



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA, USO E CONSERVAÇÃO
DA BIODIVERSIDADE**

RAFAEL GUIMARÃES GOMES SILVA

**REVISITANDO OS EMBRIÕES EM MYRTEAE: UMA PERSPECTIVA
MORFOANATÔMICA, DAS RESERVAS QUÍMICAS E EVOLUTIVA**

FORTALEZA

2024

RAFAEL GUIMARÃES GOMES SILVA

REVISITANDO OS EMBRIÕES EM MYRTEAE: UMA PERSPECTIVA
MORFOANATÔMICA, DAS RESERVAS QUÍMICAS E EVOLUTIVA

Tese apresentada a Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade.

Orientadora: Prof.^a Dra. Mariana de Oliveira Büniger.

Co-orientadora: Prof.^a Dra. Maria Izabel Gallão.

FORTALEZA

2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Sistema de Bibliotecas

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S583r Silva, Rafael Guimarães Gomes.
Revisitando os embriões em Myrteae : Uma perspectiva morfoanatômica, das reservas químicas e evolutiva / Rafael Guimarães Gomes Silva. – 2024.
167 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade, Fortaleza, 2024.
Orientação: Profa. Dra. Mariana de Oliveira Bünge.
Coorientação: Profa. Dra. Maria Izabel Gallão.

1. Sistemática vegetal. 2. Biologia celular vegetal. 3. Anatomia vegetal. I. Título.

CDD 578.7

RAFAEL GUIMARÃES GOMES SILVA

REVISITANDO OS EMBRIÕES EM MYRTEAE: UMA PERSPECTIVA
MORFOANATÔMICA, DAS RESERVAS QUÍMICAS E EVOLUTIVA

Tese apresentada a Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade da Universidade Federal do Ceará, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade.

Aprovada em 23/04/2024.

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a Dra. Mariana de Oliveira Bünger (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof.^a Dra. Maria Izabel Gallão (Co-orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof.^a Dra. Carolyn Elinore Barnes Proença
Universidade de Brasília (UNB)

Prof. Dr. Marcelo da Costa Souza
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ)

Prof. Dr. Itayguara Ribeiro da Costa
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Christiano Franco Verola
Universidade Federal do Ceará (UFC)

À minha mãe, Carmem.

AGRADECIMENTOS

Primeiro de tudo, eu agradeço à minha mãe, Carmen Lúcia, pois só cheguei até aqui por causa de todo seu apoio, amor, ensinamentos, valores e seu esforço para me criar, me tornando quem eu sou hoje. Além de todo seu sacrifício e abdições na sua vida para que eu tivesse as oportunidades que ela não teve e assim eu pudesse conquistar e ir atrás dos meus sonhos. Obrigado mãe, por tudo, eu não seria nada sem você. Agradeço à minha sobrinha/irmã/filha Juliany, pelo carinho, apoio e me ajudar em algumas coisas da tese.

Quero agradecer também às minhas orientadoras. Primeiro, agradeço à Profa. Izabel Gallão que foi a responsável por eu gostar e me apaixonar pelo curso e pela biologia celular no meu primeiro semestre da graduação e me receber de braços abertos quando me tornei técnico da UFC, além de ter embarcado comigo na ideia dessa tese como a primeira orientadora, depositando toda a confiança de que eu daria conta. Segundo, agradeço à Profa. Mariana Bünger que também foi essencial principalmente na reta final que assumiu a orientação oficial devido à aposentadoria da Profa Izabel e desligamento oficial da PG. Obrigado Mari por todo o apoio, conversas, puxadas de orelha, momentos bons e ruins que estive ao lado em todo esse processo. Ambas foram essenciais em todo o meu processo de doutoramento.

Também não posso deixar de agradecer ao meu orientador da graduação, Prof. Itayguara Ribeiro, que fez eu me apaixonar por botânica e sistemática, que me acolheu como um verdadeiro pai científico, me ensinou muito do que sei e me direcionou a me tornar o pesquisador e profissional que sou hoje. Obrigado, Ita. E assim eu também agradeço à Profa. Eliana Forni-Martins que tanto foi a responsável por transformar o Ita no grande pesquisador que ele é, quanto por ter sido minha orientadora no mestrado, a qual também me ensinou muito e foi essencial para a minha caminhada.

Agradeço imensamente aos membros da Banca: Carolyn Proença, Marcelo Souza, Itayguara Ribeiro, Christiano Verola e aos suplentes Ítalo Coutinho e Marla Oliveira, por se disponibilizarem a participar deste momento da defesa e por todas as contribuições que deram para melhorar tanto a tese quanto a mim enquanto profissional.

Agradeço a todos os colegas de trabalho que me deram apoio emocional e profissional para que eu conseguisse realizar a tese e as atividades do trabalho. Agradeço aos chefes de departamento Paulo Cascon, Thalles Grangeiro e Ítalo Coutinho, pelo apoio e compreensão. À equipe do BIOLAB que foi sempre muito compreensível e sempre me apoiaram, Profa Marinetes Dantas, Denise Hissa, Marina Lobo, Anna Abrahão e Itayguara

(de novo), em especial a Profa. Isolda que me apoiou em todos os aspectos e criamos um vínculo para a vida além da UFC. Agradeço à minha grande amiga e colega de trabalho Rivaldina (Rivalda) que foi essencial para que eu conseguisse realizar a tese, na companhia no Biolab e em tudo que se possa imaginar que ela me ajudou e foi essencial em todo o nosso tempo juntos no BIOLAB. Aproveita essa merecida aposentadoria, Ri! Agradeço também a todos os monitores de 2019 a 2024 que estiveram ali me ajudando a manter as aulas do BIOLAB funcionando. Agradeço ao Robson Mendes por todo apoio e por ter me ensinado todos os macetes e dicas das técnicas de histologia, sem ele eu não teria aprendido com tanta maestria essa arte. E agradeço a todos os meus colegas de trabalho do Depto de Biologia da UFC que de alguma forma contribuíram para este meu doutorado, assim como os professores do PPGSIS.

Agradeço ao Luiz Carlos Filho (LCzinho) da Bioprospec que esteve sempre comigo me dando apoio, me ajudando, me ensinando e dando um apoio forte em várias análises da tese, além de toda a amizade que só intensificamos com o tempo. Agradeço aos bolsistas da Bioprospec que me auxiliaram nas análises, Raimundo Victor Souza, Miquelvia Santos e Mariana Rebouças.

