analisar a morfologia, anatomia e ontogênese de órgãos reprodutivos de espécies das três subtribos de Myrteae ocorrentes nos cerrados, além de uma espécie atualmente posicionada externamente a estes grupos. Como objetivos específicos, pretende-se:

- 1) Descrever a vascularização do ovário de botões florais das sete espécies selecionadas, a fim de se definir o tipo de ovário ínfero e de se reconhecerem possíveis características utilizáveis em estudos filogenéticos;

- 2) Caracterizar o desenvolvimento dos frutos das sete espécies escolhidas, procurando reconhecer fases e/ou características utilizáveis em estudos filogenéticos;
- 3) Relatar a ontogênese das sementes das sete espécies em estudo, identificando semelhanças e diferenças que caracterizem as espécies ou os grupos aos quais elas pertencem.

Conforme estabelecido pelo Conselho do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), os resultados obtidos durante a execução deste Projeto de Doutorado foram reunidos em artigos científicos para posterior publicação, sendo que os mesmos encontram-se nas normas dos periódicos aos quais serão submetidos:

Capítulo I: Vascularização floral de espécies de Myrteae DC.

(Myrtaceae), com ênfase na natureza do ovário ínfero e no suprimento vascular ovular – *Nordic Journal of Botany*

Capítulo II: Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de sete espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae) e seu potencial taxonômico e filogenético – *Acta Botanica Brasilica*

Capítulo III: Morfoanatomia e ontogênese de sementes de espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae) – *Revista de Biologia Tropical*



*Eugenia bimarginata* DC.

# Capítulo 1



**Vascularização floral de espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae), com ênfase na natureza do ovário ínfero e no suprimento vascular ovular.**

**Inara Regiane Moreira-Coneglian and Denise Maria Trombert Oliveira**

*I.R. Moreira-Coneglian, Depto de Botânica, IB, Univ. Estadual Paulista, Distrito de Rubião Jr., s/n, CP 510, Botucatu, São Paulo 18618-970, Brazil. – D.M.T. Oliveira (dmtoliveira@icb.ufmg.br), Depto de Botânica, ICB, Univ. Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos, 6627, Pampulha, CP 486, Belo Horizonte, Minas Gerais 31270-901, Brazil.*

## Resumo

A análise da vascularização floral revela aspectos significativos que permitem interpretações sobre a natureza do ovário ínfero e levam a conclusões relativas à evolução de estados de caráter relacionados ao sistema vascular, como é o caso do suprimento vascular dos óvulos. Dentre as Myrtaceae, o tipo de ovário ínfero foi definido para apenas algumas espécies e registra-se variação no suprimento vascular dos óvulos, havendo necessidade de novos estudos que ampliem os dados disponíveis nestes tópicos. Neste trabalho, foram selecionadas sete espécies, duas de cada uma das três subtribos de Myrteae e *Blepharocalyx salicifolius*, cujo gênero, atualmente, é considerado como isolado das demais espécies neotropicais. Todas as espécies estudadas apresentam padrão monocíclico de distribuição dos feixes mais calibrosos no ovário, feixes indicando a natureza apendicular do ovário ínfero; apenas *B. salicifolius* apresenta ovário receptacular. Quanto ao suprimento vascular dos óvulos, *B. salicifolius* e as duas espécies de *Myrcia* possuem o tipo axial, enquanto as espécies de *Eugenia* e *Psidium*, transeptal. Também há variação no número dos feixes estilares. O estudo da vascularização mostra-se promissor para fornecer informações a respeito das características vasculares das espécies das subtribos de Myrteae, permitindo ampliar o volume de dados morfológicos utilizáveis em filogenias.

Palavras-chave: vascularização floral; Myrtaceae; ovário ínfero; suprimento vascular.

## Introdução

A natureza do ovário ínfero tem merecido grande atenção, pois pode apontar certas tendências evolutivas nos vários grupos vegetais (Tantawy 2004). Segundo Endress (2011), o ovário ínfero representa uma estrutura mais econômica do que o ovário súpero, pois duas estruturas protetoras dos óvulos, a parede ovariana e o tubo floral, estão combinadas. O ovário ínfero já foi considerado estado derivado; atualmente, ele tem sido considerado evolutivamente flexível, pois está presente tanto em angiospermas basais quanto em derivadas e porque têm sido encontradas muitas reversões de ovário ínfero para súpero (Endress 2011).

Myrtaceae destaca-se entre as famílias cujas espécies apresentam flores monoclinas (raramente diclinas), epíginas (raramente períginas), com número variável de sépalas e pétalas, estames numerosos (Nic Lughadha e Proença 1996) e carpelos conatos com número variável de lóculos (Beardsell et al. 1993).

A vascularização floral de Myrtaceae é pouco conhecida e poderia contribuir para elucidar questões relacionadas ao ovário ínfero, tais como: a definição do tipo, se receptacular ou apendicular, baseando-se na vascularização presente, respectivamente, no receptáculo ou hipanto; a definição do tipo de suprimento vascular para os óvulos, que, pode ser transeptal ou axial (Schmid 1972a); e o reconhecimento de certas inversões nos feixes vasculares, que apontam para a imersão do ovário no receptáculo. Schmid (1972b, 1972c), estudando a vascularização floral de espécies de *Eugenia* e *Syzygium* (Myrtaceae), concluiu que os dois gêneros, de difícil circunscrição, poderiam ser separados pelo tipo de distribuição dos feixes mais calibrosos no tubo floral e, principalmente, pelo tipo de suprimento vascular para os óvulos, que é transeptal em espécies de *Eugenia sensu stricto* e axial em espécies de *Syzygium sensu lato*. Outras espécies de Myrtaceae ainda não foram investigadas com relação a este aspecto, embora tais dados possam acrescentar informações importantes para a classificação e reconhecimento de estados de caráter das Myrtaceae neotropicais, pois, uma vez que a variação da arquitetura floral na família esteja descrita, é possível associar tais caracteres às filogenias já definidas, como vem sendo feito por Lucas et al. (2007) com outros caracteres morfológicos.

Além disso, conforme indicado por Lucas et al. (2005), análises cladísticas futuras de Myrtaceae podem e devem ser elaboradas baseando-se em caracteres morfológicos associados aos moleculares de modo a obter-se clara compreensão da evolução floral na família (Belsham e Orlovich 2002).

Todas as Myrtaceae brasileiras pertencem à tribo Myrteae DC., dividida em três subtribos baseando-se em características do embrião e do tegumento seminal: Eugeniinae, Myrciinae e Myrtinae (Landrum e Kawasaki 1997). A mais nova filogenia da família (Wilson et al. 2005) inclui as espécies brasileiras na tribo Myrteae, com delimitação diferente da tribo de mesmo nome proposta por de Candolle; a tribo passa a estar organizada em cinco subtribos, Eugeniinae, Myrciinae, Pimentinae, Myrrhiniinae e Feijoiinae. Dentre as espécies ocorrentes no Brasil, os gêneros *Eugenia*, *Myrcia* e *Psidium* são os mais numerosos (Landrum e Kawasaki 1997) e são representantes das subtribos Eugeniinae, Myrciinae e Myrtinae (Pimentinae *sensu* Wilson et al. 2005) respectivamente. Além destes, a inclusão de dados estruturais para o gênero *Blepharocalyx* mostra-se bastante promissor, pois tem sido sugerido que este seja um gênero isolado e basal entre as Myrteae (Lucas et al. 2005).

O presente trabalho objetiva descrever a vascularização floral, com ênfase na natureza do ovário ínfero de seis espécies das três subtribos de Myrteae mais representativas no Brasil, bem como de *Blepharocalyx salicifolius*, espécie de Myrteae atualmente reconhecida como externa às referidas subtribos.

## Material e Métodos

As coletas foram feitas em áreas residuais de cerrado, localizadas aos arredores do município de Botucatu, estado de São Paulo, Brasil. O material coletado foi herborizado, identificado por especialista e depositado no Herbário da Universidade Estadual Paulista, *campus* de Botucatu (BOTU): *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg (Moreira-Coneglian 1-101110); *Eugenia aurata* O. Berg (Moreira-Coneglian 1-080410); *Eugenia bimarginata* DC. (Moreira-Coneglian 2-250808); *Myrcia bella* Cambess. (Moreira-Coneglian 3-071009); *Myrcia laruotteana* Cambess. (Moreira-Coneglian 1-200910); *Psidium australe* var. *argenteum* (O. Berg) Landrum (Moreira-Coneglian 4-071009) e *Psidium guineense* Sw. (Moreira-Coneglian 1-291010).

Foram coletados botões florais de vários indivíduos de cada espécie. O material foi fixado em formalina-ácido acético-etanol 50% (Johansen 1940) por 48 horas, sendo conservado em etanol 70%.

Amostras do material fixado foram desidratadas em série etílica e incluídas em 2-hidroxietil-metacrilato Leica<sup>®</sup>, seguindo-se as recomendações do fabricante. Posteriormente, os blocos foram seccionados com 8µm de espessura, em micrótomo rotativo Leica RM 2145, obtendo-se séries transversais e longitudinais. As lâminas obtidas

foram coradas com Azul de Toluidina O 0,05% em tampão acetato, pH 4,7 (O'Brien et al. 1964, modificado) e montadas com Entellan<sup>®</sup>. Foram produzidas fotomicrografias em microscópio Olympus BX41 com câmera digital Olympus C-7070 WZ acoplada, sobre as quais os diagramas foram preparados utilizando-se Corel Draw<sup>®</sup> versão 10.

## Resultados

Em todas as espécies estudadas, o pedicelo é um sifonostelo (Fig. 1) do tipo ectoflóico, ocorrendo certa atividade cambial.

Com exceção de *B. salicifolius*, em todas as espécies, os dois primeiros traços emitidos partem das extremidades do pedicelo e irrigarão o par de bractéolas presente na base das flores destas espécies (Figs. 17-19).

### *Blepharocalyx salicifolius*

O sifonostelo do pedicelo fragmenta-se em dois (Fig. 2) e depois em oito feixes de grande calibre (Fig. 3) e alguns feixes vasculares de menor calibre, que se posicionam centralmente (Figs. 4-5). Destes menores, dois constituem os traços carpelares dorsais (Figs. 6-8); outros dois, perpendiculares aos dorsais, produzem traços laterais (Figs. 8-9). Os demais migram para a região central, constituindo um plexo placentário (Figs. 4-9), que irrigará os óvulos. Os feixes vasculares calibrosos, dispostos perifericamente, irrigam o hipanto e emitem pequenas ramificações, mantidas no mesmo cilindro (Fig. 8). Nesta altura, inicia-se a individualização de lóculo (Fig. 8). Na região placentária, os traços fragmentam-se e emitem ramificações que irrigarão os óvulos dos dois lóculos já definidos (Figs. 9-11), até que não reste vascularização axial (Fig. 12). Sobre a porção distal dos lóculos, os dois feixes dorsais e os dois feixes laterais dos carpelos migram abruptamente para a região axial (Fig. 13), constituindo os quatro feixes que irrigarão o estilete (Figs. 14-16). Após a individualização do estilete, os feixes do hipanto dividem-se (Fig. 14), produzindo pequenos e numerosos traços, que iniciam sua migração. Internamente no hipanto, individualizam-se, centrifugamente, os filetes dos numerosos estames, sendo que cada unidade recebe um traço vascular (Fig. 15). Seguindo-se à individualização dos estames, delimitam-se as pétalas (Fig. 16), que recebem um traço cada, o qual se divide rapidamente em feixes vasculares menores, e as sépalas, com cinco traços por unidade, sendo o mediano mais calibroso.

### *Eugenia aurata*

O sifonostelo fragmenta-se, emitindo traços opostos para as duas bractéolas (Figs. 17-19). São, então, emitidos pequenos traços, inicialmente compondo o sifonostelo, que passam por migração para a região externa e interna (Figs. 20-21), compondo o hipanto. Os feixes dorsais são indistintos. Delineiam-se dois lóculos (Fig. 21) e dois feixes ventrais e sucessivos feixes laterais migram de maneira abrupta pelo septo (Fig. 22), e, na placenta, o conjunto desses feixes emite traços que irrigam os vários óvulos (Fig. 23). Sobre a região distal dos lóculos, os feixes laterais migram para o centro, e formam dois feixes que irrigarão o estilete (Fig. 24). Inicia-se a individualização de sépalas e, posteriormente, de pétalas (Fig. 24); cada sépala e pétala recebe múltiplos traços, que se ramificam em pequenos feixes (Fig. 24). Os filetes individualizam-se de modo centrípeto, cada um recebendo um traço vascular, paralelamente à individualização do estilete (Fig. 25).

#### *Eugenia bimarginata*

Assim como em *E. aurata*, os feixes mais calibrosos emitem traços menores que formam dupla faixa (Fig. 26). Na altura dos lóculos, não se distinguem os feixes dorsais (Fig. 27), e somente se reconhecem os feixes laterais quando estes se aproximam dos lóculos e migram para a placenta, de modo a irrigar os óvulos (Figs. 28-29). No hipanto, os feixes que irrigarão as sépalas migram para a periferia, onde as sépalas separam-se do hipanto, recebendo três traços vasculares. Cada pétala recebe um traço vascular, o qual, rapidamente, se fragmenta e origina novos feixes. Os traços vasculares para os filetes já se distinguem e, logo acima, os filetes são individualizados no hipanto (Fig. 30). Por último, diferentemente de *E. aurata*, o estilete individualiza-se, recebendo dois feixes. A separação das peças florais é, portanto, centrípeta.

#### *Myrcia bella*

A vascularização do pedicelo e a presença das duas bractéolas é similar à de *E. aurata*. Os sete feixes calibrosos produzem numerosos traços (Figs. 31-33); dois traços dorsais migram, enquanto parte dos pequenos traços dirige-se à região central, onde constituirão os dois feixes laterais e o plexo placentário (Figs. 34-35). De cada lado, o plexo placentário bifurca-se, irrigando dois óvulos por lóculo (Fig. 36). Periféricamente no hipanto, permanece um círculo relativamente irregular e concêntrico de feixes calibrosos (Figs. 37-38). Os feixes laterais ao septo migram, aproximando-se dos dorsais (Fig. 38) junto aos quais irriga o estilete, e pode haver ramificação destes feixes. Como em *B. salicifolius*, a individualização dos demais verticilos é centrífuga. Cada filete recebe, como

nas demais espécies, um traço vascular (Fig. 39-40). Pétalas e sépalas individualizam-se nesta ordem (Fig. 40).

#### *Myrcia laruotteana*

A vascularização é similar à de *M. bella*, exceto no plexo placentário, que é constituído por apenas dois feixes ventrais volumosos (Fig. 41), que se dividem em quatro unidades, as quais irrigam os óvulos (Fig. 42).

#### *Psidium australe* var. *argenteum*

Assim como nas espécies de *Eugenia* e de *Myrcia*, os dois primeiros traços emitidos irrigam as bractéolas na base da flor. O sifonostelo inicial fragmenta-se em feixes vasculares calibrosos que se subdividem em feixes vasculares calibrosos e menores (Figs. 43-44). Logo após a delimitação dos lóculos (Fig. 45), numerosos traços laterais, oriundos dos feixes vasculares calibrosos do hipanto, migram em direção a cada septo, constituindo a vascularização ovular transeptal (Figs. 45-47). Na altura em que se inicia a projeção da placenta interna ao lóculo, reconhecem-se os feixes dorsais evidentes (Figs. 47-48), embora, algumas vezes, eles estejam ligeiramente deslocados. Feixes vasculares laterais assumem posição ventral e passam a emitir traços para óvulos (Fig. 48). Os feixes dorsais migram bruscamente (Figs. 49-50) e irrigam o estilete, juntamente com um feixe lateral (Fig. 51). No estilete individualizado, observa-se quatro a cinco feixes (Fig. 51). Proliferam intensamente os traços na região mais interna do hipanto, e individualizam-se centrifugamente os filetes, seguidos pelas pétalas, recebendo um traço cada, e sépalas, que recebem três a cinco traços (Fig. 52).

#### *Psidium guineense*

Esta espécie mostrou-se bastante semelhante à *P. australe* var. *argenteum*, exceto pela questão de haver leve reversão do feixe dorsal na região distal dos carpelos (Figs. 54-56).

#### Comparação entre as espécies estudadas

As principais semelhanças e diferenças entre as espécies estudadas encontram-se resumidas na Tabela 1.

#### **Discussão**

Uma das principais características de Myrtales é a presença de flores epíginas a períginas com ovários ínferos (Dahlgren e Thorne 1984), nos quais a região interna é verdadeiramente carpelar, permanecendo controversa no que se refere à natureza da região externa à parede ovariana (Puri 1951). Na ordem, a vascularização floral foi estudada para poucas espécies de Vochysiaceae, Combretaceae e Myrtaceae. Em Vochysiaceae, Litt e Stevenson (2003), devido à presença de ovários ínferos, semi-ínferos e súperos, verificaram que há diferenças significativas na vascularização floral entre os gêneros. Estudando Combretaceae, Venkateswarlu e Rao (1969) encontraram uniformidade no padrão de vascularização das flores nas quatro tribos da subfamília Combretoideae, mas notaram que há variação no número de feixes dorsais, embora o ovário seja reconhecido como unilocular, e declararam que o ovário ínfero é receptacular.

Nos poucos representantes de Myrtaceae até agora estudados, pode-se observar que há variação na distribuição dos feixes vasculares do hipanto; de acordo com Schmid (1972a), o arranjo dos feixes mais calibrosos pode ser monocíclico (com um anel de feixes), policíclico (com dois ou mais anéis concêntricos de feixes, podendo estes ocorrer ou não ao longo de raios definidos) ou zonocíclico (muitos feixes dispersos em uma faixa, com anéis concêntricos definidos em fileiras não aparentes). Verificou-se que todas as espécies estudadas neste trabalho apresentam arranjo monocíclico de feixes calibrosos.

Os ovários ínferos são reconhecidos como sendo de natureza apendicular ou receptacular. Os ovários ínferos apendiculares são formados pela fusão das bases das sépalas, pétalas e estames com a parede do ovário; já os receptaculares são formados pela fusão da parede ovariana com o receptáculo (Puri 1951). O estudo da vascularização ovariana fornece as evidências necessárias para a elucidação do tipo de ovário, embora, em alguns casos, o curso e a disposição dos feixes vasculares não sejam tão úteis no esclarecimento de tal questão (Puri 1952). Analisando-se os dados obtidos neste trabalho, é possível concluir que somente o ovário de *B. salicifolius* é do tipo receptacular, com um arranjo monocíclico de feixes vasculares calibrosos, reconhecendo-se o receptáculo nas adjacências dos lóculos. Nas demais espécies, observa-se grande quantidade de traços emitidos já na vizinhança dos lóculos, o que caracteriza o hipanto e, conseqüentemente, o ovário apendicular, como já constatado por Tantawy (2004) em *Eugenia uniflora*, *Psidium guajava* e três espécies de Leptospermoideae. Contudo, Schmid (1972c) declarou que, embora tenha tentado classificar o ovário ínfero como apendicular, ele só encontrou evidências negativas para tal, e declarou que é o tipo policíclico de arranjo dos feixes calibrosos que está relacionado ao conceito de ovário apendicular, condição ainda não



encontrada em Myrtaceae no ponto de vista do autor. Levando-se em consideração que *B. salicifolius* é isolado dos demais gêneros de Myrteae (*sensu* Wilson et al. 2005) e considerado basal na tribo (Lucas et al. 2007), infere-se que o ovário receptacular possa ser uma característica ancestral neste grupo, a qual reforça a separação de tal gênero dos demais da tribo. Sugere-se que novos estudos sejam conduzidos com a análise do ovário, a fim de se ampliar o número de espécies e buscar fundamentar a proposição acima.

Quanto à vascularização que irrigará os óvulos, também houve diferença entre as espécies, embora Wilson et al. (2005) identifique a tribo Myrteae como tendo suprimento vascular do tipo transeptal para os óvulos, informação não é corroborada neste trabalho. Em *B. salicifolius* e nas duas espécies de *Myrcia*, foi observada a presença de plexo placentário, caracterizando uma vascularização axial da placenta, o que não foi encontrado nas *Eugenia* e *Psidium*, cuja vascularização placentária é do tipo transeptal. Os dados obtidos para as *Eugenia* corroboram os dados de Schmid (1972b), que declarou que este gênero apresenta vascularização transeptal, diferente da vascularização axial ocorrente em espécies de *Syzygium sensu lato*. Adotando-se a filogenia de Lucas et al. (2007), os gêneros *Eugenia* e *Psidium* são mais próximos, enquanto que *Blepharocalyx* e *Myrcia* são distantes. Tais estados de caráter e sua distribuição nos gêneros da família também necessitam de ampliação do número de espécies; para Schmid (1972a) e Eyde (1975), o suprimento vascular axial é ancestral ao transeptal, informação que, quando analisada à luz da filogenia de Lucas et al. (2007), não parece adequada, pois os dois clados que apresentam vascularização axial encontram-se em ramos filogeneticamente distantes, sendo que um deles (*Blepharocalyx*) é considerado ancestral, mas o outro (*Myrcia*) é derivado. É possível, contudo, que a vascularização axial tenha surgido mais de uma vez no grupo, o que só poderá ser corroborado pela análise de novas espécies destes e de gêneros próximos.

Em *E. aurata*, *E. bimarginata*, *M. bella*, *M. laruooteana*, *P. australe* var. *argenteum* e *P. guineense*, os primeiros dois feixes emitidos pelo sifonostelo irrigam as bractéolas, estruturas presentes na base das flores destas espécies. *Blepharocalyx salicifolius* não apresenta bractéola e o sifonostelo fragmenta-se para originar os feixes calibrosos que irrigarão o gineceu (em primeira instância, já que o ovário é ínfero), as sépalas, as pétalas e os estames. Também neste aspecto, *B. salicifolius* mostra-se diverso das demais espécies estudadas, somando mais um caráter de distinção do gênero deste gênero.

Schmid (1972d) declarou que, nas plantas por ele estudadas, houve considerável variabilidade, tanto no nível quanto no modo de origem dos feixes carpelares dorsais,

mesmo em uma única flor, e que o fato dos feixes dorsais poderem surgir em níveis marcadamente diferentes na mesma flor torna duvidoso o valor deste caráter. Dentre os dados obtidos, foi possível observar que os feixes dorsais surgiram em níveis topográficos inferiores aos da abertura dos lóculos em todas as espécies estudadas, mesmo que não sejam absolutamente simétricos.

Outra diferença que chamou atenção foi o número de feixes no estilete. É comum reconhecer que o número de feixes no estilete reflete o número de carpelos presentes no ovário, visto que é frequente a manutenção dos feixes dorsais, como nervuras medianas dos carpelos, até o estilete. Dentre as espécies estudadas, o número de feixes coincidiu com o número de carpelos em algumas vezes e noutras não. Nas espécies de *Eugenia* e em *M. laruotteana*, há dois carpelos e dois feixes no estilete, que correspondem a extensão dos feixes dorsais dos carpelos; em *B. salicifolius* e *M. bella*, há dois carpelos e quatro feixes no estilete, já que, além dos dorsais, dois laterais também persistem; em *P. australe* var. *argenteum*, há quatro carpelos e quatro a cinco feixes no estilete, e em *P. guineense*, há quatro carpelos e de oito a nove feixes no estilete, havendo tendência de dois se fundirem. Estudos com maior número de espécies podem verificar a variação no número de feixes no estilete em outras espécies, associada ao número de carpelos, a fim de esclarecer seu significado.

Com base nos dados obtidos, pode-se afirmar que os estudos da vascularização floral de espécies de Myrtaceae ampliam o volume de dados estruturais que podem ser usados em filogenias morfológicas ou nas mistas, que envolvem dados morfológicos e moleculares, e podem revelar interessantes relações de parentesco entre as espécies e os níveis filogenéticos dos estados de caracteres florais que a família apresenta.

**Agradecimentos:** À Dra. Carolyn Eleonora Barnes Proença e ao M.Sc. Jair Eustáquio Quintino de Faria Júnior, pela identificação das espécies deste trabalho. À CAPES, pela bolsa parcial no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas-Botânica, UNESP, Botucatu, de I.R. Moreira-Coneglian. Ao CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa de D.M.T. Oliveira.

## Referências

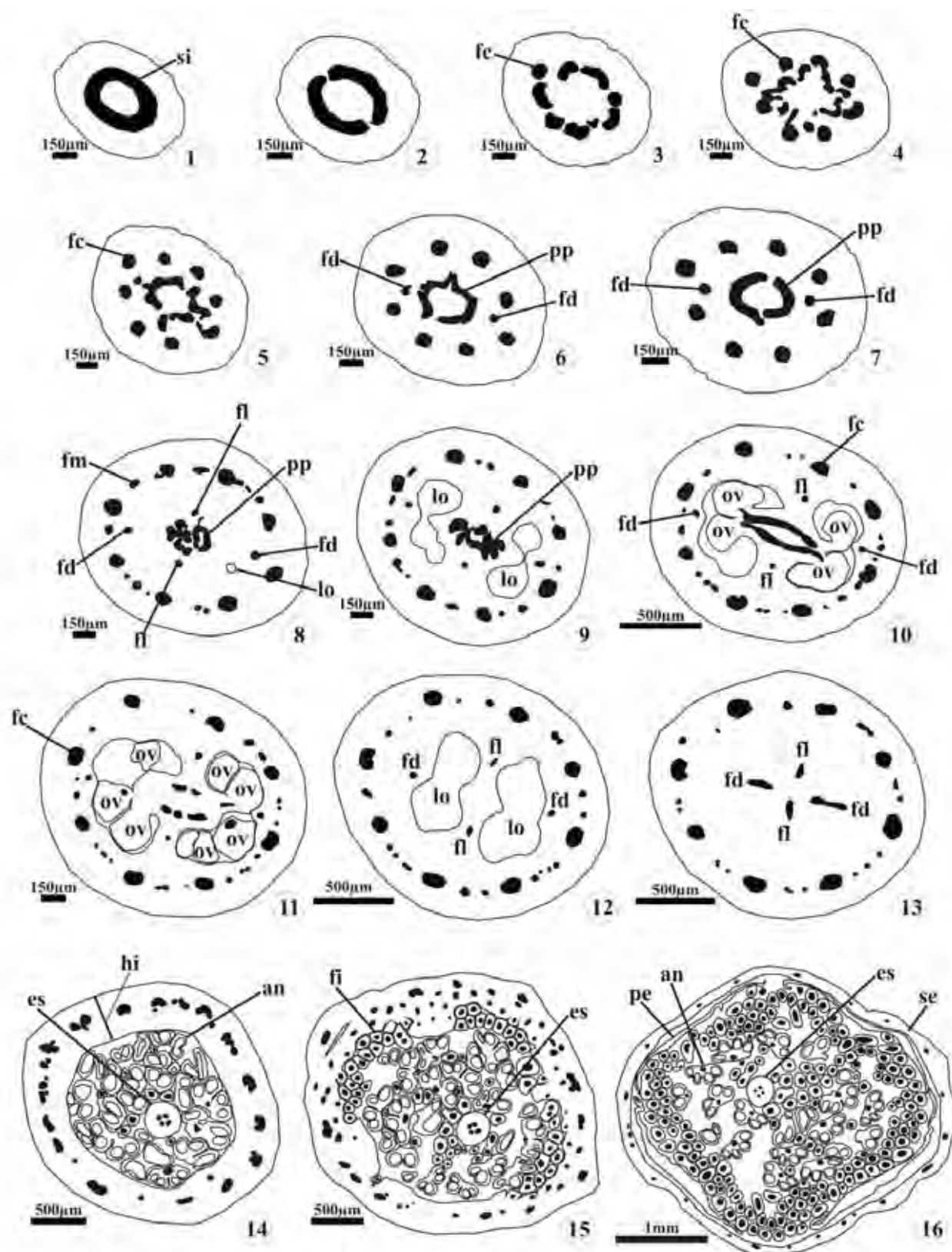
Beardsell, D.V. et al. 1993. Reproductive biology of Australian Myrtaceae. – Aust. J. Bot. 41: 511-526.