Agradeço imensamente ao Marco Lacerda do Sítio E-Jardim (@sitio_e_jardim) que me disponibilizou grande parte das amostras que aqui analisei e ao Adriano Maruyama pelo envio de tantas outras. Sem a ajuda deles, nem material eu teria para realizar este trabalho.

Agradeço, e não menos importante, aos bolsistas e voluntários que fizeram parte do LBCV (e agora LIB) que me auxiliaram em várias etapas da construção da tese, desde os primeiros que me auxiliaram como bolsistas PIBIC desse projeto como MahVivi, Jessica Costa, Wellington, Eric mendes, como aos que estão comigo até hoje como a Larissa Welter, meu braço direito e esquerdo no laboratório (e as vezes as duas pernas), e Yasmin Benício (que também é as minhas duas pernas). E agradeço a todos os outros que de alguma forma contribuíram e fizeram ou ainda fazem parte do LBCV/LIB.

E para finalizar, agradeço aos meus amigos que me deram total suporte emocional e que me aguentaram durante tanto tempo falando do doutorado. Obrigado Larissa, Larisse, Felipe, Mario, Herbert, Patrick e Emerson. E não tenho como deixar de agradecer às minhas doguinhas Chiquinha, Joatama e Kiara e aos catinhos Afonso, Joaquim, Catarina e Lulu, haja PET de apoio emocional para lidar com todas essas questões do doutorado.

Espero que não tenha esquecido de ninguém e é isso.

Consideration of the three kinds of embryo in tribe Myrteae invites two questions:

What were the selective pressures that gave rise to these embryo structures, presumably many millions of years ago?

Why have the structures been so stable through so many generations and thus so taxonomically useful?

(Landrum e Stevenson 1986)

ABSTRACT

The Myrteae tribe is the richest Neotropical tribe within the Myrtaceae family, with approximately 2,500 species and 51 genera. The high richness of the tribe is often considered a taxonomic nightmare among botanical families. To mitigate this effect, over the past two decades, there has been a movement to rescue different approaches in studies to not only assist in the taxonomy of the tribe but also to understand the evolutionary history and origin of diversification within Myrteae. Given the importance of embryo morphology for classical taxonomic and systematic studies in Myrtaceae, the main objective of this thesis was to study the relationship between protein, carbohydrate, and lipid reserves and the embryo morphotype among the genera of Myrteae. To this end, 27 species encompassing the richest Neotropical genera were subjected to morphoanatomical analysis, stereoscopic and scanning microscopy, light microscopy and histochemistry, chemical determination of soluble proteins, soluble sugars, starch, and total lipids. Additionally, each morphoanatomical and histochemical parameter found was transformed into character/state for the purpose of reconstructing the ancestral embryonic characters. Four groups of embryonic types were established for the genera (Eugenioid, Myrcioid, Pimentoid, and Plinioid), while *Algrizea*, *Legrandia* Kausel, *Myrtastrum* Burret, and *Syzygium* Gaertn. appeared as intermediate points. Thus, two reconstructions were performed in Mesquite with parsimony analysis of embryonic types by statistical character similarity and embryonic types sensu Berg with updates sensu Lucas. Complete morphoanatomical descriptions with illustrations, photographs, photomicrographs, and histochemistry for the sampled genera (*Eugenia*, *Myrciaria*, *Plinia*, *Myrcia*, *Campomanesia*, *Pimenta*, *Psidium*, *Syzygium*) are also presented. Finally, an extensive discussion is provided on the relationship between morphoanatomy, reserves, and the adaptive-evolutionary significance for Myrteae species, highlighting the suggestion that the ancestral Myrteae embryo was small, more like the myrtoid type, and that from this, embryo evolution seems to have followed three main morphological and reserve type pathways, with some specializations potentially arising in certain clades.

Keywords: Myrtaceae; seed; reserve; evolution.

ABSTRACT

The Myrteae tribe is the richest Neotropical tribe within the Myrtaceae family, with approximately 2,500 species and 51 genera. The high richness of the tribe is often considered a taxonomic nightmare among botanical families. To mitigate this effect, over the past two decades, there has been a movement to rescue different approaches in studies to not only assist in the taxonomy of the tribe but also to understand the evolutionary history and origin of diversification within Myrteae. Given the importance of embryo morphology for classical taxonomic and systematic studies in Myrtaceae, the main objective of this thesis was to study the relationship between protein, carbohydrate, and lipid reserves and the embryo morphotype among the genera of Myrteae. To this end, 27 species encompassing the richest Neotropical genera were subjected to morphoanatomical analysis, stereoscopic and scanning microscopy, light microscopy and histochemistry, chemical determination of soluble proteins, soluble sugars, starch, and total lipids. Additionally, each morphoanatomical and histochemical parameter found was transformed into character/state for the purpose of reconstructing the ancestral embryonic characters. Four groups of embryonic types were established for the genera (Eugenioid, Myrcioid, Pimentoid, and Plinioid), while *Algrizea*, *Legrandia* Kausel, *Myrtastrum* Burret, and *Syzygium* Gaertn. appeared as intermediate points. Thus, two reconstructions were performed in Mesquite with parsimony analysis of embryonic types by statistical character similarity and embryonic types sensu Berg with updates sensu Lucas. Complete morphoanatomical descriptions with illustrations, photographs, photomicrographs, and histochemistry for the sampled genera (*Eugenia*, *Myrciaria*, *Plinia*, *Myrcia*, *Campomanesia*, *Pimenta*, *Psidium*, *Syzygium*) are also presented. Finally, an extensive discussion is provided on the relationship between morphoanatomy, reserves, and the adaptive-evolutionary significance for Myrteae species, highlighting the suggestion that the ancestral Myrteae embryo was small, more like the myrtoid type, and that from this, embryo evolution seems to have followed three main morphological and reserve type pathways, with some specializations potentially arising in certain clades.

Keywords: Myrtaceae; seed; reserve; evolution.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	MATERIAIS E MÉTODOS	17
2.1	Amostragem	17
2.2	Processamento das Sementes	18
2.3	Análise morfoanatômica.....	18
2.3.1	<i>Microscopia Estereoscópica</i>	18
2.3.2	<i>Microscopia Eletrônica de Varredura</i>	18
2.3.3	<i>Microscopia de Luz e Histoquímica</i>	18
2.4	Determinação Química	19
2.4.1	<i>Amostragem e secagem do material</i>	19
2.4.2	<i>Extração e Determinação de Lipídios</i>	20
2.4.3	<i>Extração e Determinação de Proteínas Solúveis</i>	20
2.4.4	<i>Extração e Determinação de Açúcares Solúveis</i>	21
2.4.5	<i>Extração e Determinação de Amido</i>	21
2.4.6	<i>Tratamento Estatístico</i>	22
2.5	Inferências filogenéticas	23
2.5.1	<i>Matriz de dados</i>	23
2.5.2	<i>Análises estatísticas</i>	23
2.5.3	<i>Reconstrução dos estados ancestrais de caracteres</i>	24
3	RESULTADOS.....	25
3.1	Materiais Examinados.....	25
3.2	Descrição morfoanatômica dos embriões.....	26
3.2.1	<i>Gêneros eugenioides</i>	28
3.2.2	<i>Gênero mircioide</i>	46
3.2.3	<i>Gêneros pimentoides</i>	50
3.2.4	<i>Grupo externo de fruto carnoso</i>	63
3.3	Determinação Química das Reservas	71
3.3.1	<i>Perfil dos Valores Absolutos por Espécie</i>	71
3.3.2	<i>Perfil dos Valores Relativos por Espécie</i>	73
3.3.3	<i>Teste de normalidade de Shappiro-Wilk para a variação entre as espécies</i>	73
3.3.4	<i>Média dos valores relativos por gênero</i>	77

3.3.5	<i>Teste de Normalidade de Shappiro Wilk e Teste de Variância de Lavene para a variação entre os gêneros</i>	77
3.3.5	<i>Teste H de Kruskall-Wallis e Teste Post-Hoc de Dunn entre os gêneros</i>	78
3.3.6	<i>Análise de Componentes Principais (PCA)</i>	80
3.4	Inferências filogenéticas	83
3.4.1	<i>Similaridade entre os embriões</i>	83
3.4.2	<i>Análise de Correspondência Múltipla</i>	85
3.4.3	<i>Reconstrução dos estados ancestrais de caracteres</i>	85
4	DISCUSSÃO	89
4.1	Morfoanatomia do embrião	89
4.1.1	<i>Gêneros eugenioides</i>	89
4.1.2	<i>Generos mircioides</i>	98
4.1.3	<i>Gêneros pimentoides</i>	99
4.2	Reservas de alimento e outras substâncias ergásticas	106
4.2.1	<i>Limitações do uso das metodologias de reserva</i>	107
4.2.2	<i>Relação entre reservas e tipo embrionário</i>	108
4.3	Adaptação evolutiva	114
4.4	Relações filogenéticas e evolutivas dos embriões de Myrteae	121
4.5	Embriões de Myrteae e perspectivas futuras	125
5	CONCLUSÃO	126
	REFERÊNCIAS	130
	APÊNDICE A – DESCRIÇÃO DOS EMBRIÕES PELO DELTA	144
	APÊNDICE B – RECONSTRUÇÃO DOS CARACTERES ANCESTRAIS DE EMBRIÕES DE MYRTEAE	152

1 INTRODUÇÃO

Myrteae DC. é a tribo mais rica da família Myrtaceae Juss. com cerca de 2500 espécies e 51 gêneros (Lucas *et al.*, 2019). As espécies de Myrteae possuem fruto carnoso e sua diversidade é derivada de uma linhagem monofilética surgida na Gondwana por eventos de vicariância e/ou dispersão por longas distâncias (LDDE). A sua distribuição ocorre na América latina, África Subsaariana e Australásia, além do gênero *Myrtus* Tourn. ex L. que possui uma distribuição disjunta no mediterrâneo (Thornhill *et al.*, 2015). Todas as espécies de Myrtaceae neotropicais nativas estão dentro da tribo Myrteae, exceto uma única espécie, a *Metrosideros stipularis* (Hook. & Arn.) Hook.f., pertencente a tribo Metrosidereae (Pillon *et al.*, 2015).

No Brasil, Myrtaceae é a quarta família mais representativa entre as plantas lenhosas, sendo um importante componente estrutural das florestas de maiores biodiversidades da América do Sul e um importante modelo para pesquisas em biodiversidade e conservação (Flora e Funga do Brasil, 2024; Lucas *et al.*, 2015; Murray-Smith, 2009). Além disso, os representantes neotropicais de Myrteae possuem importância econômica em diversas áreas como na indústria alimentícia com os gêneros *Psidium* L. (goiaba) e *Eugenia* P.Micheli ex L. (pitanga) ou na indústria farmacêutica devido aos seus metabólitos secundários (Wilson, 2011).

As primeiras descrições morfológicas aplicadas a sistemática dos embriões de Myrteae foram realizadas por De Candolle (1827, 1828). Embora outros autores, como Gaertner (1788) e Kunth (1823), também tenham descrito embriões e suas morfologias, nenhum destes deu tanta ênfase ao embrião para a organização dos táxons em tribos ou subtribos com DC.

Berg foi quem definitivamente utilizou a morfologia do embrião em sua chave para sistematizar as espécies de Myrteae nas seguintes subtribos *sensu* Berg (1855-1856, 1856-1857, 1858).

Embriões *sensu* Berg

1. Eugenioideae: Embrião com cotilédones carnosos, soldados completamente, nas margens ou separados; radícula abreviada.
2. Myrcioideae: Embrião com cotilédones foliáceos, contortuplicados e radícula alongada.
3. Pimentoideae: Embrião espiral, subespiral ou curvo-uncinado; cotilédones muito curtos e radícula alongada.

Bentham (1868) reconhecia três tipos morfológicos notáveis dentro das Myrteae: *Myrtus* e aliados, *Myrcia* DC. ex Guill. e *Eugenia*, além disso alegava a dificuldade na taxonomia pela baixa diversidade floral em Myrteae e observou o quanto era difícil utilizar o embrião para a classificação, pois achava que somente os caracteres do embrião não eram suficientes para separar os gêneros, tornando a separação bastante arbitrária.

Mesmo com algumas divergências no caminho, durante os 100 anos seguintes foram propostas várias classificações de Myrteae com rearranjo dos gêneros, como os propostos por Niedenzu (1893) e Kiaerskou (1893), contudo os morfotipos descritos por Berg se tornaram um bem estabelecido sistema tripartido com morfologias do embrião denominadas eugenioide, mircioide e pimentoide.