- Belsham, S.R. and Orlovich, D.A. 2002. Development of the hypanthium and androecium in New Zealand Myrtoideae (Myrtaceae). – *N. Z. J. Bot.* 40: 687-695.
- Endress, P.K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. – *Am. J. Bot.* 98: 370-396.
- Dahlgren, R. and Thorne, R.F. 1984. The order Myrtales: circumscription, variation, and relationships. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 633-699.
- Eyde, R.H. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: floral anatomy. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 521-537.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. – McGraw-Hill.
- Landrum, L.R. and Kawasaki, M.L. 1996. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. – *Brittonia* 49: 508-536.
- Litt, A. and Stevenson, D.W. 2003. Floral development and morphology of Vochysiaceae. I. The structure of the gynoecium. – *Am. J. Bot.* 90: 1533-1547.
- Lucas, E.J. et al. 2005. Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae – preliminary molecular evidence. – *Plant Syst. Evol.* 251: 35-51.
- Lucas, E.J. et al. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). – *Taxon* 56: 1105-1128.
- Nic Lughadha, E. and Proença, C. 1996. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 480-503.
- O'Brien, T.D. et al. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. – *Protoplasma* 59: 368-373.
- Puri, V. 1951. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. – *Bot. Rev.* 17: 471-553.
- Puri, V. 1952. Floral anatomy and inferior ovary. – *Phytomorphology* 2: 122-129.

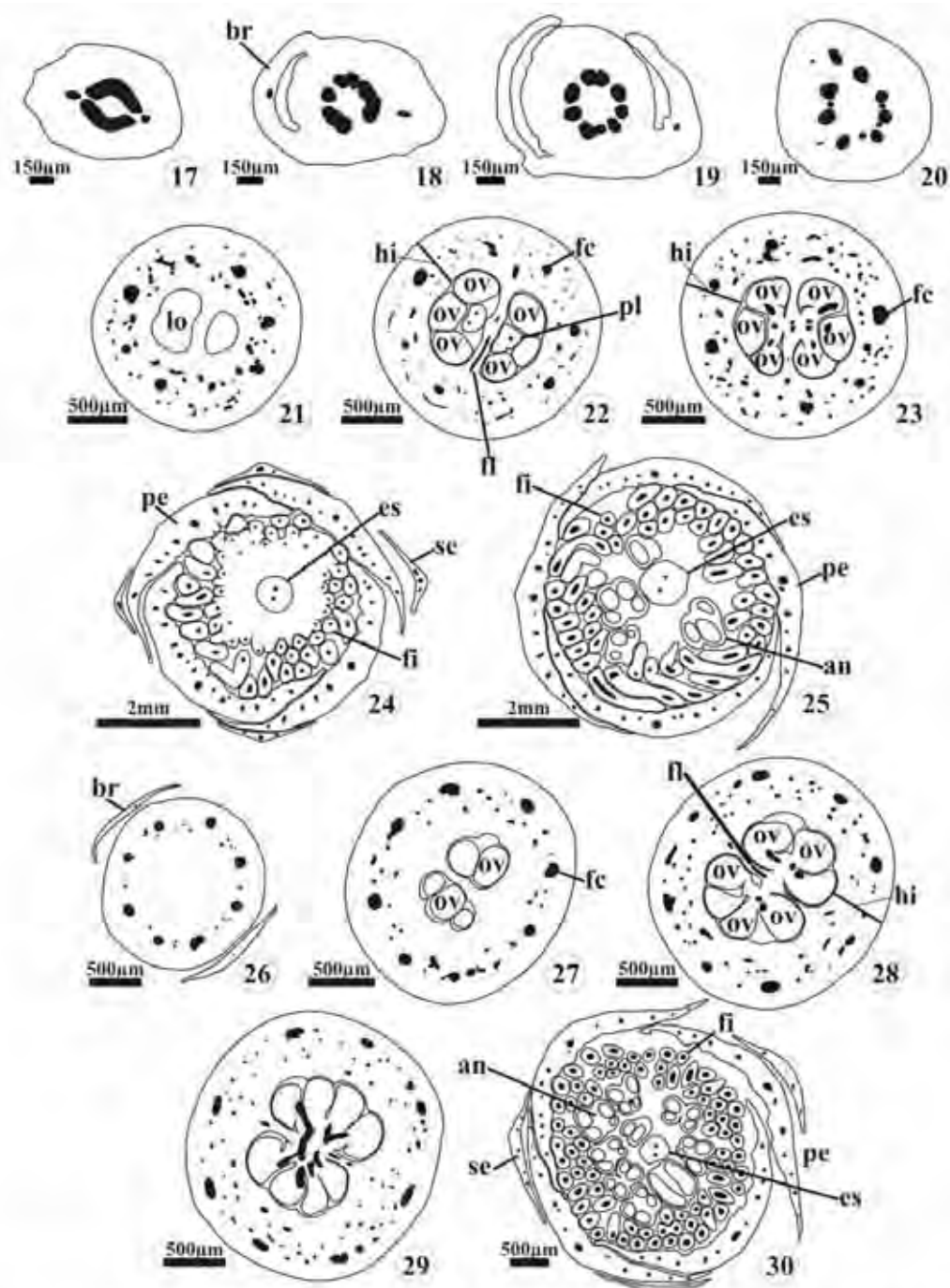
- Schmid, R. 1972a. A resolution of the *Eugenia-Syzygium* controversy (Myrtaceae). – Am. J. Bot. 59: 423-436.
- Schmid, R. 1972b. Floral anatomy of Myrtaceae. II. *Eugenia*. – J. Arnold Arbor. 53: 336-363.
- Schmid, R. 1972c. Floral anatomy of Myrtaceae. I. *Syzygium*. – Bot. Jahrb. Syst. 92: 433-489.
- Schmid, R. 1972d. Floral bundle fusion and vascular conservatism. – Taxon 21: 429-446.
- Tantawy, M.E. 2004. Morpho-anatomical study on certain taxa of Myrtaceae. – Asian J. Plant Sci. 3: 274-285.
- Venkateswarlu, F.N.I. and Rao, P.S.P. 1969. The floral anatomy of Combretaceae. – Proc. Indian Natl. Sci. Acad., Part B 36: 1-20.
- Wilson, P.G. et al. 2005. Relationships within Myrtaceae sensu lato based on a *matK* phylogeny. – Plant Syst. Evol. 251: 3-19.

Tabela 1. Resumo de características distintivas da vascularização floral das espécies de Myrteae estudadas.

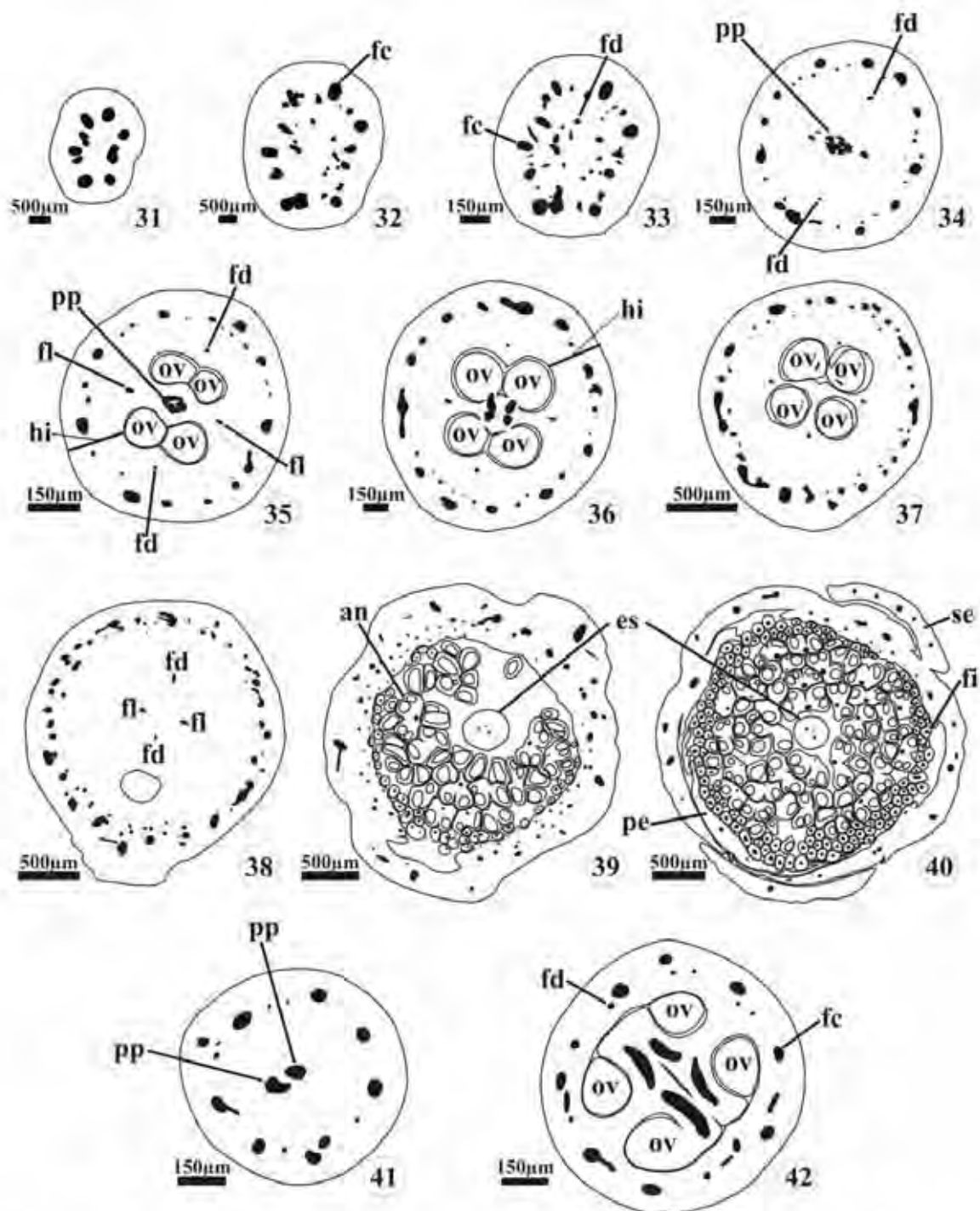
Característica	<i>B. salicifolius</i>	<i>E. aurata</i>	<i>E. bimarginata</i>	<i>M. bella</i>	<i>M. laruotteana</i>	<i>P. australe</i> var. <i>argenteum</i>	<i>P. guineense</i>
<b>Tipo de ovário ínfero</b>	Receptacular	Apendicular	Apendicular	Apendicular	Apendicular	Apendicular	Apendicular
<b>Arranjo dos feixes calibrosos</b>	Monocíclico	Monocíclico	Monocíclico	Monocíclico	Monocíclico	Monocíclico	Monocíclico
<b>Vascularização da placenta</b>	Axial (plexo placentário constituído por vários feixes)	Transeptal	Transeptal	Axial (plexo placentário constituído por vários feixes)	Axial (2 feixes ventrais)	Transeptal	Transeptal
<b>Número de feixes no estilete</b>	4	2	2	4	2	5	8-9
<b>Primeira ramificação do sifonostelo emitindo traços opostos para as bractéolas</b>	Não	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim
<b>Individualização do androceu</b>	Centrífuga	Centrípeto	Centrípeto	Centrífuga	Centrífuga	Centrífuga	Centrífuga
<b>Sequencia de individualização dos verticilos florais</b>	Gineceu, androceu, pétalas e sépalas	Sépala, pétala, androceu e gineceu	Sépala, pétala, androceu e gineceu	Gineceu, androceu e sépalas e pétalas simultâneas	Gineceu, androceu e sépalas e pétalas simultâneas	Gineceu, androceu, pétalas e sépalas	Gineceu, androceu, pétalas e sépalas



Figuras 1-16. Diagramas com a vascularização de botões florais de *Bletiastris vilicifolia* em pré-anthese. 1. Pedicelo com sifonostelo. 2. Início da fragmentação do sifonostelo. 3. Fragmentação do sifonostelo em feixes calibrosos, que se organizam em arranjo monocelico. 4-5. Emissão de traços centrais que constituirão a vascularização axial. 6-7. Definição do plexo placentário e migração dos feixes dorsais. 8. Definição dos feixes ventrais na região de início da abertura dos lóculos. 9. Plexo placentário na região axial dos carpelos. 10. Emissão, pelo plexo placentário, de traços que irrigarão os ovários. 11. Ovíulos com feixes vasculares e plexo placentário em finalização. 12. Região distal dos lóculos e início da migração dos feixes laterais em direção à região central. 13. Feixes dorsais e laterais, migrando em direção à região central. 14. Estilete individualizado e bases de sêpala, pétalas e estames fundidos no hipanto. 15. Início da individualização centrífuga dos filamentos. 16. Filamentos individualizados e sêpala e pétalas em individualização. (an: antera; es: estilete; fc: feixe vascular calibroso; fd: feixe dorsal; fe: feixe lateral; fi: filete; fm: feixe vascular de menor calibre; hi: hipanto; lo: lóculo; ov: óvulo; pe: pétala; pp: plexo placentário axial; se: sêpala; si: sifonostelo)

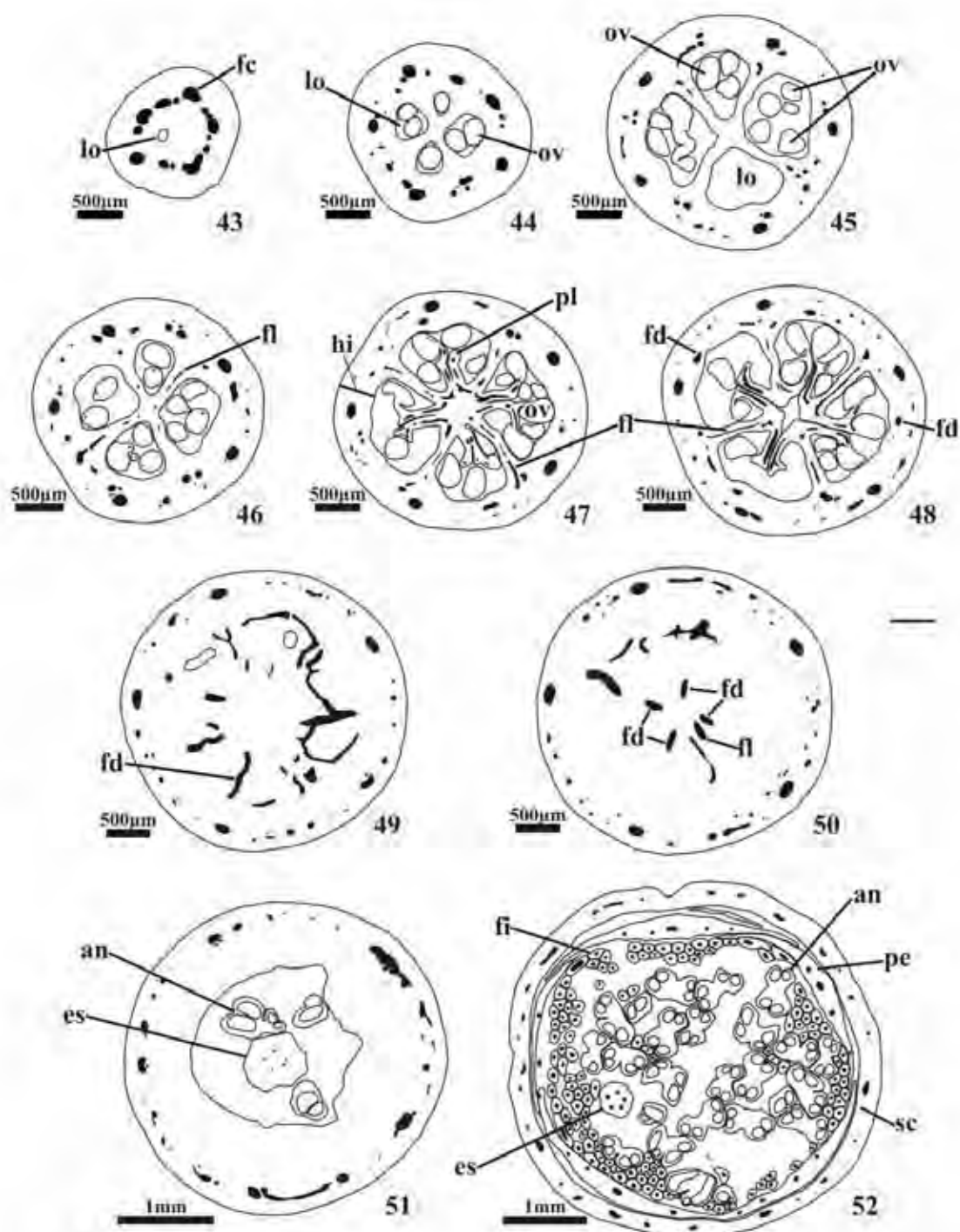


Figuras 17-30. Diagramas com a vascularização de botões florais de espécies de *Eugenia* em pré-antese. 17-25. *Eugenia aurata*. 17. Emissão, a partir do sifonostelo, de traços opostos que irrigarão as bractéolas. 18. Fragmentação do sifonostelo, com início da separação de uma das bractéolas. 19. Sifonostelo dividido em oito feixes calibrosos, que migram para a periferia; continua a separação das bractéolas. 20. Emissão de numerosos traços e arranjo monocíclico dos feixes mais calibrosos. 21. Região proximal dos lóculos, na qual já se notam muitos traços pequenos no hipanto. 22. Região da placenta, com feixes laterais migrando abruptamente pelo septo, constituindo o plexo placentário transeptal. 23. Região da placenta, na qual numerosos feixes migram através do septo para a região placentária, irrigando os óvulos. 24. Sépalos e pétalas individualizadas e início da individualização centripeta dos filetes. 25. Peças florais individualizadas. 26-30. *Eugenia bimarginata*. 26. Região subjacente aos lóculos, já com vários traços emitidos. 27. Região do lóculo. 28. Feixes laterais migrando em direção à placenta, onde irrigarão os óvulos. 29. Região da placenta, com feixes laterais migrando e irrigando óvulos. 30. Peças florais já individualizadas centripetamente. (an: antera; br: bractéola; es: estilete; fc: feixe vascular calibroso; fi: filete; fl: feixe lateral; hi: hipanto; lo: lóculo; ov: óvulo; pe: pétala; pl: placentária; se: sépala).

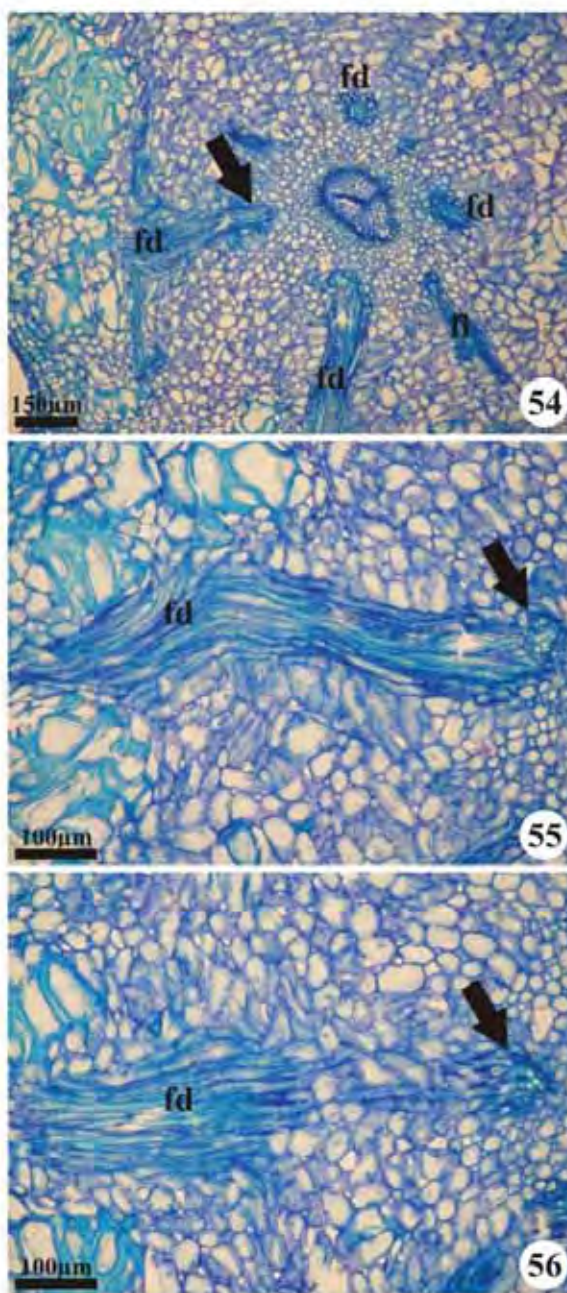


Figuras 31-42. Diagramas com a vascularização de botões florais de espécies de *Myrcia* em pré-antese. 31-40. *Myrcia bella*. 31. Fragmentação do sífonostelo em feixes calibrosos. 32-33. Emissão de numerosos traços, a partir dos feixes calibrosos, que migram em direção à região axial, bem como dos feixes dorsais. 34. Formação do plexo placentário na região axial e definição dos feixes dorsais e laterais. 35. Região de abertura dos lóculos, com organização dos traços do hipanto em arranjo monocíclico. 36. Emissão, a partir do plexo placentário, dos traços que irrigarão os óvulos e início de proliferação de traços periféricos. 37. Emissão de numerosos traços no hipanto. 38. Migração dos feixes dorsais e laterais em direção ao estilete. 39. Estilete já individualizado e início da individualização centrífuga dos filetes. 40. Peças florais em final de individualização. 41-42. *Myrcia lacuotteana*. 41. Migração de dois grandes traços para a região axial, onde emitirão traços que irrigarão os óvulos. 42. Migração, na placenta, dos traços dos óvulos. (an: antera; es: estilete; fe: feixe vascular calibroso; fd: feixe dorsal; fi: filete; fl: feixe lateral; hi: hipanto; ov: óvulo; pe: pétala; pp: plexo placentário axial; se: sépala).





Figuras 43-53. Diagramas com a vascularização de botões florais de *Psidium australe* var. *argenteum* em pré-antese. 43. Feixes calibrosos em arranjo monocíclico e início da abertura de lóculo. 44. Lóculos já evidentes e feixes ainda em arranjo monocíclico. 45-46. Feixes ventrais, migrando para a região axial, e feixes laterais, vistos longitudinalmente nos septos. 47-48. Região com migração de numerosos traços para a placenta, os quais irrigam os óvulos. 49. Região sobre os lóculos, onde há numerosa migração de feixes. 50. Feixes dorsais e um feixe lateral migrando em direção à região central. 51. Estilete individualizado e início da formação centrifuga dos filetes. 52. Pétalas individualizadas e sépalas soldadas, (an: antera; es: estilete; fd: feixe dorsal; fi: filete; fl: feixe lateral; hi: hipanto; lo: lóculo; ov: óvulo; pe: pétala; pl: placenta; se: sépalas concresecidas).



Figuras 54-56. Secções transversais do hipanto, na porção distal de botões florais em pré-antese de *Psidium guineense*. 54. Quatro feixes e um feixe lateral migrando transversalmente em direção ao estilete (seta: extremidade próxima ao estilete). 55. Detalhe de um feixe dorsal. 56. Detalhe de região mais proximal do hipanto, onde nota-se feixe dorsal em corte transversal nas proximidades do estilete. (fd: feixe dorsal; fd: feixe lateral).



## Capítulo 2

**Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de sete espécies de Myrteae DC.  
(Myrtaceae) e seu potencial taxonômico e filogenético<sup>1</sup>**

Inara Regiane Moreira-Coneglian<sup>2</sup>, Denise Maria Trombert de Oliveira<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> Parte da tese de doutorado da primeira autora

<sup>2</sup> Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Botucatu, SP, Brasil

<sup>3</sup> Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Belo Horizonte, MG, Brasil

<sup>4</sup> Autor para correspondência: [dmtoliveira@icb.ufmg.br](mailto:dmtoliveira@icb.ufmg.br)

## RESUMO

(Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de sete espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae)). No Brasil, todas as mirtáceas apresentam frutos carnosos e constituem parte importante da flora nacional. Atualmente, infere-se que os frutos carnosos tenham surgido mais de uma vez na família, embora não haja estudos que permitam identificar diferenças estruturais entre essas linhagens. Foi estudada a ontogênese do pericarpo de sete espécies de Myrtaceae nativas, a fim de se ampliar o conhecimento sobre o desenvolvimento de tais frutos e de se reconhecerem semelhanças e diferenças durante o desenvolvimento e nos pericarpos maduros de espécies de distintos clados da tribo Myrteae. Em todas as espécies, o desenvolvimento do pericarpo ocorreu de modo similar, com as três fases classicamente descritas para pericarpos carnosos. Como características comuns, notou-se a presença de exocarpo unisseriado, mesocarpo parenquimático e endocarpo também unisseriado. Também se observaram algumas particularidades na constituição dos pericarpos maduros, tais como células parenquimáticas radialmente alongadas em *B. salicifolius* e *M. laruotteana*, esclereídes em *E. aurata* e nas duas espécies de *Psidium*, e cavidades secretoras de desenvolvimento tardio e amplo volume em *M. laruotteana*. Em *Psidium*, a proliferação da placenta já foi anteriormente relatada, mas este trabalho registra, de modo inédito, que os lóculos são preenchidos por tecido placentário associado à sarcotesta. Os resultados obtidos permitem afirmar que os pericarpos de Myrtaceae constituem ampla fonte de informações e que, juntamente com dados moleculares, são promissores para se esclarecer a evolução dos estados desse caráter na família.

**Palavras-chave:** *Blepharocalyx*, *Eugenia*, *Myrcia*, ontogênese, *Psidium*

## Introdução

Uma das famílias mais importantes da flora brasileira é Myrtaceae, que aparece entre as mais representativas nas comunidades neotropicais, em domínios como cerrado (Mendonça *et al.* 1998), restinga (Assumpção & Nascimento 2000; Souza *et al.* 2007; Souza & Morim 2008) e Mata Atlântica (Mori *et al.* 1983). Tradicionalmente, Myrtaceae foi dividida em duas subfamílias: Myrtoideae, com frutos carnosos, e Leptospermoideae, com frutos secos, mas tal classificação foi considerada artificial e, tanto com base em caracteres morfológicos (Johnson & Briggs 1984) quanto moleculares (Wilson *et al.* 2001; 2005), a família tem sido reorganizada em sua classificação infrafamiliar.

Todas as Myrtaceae neotropicais apresentam frutos carnosos (Barroso *et al.* 1999) e pertencem a Myrteae (Landrum & Kawasaki 1997), na qual Berg (1855-1856; 1857-1859) definiu três subtribos, baseando-se em caracteres do embrião: Eugeniinae, Myrciinae e Pimentinae (hoje denominada Myrtinae). Atualmente, contudo, estudos moleculares reagruparam as espécies com frutos carnosos em dois clados – Myrteae e Syzygieae (Wilson *et al.* 2005), e demonstraram que Eugeniinae e Myrtinae parecem polifiléticas, embora a monofilia de Myrciinae tenha sido confirmada (Lucas *et al.* 2005).

Os estudos moleculares têm permitido certas inferências a respeito dos frutos em Myrtaceae; segundo Wilson *et al.* (2001), o estado de caráter fruto carnosos apresentou três origens dentro da família; para Biffin *et al.* (2010), os frutos carnosos surgiram múltiplas vezes. Isso indica que o caráter é homoplásico e, portanto, evoluiu paralelamente nas Myrtaceae. Embora isso dificulte o uso do caráter em comparações, informações a respeito da ontogênese do pericarpo podem evidenciar características peculiares de uso potencial nas filogenias. Com relação às Myrtaceae, Lucas *et al.* (2007) declararam que estudos ontogenéticos que busquem diferenças no desenvolvimento entre estados de caráter aparentemente idênticos com origens independentes, caso dos frutos carnosos, podem fornecer novas informações, passíveis de aplicação em novas análises da classificação infrafamiliares.