Na década de 1950, Kausel (1956, 1966) examinando alguns materiais e obtendo informações de outras descrições, redefiniu a classificação de Myrteae, reconhecendo novos morfotipos de embriões. Sua premissa era baseada em embriões diferenciados e não diferenciados em eixo e cotilédone e no acúmulo de reservas, levando em consideração a quantidade de alimento armazenado nos cotilédones para determinar o tipo de germinação (hipógea/epígea).

Embriões *sensu* Kausel (*sensu* Berg entre parênteses):

- A. Embriões não diferenciados.
 1. Eugenioide: Embrião homogêneo com ou sem fissura embrionária, sem participação do funículo e germinação hipógea. (Eugenioide)
 2. Acmenoide: Embrião homogêneo com interior lobulado. Funículo está ramificado dentro do embrião, ocupando grande parte dos espaços interlobulares. (Eugenioide).
- B. Embriões diferenciados: Hipocótilo recoberto por uma massa de cotilédones carnosos.
 3. Criptorizoide Hipocótilos grandes incluídos dentro de uma massa embrionária, presença de lacínias ou não. Germinação hipógea. (Pimentoide).
- C. Embriões diferenciados: cotilédones livres.
 4. Plinioide: Cotilédones grandes, carnosos, separados. Hipocótilo curto e germinação hipógea. (Eugenioide).

5. Mircioide: Cotilédones grandes, foliáceos, contortuplicados, mais ou menos da largura do hipocótilo cilíndrico, subcíclico ou cíclico. Germinação epígea. (Mircioide)
6. Mirtoide: Cotilédones pequenos geralmente dobrados contra o hipocótilo cilíndrico, subcíclico muitas vezes mais largos que os primeiros. (Pimentoide)

Um pouco depois, McVaugh (1968) e Legrand (1975) questionaram as divisões extremamente rígidas de Kausel, observando que elas não eram naturais, pois muitas características possuíam variações encontradas dentro dos mesmos gêneros e, de fato, essa classificação não foi muito aceita nem utilizada durante esse intervalo de tempo. McVaugh (1968) em contrapartida, reconheceu quatro tipos de embriões, os três sensu Berg e mais aqueles com cotilédones carnosos e livres como em *Plinia Plum. ex L.*, que foi denominada de “*bean-like*”. Neste mesmo trabalho, as suas classificações levavam em conta as características do embrião, só não o utilizou mais como caractere único para separação, criando grupos informais diferentes, mas que compartilhavam o mesmo tipo de embrião.

Os embriões e a testa das sementes de gêneros pimentoides foram estudados tanto na morfologia quanto na anatomia nos anos seguintes por Landrum e colaboradores (Landrum, 1986; Landrum; Sharp, 1989; Landrum; Stevenson, 1986). Em suas análises, os autores reconheceram dois padrões de gêneros dentro dos pimentoides. O primeiro continuou sendo pimentoide contendo embriões mais enrolados e testa membranácea, que equivalia a dois grupos informais. O primeiro deles era o chamado “Campomanesia complex” de McVaugh, mas que também era semelhante aos criptorizoides de Kausel. Entretanto os autores perceberam o equívoco de Kausel e o que ele considerava como “hipocótilo envolto por uma massa carnosa” era na verdade um cilindro central bastante destacado envolto por um parênquima cortical, ou seja, continuava sendo apenas um hipocótilo inchado. O segundo grupo de embriões foram chamados de *mirtoides*, descritos como curvados, não inchados e possuidores de uma testa óssea com opérculo. Nesse ínterim, outros tipos embrionários que fugiam ao sistema tripartido foram descritos como os de *Blepharocalyx* O. Berg, *Luma* A. Gray, *Chamguava* Landrum e *Algrizea* Proença & NicLugh (Landrum, 1986, 1991; Proença *et al.*, 2006).

O sistema tripartido de Berg continuou sendo utilizado amplamente, mas agora recheado de exceções e meios-termos. Snow *et al.* (2003) discutiram a questão

do pensamento tipológico no uso dos embriões como unidades sólidas. Defendiam que, em vez de definir padrões morfológicos do embrião, as características dos embriões fossem utilizadas de forma separada para descrição e comparação nos estudos taxonômicos e sistemáticos de Myrteae. Esses autores afirmavam que poderia abranger melhor os embriões anômalos ao descrever os caracteres do embrião individualmente ao invés de descrever tipos embrionário, desencorajando o uso do sistema tripartido.

O último trabalho até o momento sobre a morfologia do embrião aplicado a sistemática de Myrteae foi feito por Lucas *et al.* (2007). Os embriões foram reconhecidos como morfotipos principais os tipos eugenioide, mircioide *sensu* Berg e pimentoide e mirtoide *sensu* Landrum. Também reconheceu as formas intermediárias e anômalas encontradas em *Luma* e *Algrizea*, além de duas variações encontradas em *Blepharocalyx* (reconhecidas, atualmente, nos gêneros *Blepharocalyx* e *Temu* O. Berg). A reconstrução da evolução dos tipos embrionários foi plotada na árvore filogenética gerada pelos autores, indicando que a separação dos gêneros utilizando tipos de embrião não reflete na história natural do grupo e, portanto, o mesmo tipo embrionário aparece em gêneros de linhagens distintas, podendo ser resultado de convergências ou paralelismos (Lucas *et al.*, 2007, Vasconcelos *et al.*, 2017). A circunscrição mais recente para Myrteae em Lucas *et al.* (2019) reconhece embriões eugenioides, plinioides, pimentoides e mircioides, assim como outros tipos anômalos em pequenos gêneros e clados, somente como comparativo morfológico, sem afirmar que esses tipos refletem o monofiletismo dos clados.

Nas últimas duas décadas, tem acontecido um movimento de resgate de diferentes abordagens nos estudos para não só auxiliar na taxonomia da tribo, mas também para a compreensão da história evolutiva e origem da diversificação dentro de Myrteae. O trabalho de revisão do estado da arte na tribo por Souza-Neto *et al.* (2022) mostra os avanços e as perspectivas em várias áreas do conhecimento sobre as Myrteae neotropicais. Apesar desses esforços, os autores não encontraram nenhuma hipótese, além de especulações vagas, e nem perspectivas futuras sobre o sentido evolutivo da diversidade de embriões. Em Vasconcelos *et al.* (2017), é sugerido que caracteres relacionados à morfologia dos embriões podem ser possíveis uma das possíveis explicações para a grande diversificação, mas sem hipóteses concretas. A lacuna de conhecimento sobre o significado evolutivo dos embriões

continua sendo um tema recorrente sem repostas para os pesquisadores da área, mesmo sendo algo tão importante.

O embrião é o componente da estrutura da semente que costuma ser mais conservado e possuir menor plasticidade em resposta a fatores ambientais como temperatura e luz, as quais podem alterar a massa do tegumento e outros tecidos anexos, mas não dos embriões (Lacey; Smith; Case, 1997). Em Myrteae, a morfologia do embrião é bem preservada e constante nas espécies de um gênero como descrito nos trabalhos anteriormente citados (Berg, 1857; Landrum; Stevenson, 1986). Essa constância pode estar relacionada à composição das reservas, as quais são determinadas principalmente por fatores genéticos (Kermode, 2013). A variação da morfologia do embrião entre os gêneros pode estar relacionada ao processo de armazenamento das suas reservas, as quais dependem dos processos bioquímicos e celulares em relação a quantidade, qualidade e localização espacial que podem ter sido bem definidos e, como sugerido por Landrum e Stevenson (1986), evoluído em ramos de diversificação da tribo e conservados. Vários trabalhos demonstraram que alterações genéticas em pontos na regulação das etapas nas rotas de enchimento de reservas nas sementes geram perfis metabólicos e até mesmo morfologias completamente diferentes e aberrantes (Aguirre *et al.*, 2018; Baud *et al.*, 2008).

A maioria dos estudos envolvendo a determinação da composição química e a localização das reservas nas sementes de Myrteae foram realizados para avaliar as condições ótimas de germinação e tolerância ao ressecamento (Araújo; Souza, 2018; Gomes *et al.*, 2013; Justo *et al.*, 2007a; Scalon *et al.*, 2012). Nesses casos, o tipo predominante de reserva permite classificar as sementes em amiláceas, oleaginosas ou proteicas (Kermode, 2013). Apesar desta classificação, é normalmente esperado que as sementes tenham de dois ou até três tipos principais de macronutrientes e diferentes modos de armazenagem nos tecidos de reserva (Aguirre *et al.*, 2018; Baud *et al.*, 2008). Essas diferenças na composição estão intimamente relacionadas ao sucesso reprodutivo da germinação e estabelecimento de novas plântulas, portanto, a manutenção e estabilidade dessas proporções de reservas são cruciais para a perpetuação das linhagens e, conseqüentemente, das espécies (Aguirre *et al.*, 2018)

O armazenamento das reservas pode estar localizado em células e tecidos de diferentes regiões da semente, como no endosperma, perisperma, cotilédones e eixo embrionário, podendo ser armazenada até mesmo em regiões apoplásticas ou

de células apoptóticas. Isso permite uma variação na qualidade, quantidade e localização espacial das reservas nas sementes (Aguirre *et al.*, 2018; Linkies *et al.*, 2010; Mainieri *et al.*, 2014).

As proteínas de reserva são sintetizadas a partir de genes ou famílias derivadas de um gene ancestral que são ativados durante a maturação da semente. Os tipos de reserva de proteínas são classificados conforme a sua solubilidade e os aminoácidos constituintes, funcionando como reserva de carbono, nitrogênio e enxofre para o posterior desenvolvimento do embrião. As proteínas de reserva se agregam em aglomerados e estão armazenadas em uma organela derivada do retículo endoplasmático chamada de Vacúolo de Armazenamento de Proteínas (PSV) (Baud *et al.*, 2008; Kermode, 2013; Mainieri *et al.*, 2014).

Os carboidratos aparecem como a principal fonte de energia dos seres vivos e o amido é a forma mais comum de armazenamento de polissacarídeos nas reservas das sementes, sendo também a mais energeticamente econômica para se produzir (Subramanian *et al.*, 2013). A síntese de amido é realizada na própria semente, utilizando a sacarose que chega da planta-mãe transferida por meio de transporte apoplástico entre os indivíduos. Os grãos de amido são formados e armazenados em amiloplastos a partir da importação dessa sacarose, sendo este balanço um importante contribuinte para a manutenção do sistema Fonte-Dreno de transporte de reservas e do balanço osmótico (Aguirre *et al.*, 2018; MacNeill *et al.*, 2017).

As reservas de lipídios das sementes são principalmente compostas de triacilgliceróis (TAG) armazenadas em vesículas denominadas “*Oil Bodies*” (corpos lipídicos) ou oleossomos. Essas estruturas são formadas por uma membrana lipídica e por proteínas associadas chamadas de oleosinas, as quais mantêm a integridade da membrana para evitar a fusão dos corpos lipídicos, mesmo em situações nas quais os oleossomos sejam pressionados uns contra os outros. A vantagem de manter pequenos corpúsculos de lipídios na semente é que a área superficial promove uma degradação mais rápida durante a mobilização das reservas (Graham, 2008; Huang, 1992; Kermode, 2013).

As sementes das espécies de Myrteae são consideradas exalbuminosas, ou seja, não possuem endosperma na maturidade, portanto as reservas na semente madura estão restritas aos tecidos do próprio embrião. Testes histoquímicos e determinações químicas foram realizados para algumas espécies de Myrteae para

determinação do conteúdo nos embriões de espécies de *Eugenia*, *Campomanesia* Ruiz & Pav., *Myrcia* e *Psidium* (Bordignon, 2000; Ribeiro, 2006; Uchôa-Thomaz *et al.*, 2014). Os trabalhos sobre as reservas das sementes, quando existentes, são voltados, em geral, para nutrientes específicos, sem uma avaliação das reservas na totalidade, e não possuem foco na evolução e sistemática do grupo.

Dada a importância da morfologia do embrião para os estudos taxonômicos clássicos e sistemáticos, o objetivo principal desta tese foi estudar a relação entre as reservas de proteínas, carboidratos e lipídios e o morfotipo do embrião entre os gêneros de Myrteae. A partir da descrição da morfologia do embrião, localização espacial e quantificação das reservas, buscamos mostrar uma nova visão do embrião como subsídio à resolução de problemas sistemáticos de Myrteae, respondendo aos seguintes questionamentos:

- 1) Há diferenças morfoanatômicas que ainda não foram definidas ou observadas entre os embriões de Myrteae que permitam um estudo comparativo mais detalhado?
- 2) Existem diferenças na localização espacial, qualitativa e quantitativa dos compostos de reserva de embriões da tribo?
- 3) As características morfoanatômicas e de reserva poderiam auxiliar na resolução de impasses de diferentes áreas dentro da biologia das espécies de Myrteae?
- 4) Como os caracteres embrionários evoluíram ao longo das diferentes linhagens de Myrteae de acordo com as hipóteses filogenéticas?