Além do aspecto filogenético, os frutos das Myrtaceae neotropicais têm grande importância ecológica, visto que apresentam colorações atrativas (Nic Lughadha &

Proença 1996), que os tornam amplamente consumidos por várias espécies animais, como pássaros e pequenos mamíferos, as quais atuam como dispersores (Pizo 2002).

Apesar da relevância de Myrtaceae na flora e para a fauna brasileira, poucos trabalhos atentam para a estrutura do fruto de suas espécies, sendo mais escassos os trabalhos de cunho ontogenético. Somente se tem informações a respeito do desenvolvimento de frutos de *Acca sellowiana* (Esemann-Quadros *et al.* 2008), de algumas espécies de *Campomanesia* (Landrum 1982), de *Campomanesia xanthocarpa*, *Eugenia puniceifolia* e *Myrcia guianensis* (I.R. Moreira-Coneglian & S.M. Carmello-Guerreiro, dados não publicados). Somado a isso, como o ovário das espécies de Myrtaceae é usualmente ínfero (Judd *et al.* 1999), os frutos podem apresentar características e fases de desenvolvimento distintas dos frutos carnosos oriundos de ovários súperos.

O presente trabalho pretende indicar particularidades que constituam semelhanças ou diferenças no processo de ontogênese do pericarpo de espécies de Myrteae ocorrentes em cerrado *sensu stricto*. Para tanto, foram escolhidas sete espécies, duas de cada subtribo de Myrteae e uma espécie com posição controversa, esperando-se resultados aplicáveis a futuras análises filogenéticas que envolvam caracteres morfológicos, associados ou não aos moleculares, e que possam esclarecer características plesiomórficas e apomórficas relativas aos frutos de Myrteae.

## Material e métodos

Ovários de botões florais, de flores em antese e pós-antese, e frutos em diferentes estádios de desenvolvimento foram coletados em áreas de cerrado *sensu stricto* nos arredores de Botucatu, SP, Brasil. As exsicatas de todas as espécies foram identificadas por especialista e depositadas no Herbário Irina Delanova Gemtchújnicov, da Universidade Estadual Paulista, *campus* de Botucatu (BOTU). Foram selecionadas as seguintes espécies: *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg (Moreira-Coneglian 1-101110); *Eugenia aurata* O. Berg (Moreira-Coneglian 1-080410); *Eugenia bimarginata* DC. (Moreira-Coneglian 2-250808); *Myrcia bella* Cambess. (Moreira-Coneglian 3-071009); *Myrcia laruotteana* Cambess. (Moreira-Coneglian 1-200910); *Psidium australe* var. *argenteum* (O. Berg) Landrum (Moreira-Coneglian 4-071009) e *Psidium guineense* Sw. (Moreira-Coneglian 1-291010).

As amostras foram fixadas em formalina-ácido acético-etanol 50% (Johansen 1940) por 48 horas e conservadas em etanol 70%. Após desidratação em série etílica, amostras do material foram incluídas em 2-hidroxietil-metacrilato (Leica<sup>®</sup>), conforme recomendações do fabricante ou utilizando polimerização a frio (Paiva *et al.* 2011), esta para amostras de diâmetro maior que 0,5cm. Os blocos obtidos foram seccionados em micrótomo de rotação com 8µm de espessura e as secções obtidas foram coradas com Azul de Toluidina O pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964, modificado) e montadas com Entellan<sup>®</sup>.

As secções foram analisadas em microscópio de luz e fotografadas em microscópio Olympus BX41 com câmera digital Olympus C-7070 WZ acoplada. Como não é possível delimitar o limite entre os tecidos carpelares e o hipanto ou receptáculo nas espécies estudadas neste trabalho, os termos exocarpo, mesocarpo e endocarpo foram usados no sentido morfológico, e não ontogenético, considerando-se o exocarpo derivado da epiderme externa do ovário ínfero, o mesocarpo de toda a região fundamental vascularizada e o endocarpo da epiderme interna. As descrições das regiões ovarianas e pericárpicas seguiram Roth (1977); a classificação tipológica do fruto maduro seguiu Roth (1977) e Barroso *et al.* (1999).

## Resultados

Todas as espécies estudadas apresentam ovário ínfero e os frutos maduros são simples, carnosos e indeiscentes, com cálice marcescente. A descrição do desenvolvimento do pericarpo de cada espécie segue detalhadamente relatada; as características mais relevantes encontram-se compiladas na Tabela 1.

### *Blepharocalyx salicifolius*

O ovário é bilocular (Fig.1), com óvulos inseridos axialmente exclusivamente no terço basal (Fig. 2); no terço apical do septo central, é observado um *compitum* (Fig. 3), que consiste em uma região de comunicação entre os dois lóculos do ovário. Em botões florais, a epiderme externa é unisseriada, com células levemente alongadas radialmente (Fig. 4-5), de paredes delgadas, sendo a parede periclinal externa ligeiramente convexa (Fig. 5). A zona interepidérmica, constituída por parênquima fundamental, pode ser dividida em duas regiões: a região externa apresenta células isodiamétricas de arranjo



justaposto e paredes delgadas, e há cavidades secretoras dispersas, subjacentes à epiderme externa (Fig. 4-5), além de oito feixes vasculares colaterais calibrosos e vários feixes de menor calibre (Fig. 4), e alguns idioblastos com drusas; a região interna é constituída por parênquima de arranjo frouxo, com células de formatos irregulares (Fig. 4, 6) e idioblastos com drusas; suas camadas mais internas apresentam células justapostas, levemente achatadas no sentido tangencial (Fig. 6). A epiderme interna também é unisseriada (Fig. 4, 6).

Durante o desenvolvimento do fruto, ocorrem divisões celulares em todas as camadas e nas diversas orientações, o que propicia o aumento radial (número de camadas do mesocarpo) e axial do fruto (aumento de seu comprimento). Comparativamente, as camadas mais externas do pericarpo dividem-se com maior frequência, deslocando os feixes vasculares para o interior do pericarpo (Fig. 7-8). Há formação de inúmeras cavidades secretoras subepidérmicas (Fig. 7). Os amplos espaços das camadas mais internas tornam-se comprimidos (Fig. 7) e as células das camadas mais internas do mesocarpo dividem-se periclinalmente e alongam-se radialmente (Fig. 8). As paredes das células do endocarpo tornam-se mais espessadas (Fig. 8).

Os frutos de *B. salicifolius* são bagas globosas, de coloração púrpura quando maduros. O exocarpo e o endocarpo não apresentam mudanças no amadurecimento, mantendo-se unisseriados, mas as células das camadas mais internas do mesocarpo alongam-se ainda mais (Fig. 9) e apresentam paredes pectocelulósicas. Além disso, observam-se sinais da digestão de paredes de células mesocárpicas (Fig. 9).

### *Eugenia aurata*

O ovário é bilocular (Fig. 10), com placentação axial e óvulos inseridos no terço mediano (Fig. 11). No terço médio do septo, verifica-se, um *compitum* que comunica os lóculos (Fig. 12). Nos botões florais, a epiderme externa é formada por células cubóides, de paredes delgadas e núcleos evidentes (Fig. 13). A zona interepidérmica é constituída por várias camadas de parênquima fundamental, cujas células são isodiamétricas, volumosas, de paredes delgadas (Fig. 13) e núcleos evidentes, com alguns idioblastos com drusas; subepidérmicamente, há cavidades secretoras dispersas (Figs. 10, 13); imersos no parênquima fundamental ocorrem feixes vasculares colaterais, oito mais calibrosos em arranjo circular (Fig. 10), e alguns menores, de

calibres variados, dispersos aleatoriamente (Fig. 13); nas camadas mais internas da zona interepidérmica, as células apresentam menor volume e aspecto mais justaposto, além de haver idioblastos contendo drusas dispersos (Fig. 14). A epiderme interna é unisseriada (Fig. 14), com células cubóides, em algumas regiões achatadas tangencialmente, com paredes periclinais mais espessas que as anticlinais (Fig. 14).

Observam-se divisões celulares numerosas e em várias orientações em todas as camadas fundamentais do fruto em desenvolvimento (Fig. 15-17). Nas proximidades dos feixes vasculares e nas camadas mais internas do mesocarpo, diferenciam-se esclereídes isoladas ou em pequenos grupos (Fig. 15-19). No mesocarpo, as camadas subepidérmicas, entre nas quais se encontram as cavidades secretoras, permanecem inalteradas (Fig. 16-18), mas, nas demais camadas, a maioria das células passa a acumular compostos fenólicos (Fig. 16-18). O volume das células das regiões mais internas do mesocarpo não é alterado e tais camadas mostram-se comprimidas pelo crescimento da semente (Fig. 18-20). Próximo à maturação, inicia-se a formação de lenticelas esparsas no exocarpo (Fig. 18), através de proliferação localizada de células.

O fruto maduro de *E. aurata* é uma baga depresso-globosa, de coloração púrpura intensa e superfície glabra, ondulada e brilhante. O exocarpo mantém-se unisseriado em alguns trechos (Fig. 20), apresentando felogênio com produção de súber e de lenticelas em outros (Fig. 21). Nas células fenólicas do mesocarpo, acumulam-se grãos de amido, observados perifericamente nas células (Fig. 20). As células do mesocarpo, principalmente da região mediana, têm seu volume aumentado, e os feixes de maior calibre passam a se apresentar do tipo anficrival (Fig. 20). O endocarpo não se altera.

### *Eugenia bimarginata*

Quando comparado ao ovário de *E. aurata*, o ovário de botões florais de *E. bimarginata* mostra as seguintes particularidades: a epiderme externa e interna, e a maioria das células da região interepidérmica são fenólicas (Fig. 22-23). Durante o desenvolvimento do pericarpo, não há formação de esclereídes nas regiões internas do mesocarpo e observam-se espaços intercelulares nas camadas mais internas do fruto.

O fruto maduro de *E. bimarginata* também é do tipo baga, com formato elipsóide, e comprimento cerca de uma vez e meia a largura. Na maturidade, o fruto tem cor púrpura intensa e superfície glabra, lisa e brilhante. Diferentemente do fruto maduro

de *E. aurata*, não há lenticelas nem formação de felogênio e súber no exocarpo (Fig. 24) e, nas camadas mais internas do mesocarpo, há aumento do volume celular, preenchendo parte dos espaços intercelulares anteriormente formados (Fig. 25). Na maturidade, não se detecta conteúdo fenólico no endocarpo (Fig. 25).

### *Myrcia bella*

*Myrcia bella* apresenta ovário bilocular (Fig. 26), com placentação axial e óvulos inseridos no terço inferior do septo, no qual há *compitum* (Fig. 26). No botão floral, a epiderme externa é unisseriada e fenólica, com células cubóides justapostas, de paredes delgadas (Fig. 27); há numerosos tricomas tectores unicelulares, cujas paredes são espessadas (Fig. 27). Diferentemente de outras espécies, as cavidades secretoras não estão amplamente difundidas no parênquima subepidérmico na região ao redor dos lóculos (Fig. 26), e nas regiões proximal e distal do ovário. Na zona interepidérmica, formada principalmente por células parenquimáticas fenólicas, nota-se que as células das camadas subjacentes à epiderme externa são levemente alongadas no sentido tangencial (Fig. 27), e há, circularmente distribuídos, feixes vasculares colaterais calibrosos (Fig. 27) e de menor calibre; as camadas mais internas apresentam células de menor tamanho, paredes um pouco mais espessas e ausência de conteúdo fenólico no citoplasma (Fig. 26, 28). Há idioblastos com drusas dispersos por toda a parede ovariana (Fig. 28). A epiderme interna do ovário é unisseriada, com células cubóides justapostas, de paredes levemente espessadas (Fig. 28).

Durante o desenvolvimento, notam-se numerosas divisões anticlinais no exocarpo, que propiciam aumento na circunferência do fruto e, conseqüentemente, tornam a densidade de tricomas menor (Fig. 29-30). O conteúdo fenólico das células epidérmicas torna-se menos evidente (Fig. 30) e observa-se a formação de cavidades secretoras subepidérmicas (Fig. 29), as quais, durante o desenvolvimento do pericarpo, tornam-se maiores (Fig. 30). No mesocarpo, observam-se divisões celulares em diversas orientações, aumentando o número de camadas e a espessura do pericarpo (Fig. 30). Com o aumento do número e do volume das células das camadas mais externas do mesocarpo e também com o desenvolvimento da semente no interior da cavidade seminal, as células das camadas mais internas do mesocarpo adquirem aspecto tangencialmente achatado (Fig. 29-30).

O fruto maduro de *M. bella* é uma baga elipsóide, de coloração púrpura intensa e superfície lisa, de aspecto glabro e brilhante, geralmente monospérmico. Durante a fase final do desenvolvimento do fruto, as células do exocarpo não se alteram (Fig. 31), ainda encontrando-se tricomas tectores isolados. As células de todas as regiões do mesocarpo, com exceção das camadas mais internas, aumentam grandemente de volume (Fig. 31) e apresentam parede celular bastante delgada e pectocelulósica. O endocarpo se mantém inalterado (Fig. 31).

#### *Myrcia laruotteana*

O ovário de *M. laruotteana* é bilocular, com placentação axial projetada para o interior dos lóculos (Fig. 32) e óvulos inseridos no terço proximal (Fig. 33). Diferentemente de *M. bella*, não há tricomas tectores na epiderme externa nem idioblastos fenólicos por toda a parede do ovário do botão floral (Fig. 32-34), ocorrendo maior número de cavidades secretoras localizadas subepidêrmicamente (Fig. 32).

No fruto em desenvolvimento, há inúmeras divisões celulares em todas as regiões e formam-se inúmeras cavidades secretoras volumosas no mesocarpo (Fig. 35-37). No final do desenvolvimento, também há grande aumento de volume das células do mesocarpo (Fig. 37).

O fruto maduro de *Myrcia laruotteana* é uma baga globosa, de coloração púrpura intensa e superfície lisa, glabra e brilhante, comumente monospérmico. A diferença anatômica mais significativa em comparação com *M. bella* é o evidente alongamento radial das células do mesocarpo interno, com notável digestão de paredes celulares (Fig. 38).

#### *Psidium australe* var. *argenteum*

O ovário apresenta quatro lóculos (Fig. 39) e a placentação é axial, com placenta projetada para o interior dos lóculos e *compitum* evidente (Fig. 39). A epiderme externa do ovário de botões florais é composta por células levemente alongadas no sentido radial, de paredes delgadas e fenólicas e alguns tricomas tectores unicelulares (Fig. 40). Na zona interepidérmica, a região mais externa, subepidérmica, apresenta células levemente alongadas no sentido tangencial com conteúdo fenólico (Fig. 39-41); nesta região, estão imersas as cavidades secretoras (Fig. 39-41). Na região mediana da zona

interepidérmica, o parênquima fundamental é formado por células de formatos variados, porém maiores que as células da região subepidérmica, há alguns idioblastos com drusas e, mais internamente, numerosas esclereídes (Fig. 39-41), além de feixes colaterais calibrosos (Fig. 40) e de menor calibre. Nas camadas mais internas, as células são achatadas tangencialmente, com numerosos idioblastos fenólicos e com drusas (Fig. 40-41). A epiderme interna é formada por células levemente achatadas tangencialmente, com paredes delgadas (Fig. 40-41) e núcleos evidentes, e algumas células com compostos fenólicos (Fig. 40-41).

Há numerosas divisões celulares em todas as camadas do pericarpo em desenvolvimento. O conteúdo fenólico das células da porção externa do mesocarpo é modificado, de modo que as células apresentam-se mais hialinas (Fig. 42). Os feixes vasculares tornam-se mais calibrosos (Fig. 42). Formam-se grupos de esclereídes por todo o mesocarpo, e as células parenquimáticas, localizadas ao redor destes grupos, alongam-se radialmente a eles (Fig. 42). As células das camadas mais internas do mesocarpo e do endocarpo acumulam compostos fenólicos (Fig. 42). A placenta prolifera, preenchendo parte do interior das cavidades seminais (Fig. 43).

O fruto maduro de *P. australe* var. *argenteum* é uma baga piriforme, de coloração amarelo-esverdeada, com numerosas sementes imersas em tecido placentário, que preenche parcialmente as cavidades seminais. Anatomicamente, observa-se que as células de todas as partes do fruto aumentam seu volume (Fig. 44). As camadas externas e algumas esclereídes do mesocarpo apresentam conteúdo fenólico (Fig. 44). Na placenta proliferada, as células também aumentam de volume e há diferenciação de esclereídes que, juntamente com os feixes vasculares, permitem a distinção entre esta e a sarcotesta.

#### *Psidium guineense*

O ovário de *P. guineense* é muito semelhante ao de *P. australe* var. *argenteum* (comparar as Figs. 39 e 45), diferindo, principalmente, quanto à distribuição dos idioblastos fenólicos nas camadas subepidérmicas, que só ocorre em *P. australe* var. *argenteum*, e das esclereídes na zona interepidérmica, mais ampla em *P. guineense*.

Durante o desenvolvimento do fruto, que também se assemelha ao de *P. australe* var. *argenteum*, há grande acúmulo de compostos fenólicos em todas as regiões do

pericarpo (Fig. 46), que só deixam de ser reconhecidos perto da maturidade (Fig. 47). Nesta espécie, a maior parte do tecido que preenche os lóculos é de origem placentária, diferentemente do que acontece com *P. australe* var. *argenteum*; a placenta também apresenta células grandemente alongadas e esclereídes.

O fruto maduro de *P. guineense* é uma baga, obovóide, glabra, de coloração amarelada. Como em *P. australe* var. *argenteum*, a diferença mais significativa do processo de amadurecimento é o aumento do volume das células do mesocarpo e a presença de paredes celulares pectocelulósicas bastante delgadas (Fig. 47).

## Discussão

Nas espécies aqui estudadas, o número de lóculos dos ovários variou dentro do descrito por McVaugh (1968) para as espécies dos gêneros; dois lóculos para *Blepharocalyx*, *Myrcia* e *Eugenia*, e quatro (dentro da variação de três a quatro lóculos citada pelo referido autor) para *Psidium*.

A presença amplamente difundida de compostos fenólicos, provavelmente taninos, nas diversas regiões não lenhosas do corpo vegetal é característica da família Myrtaceae (Metcalf & Chalk 1965). Estes compostos, tradicionalmente reconhecidos como proteção anti-herbivoria (Swain 1979), estão presentes, principalmente, nos botões florais, flores em pré-antese e em antese e fases iniciais do desenvolvimento dos frutos das espécies estudadas, não sendo reconhecíveis em frutos maduros, comumente consumidos por animais. Todas as espécies, com exceção de *B. salicifolius* e *E. aurata*, apresentaram distribuição característica das células fenólicas no ovário: em *E. bimariginata* e *P. australe* var. *argenteum*, nas duas a quatro camadas subepidérmicas; em *M. bella*, amplamente distribuídas por toda a parede ovariana; e *M. laruotteana* e *P. guineense*, com poucos idioblastos fenólicos dispersos pela parede do ovário. Os frutos das Myrtaceae tropicais crescem sob condições de alto estresse oxidativo, produzido pela luz solar intensa e calor, e os compostos fenólicos inibem a peroxidação lipídica e o dano ultravioleta em tecidos vegetais (Lee & Gould 2002), além de proteger os tecidos animais quando consumidos (Reynertson *et al.* 2008).

Em *E. aurata*, que não apresenta compostos fenólicos no ovário do botão floral e da flor, observa-se intensa predação das sementes em desenvolvimento por larvas (observação pessoal); tal fato pode ser relacionado à ausência da proteção exercida

pelos compostos fenólicos na parede do ovário, o que propicia a deposição de ovos e a penetração de larvas quando o tegumento seminal ainda não está lignificado. Contudo, ocorrem esclereídes nesta espécie, com paredes lignificadas já nos primeiros estádios de desenvolvimento do fruto, mas que não constituem barreira contra a predação das sementes em desenvolvimento. A única espécie estudada que, aparentemente, não apresenta nenhuma proteção contra a predação de seus frutos é *B. salicifolius*, que não acumula compostos fenólicos nem, tampouco, diferencia células lignificadas no pericarpo. Atualmente, baseando-se em caracteres morfológicos e moleculares, esta espécie é considerada isolada a mais tempo do restante das Myrteae sul-americanas (Lucas *et al.* 2007), podendo tais características (ausência de células fenólicas e de esclereídes) serem consideradas ancestrais entre as espécies estudadas.

A presença de tricomas tectores na epiderme externa de ovários de botões florais não parece uma característica filogeneticamente importante, haja vista que ocorre em *Myrcia bella* e nas duas espécies de *Psidium*, grupos considerados distantes do ponto de vista filogenético (Lucas *et al.* 2007).

Baseando-se em dados anatômicos e moleculares disponíveis na literatura, Lucas *et al.* (2007) inferiram que a placenta saliente com óvulos dispostos em uma ou mais fileiras é condição plesiomórfica em *Psidium*; contudo, estes mesmos autores indicaram que estudos de desenvolvimento do gineceu são requeridos para se buscar esclarecer a evolução dos estados de caráter desta característica. Vale ressaltar que, como as estruturas reprodutivas de espécies nativas de Myrtaceae são ainda pouco conhecidas anatomicamente, fato já destacado por Schmid (1972a), os dados disponibilizados no presente estudo podem ser valiosos em estudos subsequentes que busquem compreender a evolução do caráter placenta na família.

Nos ovários de todas as espécies estudadas, notou-se a presença de uma abertura no septo placentário, comunicando os lóculos. Tal abertura já foi reportada para *Eugenia uniflora* (Pires 2006), *E. neonitida* (Pimentel 2010), *E. puniceifolia*, *Myrcia guianensis* e *Campomanesia xanthocarpa* (I.R. Moreira-Coneglian & S.M. Carmello-Guerreiro, dados não publicados), além de espécies de *Eugenia sensu lato* estudadas por Schmid (1972b), e de espécies de *Eucalyptus* (Carr & Carr 1961). Denominada *compitum* por alguns autores (Carr & Carr 1961), a abertura está comumente presente em espécies de Myrtaceae com placentação axial (Nic Lughadha & Proença 1996) e,

segundo Carr & Carr (1961), seria importante no momento da fecundação, possibilitando aumento na chance de fecundação em locais onde a polinização é limitada.

Em espécies com ovários ínferos, os frutos são formados por porções de origem carpelar e outras de origem apendicular ou receptacular (Puri 1951). Cortez & Carmello-Guerreiro (2008), analisando o desenvolvimento dos frutos de *Miconia albicans* (Melastomataceae), declararam que a maior parte do fruto da referida espécie é de origem mista, mas classificaram o fruto como uma baga simples. Pietrobon (2008) descreveu a ontogênese de frutos de espécies de Rubiaceae com ovário ínfero e também interpretou a estrutura do fruto maduro como se o mesmo fosse oriundo de ovário súpero. Os frutos estudados neste trabalho, seguindo-se Roth (1977), também são classificados como bagas, como já tradicionalmente referidos para Myrtaceae neotropicais (Landrum & Kawasaki 1997), embora a definição clássica de baga seja de um fruto simples carnosos oriundo de ovário súpero (Souza 2006). Seguindo a classificação de Barroso *et al.* (1999), os frutos de *Blepharocalyx*, *Eugenia* e *Myrcia* deveriam ser considerados bacáceos, no qual o fruto é pouco ou muito espesso e com sementes não envoltas em polpa, e o fruto de *Psidium* enquadra-se no tipo solanídeo. Contudo, a classificação de Barroso *et al.* (1999) define o fruto solanídeo como um fruto carnosos no qual há multiplicação e modificação do tecido placentário, deixando os lóculos repletos de polpa onde ficam embebidas as sementes; nas espécies de *Psidium* estudadas, não é somente tecido placentário que preenche as cavidades seminais, mas Moreira-Coneglian & Oliveira (Capítulo 3, neste volume) indicam também a participação da sarcotesta.

Os frutos carnosos das espécies estudadas seguem o padrão de desenvolvimento já descrito para espécies com frutos do tipo baga oriundos de ovários súperos (Roth 1977; Tukey & Young 1939). Nestas espécies, na primeira fase após a fecundação, ocorrem divisões celulares sucessivas, em diferentes planos, aumentando a parede do fruto em espessura e o fruto em comprimento. A segunda fase é constituída por diferenciação celular, havendo o acúmulo de compostos e a especialização de paredes. E a terceira fase é caracterizada pelo amadurecimento do fruto, com acúmulo de reservas, deposição de substâncias e, para finalizar o processo, lise de certas paredes celulares.



A porção succulenta dos frutos das espécies estudadas é constituída, principalmente, por células parenquimáticas de paredes delgadas, como já descrito na literatura para outros frutos similares (Roth 1977). Algumas espécies deste estudo, em particular, apresentaram tipos celulares específicos no pericarpo, como as esclereídes no mesocarpo interno de *E. aurata* e do mesocarpo das duas espécies de *Psidium*; as duas últimas pertencem ao grupo Pimenta (Lucas *et al.* 2007) assim como em *Acca sellowiana* (Esemann-Quadros *et al.* 2008) e *Campomanesia xanthocarpa* (I.R. Moreira-Coneglian & S.M. Carmello-Guerreiro, dados não publicados), que também apresentam esclereídes mesocárpicas. Já em *E. aurata*, a ocorrência parece ser específica, pois em outras espécies do gênero, como *E. puniceifolia* (Moreira-Coneglian 2007), *E. neonitida* (Pimentel 2010) e *E. bimarginata*, aqui avaliada, não há esclereídes, de modo que esta particularidade pode indicar alguma adaptação dos frutos de *E. aurata*. Há relatos de que células com paredes lignificadas podem atuar como uma defesa contra herbivoria (Souza *et al.* 2003), mas, levando-se em consideração que estas células estão presentes também nos frutos maduros e que estes são amplamente consumidos por animais (Pizo 2002), a proposição é discutível; é possível que tais células desempenhem apenas a função de sustentação do pericarpo.

As espécies de *Eugenia* da África do Sul foram divididas em dois grupos (X e Y) com base em características anatômicas de caule (Van Wyk *et al.* 1980), separação confirmada por características estomáticas (Van Wyk *et al.* 1982), da casca (Van Wyk 1985), e de desenvolvimento seminal (Van Wyk & Botha 1984), além de recentes análises moleculares (Merwe *et al.* 2005). As espécies de *Eugenia* do Novo Mundo pertencem ao grupo X e, por isso, compartilham várias características anatômicas. O desenvolvimento do fruto de *E. aurata* e *E. bimarginata* é muito semelhante ao de *E. puniceifolia* (Moreira-Coneglian 2007), todas espécies pertencentes ao grupo X.

O desenvolvimento dos frutos de *Myrcia bella* e *M. laruotteana* também foi bastante semelhante ao de *M. guianensis* (I.R. Moreira-Coneglian & S.M. Carmello-Guerreiro, dados não publicados), confirmando a proximidade entre as espécies do gênero, já evidenciada por estudos moleculares que confirmaram que a subtribo Myrciinae é monofilética (Lucas *et al.* 2005). Contudo, observam-se particularidades nos pericarpos dessas espécies, como o alongamento radial das células do mesocarpo

interno e a presença de cavidades de volume aumentado em *M. laruotteana*, que parecem ser específicos.

Uma notável diferença entre os frutos estudados foi que, em algumas espécies, há constante formação de cavidades secretoras, enquanto em outras, o número se mantém constante ou varia pouco. Para ilustrar, entre as espécies aqui estudadas, podem-se observar dois extremos: em *E. aurata*, por exemplo, houve pequena formação de novas cavidades durante o desenvolvimento do fruto, sendo que o número de cavidades secretoras no pericarpo é bastante reduzido. Por outro lado, em *M. laruotteana*, surgem inúmeras e volumosas cavidades secretoras. A avaliação do tipo de desenvolvimento das cavidades secretoras e da secreção produzida por elas não foram objetivos deste trabalho e ainda persistem divergências quanto ao tipo de desenvolvimento destas estruturas (Kalachanis & Psaras 2005; Ciccarelli *et al.* 2008).

Todos os frutos maduros apresentaram paredes celulares degradadas, assim como observado por Corrêa *et al.* (2007) em *Myrciaria jaboticaba*. As autoras verificaram que, durante as fases finais do amadurecimento do fruto, há grande ação da enzima peroxidase, envolvida no processo de dissolução das paredes celulares, o que pode explicar as observações estruturais realizadas neste trabalho.

Diante dos dados aqui obtidos, pode-se concluir que os pericarpos de Myrtaceae constituem uma ampla fonte de informações, que podem ser somadas aos estudos filogenéticos da família, desde que haja ampliação do número de espécies e gêneros amostrados em detalhe. O uso de dados estruturais em análises filogenéticas, associados aos dados moleculares, podem permitir relevantes conclusões a respeito da evolução dos estados de caráter dentro da família.

### **Agradecimentos**

À Dra. Carolyn Eleonora Barnes Proença e M. Sc. Jair Eustáquio Quintino de Faria Júnior, pela identificação das espécies deste trabalho. À CAPES, pela bolsa de parcial no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas-Botânica, UNESP, Botucatu, de I.R. Moreira-Coneglian. Ao CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa de D.M.T. Oliveira.

### Referências bibliográficas

- Assumpção, J. & Nascimento, M.T. 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 14(3): 301-315.
- Barroso, G.M.; Morin, M.P.; Peixoto, A.L.; Ichaso, C.L.F. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: Editora UFV, 1999. 426p.
- Berg, O. 1855-1856. Revisio Myrtacearum Americae huc usque cognitarum s. Klotzschii “Flora Americae aequinoctialis” exhibens Myrtaceas. **Linnaea** 27: 1-472
- apud* Landrum, L.R. & Kawasaki, M.L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. **Brittonia** 49: 508-536.
- Berg, O. 1857-1859. Myrtaceae. Pp. 1-656. In: C.F.P. Martius; A. Eichler & I. Urban (eds.). **Flora Brasiliensis**. v.14. Lipsiae, F. Fleischer.
- Biffin, E.; Lucas, E.J.; Craven, L.A.; Costa, I.R.; Harrington, M.G. & Crisp, M.D. 2010. Evolution of exceptional species richness among lineages of flesh-fruited Myrtaceae. **Annals of Botany** 106: 79-93.
- Carr, S.M.G. & Carr, D.J. 1961. The functional significance of syncarpy. **Phytomorphology** 11: 249-256.
- Ciccarelli, D.; Garbari, F. & Pagni, A.M. 2008. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): secretory structures, unicellular papillae, and their ecological role. **Flora** 203: 85-93.
- Corrêa, M.O.G.; Pinto, D.D. & Ono, E.O. 2007. Análise da atividade respiratória em frutos de jaboticabeira. **Revista Brasileira de Biociências** 5(supl.2): 831-833.
- Cortez, P.A. & Carmello-Guerreiro, S.M. 2008. Ontogeny and structure of the pericarp and the seed coat of *Miconia albicans* (Sw.) Triana (Melastomataceae) from “cerrado”, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica** 31(1): 71-79.
- Esemann-Quadros, K.; Mota, A.P.; Kerbauy, G.B.; Guerra, M.P.; Ducroquet, J.P.H.J. & Pescador, R. 2008. Estudo anatômico do crescimento do fruto em *Acca sellowiana* Berg. **Revista Brasileira de Fruticultura** 30(2): 296-302.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw-Hill.
- Johnson, L.A.S. & Briggs, B.G. 1984. Myrtales and Myrtaceae – a phylogenetic analysis. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 71: 700-756.

- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A. & Stevens, P.F. 1999. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. 2.ed. Massachusetts, Sinauer Associates Inc. Publishers.
- Kalachanis, D. & Psaras, G.K. 2005. Structure and development of the secretory cavities of *Myrtus communis* leaves. **Biologia Plantarum** **49**: 105-110.
- Landrum, L.R. 1982. The development of the fruits and seeds of *Campomanesia* (Myrtaceae). **Brittonia** **34**: 220-224.
- Landrum, L.R. & Kawasaki, M.L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. **Brittonia** **49**: 508-536.
- Lee, D.W. & Gould, K.S. 2002. Anthocyanins in leaves and other vegetative organs: an introduction. Pp. 2-12. In: K.S. Gould & D.W. Lee, D.W. (eds.). **Advances in botanical research: Anthocyanins in leaves**. v.37. London, Academic Press.
- Lucas, E.J.; Belsham, S.R.; Nic Lughadha, E.M.; Orlovich, D.A.; Sakuragui, C.M.; Chase, M.W. & Wilson, P.G. 2005. Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae – preliminary molecular evidence. **Plant Systematics and Evolution** **251**: 35-51.
- Lucas, E.J.; Harris, S.A.; Mazine, F.F.; Belsham, S.R.; Nic Lughadha, E.M.; Telford, A.; Gasson, P.E. & Chase, M.W. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). **Taxon** **56**(4): 1105-1128.
- Nic Lughadha, E. & Proença, C. 1996. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** **83**: 480-503.
- McVaugh, R. 1968. The genera of american Myrtaceae – an interim report. **Taxon** **17**: 354-418.
- Mendonça, R.C.; Felfili, J.M.; Walter, B.M.T.; Silva Júnior., M.C.; Rezende, A.V.; Filgueiras, T.S. & Nogueira, P.E. 1998. Flora vascular do cerrado. Pp. 288-556. In: S.M. Sano & S.P. Almeida (eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília, Embrapa-CPAC.
- Merwe, M.M. van der; Van Wyk, A.E. & Botha, A.M. 2005. Molecular phylogenetic analysis of *Eugenia* L. (Myrtaceae), with emphasis on southern African taxa. **Plant Systematics and Evolution** **251**: 21-34.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1965. **Anatomy of the Dicotyledons**. v.1. Oxford, Clarendon Press.
- Moreira-Coneglian, I.R. 2007. Morfologia e ontogênese do pericarpo e semente de *Eugenia puniceifolia* (H. B. & K.) DC., *Myrcia bella* Camb. E *Campomanesia pubescens*

- (DC.) Berg (Myrtaceae). Dissertação de Mestrado. Campinas, Universidade Estadual de Campinas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.
- Mori, S.A.; Boom, B.M.; Carvalino, A.M. & Santos, T.S. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an eastern brazilian wet forest. **Biotropica** **15**: 68-70.
- O'Brien, T.D.; Feder, N. & McCully, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma** **59**: 368-373.
- Paiva, E.A.S.; Pinho, S.Z. & Oliveira, D.M.T. 2011. Large plant samples: how to process for GMA embedding? Pp. 37-49. In: Chiarini-Garcia, H. & Melo, R.C.N. (eds.). **Light microscopy: methods and protocols**. New York, Springer/Humana Press.
- Pietrobon, R.C.V. 2008. **Morfoanatomia do pericarpo, semente, folha de *Psychotria hoffmannseggiana* (Willd. ex Roem. & Schult.) Müll. Arg. e *Psychotria trichophora* Müll. Arg., e desenvolvimento morfológico da plântula de *Psychotria hoffmannseggiana* (Willd. Ex Roem. & Schult.) Müll. Arg. (Rubiaceae, Rubioideae, Psychotrieae)**. Tese de Doutorado. Rio Claro, Universidade Estadual Paulista. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).
- Pimentel, R.R. 2010. **Anatomia e desenvolvimento da flor de *Eugenia neonitida* Sobral (Myrtaceae)**. Dissertação de Mestrado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica).
- Pires, M.M.Y. 2006. Morfoanatomia e aspectos da biologia floral de *Myrcia guianensis* (Aublet) A.P. de Candolle, *Myrcia laruotteana* Cambess. e *Eugenia uniflora* Linnaeus (Myrtaceae), ocorrentes no Alto Rio Paraná, Paraná, Brasil. Tese de Doutorado. Maringá, Universidade Estadual de Maringá. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.
- Pizo, M.A. 2002. The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the brazilian Atlantic forest. Pp. 129-143. In: D.J. Levey; W.R. Silva & M. Galetti, M. (eds.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. Wallingford, CABI Publishing.
- Puri, V. 1951. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. **Botanical Review** **17**: 471-553.
- Reynertson, K.A.; Yang, H.; Jiang, B.; Basile, M.J. & Kennelly, E.J. 2008. Quantitative analysis of antiradical phenolic constituents from fourteen edible Myrtaceae fruits. **Food chemistry** **109**: 883-890.

- Roth, I. 1977. **Fruits of Angiosperms**. Berlin, Gebrüder Borntraeger.
- Schmid, R. 1972a. Floral anatomy of Myrtaceae. I. *Syzygium*. **Botanische Jahrbücher für Systematik** **92**(4): 433-489.
- Schmid, R. 1972b. A resolution of the *Eugenia-Syzygium* controversy (Myrtaceae). **American Journal of Botany** **59**: 423-436.
- Souza, L.A. 2006. Fruto. Pp. 9-123. In: L.A. Souza (ed.). **Anatomia do fruto e da semente**. Ponta Grossa, Editora UEPG.
- Souza, L.A.; Moscheta, I.S. & Mourão, K.S.M. 2003. Fruto. Pp. 375-398. In: B. Appezzato-da-Glória, B. & S.M. Carmello-Guerreiro (eds.). **Anatomia Vegetal**. Viçosa, Editora UFV.
- Souza, M.C.; Morim, M.P.; Conde, M.M.S. & Menezes, L.F.T. 2007. Subtribo Myrciinae O. Berg (Myrtaceae) na Restinga da Marambaia, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **21**(1): 49-63.
- Souza, M.C. & Morim, M.P. 2008. Subtribos Eugeniinae O. Berg e Myrtinae O. Berg (Myrtaceae) na Restinga da Marambaia, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **22**(3): 652-683.
- Swain, T. 1979. Tanins and lignins. Pp. 657-682. In: G.A. Rosenthal & D.H. Janzen (eds.). **Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites**. New York, Academic Press.
- Tukey, H.B. & Young, J.O. 1939. Histological study of the development fruit of the sour cherry. **Botanical Gazette** **100**: 723-749.
- Van Wyk, A.E. 1985. The genus *Eugenia* (Myrtaceae) in southern Africa: structure and taxonomic value of bark. **South African Journal of Botany** **51**: 157-180.
- Van Wyk, A.E.; Botha, D.J. & Coetzee, J. 1980. The genus *Eugenia* L. (Myrtaceae) in southern Africa: the nature and taxonomic value of the first-formed stem periderm. **South African Journal of Botany** **46**: 67-88.
- Van Wyk, A.E.; Robbertse, P.J. & Kok, P.D.F. 1982. The genus *Eugenia* L. (Myrtaceae) in southern Africa: the structure and taxonomic value of stomata. **Botanical Journal of the Linnean Society** **84**: 41-56.
- Van Wyk, A.E. & Botha, R. 1984. The genus *Eugenia* (Myrtaceae) in southern Africa: ontogeny and taxonomic value of the seed. **South African Journal of Botany** **3**: 63-80.

Wilson, P.G.; O'Brien, M.M.; Gadek, P.A. & Quinn, C.J. 2001. Myrtaceae revisited: a reassessment of infrafamilial groups. **American Journal of Botany** **88**: 2013-2025.

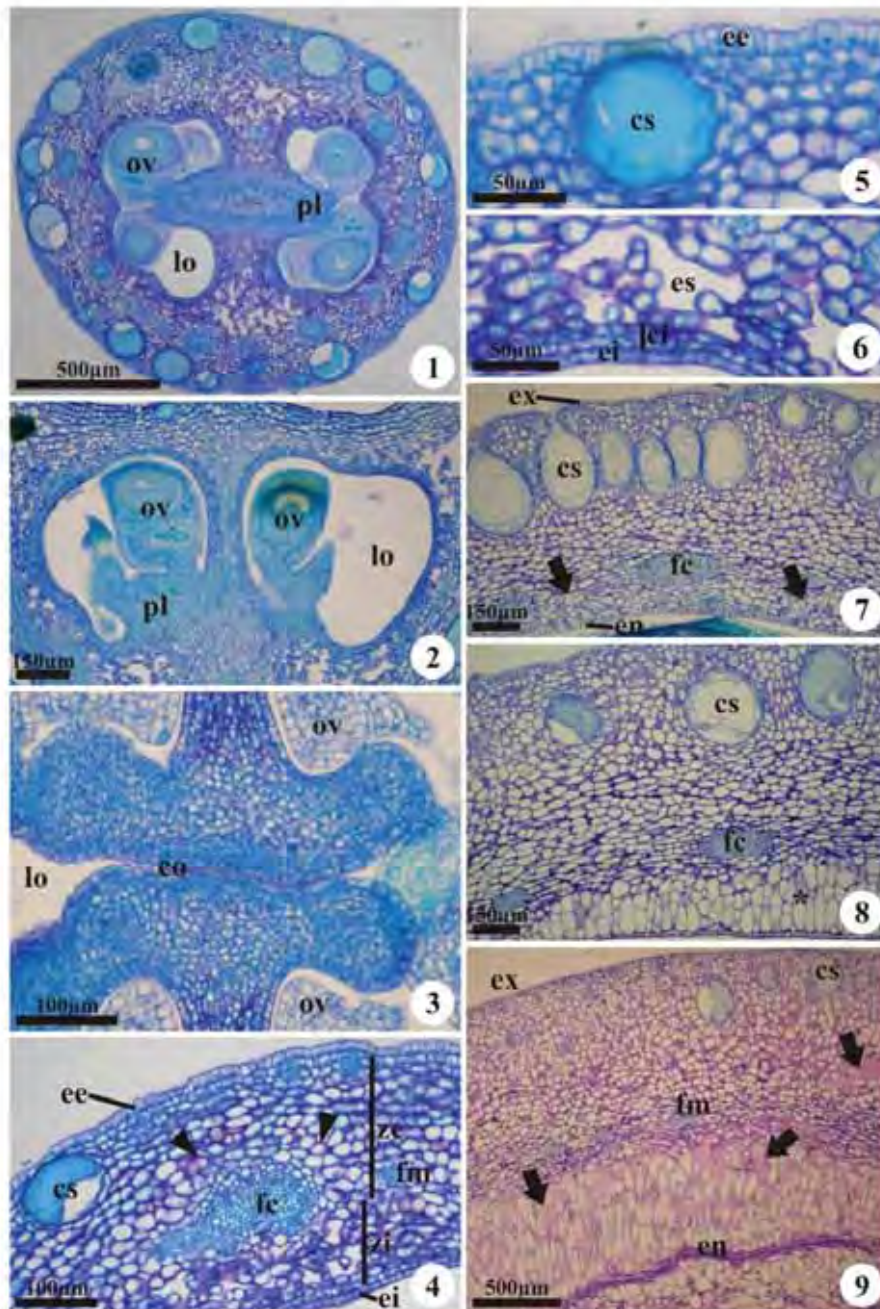
Wilson, P.G.; O'Brien, M.M.; Heslewood, M.M. & Quinn, C.J. 2005. Relationships within Myrtaceae sensu lato based on a *matK* phylogeny. **Plant Systematics and Evolution** **251**: 3-19.

Tabela 1. Características anatômicas das diversas fases de desenvolvimento do pericarpo das sete espécies estudadas.

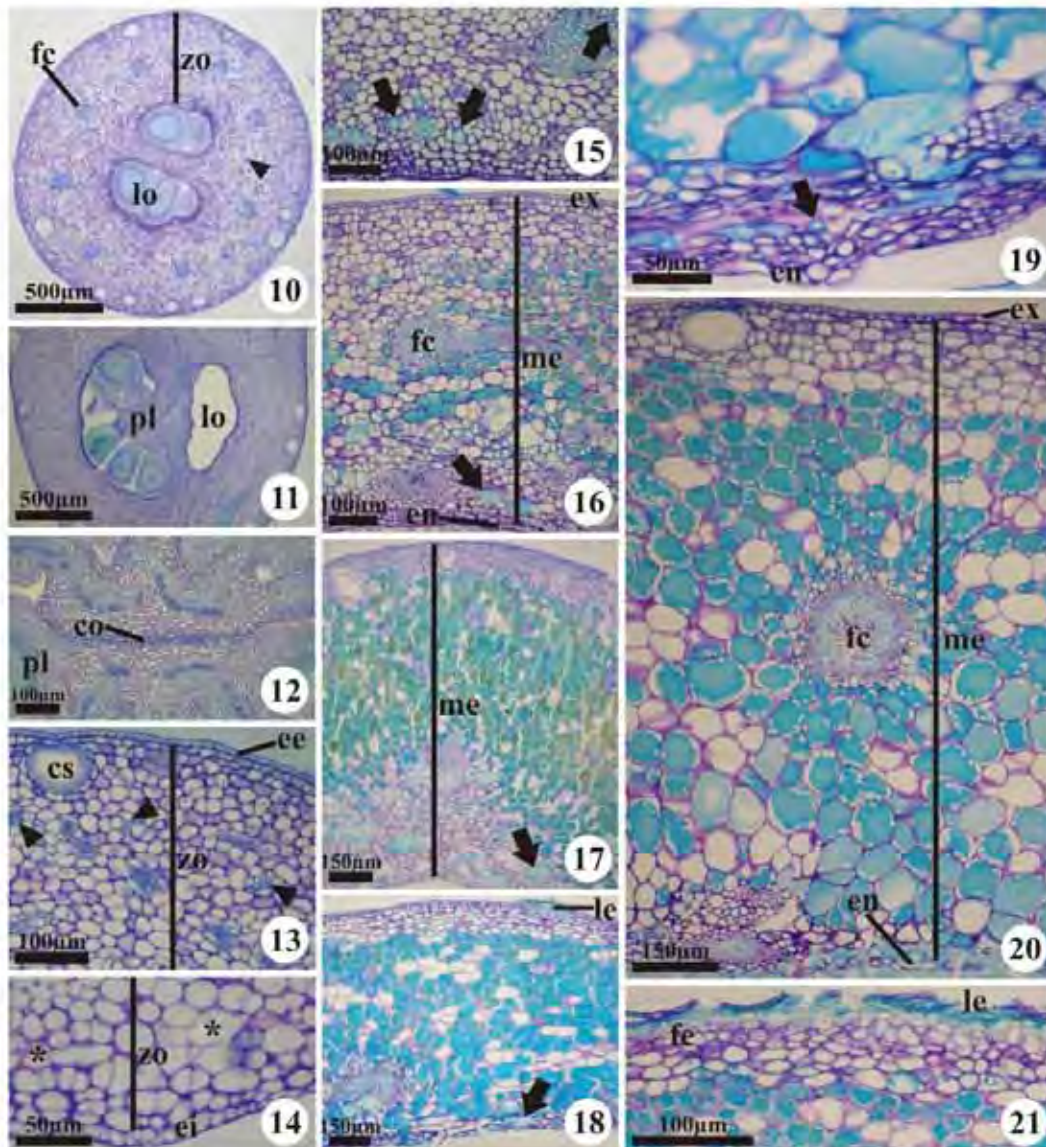
Características	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	<i>Eugenia Aurata</i>	<i>Eugenia bimarginata</i>	<i>Myrcia bella</i>	<i>Myrcialaruotteana</i>	<i>Psidium australe var. argenteum</i>	<i>Psidium guineense</i>
				Ovário			
Número de lóculos	Dois	Dois	Dois	Dois	Dois	Quatro	Quatro
Placentação e inserção dos óvulos	Axial, terço proximal	Axial, terço mediano	Axial, terço mediano	Axial, terço proximal	Axial, projetada para o interior do lóculo, terço proximal	Axial, projetada para interior do lóculo, terço mediano	Axial, muito projetada para o interior do lóculo, terço mediano
Epiderme externa	Unisseriada	Unisseriada	Unisseriada, fenólica	Unisseriada, fenólica, com muitos tricomastectores	Unisseriada	Unisseriada, com tricomastectores	Unisseriada, com tricomastectores
Zona Interepidérmica	Duas regiões: externa (cavidades secretoras e células justapostas), interna (espaços intercelulares; camadas mais internas com células justapostas, achatadas tangencialmente)	Duas regiões: externa (células volumosas); interna (células achatadas tangencialmente)	Duas regiões: externa (fenólica); interna (idioblastos fenólicos dispersos)	Duas regiões: externa (fenólica); interna (não fenólica, células justapostas)	Duas regiões: externa (paredes levemente espessadas, cavidades secretoras dispersas); interna (parênquima fundamental)	Três regiões: externa (fenólica), mediana (células volumosas e esclereídes) e interna (células justapostas)	Três regiões: externa (células justapostas), mediana (células volumosas e esclereídes) e interna (células justapostas)
Epiderme interna	Unisseriada	Unisseriada	Unisseriada, fenólica	Unisseriada	Unisseriada	Unisseriada	Unisseriada
	Fruto em desenvolvimento						
Exocarpo	Unisseriado	Unisseriado	Unisseriado	Unisseriado, conteúdo fenólico indistinto	Unisseriado	Unisseriado, fenólico	Unisseriado, fenólico
Mesocarpo	Divisões celulares; aumento do volume das células; diminuição dos	Divisões celulares; região mediana:	Divisões celulares; formação de	Divisões celulares; compressão	Divisões celulares; surgimento de volumosas cavidades	Divisões celulares; surgimento de esclereídes nas regiões mediana e interna; deposição	Divisões celulares; surgimento de



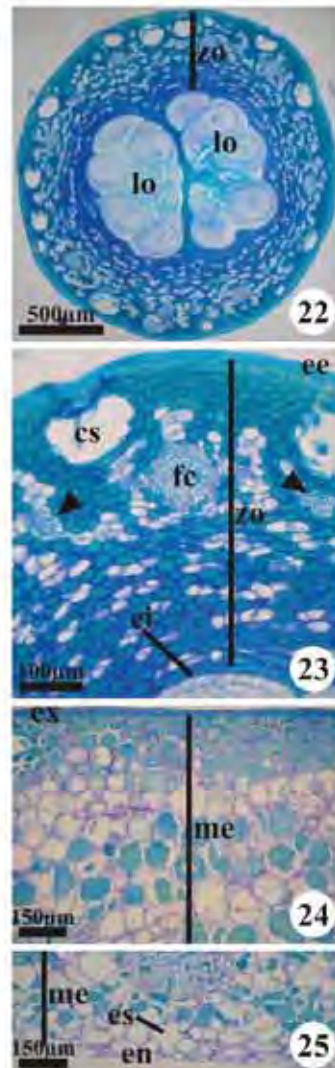
	espaços intercelulares	deposição de compostos fenólicos; camada interna com formação de esclereídes	espaços intercelulares nas camadas mais internas	tangencial na região interna	secretoras	de compostos fenólicos na região interna	esclereídes nas regiões mediana e interna; grande deposição de compostos fenólicos em todas as regiões do pericarpo
Endocarpo	Unisseriado	Unisseriado	Unisseriado, fenólico	Unisseriado	Unisseriado	Unisseriado, fenólico	Unisseriado, fenólico
<b>Fruto maduro</b>							
Exocarpo	Unisseriado	Unisseriado, com formação de felogênio e lenticelas	Unisseriado, fenólico	Unisseriado	Unisseriado, fenólico	Unisseriado, fenólico	Unisseriado, fenólico
Mesocarpo	Células da região interna ampliadas e expandidas radialmente	Acúmulo de amido no mesocarpo; aumento do volume das células	Acúmulo de amido na região externa; aumento do volume das células da região mais interna	Grande aumento no volume das células; região externa sem composto fenólicos	Aumento do volume das células; alongamento radial das células mais internas, com paredes pectocelulósicas digeridas	Aumento radial das células circunvizinhas aos grupos de esclereídes; compostos fenólicos em algumas células do mesocarpo	Aumento radial das células circunvizinhas aos grupos de esclereídes
Endocarpo	Unisseriado	Unisseriado	Unisseriado, sem conteúdo fenólico	Unisseriado, sem conteúdo fenólico	Unisseriado, sem conteúdo fenólico	Unisseriado	Unisseriado, fenólico



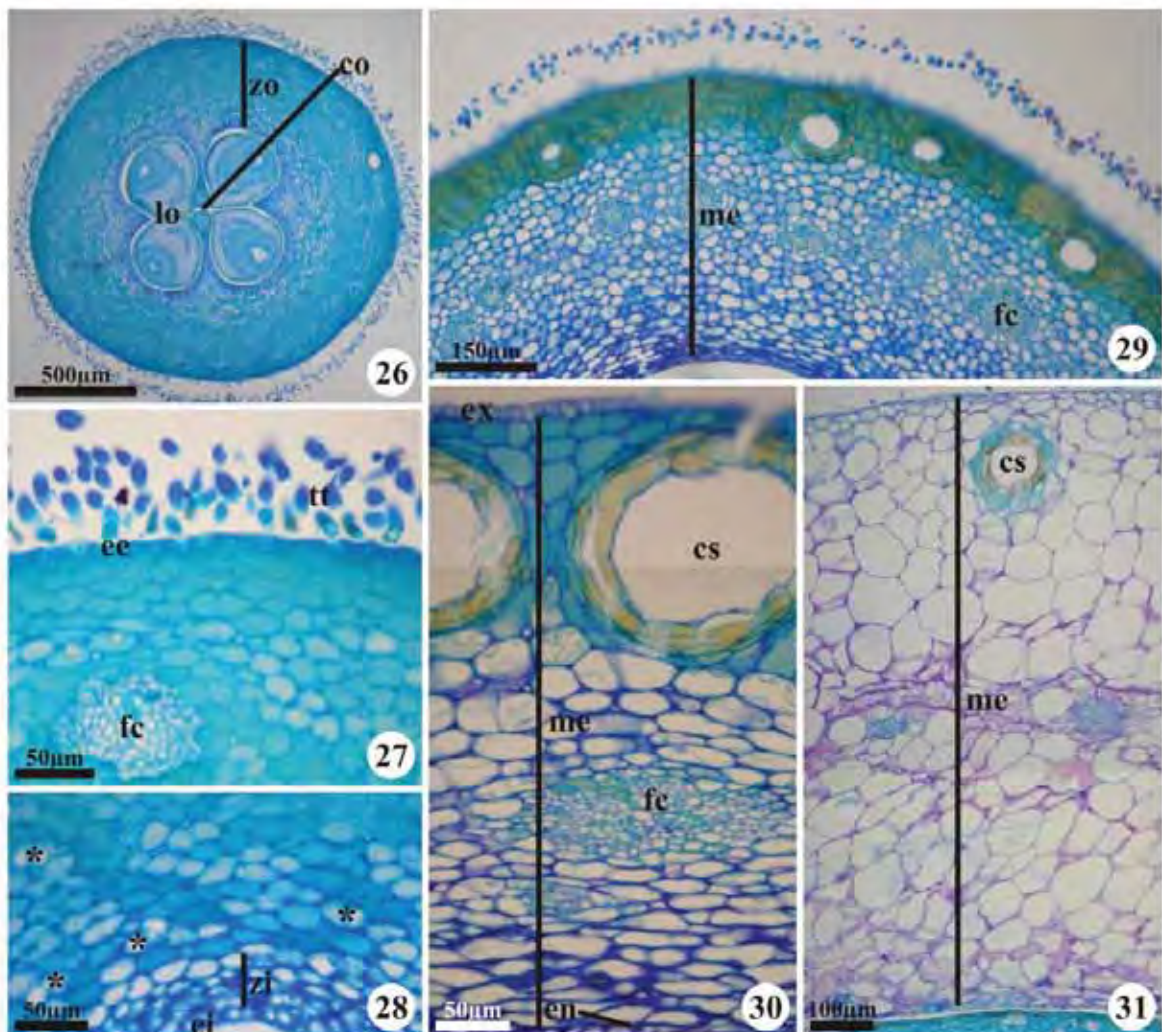
Figuras 1-9. *Blepharocalyx salicifolius*. Seções transversais (1, 3-9). Seção longitudinal (2). 1-6. Ovário de botão floral. 1-2. Aspecto geral. 3. Detalhe do *compitum*. 4. Parede do ovário (ponta de seta: idioblasto com drusa). 5. Detalhe da epiderme externa e camadas interepidérmicas externas, com cavidade secretora. 6. Detalhe da epiderme interna e de camadas interepidérmicas internas, com espaços intercelulares evidentes, exceto nas camadas adjacentes à epiderme. 7-8. Fruto em desenvolvimento. 7. Aspecto geral (seta: espaço intercelular reduzido). 8. Aspecto geral, mostrando alongamento das células da região interna (asterisco: camadas internas do mesocarpo em alongamento radial). 9. Aspecto geral do pericarpo maduro (seta: paredes pectocelulósicas mesocárpicas digeridas). (ci: camadas internas da zona interepidérmica interna; co: *compitum*; es: cavidade secretora; ee: epiderme externa do ovário; ei: epiderme interna do ovário; en: endocarpo; es: espaço intercelular; ex: exocarpo; fc: feixe vascular calibroso; fm: feixe vascular de menor calibre; lo: lóculo; ov: óvulo; pl: placenta; ze: zona interepidérmica externa; zi: zona interepidérmica interna).