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Amostragem

Frutos maduros de espécies representantes de gêneros da tribo Myrteae foram coletados de coleções *ex situ* e as sementes foram utilizadas para as análises. Foram priorizados representantes das diferentes subtribos definidas por Lucas *et al.* (2019) que ocorrem nativamente no Brasil, além de representação de um *outgroup* de Myrteae que possua fruto carnoso. A Tabela 1 sumariza as espécies amostradas.

Os frutos frescos foram imediatamente beneficiados e processados, quando possível, ou armazenados em geladeira com as sementes dentro do fruto até o início do processamento das amostras. Ramos reprodutivos de cada indivíduo utilizado foram coletados a fim de gerar *voucher* para depósito no herbário Prisco

Bezerra (EAC) da Universidade Federal do Ceará e posterior envio de duplicatas para outros herbários.

2.2 Processamento das Sementes

Em laboratório, as sementes foram extraídas dos frutos e submetidas à lavagem sob água corrente, utilizando peneira para a retirada dos resíduos de polpa e submetidas a secagem do excesso de umidade em papel toalha. Os embriões foram retirados de dentro das sementes e foram separadas para análises morfoanatômicas e de determinação química das reservas.

2.3 Análise morfoanatômica

2.3.1 Microscopia Estereoscópica

A morfologia do embrião foi descrita sob visualização em um microscópio estereoscópico Physis®, enquanto foi dissecado para processamento para a anatomia. As regiões dos embriões foram identificadas quando possível, medidas e fotografadas.

A terminologia utilizada foi baseada principalmente em (Barroso *et al.*, 1999; Corner, 1976; Gaertner, 1788).

2.3.2 Microscopia Eletrônica de Varredura

As amostras de algumas espécies foram colocadas em uma solução fixadora *Karnovsky*, preparada com paraformaldeído a 4% e glutaraldeído a 1% em tampão fosfato de sódio 0,1M pH 7,2 (Morris, 1965 com modificações). Após o período mínimo de 72h, as amostras foram desidratadas com etanol por Ponto Crítico K850, montadas em *stubs*, metalizadas com prata e levadas para visualização em um Microscópio Eletrônico de Varredura do tipo FEG modelo FEI® Quanta 450. Esses equipamentos foram utilizados na Central Analítica da Universidade Federal do Ceará.

2.3.3 Microscopia de Luz e Histoquímica.

Os embriões foram seccionados, quando necessário devido aos tamanhos, e fixados em solução fixadora *Karnovsky* (Morris, 1965, com modificações). Após o período mínimo de 72h, as amostras foram processadas conforme o manual do

fabricante da resina plástica *Historesin Leica*[®]. O material foi desidratado por uma hora sob vácuo em cada concentração de uma série crescente etanoica até 95%, seguido de uma pré-infiltração com etanol 95% e solução de infiltração da historesina (1:1) por 24h e então em uma solução de infiltração pura por no mínimo 72h. O material foi embocado em historesina e os cortes com espessuras entre 6 e 10 µm foram realizados em um micrótomo rotativo *Slee Mainz*[®] 5062 e posicionados em lâminas de vidro.

As lâminas contendo os cortes foram submetidas aos seguintes testes histoquímicos e em seguidas montadas com meio de montagem Merck[®] Entellan:

- a) Azul de Toluidina (AT) 0,025% pH 4.0 em tampão McIlvaine 50 mM foi utilizado para detecção e marcação de compostos aniônicos totais, evidenciando estruturas com cargas negativas em azul, natureza fenólica em verde e mucilagens em roxo (Feder; O'Brien, 1968; McIlvaine, 1921);
- b) Xylidine Ponceae (XP) 0,1% em ácido acético a 4% foi utilizado para detecção e marcação de compostos catiônicos totais, evidenciando proteínas e complexos proteicos (Vidal, 1970);
- c) Reação do Ácido Periódico de Schiff (PAS) foi utilizado para detecção dos grupamentos 1,2-glicol, evidenciando os polissacarídeos totais (O'Brien; McCully, 1981);
- d) Sudan IV a 3% em etanol a 70% para detecção e marcação de lipídios totais (Pearse, 1972). As lâminas de Sudan IV foram preparadas com corte a mão livre.

As lâminas submetidas aos testes histoquímicos foram visualizadas e fotografadas em um microscópio óptico Olympus[®] BX41 equipado com uma câmera Olympus[®] UX30. As lâminas também foram submetidas a visualização sob luz polarizada para detecção de estruturas birrefringentes que possuam estruturas cristalinas, como amido, drusas e paredes com bastante lignina.

2.4 Determinação Química

2.4.1 Amostragem e secagem do material.

As espécies utilizadas nesta etapa estão marcadas com asterisco (*) na Tabela 1 e foram utilizadas para a determinação de proteínas solúveis, açúcares

solúveis, amido e lipídios totais. Os embriões de cada espécie foram pesados para determinação do peso úmido e em seguida foram macerados com o auxílio de almofariz e pistilo sob adição de nitrogênio líquido. O extrato sólido dessa maceração foi pesado e colocado em estufa de secagem a 50°C, sendo o peso averiguado a cada 24h até atingir a constância e total secagem.

O extrato em pó seco de cada espécie foi separado em alíquotas, sendo 12 repetições de 50 mg cada, em microtubos de 2 mL. Os 12 tubos foram submetidos a extração de lipídios e, em seguida, seis tubos com o precipitado resultante da extração de lipídios foram utilizados para determinação de proteínas e os outros seis, para determinação de açúcares solúveis e amido.

2.4.2 Extração e Determinação de Lipídios

Os lipídios totais foram extraídos utilizando como solvente 1,25 mL de hexano por 12h nas 12 repetições de cada amostra. Os microtubos foram então centrifugados a 3.000xg por 20 minutos e 1 mL do sobrenadante foi transferido a novos microtubos identificados e previamente pesados. Uma reextração do precipitado foi realizada adicionando 1 mL de hexano e deixado em mesa agitadora por 20 minutos, seguida de centrifugação e 1 mL do sobrenadante foi transferido aos mesmos microtubos. Os microtubos com o precipitado e os com o sobrenadante foram deixados abertos em capela de exaustão até a total evaporação do hexano.

A quantidade de lipídios foi determinada pelo método de gravimetria, na qual os microtubos com o sobrenadante foram pesados em uma balança analítica. Os valores da pesagem foram subtraídos pelo valor previamente pesado do microtubo seco e a diferença correspondeu a massa em mg de lipídios (Halmer; Bewley; Thorpe, 1978).

2.4.3 Extração e Determinação de Proteínas Solúveis

Após a secagem total do hexano, seis microtubos com o precipitado foram utilizados para a extração das proteínas solúveis. O solvente utilizado foi 1.25 mL de solução de NaOH a 0.1 M por 20 minutos em mesa agitadora. Os microtubos foram centrifugados a 10,000xg por 30 minutos e 1 mL dos sobrenadantes foram transferidos a novos microtubos etiquetados como série 1. Uma reextração foi utilizada

adicionando 1 mL de NaOH a 0.1 M e 1 mL dos sobrenadantes foram transferidos a outros novos microtubos etiquetados como série 2.

Os microtubos das duas séries foram quantificados por espectrofotometria com o reagente de Bradford (1976). Uma solução de albumina com concentração de 1 mg/mL foi preparada e 10 diluições foram realizadas com as concentrações entre 5 e 50 µg/100µL para a construção da curva padrão. Um volume de 40 µL tanto das amostras, quanto da curva padrão, foram adicionados a 1000 µL da solução de Bradford cada e lidas em um espectrofotômetro a 595 nm. Os valores de absorvância foram anotados, a curva padrão foi plotada em um gráfico de dispersão e o coeficiente foi utilizado para calcular as concentrações das amostras através da Lei de Lambert-Beer.

2.4.4 Extração e Determinação de Açúcares Solúveis

Os outros seis microtubos com o precipitado foram utilizados para a extração dos açúcares (solúveis). O solvente utilizado foi o etanol a 80% a 80°C em estufa por 20 minutos. Em seguida, os microtubos foram centrifugados a 10,000xg por 30 minutos e o sobrenadante foi transferido para novos microtubos etiquetados como série 1. Uma reextração foi realizada adicionando 1 mL de Etanol a 80% e 1 mL dos sobrenadantes foram transferidos a novos outros microtubos etiquetados como série 2.

Os microtubos das duas séries de extrações foram quantificados por espectrofotometria utilizando uma solução de antrona a 1% em H₂SO₄ (McCready *et al.*, 1950; Yemm; Willis, 1954). Uma solução de glicose com concentração de 1 mg/mL foi preparada e 10 diluições foram realizadas com as concentrações entre 5 e 100 µg/mL para a construção da curva padrão. Um volume de 100 µL, tanto das amostras quanto da curva padrão, foi adicionado a 1000 µL da solução de Antrona, colocadas por 10 minutos em banho-maria com água fervente, esfriadas e então lidas em um espectrofotômetro a 620 nm. Os valores de absorvância foram anotados, a curva padrão foi plotada em um gráfico de dispersão e o coeficiente foi utilizado para calcular as concentrações das amostras pela Lei de *Lambert-Beer*.

2.4.5 Extração e Determinação de Amido

Os seis microtubos com precipitados da extração de açúcares solúveis foram deixados para secar e utilizados para a extração de amido. O solvente utilizado foi 1.25 mL de ácido perclórico (PCA) a 30% por 20 minutos em mesa agitadora, seguido de centrifugação a 10,000xg por 30 minutos. Então, 1 mL do sobrenadante foi transferido para novos microtubos e identificados como série 1. Uma reextração foi realizada utilizando 1 mL de PCA 30% e 1mL do sobrenadante foi transferido para outros novos microtubos identificados como série 2.

A quantificação de amido foi semelhante à de açúcares solúveis, utilizando espectrofotometria com o reagente antrona (McCready *et al.*, 1950; Yemm; Willis, 1954). Entretanto, ao final dos cálculos, foi utilizado o fator de correção de 0.9 para amido como recomendado no método original.

2.4.6 Tratamento Estatístico.

As concentrações calculadas para as quantificações foram ajustadas segundo cada particularidade, as séries foram somadas e os valores foram transformados para que fossem representadas pela unidade miligramas de massa de reserva por grama de massa seca (mg/g). Para a normatização do mesmo número de dados, foram escolhidos aleatoriamente seis valores dos resultados dos lipídios para que cada espécie tivesse seis valores de cada reserva.

Com o auxílio do programa Microsoft® Excel os dados foram planilhados e organizados, para poder ser importado para o R Statistical Software v.4.1.1, no qual foram conduzidos todos os testes estatísticos a seguir.

As médias e desvios padrões dos valores absolutos foram calculados para cada espécie e em seguida calculado o Total Extraído, que consiste na soma das médias de proteína solúvel, açúcares solúveis, amido e lipídio. O total extraído foi utilizado como base para calcular o valor relativo das reservas de cada espécie em porcentagem. Os valores relativos foram calculados e escolhidos para as análises a partir de nível de gênero para que fosse analisada a relação composicional em vez de valores absolutos, assim evidenciando as proporções entre as reservas de cada espécie. A normalidade das médias absolutas e médias relativas foram testadas através do teste de Shappiro-Wilk, considerando o nível de significância de 95% ($p < 0.05$).

Em seguida, as amostras foram categorizadas pelo gênero e realizado o cálculo dos valores das médias e desvio padrão. A normalidade e homogeneidade das médias foram calculadas pelo teste de Shappiro-Wilk e teste de Levene, respectivamente.

As variâncias das reservas entre os gêneros foram calculadas utilizando o teste H de Kruskall-Wallis, seguido do Post-Hoc de Dunn com correção de Bonferroni para averiguar quais relações de gêneros apresentavam distribuição heterogênea.

Por fim, a Análise de Componentes Principais (PCA) foi conduzida para determinar a influência das variáveis na distinção das espécies. Um gráfico do tipo *biplot* foi produzido, identificando as espécies, os gêneros e circulando os grupos de embriões, sendo este último adicionado de forma manual.

2.5 Inferências filogenéticas

As análises dos caracteres do embrião na filogenia foram realizadas a partir da construção de uma matriz de dados, análises de agrupamento e reconstrução do estado ancestral dos caracteres na árvore filogenética de Myrteae (Vasconcelos *et al.*, 2017).