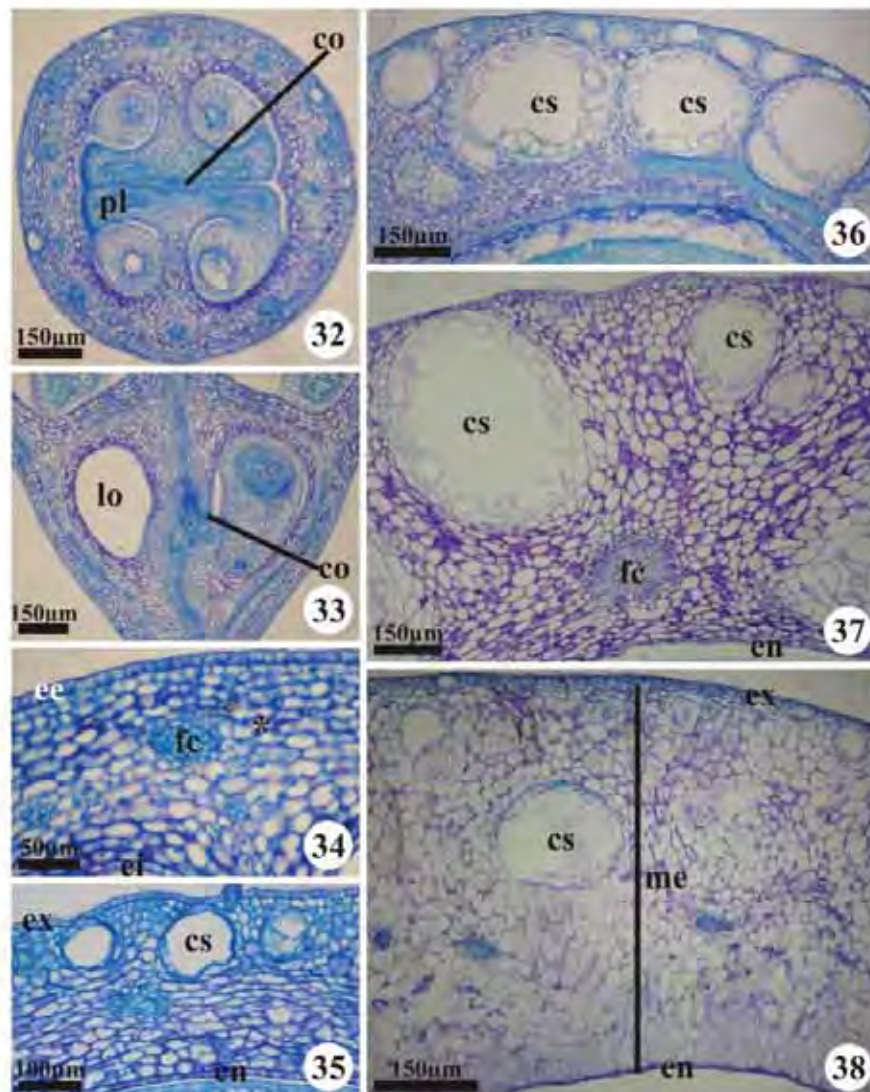
Figuras 10-21. *Eugenia aurata*. Seções transversais (10, 12-16, 18-21). Seções longitudinais (11, 17). 10-14. Ovário de botão floral. 10. Aspecto geral (ponta de seta: feixe vascular de menor calibre). 11. Aspecto geral, mostrando placentação. 12. Detalhe do *compitum*. 13. Aspecto da epiderme externa e camadas interepidérmicas externas, com cavidade secretora (ponta de seta: feixe vascular de menor calibre). 14. Detalhe de camadas interepidérmicas internas e da epiderme interna do ovário (asterisco: idioblasto com drusa). 15. Ovário durante a pós-antese, mostrando esclereídes recém-formadas. 16-19. Fruto em desenvolvimento. 16. Aspecto geral, mostrando esclereídes. 17. Aspecto geral, mostrando intenso acúmulo de compostos fenólicos (células de conteúdo mais escuro no mesocarpo). 18. Aspecto geral; notar lenticela esparsa. 19. Detalhe da região interna, mostrando esclereídes. 20-21. Fruto maduro. 20. Aspecto geral. 21. Detalhe do exocarpo, mostrando o felogênio e lenticelas. (co: *compitum*; cs: cavidade secretora; ee: epiderme externa do ovário; ei: epiderme interna do ovário; en: endocarpo; ex: exocarpo; fe: feixe vascular calibroso; fe: felogênio; le: lenticela; lo: lóculo; me: mesocarpo; pl: placenta; seta: esclereíde; zo: zona interepidérmica).



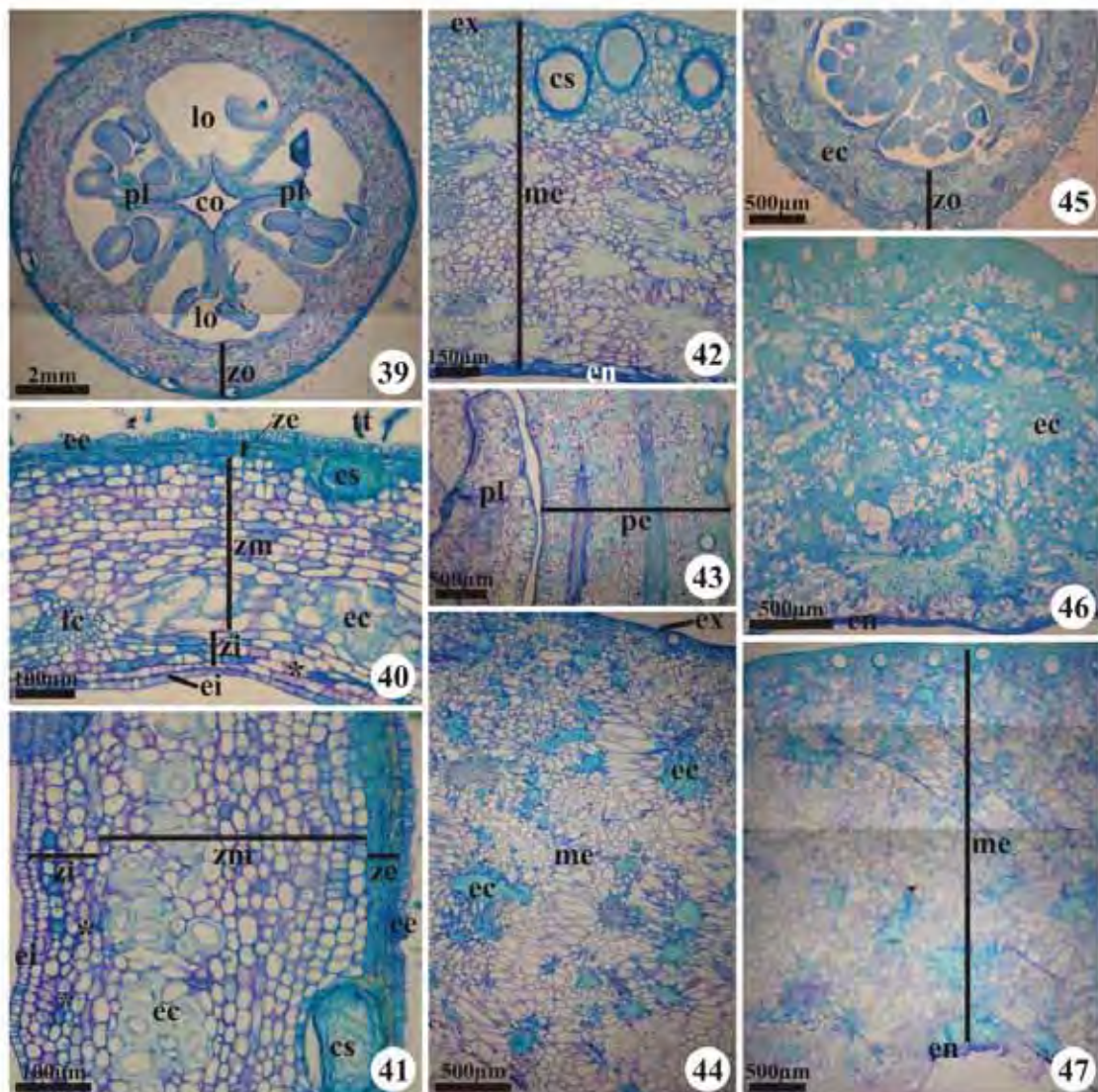
Figuras 22-25. *Eugenia bimarginata*. Seções transversais. 22-23. Ovário de flor em antese. 22. Aspecto geral. 23. Detalhe da parede do ovário (ponta de seta: feixe vascular de menor calibre). 24-25. Fruto maduro. 24. Detalhe do exocarpo e camadas externas do mesocarpo. 25. Detalhe da região interna do mesocarpo, mostrando espaços intercelulares pouco conspícuos ainda existentes. (cs: cavidade secretora; ee: epiderme externa do ovário; ei: epiderme interna do ovário; es: espaço intercelular; en: endocarpo; ex: exocarpo; fc: feixe vascular calibroso; lo: lóculo; me: mesocarpo; zo: zona interepidérmica).



Figuras 26-31. *Myrcia bella*. Secções transversais. 26-28. Ovário de botão floral. 26. Aspecto geral, mostrando *compitum*. 27. Detalhe da região externa, com tricomas tectores. 28. Detalhe da região interna, destacando a presença de idioblastos com drusas (asterisco). 29-30. Fruto em desenvolvimento. 29. Aspecto geral, mostrando distribuição dos idioblastos fenólicos. 30. Detalhe do pericarpo jovem. 31. Aspecto geral do pericarpo maduro. (co: *compitum*; cs: cavidade secretora; ee: epiderme externa do ovário; ei: epiderme interna do ovário; en: endocarpo; ex: exocarpo; fc: feixe vascular calibroso; lo: lóculo; me: mesocarpo; tt: tricoma tector; zo: zona interepidérmica; zi: zona interepidérmica interna).



Figuras 32-38. *Myrcia laruotteana*. Seções transversais (32, 34-38). Seção longitudinal (33). 32-34. Ovário de botão floral. 32. Aspecto geral. 33. Aspecto geral, mostrando a placentação. 34. Detalhe da parede do ovário (asterisco: idioblasto com drusa). 35-37. Fruto em desenvolvimento. 35. Fruto em início de desenvolvimento, com novas cavidades secretoras sendo formadas. 36. Mesocarpo com cavidades secretoras volumosas. 37. Detalhe do pericarpo jovem, mostrando aumento de volume das células mesocárpicas. 38. Fruto maduro. (co: *compitum*; cs: cavidade secretora; ee: epiderme externa do ovário; ei: epiderme interna do ovário; en: endocarpo; ex: exocarpo; fc: feixe vascular calibroso; lo: lóculo; me: mesocarpo; pl: placenta).



Figuras 39-47. *Psidium australe* var. *argenteum* e *Psidium guineense*. Seções transversais (39-40, 42, 44-47). Seção longitudinal (41, 43). 39-44. *Psidium australe* var. *argenteum*. 39-41. Ovário de botão floral. 39. Aspecto geral. 40-41. Detalhes da parede do ovário, destacando esclereides. 42-43. Fruto em desenvolvimento. 42. Aspecto geral. 43. Aspecto geral, mostrando proliferação da placenta no interior da cavidade seminal. 44. Pericarpo maduro. 45-47. *Psidium guineense*. 45. Aspecto geral do ovário de botão floral. 46. Fruto em desenvolvimento. 47. Pericarpo maduro. (asterisco: idioblasto com drusa; co: compitum; cs: cavidade secretora; ec: esclereide; ee: epiderme externa do ovário; ei: epiderme interna do ovário; en: endocarpo; ex: exocarpo; fc: feixe vascular calibroso; lo: lóculo; me: mesocarpo; pe: pericarpo; pl: placenta; tt: tricoma tector; zo: zona interepidérmica; ze: zona interepidérmica externa; zi: zona interepidérmica interna; zm: zona interepidérmica mediana).



*Myrcia laruotteana* Cambess.

## Capítulo 3



## Morfoanatomia e ontogênese de sementes de espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae)

Inara Regiane Moreira-Coneglian<sup>1</sup>, Denise Maria Trombert Oliveira<sup>2</sup>

1. Departamento de Botânica, Universidade Estadual Paulista, Distrito de Rubião Jr. s/n, Botucatu, Brasil; telefone (14) 3811-6053; [iconeglian@yahoo.com.br](mailto:iconeglian@yahoo.com.br)

2. Departamento de Botânica, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, Brasil; telefone (31) 34095000; [dmtoliveira@icb.ufmg.br](mailto:dmtoliveira@icb.ufmg.br)

### Resumo

Caracteres das sementes maduras são a base da tradicional divisão da tribo Myrteae em três subtribos e, apesar desse considerável valor taxonômico, poucos estudos detalhados foram conduzidos com tais estruturas. No cerrado, ocorrem espécies das três subtribos, além de espécies cujo posicionamento atual é controverso, de modo que este trabalho foi desenvolvido a fim de se ampliar o conhecimento sobre o desenvolvimento e estrutura seminal em Myrteae, pela avaliação de sete espécies. As sementes estudadas apresentaram algumas características já descritas para os grupos aos quais pertencem: os membros de Eugeniinae apresentaram testa lignificada e de Myrciinae apresentaram exotesta lignificada e demais camadas sem lignificação. Em Myrtinae, que é a subtribo com estrutura tegumentar mais variável, a exotesta e as camadas externas da mesotesta constituíram uma sarcotesta, e as camadas internas da mesotesta e a endotesta apresentaram intensa lignificação. Como características específicas, foi observada a presença de pericalaza nas sementes de *B. salicifolius* e das duas espécies de *Myrcia*, a paquicalaza nas *Eugenia*, havendo sarcotesta nas *Psidium*. Quanto ao embrião, as espécies seguiram o padrão já descrito na literatura para as subtribos. Diante da importância dos dados obtidos neste trabalho, conclui-se que as sementes de espécies brasileiras de Myrtaceae são ricas em fornecer dados relevantes para o estudo da evolução de caracteres na família.

**Palavras-chave:** morfoanatomia, Myrtaceae, ontogênese, semente, *Blepharocalyx*, *Eugenia*, *Myrcia*, *Psidium*.

## INTRODUÇÃO

Myrtaceae foi dividida por Niedenzu (1893) em duas subfamílias: Myrtoideae, com frutos carnosos e distribuição tropical, e Leptospermoideae, de frutos secos e quase exclusivamente paleotropical (Lucas *et al.* 2007). Estudos moleculares recentes têm reorganizado a família em duas subfamílias, Myrtoideae, cuja circunscrição é diferente da de Niedenzu, englobando todas as espécies da antiga família Myrtaceae, e Psiloxylloideae, com apenas dois gêneros, *Psiloxylon* e *Heteropyxis* (Wilson *et al.* 2005). Todas as espécies nativas de Myrtaceae pertencem à subfamília Myrtoideae, tribo Myrteae (Wilson *et al.* 2005).

As sementes maduras, principalmente a morfologia do embrião e as características do tegumento seminal, são a base da tradicional divisão da tribo Myrteae em três subtribos (De Candolle 1828): Eugeniinae, com embrião eugenióide, Myrciinae, com embrião mircióide, e Myrtinae, com embrião mirtióide (Landrum & Kawasaki 1997), embora análises moleculares recentes não apoiem tal divisão (Wilson *et al.* 2005). Na medida em que o conhecimento foi ampliado, notou-se que a variação na morfologia dos embriões é ainda maior, sendo que Barroso *et al.* (1991) reconheceram oito tipos de embrião entre as Myrtaceae e declararam que características embrionárias de espécies de Myrtaceae constituem um amplo campo de investigação.

Com base em árvores filogenéticas obtidas a partir de estudos moleculares, Lucas *et al.* (2007) analisaram algumas características morfológicas e anatômicas e tentaram inferir a evolução de estados de caracteres dentro de Myrteae. Dados referentes aos embriões já foram assim estudados, e algumas inferências foram feitas, como, por exemplo, que o embrião eugenióide surgiu independentemente em *Eugenia* e *Plinia* (Lucas *et al.* 2007). Contudo, os autores ressaltaram que estudos ontogenéticos que busquem diferenças de desenvolvimento entre estados de caráter aparentemente idênticos com origens independentes (por exemplo, os cotilédones “carnosos amplos” em *Plinia* e *Eugenia*) podem ser úteis, assim como estudos em clados nos quais mais de um tipo de embrião está presente. Segundo Landrum & Kawasaki (1997), apesar do tegumento seminal também ser variável em espécies de Myrteae (*sensu* Wilson *et al.* 2005), suas características ainda não foram assim exploradas, provavelmente devido à carência de informações pormenorizadas.

Apesar do considerável valor taxonômico dos caracteres seminais (Van Wyk & Botha 1984), pequena atenção tem sido dada ao desenvolvimento e à anatomia de sementes de Myrteae. Dentre os estudos envolvendo sementes de Myrtaceae, a maioria limita-se a estudos morfológicos da semente madura, como os de Andrade *et al.* (2003), com *Eugenia dysenterica* DC., e Anjos & Ferraz (1999), com *E. stipitata* var. *sororia* McVaugh, apresentando apenas observações superficiais e pouco precisas das estruturas, principalmente do envoltório seminal. Alguns estudos mais detalhados têm demonstrado que ainda há várias características tegumentares pouco disponíveis na literatura, como a ocorrência de pericalaza de *M. guianensis* e o tegumento seminal justaposto, embora não aderido ao pericarpo, em *Campomanesia xanthocarpa* (Moreira-Coneglian 2007).

No domínio cerrado, no qual Myrtaceae constitui a terceira família em representatividade (Mendonça *et al.* 1998), há espécies das três tradicionais subtribos de Myrteae, além de espécies cujo posicionamento ainda é controverso, caso de *Blepharocalyx salicifolius*.

A fim de se ampliar o conhecimento do desenvolvimento e estrutura seminal em Myrtaceae, o presente trabalho irá comparar o desenvolvimento seminal em duas espécies de cada uma das três tradicionais subtribos de Myrteae (*sensu* Berg 1855-1856, 1857-1859) e em *Blepharocalyx salicifolius*, espécie considerada basal na tribo segundo análises moleculares recentes, reconhecendo características seminais, transitórias ou não, que possam ser utilizadas em estudos de polarização de caracteres que indiquem estados apomórficos e plesiomórficos das sementes de Myrteae.

## MATERIAL E MÉTODOS

Para este trabalho, foram selecionadas as seguintes espécies, cujos documentos taxonômicos encontram-se depositados no Herbário BOTU: *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg (Moreira-Coneglian 1-101110); *Eugenia aurata* O. Berg (Moreira-Coneglian 1-080410); *Eugenia bimarginata* DC. (Moreira-Coneglian 2-250808); *Myrcia bella* Cambess. (Moreira-Coneglian 3-071009); *Myrcia laruotteana* Cambess. (Moreira-Coneglian 1-200910); *Psidium australe* var. *argenteum* (O. Berg) Landrum (Moreira-Coneglian 4-071009) e *Psidium guineense* Sw. (Moreira-Coneglian 1-

291010). A coleta das espécies foi feita em áreas de cerrado *stricto sensu* dos arredores da cidade de Botucatu, SP, Brasil.

Óvulos de botões florais, de flores em antese e pós-antese e sementes em diferentes estádios de desenvolvimento até a maturidade, foram fixadas em formalina-ácido acético-etanol 50% (Johansen 1940) por 48 horas e conservadas em etanol 70%. Amostras foram desidratadas em série etílica e incluídas em 2-hidroxietil-metacrilato (Leica<sup>®</sup>), utilizando-se o protocolo de fabricante ou a inclusão a frio, esta para o preparo de amostras maiores que 0,5cm, seguindo o indicado por Paiva *et al.* (2011). Os blocos obtidos foram seccionados em micrótomo rotativo Leica<sup>®</sup> RM 2145, e os cortes foram distendidos em lâminas histológicas, corados com Azul de Toluidina O (O'Brien *et al.* 1964), e montados com Entellan<sup>®</sup>. As lâminas foram analisadas em microscópio de luz e fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Olympus BX41 com câmera digital Olympus C-7070 WZ acoplada. A nomenclatura utilizada para descrever as sementes foi baseada em Corner (1976) e Werker (1997).

## RESULTADOS

O desenvolvimento seminal de cada espécie segue detalhadamente descrito e a Tabela 1 apresenta uma compilação dos principais resultados.

### *Blepharocalyx salicifolius*

O óvulo é anfítropo (Fig. 1) e bitegmentado (Fig. 2). O tegumento externo é formado por duas camadas: a epiderme externa, de células cubóides volumosas e paredes delgadas, e a epiderme interna, com células menores (Fig. 2); só se observa o mesofilo do tegumento externo em direção à região calazal, onde as células apresentam núcleos evidentes (Fig. 2). O feixe rafeal é colateral e nota-se a presença de hipóstase. O tegumento interno é formado por duas camadas de células mais achatadas pequenas e semelhantes entre si, de paredes celulares delgadas e núcleos evidentes (Fig. 2). O nucelo possui células isodiamétricas de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleos evidentes (Fig. 2).

Durante o desenvolvimento da semente, há maior crescimento da região antirrafeal, tornando a semente reniforme. Na região calazal, as células da exotesta mantêm-se volumosas, enquanto no restante da testa, tais células são levemente

comprimidas no sentido tangencial (Fig. 3). Há proliferação das células da mesotesta somente na região da calaza (Figs. 3-5), havendo acúmulo de compostos fenólicos em algumas células (Figs. 4-5) e a hipóstase torna-se mais conspícua (Fig. 3-5, 7). A calaza é ampliada margeando a semente, constituindo a pericalaza (Fig. 5). Na região do envoltório seminal revestida pelos tegumentos, observam-se duas camadas de células da testa e o tégmen apresenta suas camadas comprimidas (Fig. 8).

A pequena quantidade de endosperma formada é, inicialmente, nuclear, e celulariza-se, mas só é observada nas fases iniciais do desenvolvimento seminal, quando o embrião ainda não preenche a semente (Fig. 4). O embrião, inicialmente globular (Fig. 3), adquire aspecto reto (Figs. 4-5), e, na medida em que se desenvolve, curva-se (Fig. 7) e preenche a cavidade seminal (Fig. 9). As células protodérmicas do embrião são levemente alongadas no sentido radial e apresentam citoplasma denso; subepidermicamente, observam-se cavidades secretoras (Figs. 6-8). As células do meristema fundamental são isodiamétricas, de paredes delgadas, conteúdo denso e núcleos conspícuos (Figs. 6-8). Na região central do eixo embrionário, observa-se um cilindro de células procambiais, preenchido por meristema fundamental amplo (Figs. 4-7). Nas fases finais do desenvolvimento, nota-se o acúmulo de reservas no citoplasma, que se torna mais denso (Fig. 8).

Na semente madura, não há modificações no envoltório seminal, não havendo lignificação em nenhuma camada (Figs. 9-10). Na região pericalazal, distingue-se a ampla vascularização e grande quantidade de células fenólicas (Fig. 9). O embrião apresenta forma de ferradura, exibindo dois cotilédones diminutos (Fig. 9); na extremidade radicular, observa-se nítido primórdio de coifa (Fig. 10). Chama a atenção a grande quantidade de cavidades secretoras presentes no eixo embrionário, sempre próximas à superfície (Fig. 9), bem como o acúmulo de reservas nas células fundamentais (Fig. 10).

#### Espécies de *Eugenia*

O óvulo das duas espécies é campilótropo (Figs. 11, 21) e bitegmentado (Figs. 11-12), com funículo curto (Figs. 11). O tegumento externo é formado por três a quatro camadas de células com características celulares bastante similares entre si: células cubóides, volumosas, de paredes delgadas e núcleos conspícuos, sendo que a epiderme

externa tem células maiores que as demais camadas (Figs. 11-12, 21); no tegumento externo, na região da micrópila, *Eugenia bimarginata* apresenta a particularidade de possuir numerosos idioblastos fenólicos (Fig. 21). O feixe rafeal é colateral. O tegumento interno é formado por duas camadas, com células menores do que as do tegumento externo, mais achatadas tangencialmente (Figs. 11-12). Nas duas espécies, a calaza é extensa, mas não se observa hipóstase. O nucelo apresenta células que tendem a isodiamétricas, densas e de núcleo evidente (Figs. 11-12, 21).

Na semente em desenvolvimento, a região antirrafeal cresce muito mais do que a rafeal (Figs. 13, 22) e a semente torna-se reniforme. Ocorre extensa ampliação da calaza, juntamente com a hipóstase, formando a paquicalaza (Figs. 13-14, 22). As células da exotesta dividem-se anticlinalmente e, no final do desenvolvimento, alongam-se radialmente, assumindo aspecto paliádico; as paredes espessam-se e lignificam-se, tanto sobre a paquicalaza (Fig. 15) quanto no restante do envoltório seminal (Fig. 16), sendo a lignificação mais tardia em *E. bimarginata* (comparar as Figs. 15-16 com 24). As células da mesotesta passam por divisões celulares anticlinais e periclinais que acomodam o crescimento da semente e propiciam o aumento da espessura do tegumento (Figs. 13-14, 22), e a região passa a exibir de seis a sete camadas na região tegumentar e numerosas camadas na paquicalaza (Figs. 13-15); observa-se acúmulo de compostos fenólicos nestas células (Figs. 14-15, 22), sendo os idioblastos fenólicos mais numerosos em *E. bimarginata* (Figs. 22-25). A endotesta não apresenta modificações (Fig. 16). O tégmen ainda é reconhecível, mas não prolifera e mantém suas características celulares, sendo comprimido e tornando-se indistinguível. Logo no início do desenvolvimento, observa-se o consumo do nucelo (Fig. 13), com resquícios reconhecíveis na região da paquicalaza (Figs. 15, 18). O endosperma nuclear começa seu desenvolvimento no início da formação da semente (Figs. 13, 22), embora não prolifere (Fig. 14). O embrião, globular no início desta fase (Fig. 13), desenvolve-se e formam-se o eixo embrionário, que é curto e contínuo com os espessos cotilédones, ambos apresentando protoderme com células cubóides, justapostas, com núcleo evidente, e meristema fundamental de células volumosas, de paredes delgadas e núcleos conspícuos (Fig. 14), além de cordões procambiais (Fig. 23). Mesmo nas fases iniciais do desenvolvimento, é possível observar a formação de cavidades secretoras subepidérmicas (Fig. 17).

A semente madura das duas espécies é reniforme e o embrião globoso preenche toda a semente. O envoltório seminal, constituído pela paquicalaza (Fig. 18) e pela testa (Fig. 19), regiões que diferem pelo maior número de camadas da mesotesta, na presença de ampla vascularização e hipóstase nítida na paquicalaza, adjacente à qual se observam resquícios de nucelo. A exotesta apresenta macroesclereídes, células paliçádicas, de paredes espessas e lignificadas (Figs. 18-19). A mesotesta e a endotesta são formadas por braquiesclereídes, muitas vezes com conteúdo fenólico (Figs. 18-19), com paredes lignificadas e pontoações evidentes.

O embrião constitui-se de uma massa globosa onde, apenas anatomicamente, distingue-se o eixo embrionário, pela disposição do procâmbio, e os cotilédones plano-convexos justapostos, formados por protoderme de células justapostas e meristema fundamental, cujas células apresentam paredes delgadas e depósitos de grãos de amido (Fig. 20), além de cavidades secretoras subepidérmicas (Fig. 20) e cordões procambiais dispersos. Nas células do embrião, nota-se acúmulo de grãos de amido (Fig. 25) e algumas células com conteúdo fenólico.

#### Espécies de *Myrcia*

Como as espécies de *Eugenia*, o óvulo é campilótropo e bitegmentado (Fig. 26). O tegumento externo apresenta de três a quatro camadas (Figs. 26, 35). A epiderme externa do tegumento externo é unisseriada; em *M. bella*, tais células são as mais volumosas do tegumento e acumulam compostos fenólicos (Fig. 26); em *M. laruotteana*, não há acúmulo de compostos fenólicos e estas células são menores em volume do que as células do mesofilo (Fig. 35). O mesofilo do tegumento externo das duas espécies é formado por uma ou duas camadas de células de paredes delgadas e núcleos conspícuos, havendo numerosas camadas na região calazal (Figs. 26, 35), onde, em *M. bella*, observa-se hipóstase pouco evidente (Fig. 26). A epiderme interna do tegumento externo é unisseriada e as células são similares às do mesofilo (Figs. 26, 35). Nas duas espécies, o tegumento interno é bisseriado, sendo que *M. bella* apresenta a particularidade da epiderme externa com conteúdo fenólico (Fig. 26). O nucelo apresenta células de conteúdo denso e núcleos evidentes (Figs. 26, 35).

Na semente em desenvolvimento das duas espécies, assim como nas demais estudadas, a região antirrafeal prolifera mais do que a rafeal e a semente adquire aspecto

reniforme; observa-se, também, o crescimento transversal e apenas marginal da calaza, definindo a pericalaza (Figs. 27, 29). A exotesta não apresenta modificações significativas e as duas espécies mantêm as características já observadas nos óvulos (Figs. 27-28, 30, 36-38). Na mesotesta, as duas espécies apresentam uma diferença significativa: em *M. bella*, a mesotesta só amplia o número de camadas na região da pericalaza (Figs. 27-30); já em *M. laruotteana*, a mesotesta amplia o número de camadas em todo o envoltório seminal, tanto na pericalaza (Figs. 36-37) quanto na testa (Fig. 38). Não foram observadas modificações na endotesta nem no tégmen (Figs. 32-33), sendo este comprimido e reabsorvido. Na região da pericalaza, são observados feixes vasculares e a hipóstase (Fig. 30), sendo que o conteúdo fenólico das células desta região é intenso no início do desenvolvimento seminal, sendo diminuído durante o desenvolvimento em *M. bella* (Figs. 27, 30), e é intensificado em *M. laruotteana* (Figs. 36-37). O nucelo é consumido durante o desenvolvimento do embrião, sendo possível reconhecer resquícios na região da pericalaza (Figs. 28, 32). O endosperma forma-se de modo nuclear (Fig. 36) e prolifera pouco em *M. bella*; já em *M. laruotteana*, o endosperma prolifera bastante (Figs. 37-38), sendo esta a espécie na qual é possível observar, mais nitidamente, a formação das paredes celulares no endosperma. Nas duas espécies, o embrião, inicialmente globular, precocemente diferencia o eixo embrionário, formado por protoderme, meristema fundamental com algumas células fenólicas e procâmbio (Fig. 29), e cotilédones foliáceos com protoderme, meristema fundamental com pequena diferenciação em paliçádico e fundamental, inclusive com cavidades secretoras subepidérmicas e feixes procambiais (Fig. 31).

Na semente madura das duas espécies, a exotesta apresenta células radialmente alongadas e com paredes celulares intensamente lignificadas (Figs. 32-33, 39-40). Em *M. bella*, na região pericalazal, todas as células da mesotesta apresentam acúmulo de compostos fenólicos (Fig. 32) e na região da testa, a maioria, embora bastante comprimidas (Fig. 33); em *M. laruotteana*, também há acúmulo de compostos fenólicos na mesotesta, em algumas células pericalazais (Fig. 39) e em todas as células na região da testa (Fig. 40). A endotesta também mostra-se comprimida (Figs. 33, 40). Na pericalaza, ainda é possível observar resquícios do nucelo (Figs. 32, 39), mas não se observam resquícios de endosperma.



O embrião de *M. bella* apresenta eixo embrionário e cotilédones com protoderme, células da epiderme da cavidade secretora e maioria das células fundamentais fenólicas, sendo que nestas também é observado acúmulo de grãos de amido (Fig. 33); em *M. laruooteana*, o eixo embrionário apresenta protoderme, procâmbio e células do meristema fundamental e células do epitélio das cavidades secretoras fenólicas (Fig. 40), sendo que no meristema fundamental dos cotilédones há muitas células com conteúdo fenólico (Fig. 39).

#### Espécies de *Psidium*

O óvulo é anátropo (Figs. 41, 47) e bitegumentado (Figs. 41-42, 47-48). O tegumento externo é constituído por três camadas; a epiderme externa, unisseriada, de células maiores que as demais (Figs. 41-42, 47-48), com paredes celulares mais espessadas e com compostos fenólicos em *P. australe* var. *argenteum*, além de alguns idioblastos fenólicos (Fig. 41-42). As células do mesofilo e da epiderme interna do tegumento externo apresentam características similares, com paredes celulares delgadas e núcleos evidentes (Fig. 42, 48). O tegumento interno, bisseriado, apresenta as mesmas características do mesofilo e da epiderme interna do tegumento externo (Figs. 42, 48). O nucelo, como nas demais espécies, apresenta células de paredes delgadas, citoplasma denso e núcleos evidentes (Figs. 41-42, 47-48).

Durante o desenvolvimento da semente, a exotesta acumula compostos fenólicos (Figs. 43-45, 49-53). Nas duas espécies, há aumento do número de camadas da mesotesta (Figs. 43-44, 49-50); em *P. australe* var. *argenteum*, duas a três camadas subepidérmicas apresentam alongamento radial e acumulam compostos fenólicos (Figs. 44-45), e as camadas mais internas da mesotesta lignificam-se precocemente (Fig. 44); em *P. guineense*, de uma a duas camadas subepidérmicas também acumulam compostos fenólicos, mas o alongamento radial só acontece nas proximidades da maturação (Fig. 54), e a lignificação das camadas mais internas da mesotesta também é tardia quando comparada com *P. australe* var. *argenteum*. O alongamento das células da porção externa da mesotesta origina a sarcotesta. Diferentemente das demais espécies, não foi observada ampliação da região calazal. A endotesta não se altera e o tégmen é comprimido (Figs. 44, 52-53). O nucelo é consumido à medida em que o embrião se desenvolve. Em *P. australe* var. *argenteum*, não há ampliação do endosperma; já em *P.*

*guineense*, o endosperma, inicialmente nuclear, prolifera e é celularizado (Figs. 51-52). O embrião, cuja parte mais conspícua é o eixo embrionário, que é cilíndrico e em forma de ferradura, apresenta células com características típicas (Fig. 45).

Na semente madura, as células da exotesta deixam de evidenciar conteúdo fenólico (Figs. 46, 54). As células da mesotesta externa apresentam-se muito alongadas e com paredes celulares delgadas (Figs. 46, 54), pectocelulósicas. É pouco evidente a delimitação entre a sarcotesta e a placenta que é ampla nestas espécies (Figs. 46, 54). No embrião, diferenciam-se os cotilédones foliáceos, embora reduzidos.

## DISCUSSÃO

Os óvulos das espécies de Myrtaceae são comumente referidos como anátropos (Nic Lughadha & Proença 1996) a campilótropos (Corner 1976), embora, de acordo com Van Wyk & Botha (1984), pouco seja conhecido a respeito da variação do tipo de óvulo entre as espécies de Myrteae (*sensu* Berg 1855-1856, 1857-1859). Além disso, Van Wyk & Botha (1984) declararam que óvulos campilótropos podem ter sido erroneamente tratados como anátropos, e que novos estudos devem atentar para esta questão. Dentre as espécies estudadas no presente trabalho, o óvulo anfítropo de *Blepharocalyx salicifolius* ainda não havia sido referido para Myrtaceae, constituindo registro inédito que amplia a variação dos tipos de óvulos encontrados na família; os óvulos das demais espécies encontram-se dentro do esperado. Para Lucas *et al.* (2007), *Blepharocalyx* é um gênero posicionado basalmente na tribo, o que pode sugerir que o tipo de óvulo para ele reportado seja plesiomórfico para a família.

O tegumento seminal de espécies de Myrtaceae é muito variável (McVaugh 1968, Corner 1976). Este trabalho verificou que as camadas esclerificadas variaram nas espécies estudadas, não sendo constatada esclerificação em nenhuma camada em *B. salicifolius*; nas espécies de *Eugenia*, a testa toda é esclerificada; em *Myrcia*, somente a exotesta torna-se lignificada; e em *Psidium*, lignificam-se as camadas internas da mesotesta. Essa diferença corrobora o referido pelos autores supracitados e ilustra a variedade encontrada no tegumento seminal de espécies de Myrtaceae. A ausência de esclerificação na testa de *B. salicifolius* confirma sua separação dos demais gêneros de Myrteae e, com base na filogenia de Lucas *et al.* (2007), indica que pode ser

plesiomórfica. Estas diferenças encontradas em *B. salicifolius* corroboram sua exclusão das três subtribos de Myrteae.

Segundo Corner (1976), o tegumento de espécies de *Eugenia* pode ser paquicalazal. Estudos subsequentes, tais como os de Van Wyk & Botha (1984) e o de Moreira-Coneglian (2007), confirmaram tal afirmação. Van Wyk & Botha (1984) relacionaram esta estrutura às espécies de *Eugenia* do grupo X, encontradas no continente americano (Merwe *et al.* 2005). Para Von Teichman & Van Wyk (1991), o desenvolvimento de paquicalaza está relacionado a espécies com embrião grande e comportamento recalcitrante, como é o caso das espécies de *Eugenia* e, para estes autores, tais características são plesiomórficas. Em algumas espécies de *Eugenia* já foi estudada a tolerância à dessecação, como, por exemplo, *Eugenia calycina* Camb. (Bülon *et al.* 1994), *Eugenia stipitata* var. *sororia* McVaugh (Gentil & Ferreira 1999), *Eugenia pyriformis* (Andrade & Ferreira 2000), *Eugenia involucrata* DC. (Maluf *et al.* 2003), dentre outras, o que comprova a relação entre a recalcitrância, sementes volumosas e paquicalaza. Dentro de Myrteae (*sensu* Wilson *et al.* 2005), *Eugenia* é considerado um gênero basal, o que demonstra que tal declaração se aplica diretamente a este gênero.

Para espécies de *Myrcia*, cujo tegumento seminal é referido como membranoso a crustáceo (Landrum & Kawasaki 1997), há referência da presença de pericalaza em *M. guianensis* (Moreira-Coneglian 2007), não havendo outros estudos que envolvam a anatomia da semente de espécies do gênero. As duas espécies de *Myrcia* analisadas neste trabalho, além de *B. salicifolius*, também apresentaram pericalaza e novos estudos podem esclarecer se tal característica é típica do gênero ou ocorre em apenas algumas espécies. Na filogenia de Lucas *et al.* (2007), os gêneros *Myrcia* e *Blepharocalyx* são posicionados em extremos da árvore, sendo *Myrcia* mais derivado. Assim, é provável a ocorrência de reversão a este estado em espécies mais derivadas. Vale ressaltar que estes dois gêneros também foram aproximados por compartilharem a presença do plexo placentário do tipo axial na vascularização dos óvulos (Moreira-Coneglian & Oliveira, neste volume).

Landrum (1986) dividiu a subtribo Myrtinae em dois grupos, baseando-se em características de textura de tegumento seminal e do embrião: o primeiro grupo, denominado “complexo *Campomanesia*”, no qual o tegumento seminal é membranoso e o hipocótilo é espesso e, usualmente, muito maior do que os cotilédones; o segundo

grupo inclui os demais gêneros de Myrtinae, no qual se encontra *Psidium*, cujo tegumento seminal é “ósseo”, frequentemente duro, com cavidade seminal em forma de “C”, e o embrião se desenvolve e emerge por meio de um opérculo. Nas duas espécies de *Psidium* estudadas, tais características também foram constatadas.

Para todas as 30 espécies de *Psidium* estudadas por Landrum & Sharp (1989) foi reconhecida a presença de tegumento seminal com superfície áspera ou rugosa e com camada externa de tecido pulposo; naquela circunstância, os autores não afirmaram se tratar de uma sarcotesta, e apenas inferiram que tal tecido fazia parte do tegumento seminal e não do endocarpo. Nenhum outro estudo anatômico analisou sementes de *Psidium*, a fim de esclarecer tal dúvida. Logo, a definição da presença de sarcotesta em sementes de espécies de *Psidium* é um novo relato na literatura, apresentado neste trabalho.

Os embriões das espécies estudadas seguiram os tipos descritos para as subtribos às quais as espécies pertencem (Landrum & Kawasaki 1997). Em *Eugenia*, o embrião é constituído quase que totalmente pelos cotilédones carnosos, com faces adaxiais justapostas e mesofilo formado por células fundamentais com cordões procambiais dispersos; o eixo embrionário não é nitidamente distinto. Em *Myrcia*, o embrião apresenta cotilédones foliáceos bastante dobrados, em volta dos quais o eixo embrionário dispõe-se. Em *Psidium*, o embrião é formado pelo eixo embrionário evidente, em forma de “C”, e os cotilédones são reduzidos. Landrum & Stevenson (1986) declararam que a variação de tipos de embrião de Myrteae (*sensu* Berg 1855-1856, 1857-1859) é resultado da mesma força de seleção de armazenamento de reservas para o desenvolvimento inicial da plântula, e que não há tendência de uma estrutura de embrião evoluir formando outra. Para Wilson *et al.* (2005), o tipo de embrião plesiomórfico é o mirtióide (ou pimentóide), mas os autores esperam novos dados, principalmente das Myrtaceae sul-americanas, para verificação desta hipótese.

Relatos da ocorrência de poliembrionia em espécies dos gêneros *Syzygium* e *Myrciaria* foram feitos por Gurgel & Soubiê Sobrinho (1951); nesses gêneros, os embriões são do tipo eugenióide (McVaugh 1968). Em espécies com embrião mircióide e mirtióide, não há relatos de poliembrionia; estes tipos de embrião apresentam uma especialização maior do eixo embrionário e dos cotilédones, não propiciando a formação de embriões a partir de diferenciação de células fundamentais, como ocorre

com o embrião eugenióide, cujos órgãos são menos distintos. Contudo, entre as espécies de *Eugenia* já estudadas, também não há evidências da ocorrência de poliembrião (Moreira-Coneglian 2007, Van Wyk & Botha 1984).

Por outro lado, estudos com fracionamento de sementes de espécies de *Eugenia* têm demonstrado que é possível obter plântulas viáveis a partir de fragmentos de embrião (Silva *et al.* 2003, Silva *et al.* 2005). Com base nos resultados do presente trabalho, pode-se afirmar que a obtenção de numerosas plântulas, a partir de fragmentos do embrião deve-se à propriedade totipotente das células parenquimáticas do eixo embrionário e, principalmente, dos amplos cotilédones, que, diante do estresse mecânico do fracionamento, respondem diferenciando-se originando plântulas completas.

Segundo Van Wyk & Botha (1984), a ocorrência de cavidades secretoras no embrião é negligenciada em muitos estudos relacionados às sementes de Myrteae. Assim como ocorre nas espécies de *Eugenia* do tipo X, estudadas por Van Wyk & Botha (1984), destaca-se a presença de cavidades secretoras em todas as espécies já no embrião em início de desenvolvimento. Há divergência na literatura quanto ao padrão de desenvolvimento de tais cavidades, havendo relatos de desenvolvimento esquizógeno (Carr & Carr 1970, Van Wyk & Botha 1984, Kalachanis & Psaras 2005) e esquizolizígeno (Welch 1923, Ciccarelli *et al.* 2008); como já destacado por Moreira-Coneglian (2007), novos estudos para elucidação dos processos envolvidos na formação de tais estruturas.

Os dados obtidos neste trabalho permitem inferir que as sementes de Myrtaceae ainda têm muitas informações a serem descritas que podem, juntamente com dados moleculares, esclarecer a evolução das características seminais dentro do grupo.

## **AGRADECIMENTOS**

À Dra. Carolyn Eleonora Barnes Proença e ao M. Sc. Jair Eustáquio Quintino de Faria Júnior, pela identificação das espécies deste trabalho. À CAPES, pela bolsa parcial no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), UNESP, Botucatu, de I.R. Moreira-Coneglian. Ao CNPq, pela bolsa de produtividade em pesquisa de D.M.T. Oliveira.

## REFERÊNCIAS

- Andrade, A.C.S., R. Cunha, A.F. Souza, R.B. Reis & K.J. Almeida. 2003. Physiological and morphological aspects of seed viability of a neotropical savannah tree, *Eugenia dysenterica* DC. *Seed Sci. Technol.* 31: 125-137.
- Andrade, R.N.B. & A.G. Ferreira. 2000. Germinação e armazenamento de sementes de uvaia (*Eugenia pyriformis* Camb.) – Myrtaceae. *Rev. Bras. Sem.* 22: 118-125.
- Anjos, A.M. & I.D.K. Ferraz. 1999. Morfologia, germinação e teor de água das sementes de araçá-boi (*Eugenia stipitata* var. *sororia*). *Acta Amazonica* 29: 337-348.
- Barroso, G.M., A.L. Peixoto, C.L.F. Ichaso, C.G. Costa & E.F. Guimarães. 1999. Sistemática de angiospermas do Brasil. v.2. Viçosa, Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa, Brasil.
- Berg, O. 1855-1856. Revisio Myrtacearum Americae huc usque cognitarum s. Klotzschii “Flora Americae aequinoctialis” exhibens Myrtaceas. *Linnaea* 27: 1-472 *apud* Landrum, L.R. & M.L. Kawasaki. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia* 49: 508-536.
- Berg, O. 1857-1859. Myrtaceae, p. 1-656. *In* C.F.P. Martius, A. Eichler & I. Urban (eds.). *Flora Brasiliensis*. v.14. Leipzig, F. Fleischer, Alemanha.
- Bülon, J.F.W., R. Carmona & T.V. Parente. 1994. Armazenamento e tratamento de sementes de pitanga-vermelha-do-cerrado (*Eugenia calycina*). *Pesqui. Agropecu. Bras.* 29: 961-970.
- Carr, D.J. & S.M.G. Carr. 1970. Oil glands and ducts in *Eucalyptus* L’Hérit. II. Development and structure of oil glands in the embryo. *Aust. J. Bot.* 18: 191-212.
- Ciccarelli, D., F. Garbari & A.M. Pagni. 2008. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): secretory structures, unicellular papillae, and their ecological role. *Flora* 203: 85-93.
- Corner, E.J.H. *The seeds of Dicotyledons*. v.2. Cambridge: Cambridge University Press, USA.
- De Candolle, A.P. 1828. Myrtaceae, P.207-296. *In* A.P. De Candolle (ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. v.3. Paris, Strasbourg, London *apud* Lucas, E.J., S.A. Harris, F.F. Mazine, S.R. Belsham, E.M. Nic Lughadha, A. Telford, P.E. Gasson & M.W. Chase. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56: 1105-1128.

- Gentil, D.F. & S.A.N. Ferreira. 1999. Viabilidade e superação da dormência em sementes de araçá-boi (*Eugenia stipitata* var. *sororia*). Acta Amazonica 29: 21-31.
- Gurgel, J.T.A. & J. Soubiê Sobrinho. 1951. Poliembrionia em mirtáceas frutíferas. Bragantia 11: 141-163.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill, USA.
- Kalachanis, D. & G.K. PSARAS. 2005. Structure and development of the secretory cavities of *Myrtus communis* leaves. Biol. Plant. 49: 105-110.
- Landrum, L.R. 1986. *Campomanesia*, *Pimenta*, *Blepharocalyx*, *Legrandia*, *Acca*, *Myrrhinium*, and *Luma* (Myrtaceae). Flora Neotropica 45: 1-178.
- Landrum, L.R. & D. Stevenson. 1986. Variability of embryos in subtribe Myrtinae (Myrtaceae). Syst. Bot. 11: 155-162.
- Landrum, L.R. & W.P. SHARP. 1989. Seed coat characters of some American Myrtinae (Myrtaceae): *Psidium* and related genera. Syst. Bot. 14: 370-376.
- Landrum, L.R. & M.L. KAWASAKI. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. Brittonia 49: 508-536.
- Lucas, E.J., S.A. Harris, F.F. Mazine, S.R. Belsham, E.M. Nic Lughadha, A. Telford, P.E. Gasson & M.W. Chase. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). Taxon 56: 1105-1128.
- Maluf, A.M., D.A.C. Bilia & C.J. Barbedo. 2003. Drying and storage of *Eugenia involucreta* DC. seeds. Sci. Agric. 60: 471-475.
- Mcvaugh, R. 1968. The genera of american Myrtaceae – an interim report. Taxon 17: 354-418.
- Mendonça, R.C., J.M. Felfili, B.M.T. Walter, M.C. Silva Júnior, A.V. Rezende, T.S. Filgueiras & P.E. Nogueira. 1998. Flora vascular do cerrado, p. 288-556. In S.M. Sano & S.P. Almeida (Eds.). Cerrado: ambiente e flora. Brasília, Embrapa-CPAC, Brasil.
- Merwe, M.M. van der, A.E. Van Wyk & A.M. Botha. 2005. Molecular phylogenetic analysis of *Eugenia* L. (Myrtaceae), with emphasis on southern African taxa. Plant Syst. Evol. 251: 21-34.
- Moreira-Coneglian, I.R. 2007. Morfologia e ontogênese do pericarpo e semente de *Eugenia puniceifolia* (H. B. & K.) DC., *Myrcia bella* Camb. e *Campomanesia pubescens* (DC.) Berg (Myrtaceae). Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

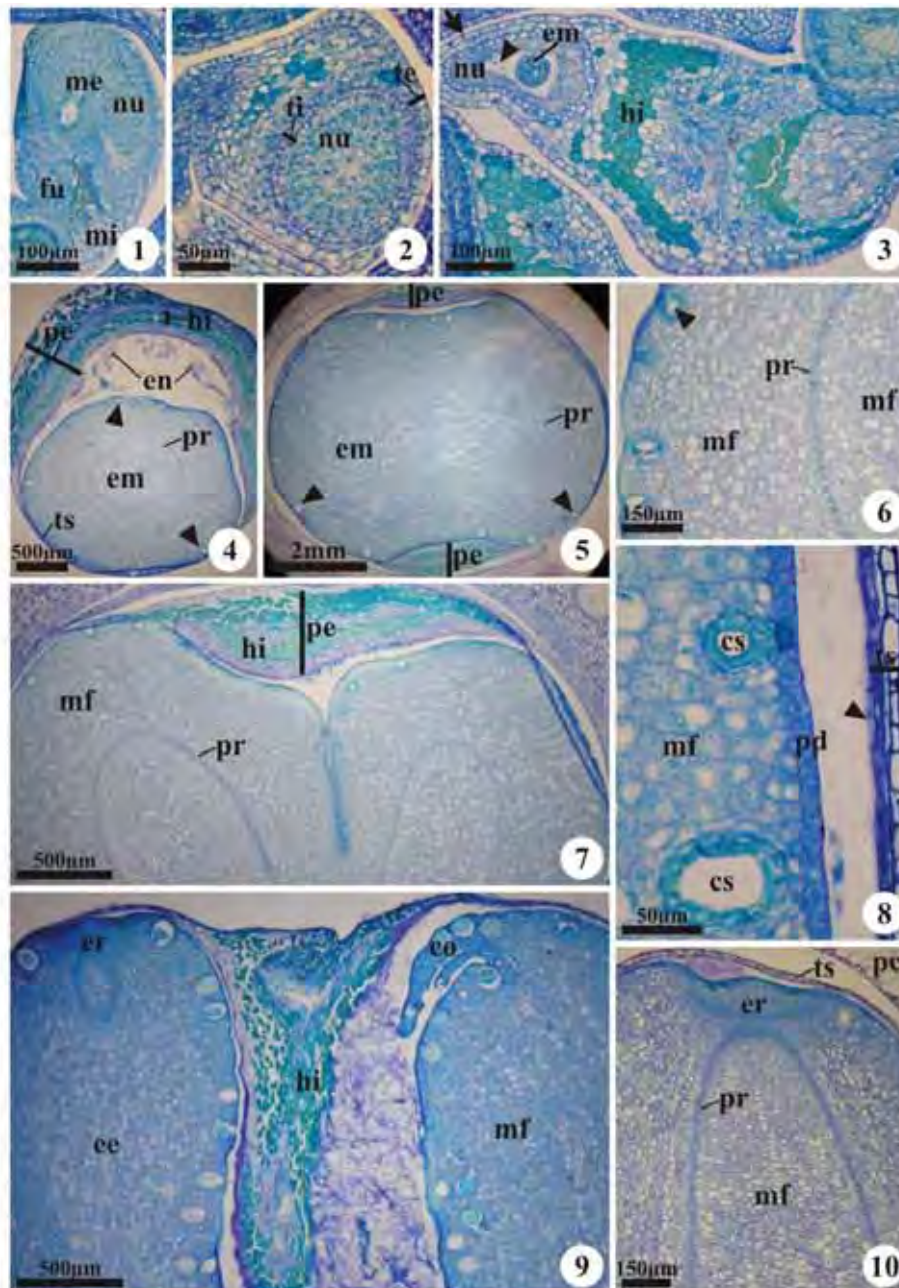
- Niendenzu, F. 1893. Myrtaceae. In H.G.A. Engler & K.A.E. Prantl (Eds.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien. v.3 (7). Leipzig, Englemann, Alemanha *apud* Lucas, E.J., S.A. Harris, F.F. Mazine, S.R. Belsham, E.M. Nic Lughadha, A. Telford, P.E. Gasson & M.W. Chase. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56: 1105-1128.
- Nic Lughadha, E. & C. Proença, 1996. C. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 480-503.
- O'Brien, T.D., N. Feder & M.E. McCully. 1993. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368-373.
- Paiva, E.A.S., S.Z. Pinho & D.M.T. Oliveira. 2011. Large plant samples: how to process for GMA embedding?, p. 37-49. In H. Chiarini-Garcia & R.C.N. Melo (eds.). *Light microscopy: methods and protocols*. New York, Springer/Humana Press, USA.
- Silva, C.V., D.A.C. Bilia, A.M. Maluf & C.J. Barbedo. 2003. Fracionamento e germinação de sementes de uvaia (*Eugenia pyriformis* Cambess. – Myrtaceae). *Rev. Bras. Bot.* 26: 213-221.
- Silva, C.V., D.A.C. Bilia & C.J. Barbedo. 2005. Fracionamento e germinação de sementes de *Eugenia*. *Rev. Bras. Sem.* 27: 86-92.
- Van Wyk, A.E. & R. BOTHA. 1984. The genus *Eugenia* (Myrtaceae) in southern Africa: ontogeny and taxonomic value of the seed. *S. Afr. J. Bot.* 3: 63-80.
- Von Teichman, I. & A.E. Van Wyk. 1991. Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy and recalcitrance. *Bot. J. Linn. Soc.* 105: 211-237.
- Welch, M.B. 1923. The occurrence of secretory canals in certain myrtaceous plants. *Proc. Linn. Soc. N. S. W.* 48: 660-673.
- Werker, E. 1997. *Seed anatomy*. Berlin: Gebrüder Borntraeger, Alemanha.
- Wilson, P.G., M.M. O'Brien, M.M. Heslewood & C.J. Quinn. 2005. Relationships within Myrtaceae sensu lato based on a *matK* phylogeny. *Plant Syst. Evol.* 251: 3-19.



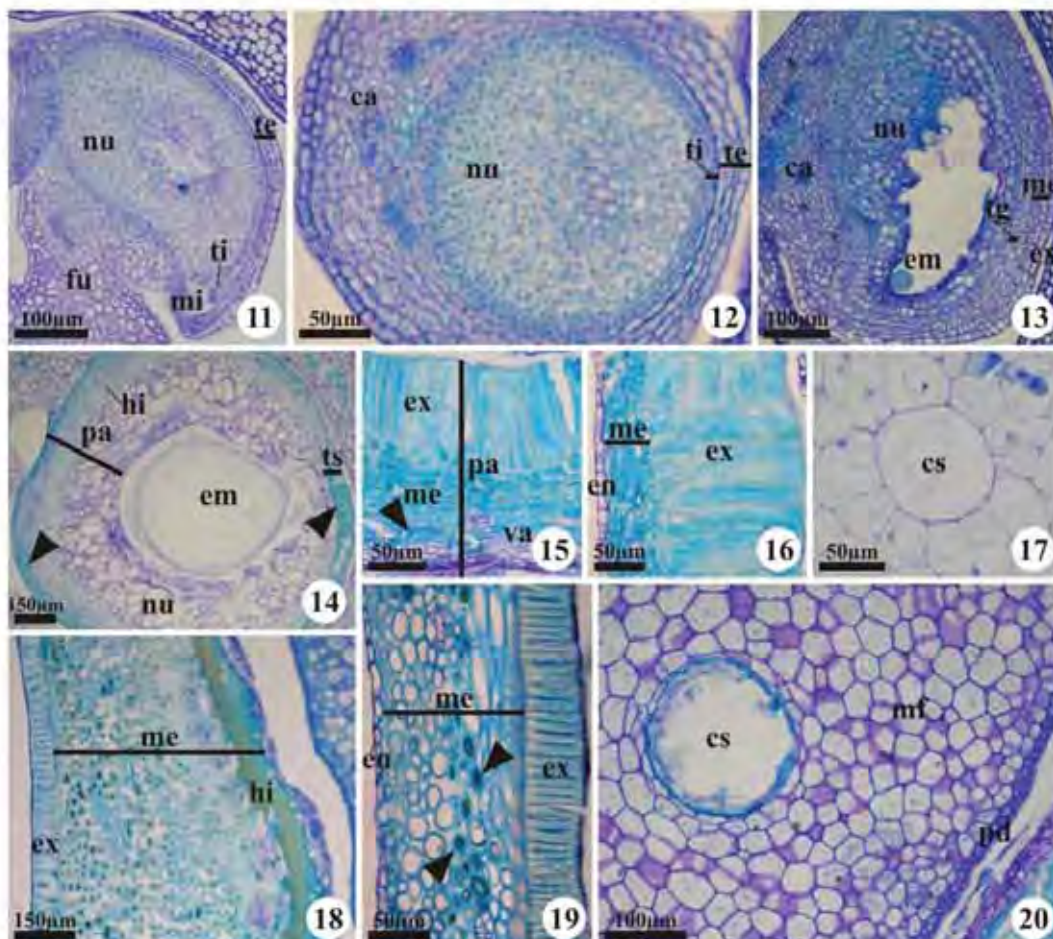
Tabela 1. Compilação de aspectos estruturais referentes ao desenvolvimento da semente das sete espécies estudadas.

	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	<i>Eugenia aurata</i>	<i>Eugenia bimarginata</i>	<i>Myrciabella</i>	<i>Myrcialaruoteana</i>	<i>Psidium australe var. argenteum</i>	<i>Psidium guineense</i>
<b>Óvulo</b>							
Tipo	Anfitropo	Campilótopo	Campilótopo	Campilótopo	Campilótopo	Anátropo	Anátropo
Tegumento externo	Duas camadas	Três-quatro camadas	Três-quatro camadas	Três camadas, epiderme externa fenólica	Três camadas	Três camadas	Três camadas
Tegumento interno	Duas camadas	Duas camadas	Duas camadas	Duas camadas, epiderme externa fenólica	Duas camadas	Duas camadas	Duas camadas
<b>Semente em desenvolvimento</b>							
Testa	Inalterada	Exotesta: paliçádica; Mesotesta: proliferação e lignificação	Mesotesta: proliferação e deposição de compostos fenólicos	Inalterada	Mesotesta: proliferação	Exotesta: acúmulo de compostos fenólicos; Mesotesta: parte externa de células alongadas radialmente; parte interna de esclereídes	Exotesta: acúmulo de compostos fenólicos; Mesotesta: parte externa com acúmulo de compostos fenólicos; parte interna tardiamente lignificada

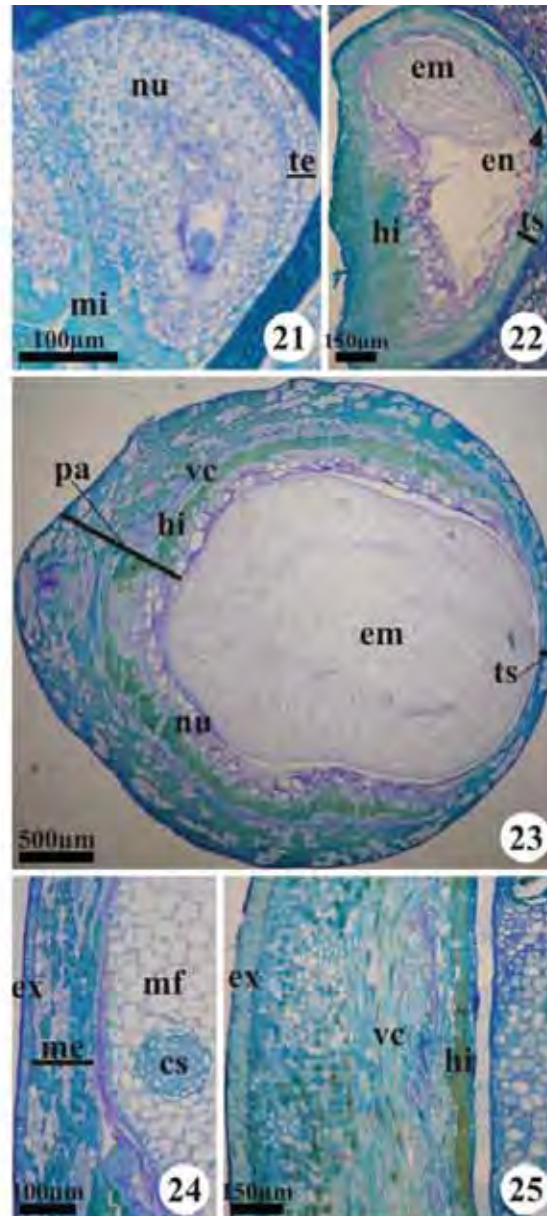
Tegumento interno	Inalterado	Inalterado	Inalterado	Inalterado	Inalterado	Inalterado	Inalterado
<b>Semente madura</b>							
Testa	Inalterada	Exotesta em paliçada, mesotesta e endotestalignificadas	Exotesta em paliçada, mesotesta e endotestalignificadas	Exotesta em paliçada	Exotesta em paliçada; mesotestafenólica	Exotesta-inalterada; mesotesta: camada externa alongada radialmente; camada interna de células lignificadas	Exotesta-inalterada; mesotesta: camada externa alongada radialmente; camada interna de células lignificadas
Tégmen	Inalterado, comprimido	Inalterado, comprimido	Inalterado, comprimido	Inalterado, comprimido	Inalterado, comprimido	Inalterado, comprimido	Inalterado, comprimido
Particularidades	Pericalaza e tegumento sem lignificação	Paquicalaza e hipóstase evidente	Paquicalaza e hipóstase evidente	Pericalaza	Pericalaza	Sarcotesta	Sarcotesta
<b>Embrião</b>							
Tipo	Pimentóide	Eugenióide	Eugenióide	Mircióide	Mircióide	Pimentóide	Pimentóide
Formato	“C” ou ferradura	Globoso	Globoso	Espiralado	Espiralado	“C” ou ferradura	“C” ou ferradura
Caracterização estrutural	Eixo embrionário evidente; cotilédones diminutos	Eixo embrionário indistinto; cotilédones plano-convexos espessos, com células indiferenciadas	Eixo embrionário indistinto; cotilédones plano-convexos espessos, com células indiferenciadas	Eixo embrionário alongado; cotilédones foliáceos	Eixo embrionário alongado; cotilédones foliáceos	Eixo embrionário alongado; cotilédones diminutos	Eixo embrionário alongado; cotilédones diminutos



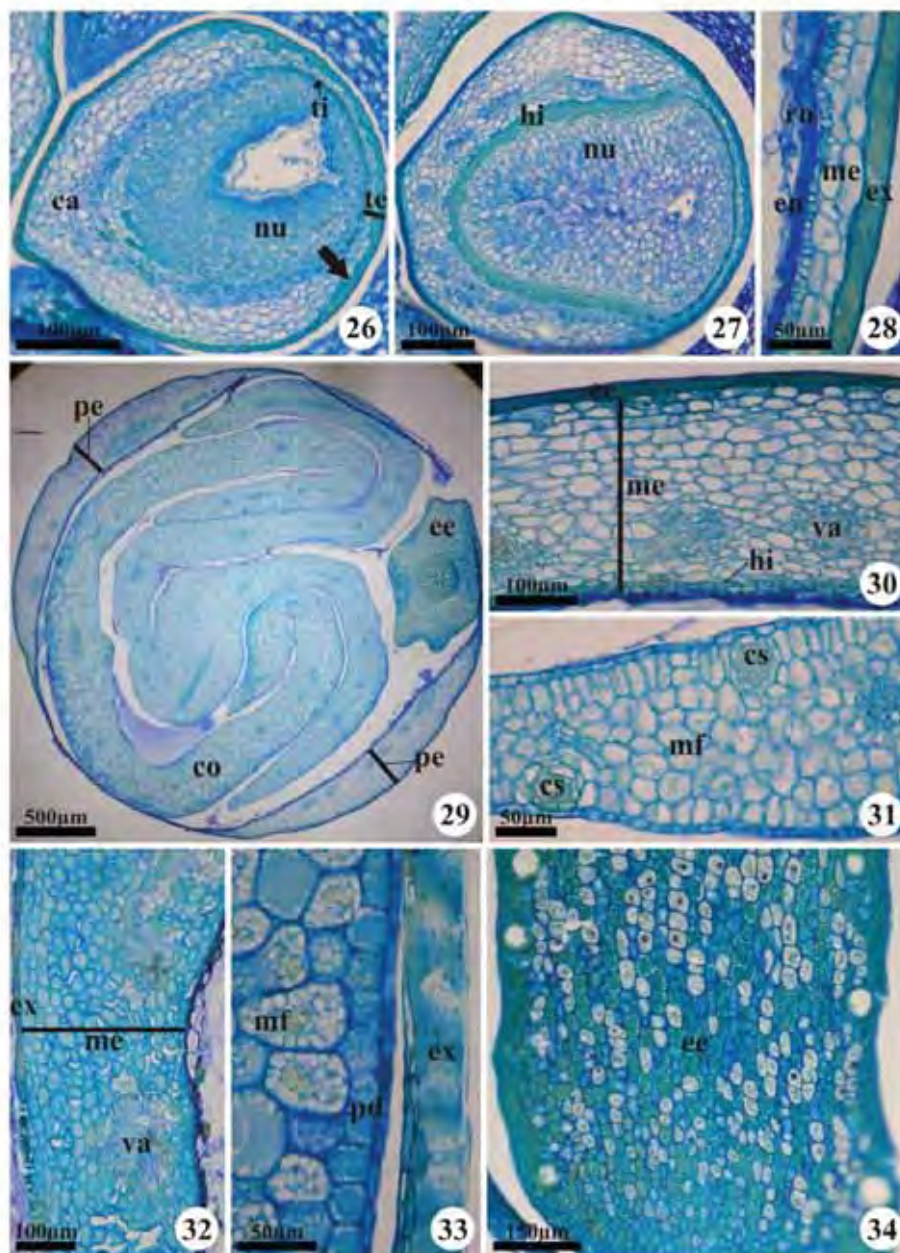
Figuras 1-10. *Blepharocalyx salicifolius*. Seções transversais (2, 4). Seções longitudinais (1, 3, 5-10). 1-2. Aspecto geral de óvulo do botão floral. 3-8. Semente em desenvolvimento. 3. Semente em início de desenvolvimento, mostrando a ampla calaza com hipóstase distinta e o embrião globular (ponta de seta: escasso endosperma; seta: células da exotesta achatadas tangencialmente). 4-5. Aspecto geral, mostrando embrião cilíndrico (ponta de seta: cavidade secretora) e a ocorrência de pericalaza, com hipóstase evidente; notar o endosperma, já sendo consumido. 6. Detalhe do embrião, com cavidades secretoras subepidérmicas (ponta de seta) e nítido anel procambial. 7. Detalhe da pericalaza e do embrião em forma de ferradura. 8. Detalhe das camadas persistentes da testa e dos resquícios de camadas comprimidas do tégmen (ponta de seta); notar a região superficial do embrião, com cavidades secretoras. 9-10. Semente madura. 9. Aspecto geral, mostrando a pericalaza e o embrião, que exibe tanto a extremidade radicular quanto a caulinar, esta mostrando a inserção dos dois cotilédones. 10. Detalhe da extremidade radicular com primórdio de coifa; notar o(s) tegumento(s) delgado(s) e não lignificado(s). (co: cotilédone; es: cavidade secretora; ee: eixo embrionário; em: embrião; en: endosperma; er: extremidade radicular; fu: funículo; hi: hipóstase; me: megagametofito; mf: meristema fundamental; mi: micropila; nu: núcleo; pe: pericarpo; pd: protoderma; pe: pericalaza; pr: procambium; ts: tegumento externo do óvulo; te: tegumento interno do óvulo; ts: testa).



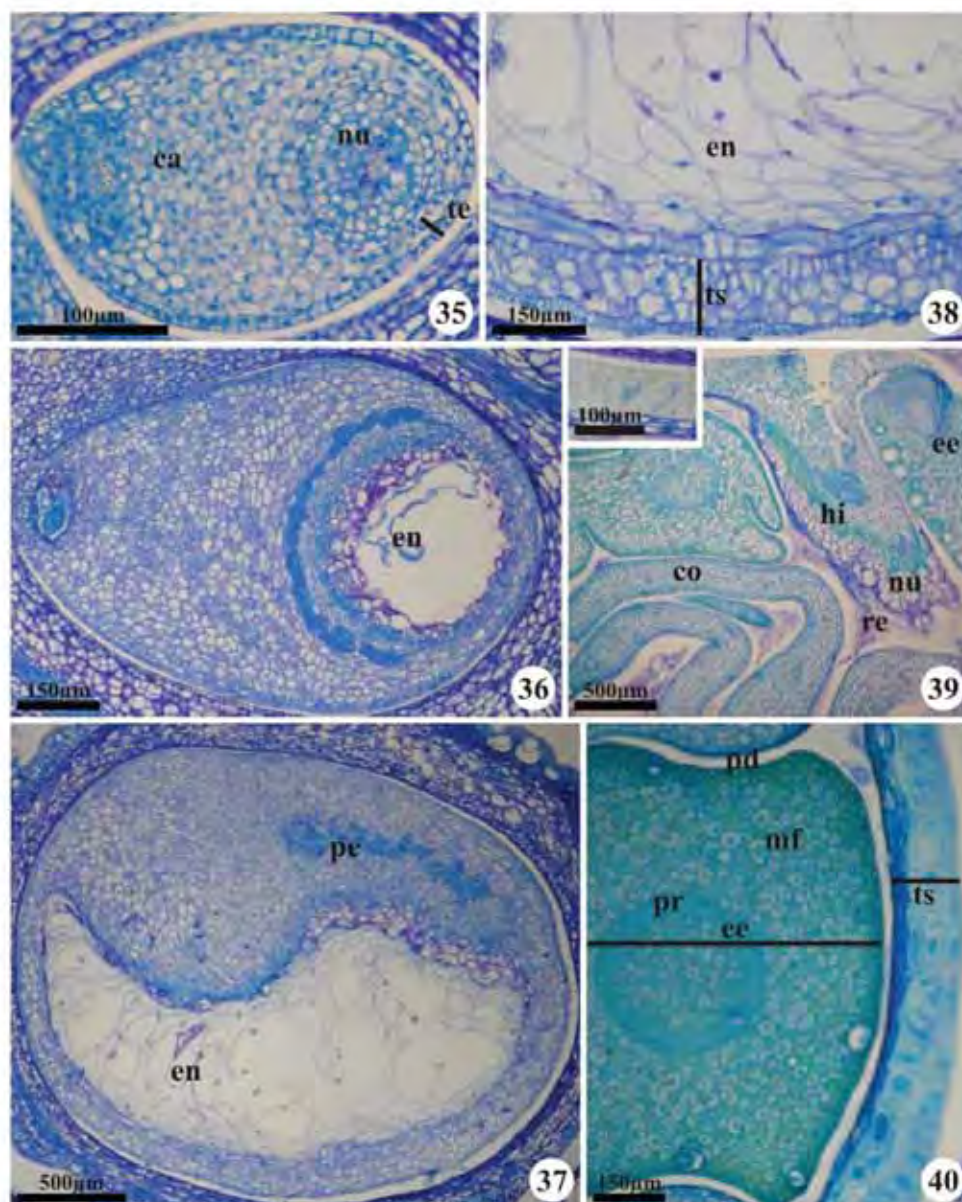
Figuras 11-20. *Eugenia aurata*. Seções transversais (12, 14-17, 20). Seções longitudinais (11, 13, 18-19). 11-12. Aspecto geral do óvulo de botão floral. 13-17. Semente em desenvolvimento. 13. Aspecto geral, mostrando embrião globular e multiplicação da mesotesta. 14. Aspecto geral, mostrando deposição de compostos fenólicos no envoltório (ponta de seta). 15. Detalhe da paquicalaza, mostrando exotesta paliádica lignificada, ampla vascularização e início de diferenciação da hipóstase (ponta de seta). 16. Detalhe da testa, mostrando camadas lignificadas, com endotesta ainda sem lignificação. 17. Detalhe do início da formação de cavidade secretora no embrião em desenvolvimento. 18-20. Semente madura. 18. Detalhe da paquicalaza, mostrando intensa lignificação de todas as células e hipóstase evidente. 19. Detalhe da testa, mostrando exotesta e mesotesta lignificadas e endotesta em lignificação (ponta de seta: células mesotestais com conteúdo fenólico). 20. Aspecto da região externa do cotilédone do embrião maduro, mostrando cavidade secretora. (ca: calaza; cs: cavidade secretora; em: embrião; en: endotesta; ex: exotesta; fu: funículo; hi: hipóstase; me: mesotesta; mf: meristema fundamental; mi: micrópila; nu: nucelo; pa: paquicalaza; pd: protoderme; te: tegumento externo do óvulo; tg: tégmen; ti: tegumento interno do óvulo; ts: testa; va: vascularização).



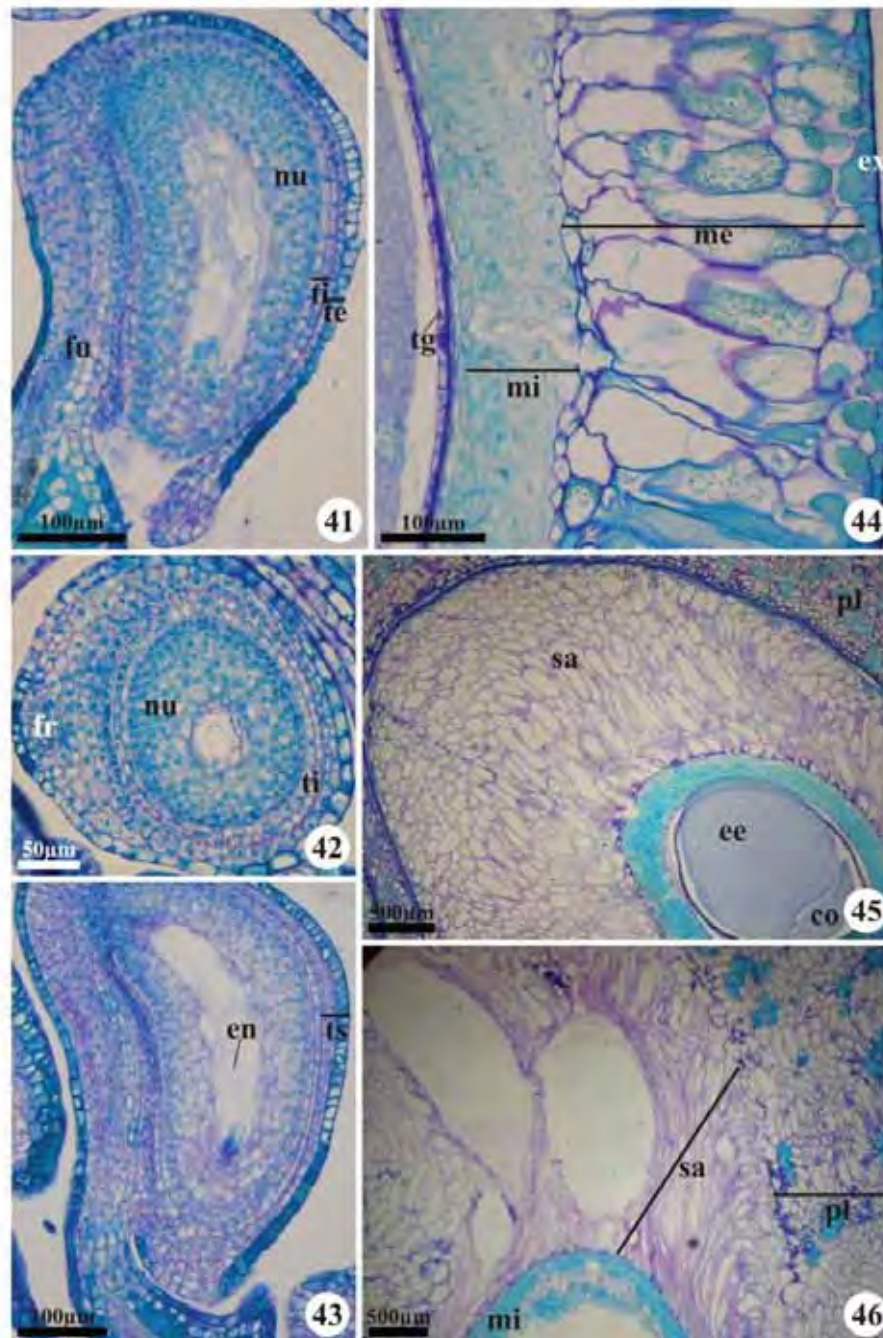
Figuras 21-25. *Eugenia bimarginata*. Seção transversal (23). Seções longitudinais (21-22, 24-25). 23. Aspecto geral do óvulo do botão floral, mostrando micrópila com células fenólicas. 22-24. Semente em desenvolvimento. 22. Semente em início de desenvolvimento, mostrando hipóstase evidente e algumas células da mesotesta com compostos fenólicos (ponta de seta). 23. Aspecto geral, mostrando a ampla paquicalaza e pequena proporção da testa, além do volumoso embrião. 24. Detalhe da testa, mostrando exotesta paliçádica e mesotesta ainda não lignificada. 25. Detalhe da paquicalaza da semente madura, mostrando exotesta paliçádica e esclereides da mesotesta, além da ampla vascularização. (cs: cavidade secretora; em: embrião; en: endosperma; ex: exotesta; hi: hipóstase; me: mesotesta; mf: meristema fundamental; mi: micrópila; nu: nucelo; pa: paquicalaza; te: tegumento externo do óvulo; ts: testa; va: vascularização).



Figuras 26-34. *Myrcia bella*. Secções transversais (26-28). Secções longitudinais (29-34). 26. Aspecto geral do óvulo do botão floral, destacando a epiderme externa do tegumento externo fenólica (seta). 27-31. Semente em desenvolvimento. 27. Aspecto geral da semente, mostrando hipóstase evidente e ampla vascularização calazal. 28. Detalhe da testa, mostrando exotesta fenólica. 29. Aspecto geral, mostrando pericalaza e embrião com eixo embrionário e cotilédones foliáceos diferenciados. 30. Detalhe da pericalaza, mostrando vascularização; notar a hipóstase. 31. Detalhe do cotilédone, mostrando cavidades secretoras subepidérmicas adaxiais e abaxiais. 32-34. Semente madura. 32. Detalhe da pericalaza, mostrando exotesta lignificada e mesotesta sem lignificação. 33. Detalhe da testa, mostrando exotesta lignificada. 34. Aspecto geral do eixo embrionário, mostrando meristema fundamental com muitas células fenólicas e com grãos de amido. (ca: calaza; co: cotilédone; cs: cavidade secretora; ee: eixo embrionário; en: endotesta; ex: exotesta; hi: hipóstase; me: mesotesta; mf: meristema fundamental; nu: nucelo; pe: pericalaza; pr: protoderme; rn: resquícios de nucelo; te: tegumento externo do óvulo; ti: tegumento interno do óvulo; va: vascularização).

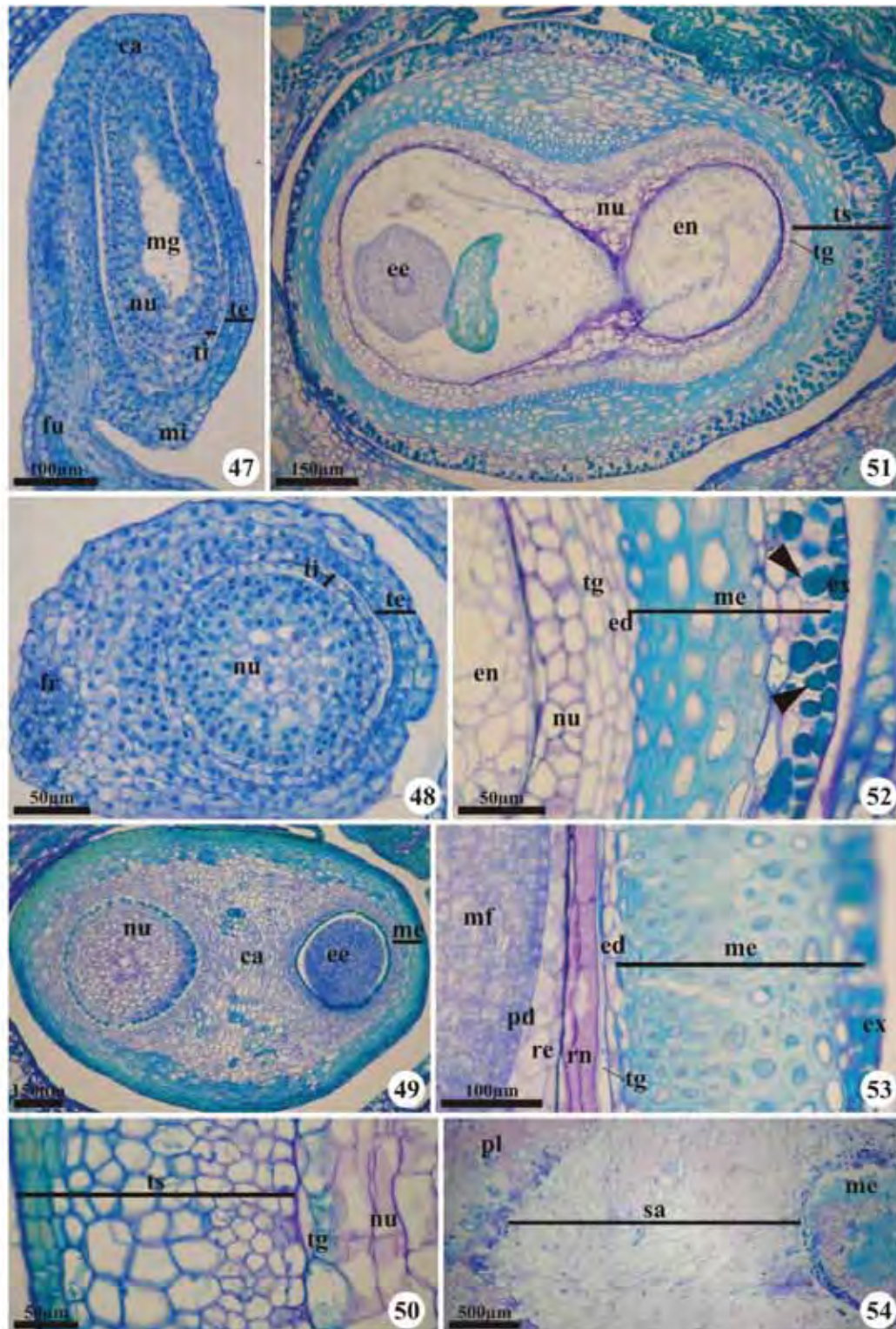


Figuras 35-40. *Myrcia laruotteana*. Seções transversais (35-36, 40). Seções longitudinais (37-39). 35. Óvulo do botão floral. 36-39. Semente em desenvolvimento. 36. Início do desenvolvimento, mostrando endosperma nuclear. 37. Aspecto geral, mostrando ampliação e celularização do endosperma. 38. Detalhe do tegumento seminal, mostrando ampliação do número de camadas da mesotesta e endoperma evidente. 39. Semente em fase final de desenvolvimento, mostrando exotesta paliádica já lignificada (detalhe). 40. Detalhe da semente madura, mostrando a testa e o eixo embrionário. (ca: calaza; co: cotilédone; ee: eixo embrionário; en: endosperma; hi: hipóstase; mf: meristema fundamental; nu: nucelo; pd: protoderme; pe: pericalaza; pr: procâmbio; re: resquício de endosperma; te: tegumento externo do óvulo; ts: testa).



Figuras 41-46. *Psidium australe* var. *argenteum*. Secções transversais (42, 45-46). Secções longitudinais (41, 43-44). 41-42. Óvulo de botão floral. 43-45. Semente em desenvolvimento. 43. Início de desenvolvimento. 44. Detalhe do tegumento seminal, mostrando exotesta unisseriada, mesotesta dividida em mesotesta externa e interna, e endotesta, também sendo possível ainda identificar o tégmen. 45. Aspecto geral da semente, evidenciando a ampliação radial das células da mesotesta, que constitui a sarcotesta. 46. Detalhe do tegumento da semente madura, mostrando a tênue delimitação entre a sarcotesta e a placenta proliferada. (co: cotilédone; ee: eixo embrionário; en: endosperma; ex: exotesta; fr: feixe rafeal; fu: funículo; me: mesotesta externa; mi: mesotesta interna; nu: nucelo; pl: placenta; sa: sarcotesta; te: tegumento externo do óvulo; tg: tégmen; ti: tegumento interno do óvulo; ts: testa).





Figuras 47-54. *Psidium guineense*. Seções transversais (48, 54). Seções longitudinais (48-53). 47-48. Óvulo de botão floral. 49-53. Semente em desenvolvimento. 49. Início de desenvolvimento da semente, mostrando ampliação da mesotesta. 50. Detalhe do tegumento seminal, mostrando deposição de compostos fenólicos nas camadas externas. 51. Aspecto geral, mostrando ampliação do endosperma, já celularizado, e embrião com eixo e cotilédones já distintos. 52. Detalhe da figura anterior, destacando a lignificação das camadas internas da mesotesta (ponta de seta: idioblasto fenólico). 53. Detalhe do tegumento seminal da semente próxima à maturação, na qual a lignificação nas camadas internas da mesotesta já é intensa, mas as camadas externas ainda mostram células curtas. 54. Aspecto geral da parte externa da semente madura, mostrando a sarcotesta com células alongadas radialmente. (ca: calaza; ed: endotesta; ee: eixo embrionário; en: endosperma; ex: exotesta; fr: feixe rafeal; fu: funículo; me: mesotesta externa; mf: meristema fundamental; mg: megagametofito; mi: micrópila; nu: nucelo; pd: protoderme; pl: placenta; re: resquícios de endosperma; rn: resquícios de nucelo; sa: sarcotesta; te: tegumento externo do óvulo; tg: tégmen; ti: tegumento interno do óvulo; ts: testa).



*Psidium australe* var. *argenteum* (O. Berg) Landrum

## Considerações finais

O estudo da vascularização das espécies estudadas permitiu analisar e inferir o tipo de ovário ínfero ocorrentes na família e também chamou atenção para o fato de haver mais de um tipo entre as sete espécies estudadas. Observou-se que a maioria das espécies apresenta ovário ínfero apendicular, sendo receptacular somente em *B. salicifolius*, espécie atualmente colocada entre as basais da família. Além disso, também foi relevante a constatação de que há suprimento vascular dos óvulos do tipo axial entre as espécies atualmente posicionadas entre as espécies de Myrteae (*sensu* Berg 1855-1856, 1857-1859), contrariando a ideia inicial de que este tipo de suprimento vascular ovular estaria relacionado somente às espécies de *Syzygium*, reunidas na tribo Syzygieae de Wilson *et al.* (2005).

O estudo da ontogênese do pericarpo mostrou que, pelo menos entre as espécies até agora estudadas, há certa homogeneidade nas fases do desenvolvimento, seguindo o padrão de três fases, já descrito para frutos carnosos, sendo a primeira fase de divisões celulares, a segunda de alongamento celular e a terceira de maturação. Também ficou evidente que as espécies apresentam particularidades, como a presença de esclereídes em algumas espécies, de alongamento do mesocarpo interno em *M. laruotteana* e de proliferação da placenta ocupando o interior das cavidades seminais nas espécies de *Psidium*.

A grande variedade de tipos de envoltório e de embrião é característica marcante da tribo Myrteae, e acaba por ser ressaltada quando o desenvolvimento seminal é analisado e comparado entre espécies de subtribos diferentes. Foram observadas sementes mesotestais (espécies de *Eugenia*), exotestais (espécies de *Myrcia*) e as sementes de *Psidium*, cuja esclerificação ocorre nas camadas mais internas da mesotesta e da endotesta. Além disso, observou-se que o envoltório de algumas espécies exhibe regiões especializadas de vascularização mais ampliada (paquicalaza em *Eugenia* epericalaza em *Myrcia* e *Blepharocalyx*). A avaliação do embrião das espécies não revelou surpresas, visto que seguiu o tipo descrito para as subtribos às quais as espécies pertencem.

Todas as características observadas e discutidas neste trabalho indicam que os órgãos reprodutivos de Myrtaceae, especificamente de Myrteae, são um amplo campo de investigação ainda não explorado e que pode trazer informações valiosas para futuras análises de evolução de estados de caráter na família.



## Referências Bibliográficas

- ALVAREZ, A.S.; POTIGUARA, R.C.V.; SANTOS, J.U.M. Arquitetura foliar de espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae), da restinga de Algodual, Maiandeuá, Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**. Ciências Naturais, v.1, n.2, p.29-36, 2006.
- ALVES, E.S.; TRESMONDI, F.; LONGUI, E.L. Análise estrutural de folhas de *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae) coletadas em ambientes rural e urbano, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.22, n.1, p.241-248, 2008.
- ARANTES, A.A.; MONTEIRO, R. A família Myrtaceae na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. **Lundiana**, v.3, n.2, p.111-127, 2002.
- ASSUMPCÃO, J.; NASCIMENTO, M.T. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.14, n.3, p.301-315, 2000.
- BARROSO, G.M.; PEIXOTO, A.L.; ICHASO, C.L.F.; COSTA, C.G.; GUIMARÃES, E.F. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. v.2. Viçosa: Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa, 1991.
- BARROSO, G.M.; MORIN, M.P.; PEIXOTO, A.L.; ICHASO, C.L.F. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: Editora UFV, 1999. 426p.
- BEARDSELL, D.V.; O'BRIEN, S.P.; WILLIAMS, E.G.; KNOX, R.B.; CALDER, D.M. Reproductive biology of Australian Myrtaceae. **Australian Journal of Botany**, v.41, p.511-526, 1993.
- BELSHAM, S.R.; ORLOVICH, D.A. Development of the hypanthium and androecium in New Zealand Myrtoideae (Myrtaceae). **New Zealand Journal of Botany**, v.40, p.687-695, 2002.
- BERG, O. Revisio Myrtacearum Americae hucusque cognitarum s. Klotzschii "Flora Americae aequinoctialis" exhibens Myrtaceas. **Linnaea**, v.27, p.1-472, 1855-1856. *apud* LANDRUM, L.R.; KAWASAKI, M.L. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. **Brittonia**, v.49, p.508-536, 1997.
- BERG, O. Myrtaceae. In: MARTIUS, C.F.P. (Ed.). **Flora Brasiliensis**. v.14. 1857-1859. 655p.
- CALLADO, C.H. Anatomia foliar de *Eugenia cuprea* (Berg) NDZ. e *Marlierea suaveolens* Gard. (Myrtaceae). **Rodriguésia**, v.45/49, n.71/75, p.25-37, 1993/1997.

- CARDOSO, C.M.V.; SAJO, M.G. Vascularização foliar e a identificação de espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae) da bacia hidrográfica do Rio Tibagi, PR. **Revista Brasileira de Botânica**, v.27, n.1, p.47-54, 2004.
- CARDOSO, C.M.V.; SAJO, M.G. Nervação foliar em espécies brasileiras de Myrtaceae Adans. **Acta Botanica Brasilica**, v.20, n.3, p.657-669, 2006.
- CARR, D.J.; CARR, S.M.G. Oil glands and ducts in *Eucalyptus* L'Hérit. II. Development and structure of oil glands in the embryo. **Australian Journal of Botany**, v.18, p.191-212, 1970.
- CARRUCAN, A.E.; DRINNAN, A.N. The ontogenetic basis for floral diversity in the *Baeckea* sub-group (Myrtaceae). **Kew Bulletin**, v.55, p.593-613, 2000.
- CICCARELLI, D.; GARBARI, F.; PAGNI, A.M. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): secretory structures, unicellular papillae, and their ecological role. **Flora**, v.203, p.85-93, 2008.
- CONTI, E.; LITT, A.; WILSON, P.G.; GRAHAM, S.A.; BRIGGS, B.G.; JOHNSON, L.A.S.; SYTSMA, K.J. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. **Systematic Botany**, v.22, n.4, p.629-647, 1997.
- CORNER, E.J.H. **The seeds of Dicotyledons**. v.1. Cambridge: Cambridge University Press, 1976. 311p.
- COSTA, I.R.; FORNI-MARTINS, E.R. Chromosome studies in Brazilian species of *Campomanesia* Ruiz & Pavon and *Psidium* L. (Myrtaceae Juss.). **Caryologia**, v.59, n.1, p.7-13, 2006.
- DE CANDOLLE, A.P. Myrtacées; Myrtées. **Dictionnaire Classique d'Histoire Naturelle**, v.11, p.399-403, 405-407, 1827 *apud* SCHMID, R. Floral anatomy of Myrtaceae. I. *Syzygium*. **Botanische Jahrbücher für Systematik**, v.92, p.433-489, 1972.
- DE CANDOLLE, A.P. Myrtaceae. In: TREUTTEL; WÜRTZ, (Eds.). **Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis**. v.3. Paris. 1828. p.207-296 *apud* SCHMID, R. Floral anatomy of Myrtaceae. I. *Syzygium*. **Botanische Jahrbücher für Systematik**, v.92, p.433-489, 1972.
- DE CANDOLLE, A.P. Mémoires sur la famille des Myrtacées. **Mémoires de la Société de Physique et Histoire Naturelles de Genève**, v.9, p.1-61, 1842 *apud* SCHMID, R. Floral anatomy of Myrtaceae. I. *Syzygium*. **Botanische Jahrbücher für Systematik**, v.92, p.433-489, 1972.

- DEMATTE, M.E.R.P. Ornamental use of brazilian Myrtaceae. **Acta Horticulture**, v.452, p.143-179, 1997.
- DIAS-LEME, C.L.; GASSON, P.; Nic LUGHADHA, E. Wood anatomy of four Myrtaceae genera in the subtribe Myrciinae from South America. **IAWA Journal**, v.16, n.1, p.87-95, 1995.
- DONATO, A.M.; MORRETES, B.L. Anatomia foliar de *Eugenia brasiliensis* Lam. (Myrtaceae) proveniente de áreas de restinga e de floresta. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v.17, n.3, p.426-443, 2007.
- DONATO, A.M.; MORRETES, B.L. Anatomia foliar de *Eugenia florida* DC. (Myrtaceae). **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v.19, n.3, p.759-770, 2009.
- DURIGAN, G.; BAITELLO, J.B.; FRANCO, G.A.D.C.; SIQUEIRA, M.F. **Plantas do cerrado paulista**. Imagens de uma paisagem ameaçada. São Paulo: Páginas e Letras Editora e Gráfica, 2004.
- ESEMANN-QUADROS, K.; MOTA, A.P.; KERBAUY, G.B.; GUERRA, M.P.; DUCROQUET, J.P.H.J.; PESCADOR, R. Estudo anatômico do crescimento do fruto em *Accasellowiana* Berg. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.30, n.2, p.296-302, 2008.
- FRANZON, R.C.; CAMPOS, L.Z.O.; PROENÇA, C.E.B.; SOUSA-SILVA, J.C. **Araçás do gênero *Psidium*: principais espécies, ocorrência, descrição e usos**. Planaltina: Embrapa Cerrados. 2009. 48p.
- GRESSLER, E.; PIZO, M.A.; MORELLATO, L.P.C. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.29, p.509-530, 2006.
- GURGEL, J.T.A.; SOUBIHE SOBRINHO, J. Poliembrião em mirtáceas frutíferas. **Bragantia**, v.11, n.4-6, p.141-163, 1951.
- HARON, N.W.; MOORE, D.M. The taxonomic significance of leaf micromorphology in the genus *Eugenia* L. (Myrtaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.120, p.265-277, 1996.
- JOHNSON, L.A.S.; BRIGGS, B.G. Myrtales and Myrtaceae – a phylogenetic analysis. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.71, p: 700-756, 1984.
- JORGE, L.I.F.; AGUIAR, J.P.L.; SILVA, M.L.P. Anatomia foliar de pedra-hume-caá (*Myrciasphaerocarpa*, *Myrciaguianensis*, *Eugenia puniceifolia* – Myrtaceae). **Acta Amazonica**, v.30, n.1, p.49-57, 2000.

- JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A.; STEVENS, P.F.; DONOGHUE, M.J. **Plant Systematics**. A phylogenetic approach. 3.ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2007.
- KALACHANIS, D.; PSARAS, G.K. Structure and development of the secretory cavities of *Myrtus communis* leaves. **Biologia Plantarum**, v.49, p.105-110, 2005.
- KAUSEL, E. Lista de las Mirtáceas y Leptospermáceas argentinas. **Lilloa**, v.32, p.323-368, 1966.
- LANDRUM, L.R. A monograph of the genus *Myrceugenia* (Myrtaceae). **Flora Neotropica**. Monogr.29, p.1-137, 1981.
- LANDRUM, L.R. The development of the fruits and seeds of *Campomanesia* (Myrtaceae). **Brittonia**, v.34, p.220-224, 1982.
- LANDRUM, L.R. *Campomanesia*, *Pimenta*, *Blepharocalyx*, *Legrandia*, *Acca*, *Myrrhinium*, and *Luma* (Myrtaceae). **Flora Neotropica**. Monogr. 45, p.1-178, 1986.
- LANDRUM, L.R. A revision of the *Psidium grandifolium* complex (Myrtaceae). **SIDA**, v.21, n.3, p.1335-1354, 2005.
- LANDRUM, L.R.; STEVENSON, D. Variability of embryos in subtribe Myrtinae (Myrtaceae). **Systematic Botany**, v.11, p.155-162, 1986.
- LANDRUM, L.R.; SHARP, W.P. Seed coat characters of some american Myrtinae (Myrtaceae): *Psidium* and related genera. **Systematic Botany**, v.14, p.370-376, 1989.
- LANDRUM, L.R.; KAWASAKI, M.L. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. **Brittonia**, v.49, p.508-536, 1997.
- LEGRAND, C.D.; KLEIN, R.M. *Myrcia* DC. (Fasc. Mirt.). In: Reitz, P.R. (Org.). **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p.219-330. 1969.
- LEGRAND, C.D.; KLEIN, R.M. *Campomanesia*, *Feijoa*, *Britoa*, *Myrrhinium*, *Hexaclamys*, *Siphoneugena*, *Myrcianthes*, *Neomitranthes*, *Psidium*. (Fasc. Mirt.). In: REITZ, R. (Org.). **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, p.573-730, 1977.
- LEGRAND, C.D.; KLEIN, R.M. Mirtáceas. In: REITZ, P.R. (Org.). **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1978. 876p.



- LOPES, B.C. Desenvolvimento floral e estudo palinológico de *Eugenia uniflora* L. 2008. Dissertação (Mestrado) – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2008.
- LUCAS, E.J.; BELSHAM, S.R.; NIC LUGHADHA, E.M.; ORLOVICH, D.A.; SAKURAGUI, C.M.; CHASE, M.W.; WILSON, P.G. Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae – preliminary molecular evidence. **Plant Systematics and Evolution**, v.251, p.35-51, 2005.
- LUCAS, E.J.; HARRIS, S.A.; MAZINE, F.F.; BELSHAM, S.R.; NIC LUGHADHA, E.M.; TELFORD, A.; GASSON, P.E.; CHASE, M.W. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). **Taxon**, v.56, n.4, p.1105-1128, 2007.
- LUCAS, E.J.; MATSUMOTO, K.; HARRIS, S.A.; NIC LUGHADHA, E.M.; BENERDINI, B.; CHASE, M.W. Phylogenetics, morphology, and evolution of the large genus *Myrcias* l. (Myrtaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v.172, n.7, p.915-934, 2011.
- McVAUGH, R. The genera of American Myrtaceae – an interim report. **Taxon**, v.17, p.354-418, 1968.
- MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA JÚNIOR., M.C.; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.S.; NOGUEIRA, P.E. Flora vascular do cerrado. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (Eds.). **Cerrado: ambiente e flora**. Brasília: Embrapa-CPAC, 1998. p.288-556.
- MERWE, M.M. van der; VAN WYK, A.E.; BOTHA, A.M. Molecular phylogenetic analysis of *Eugenia* L. (Myrtaceae), with emphasis on southern African taxa. **Plant Systematics and Evolution**, v.251, p.21-34, 2005.
- METCALFE, C.R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. v.1. Oxford: Clarendon Press, 1965.
- MORAIS, P.O.; LOMBARDI, J.A. A família Myrtaceae na Reserva Particular do Patrimônio Natural da Serra do Caraça, Catas Altas, Minas Gerais, Brasil. **Lundiana**, v.7, n.1, p.3-32, 2006.
- MOREIRA-CONEGLIAN, I.R. Morfologia e ontogênese do pericarpo e semente de *Eugenia puniceifolia* (H. B. & K.) DC., *Myrciabella* Camb. e *Campomanesia pubescens* (DC.) Berg (Myrtaceae). 2007. 107f. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2007.

- MORI, S.A.; BOOM, B.M.; CARVALINO, A.M.; SANTOS, T.S. Ecological importance of Myrtaceae in an eastern Brazilian wet forest. **Biotropica**, v.15, p.68-70, 1983.
- NASCIMENTO, V.M.; XAVIER, A.A.; CORRÊA, L.S.; VALÉRIO FILHO, W.V. Physical and chemical characteristics of the fruit of native species on the Brazilian cerrado. **Acta Horticulture**, v.370, p.113-116, 1995.
- NIC LUGHADHA, E.; PROENÇA, C.A. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.83, p.480-503, 1996.
- NIEDENZU, F. Myrtaceae. In: ENGLER, H.G.A.; PRANTL, K.A.E. (Eds.). **Die Naturlichen Pflanzenfamilien**. v.3. Leipzig: Engelmann, 1893. p.57-105
- SCHMID, R. Comparative anatomy and morphology of *Psiloxylon* and *Heteropyxis*, and the subfamilial and tribal classification of Myrtaceae. **Taxon**, v.29, p.559-595, 1980.
- PIETROVSKI, E.F.; MAGINA, M.D.A.; GOMIG, F.; PIETROVSKI, C.F.; MICKE, G.A.; BARCELLOS, M.; PIZZOLATTI, M.G.; CABRINI, D.A.; BRIGHENTE, I.M.C.; OTUKI, M.F. Topical anti-inflammatory activity of *Eugenia brasiliensis* Lam. (Myrtaceae). **Journal of Pharmacy and Pharmacology**, v.60, n.4, p.479-487, 2008.
- PIMENTEL, R.R. Anatomia e desenvolvimento da flor de *Eugenia neonitida* Sobral (Myrtaceae). 2010. 61f. Dissertação (Mestrado) – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2010.
- PIZO, M.A. The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic forest. In: LEVEY, D.J.; W.R. SILVA, W.R.; GALETTI, M. (Eds.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation**. Wallingford: CABI Publishing, 2002. p.129-143.
- PRAKASH, N. Reproductive development in two species of *Darwinia* Rudge (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, v.17, p.215-227, 1969.
- PROENÇA, C.E.B.; GIBBS, P.E. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. **New Phytologist**, v.126, p.343-354, 1994.
- REGO, S.S.; NOGUEIRA, A.C.; KUNIYOSHI, Y.S.; SANTOS, A.F. Caracterização morfológica do fruto, da semente e do desenvolvimento da plântula de *Blepharocalyx salicifolius* (H.B.K.) Berg e *Myrceugenia gertii* Landrum – Myrtaceae. **Revista Brasileira de Sementes**, v.32, n.3, p.52-60, 2010.

- ROTH, I. **FruitsofAngiosperms**. Berlin-Stuttgart: GerbrüderBorntraeger, 1977.
- RYE, B.L.; JAMES, S.H. The relationship between dysploidy and reproductive capacity in Myrtaceae. **AustralianJournalofBotany**, v.40, p.829-848, 1992.
- SANTOS, C.M.R.; FERREIRA, A.G.; ÁQUILA, M.E.A. Características de frutos e germinação de sementes de seis espécies de Myrtaceae nativas do Rio Grande do Sul. **CiênciaFlorestal**, v.14, n.2, p.13-20, 2004.
- SCHMID, R. Floral anatomy of Myrtaceae. I. *Syzygium*. **BotanischeJahrbücherfürSystematik**, v.92, p.433-489, 1972a.
- SCHMID, R. Floral anatomy of Myrtaceae. II. *Eugenia*. **Journal of the Arnold Arboretum**, v.53, p.336-363, 1972b.
- SCHMID, R. 1972. A resolution of the *Eugenia* – *Syzygium* controversy (Myrtaceae). **American JournalofBotany**, v.59, n.4, p.423-436, 1972c.
- SILVA, R.S.M.; CHAVES, L.J.; NAVES, R.V. Caracterização de frutos e árvores de cagaita (*Eugenia dysenterica* DC.) no sudeste do estado de Goiás, Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.23, n.2, p.330-334, 2001.
- SILVA, C.V.; BILIA, D.A.C.; MALUF, A.M.; BARBEDO, C.J. Fracionamento e germinação de sementes de uvaia (*Eugenia pyriformis* Cambess. – Myrtaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, p.213-221, 2003.
- SILVA, C.V.; BILIA, D.A.C.; BARBEDO, C.J. Fracionamento e germinação de sementes de *Eugenia*. **Revista Brasileira de Sementes**, v.27, n.1, p.86-92, 2005.
- SILVA, A.L.G.; PINHEIRO, M.C.B. Biologia floral e da polinização de quatro espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae). **Acta BotanicaBrasilica**, v.21, n.1, p.235-247, 2007.
- SOBRAL, M; PROENÇA, C.; SOUZA, M.; MAZINE, F.; LUCAS, E. Myrtaceae in Lista de espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2011/FB010867>). 2011. Acesso em 27-09-2011.
- SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática**. 2.ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008. 704p.
- SOUZA, M.C.; MORIM, M.P.; CONDE, M.N.S.; MENEZES, L.F.T. Subtribo Myrciinae O. Berg (Myrtaceae) na Restinga de Marambaia, RJ, Brasil. **Acta BotanicaBrasilica**, v.21, n.1, p.49-63, 2007.
- SOUZA, M.C.; MORIM, M.P. Subtribos Eugeniinae O. Berg e Myrtinae O. Berg (Myrtaceae) na Restinga da Marambaia, RJ, Brasil. **ActaBotanicaBrasilica**, v.22, n.3, p.652-683, 2008.

- TANTAWY, M.E. Morpho-anatomical study on certain taxa of Myrtaceae. **Asian Journal of Plant Sciences**, v.3, n.3, p.274-285, 2004.
- TOREZAN-SILINGARDI, H.M.; DEL-CLARO, K. Behavior of visitors and reproductive biology of *Campomanesiapubescens* (Myrtaceae) in cerrado vegetation. **Ciência e Cultura**, v.50, n.4, p.281-284, 1998.
- VAN WYK, A.E. The genus *Eugenia* (Myrtaceae) in southern Africa: structure and taxonomic value of bark. **South African Journal of Botany**, v.51, 157-180, 1985.
- VAN WYK, A.E.; BOTHA, D.J.; COETZEE, J. The genus *Eugenia* L. (Myrtaceae) in southern Africa: the nature and taxonomic value of the first-formed stem periderm. **South African Journal of Botany**, v.46, p.67-88, 1980.
- VAN WYK, A.E.; ROBBERTSE, P.J.; KOK, P.D.F. The genus *Eugenia* L. (Myrtaceae) in southern Africa: the structure and taxonomic value of stomata. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.84, p.41-56, 1982.
- VAN WYK, A.E.; BOTHA, R. The genus *Eugenia* (Myrtaceae) in southern Africa: ontogeny and taxonomic value of the seed. **South African Journal of Botany**, v.3, p.63-80, 1984.
- VAN WYK, A.E.; LOWREY, T.K. Studies on the reproductive biology of *Eugenia* L. (Myrtaceae) in southern Africa. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, v.25, p.279-293, 1988.
- WELCH, M.B. The occurrence of secretory canals in certain myrtaceous plants. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, v.48, p.660-673, 1923.
- WILSON, P.G.; O'BRIEN, M.M.; GADEK, P.A.; QUINN, C.J. Myrtaceae revisited: a reassessment of infrafamilial groups. **American Journal of Botany**, v.88, p.2013-2025, 2001.
- WILSON, P.G.; O'BRIEN, M.M.; HESLEWOOD, M.M.; QUINN, C.J. Relationships within Myrtaceae sensulato based on a *matK* phylogeny. **Plant Systematics and Evolution**, v.251, p.3-19, 2005.