2.5.1 Matriz de dados.

Uma extensiva busca na bibliografia de trabalhos e autores especializados foi realizado para o levantamento das características morfológicas e de reserva dos embriões das espécies de Myrteae. As informações encontradas para diferentes espécies foram compiladas sob o seu gênero, levando em consideração os caracteres mais representativos nos casos de divergências nas informações, que quando muito duvidosas foram deixadas com “NA” – *Not available*. Os dados foram inseridos em uma matriz com as variáveis categóricas não ordenadas, onde se optou por deixar apenas a possibilidade de um único estado de caractere a ser inserido. A matriz foi montada no DELTA EDITOR (Dallwitz, 1980) e exportado no formato *Nexus*, mas também foi gerada uma descrição de cada gênero a partir da compilação.

2.5.2 Análises estatísticas.

Para explorar as relações entre as variáveis e os táxons, e observar como esses táxons se agrupam, empregaram-se duas técnicas de análise, utilizando pacotes do R Statistical Software v.4.1.1. Testes prévios foram realizados para observar o comportamento do conjunto de dados, e, a partir disso, algumas variáveis com quantidades elevadas de dados faltantes ou não disponíveis (NA) foram retiradas da matriz desta etapa, pois os gêneros com mais informações disponíveis, os quais são os aqui estudados, formavam um agrupamento dividido de todo o resto.

A distância de Gower (Gower, 1971) foi escolhida por sua capacidade de calcular a similaridade entre grupos usando múltiplas variáveis categóricas e contínuas, além de minimizar o impacto de dados não disponíveis (NA), facilitando assim a comparação entre diferentes táxons. A partir da matriz de distância gerada, construiu-se um gráfico de agrupamento para examinar quais gêneros compartilham grupos de caracteres do embrião semelhantes. O nível de corte dos clusters foi definido no valor de três (3).

Subsequentemente, a Análise de Correspondência Múltipla (MCA) foi aplicada para explorar e interpretar as relações entre os dados categóricos através da redução da dimensionalidade, identificando as variáveis que mais contribuíram para a variação observada (Johnson; Wichern, 2007). Os resultados da MCA foram visualizados em um gráfico bidimensional, representando as primeiras duas dimensões (DIM1 e DIM2), permitindo a análise dos padrões de agrupamento entre os táxons.

2.5.3 Reconstrução dos estados ancestrais de caracteres

Para investigar a evolução dos caracteres dos embriões, foi utilizada filogenia mais recente específica para a subtribo Myrteae gerada por Vasconcelos *et al.* (2017), na qual foi utilizada a matriz concatenada de genes nucleares e plastidiais disponível no material suplementar. A árvore filogenética foi montada no portal CIPRES seguindo as mesmas diretrizes dos autores, utilizando o RAxML para inferência por máxima verossimilhança, na qual apresentou a mesma topologia e valores semelhantes de comprimento de ramo e *bootstrap* (Stamatakis, 2014).

A árvore filogenética (*BestTree*) e a matriz de caracteres foram importadas para o software Mesquite versão 3.81 (Maddison; Maddison, 2023). Considerando que a matriz da árvore filogenética possui espécies em seus terminais, os dados

correspondentes aos seus gêneros da matriz de caracteres foram copiados para todas as espécies de um mesmo gênero. Em seguida foi realizada a reconstrução ancestral dos caracteres pelo método da parcimônia, visando inferir estados ancestrais, com menor número de passos, em pontos de ramificação chave, fornecendo insights sobre os padrões e os processos evolutivos subsequentes.

A partir do agrupamento de similaridade e da MCA, foram estabelecidos quatro (4) grupos de tipos embrionários para os gêneros, enquanto *Algrizea*, *Legrandia* Kausel, *Myrtastrum* Burret e *Syzygium* Gaertn. apareceram como pontos intermediários. Assim, duas reconstruções foram performadas no Mesquite com análise de parcimônia dos tipos embrionários por similaridade estatística de caracteres e pelos tipos embrionários *sensu* Berg com atualizações *sensu* Lucas.

3 RESULTADOS

Apresentamos a seguir os resultados oriundos das análises morfoanatômicas, testes histoquímicos, determinação química das reservas das espécies de Myrtaceae estudadas e das análises de inferência filogenética. As espécies do gênero *Syzygium* foram utilizadas como *outgroup*, para comparação dos caracteres que foram selecionados e descritos.

3.1 Materiais Examinados

Ao todo, 27 espécies de Myrtaceae, representando oito gêneros, foram utilizadas nas análises morfoanatômicas e testes histoquímicos. Destas, apenas 19 espécies, representando sete gêneros, foram também submetidas aos testes para determinação química das reservas devido a escassez de material. A lista de espécies, bem como voucher respectivos estão sumarizadas na Tabela 1.

Tabela 1 – Lista das espécies, origem e nomes populares das espécies utilizadas.

Gênero/Seção/Espécie	Voucher/Origem	Nome popular
Campomanesia		
<i>Campomanesia macrobracteolata</i> Landrum	<i>Ex situ</i> / Sitio E-jardim	Guabiroba-de-saia
* <i>Campomanesia laurifolia</i> Gardner	<i>Ex situ</i> / Sitio E-jardim	Guabiroba amarela deliciosa.
<i>Campomanesia</i> sp.	<i>Ex situ</i> / Sitio E-jardim	“Superguabiroba gigante”
Eugenia		
<i>Eugenia</i> sect. <i>Eugenia</i>		
* <i>Eugenia uniflora</i> L.	<i>Ex situ</i> / Campus UFC	Pitanga

Eugenia sect. Phyllocalyx		
* <i>Eugenia luschnathiana</i> (O.Berg) Klotzsch ex B.D.Jacks.	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	Pitomba-da-baía
* <i>Eugenia selloi</i> B.D.Jacks.	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	Pitangatuba
Eugenia sect. Pilotheicum		
* <i>Eugenia pyriformis</i> Cambess.	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	Uvaia
Eugenia sect. Racemosae		
<i>Eugenia candolleana</i> DC.	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	Ameixa da mata ou cereja de joinville
* <i>Eugenia copacabanensis</i> Kiaersk.	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	Princesinha de Copacabana
Eugenia sect. Speciosae		
* <i>Eugenia speciosa</i> Cambess.	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	Laranjinha do mato
Eugenia sect. Umbellatae		
* <i>Eugenia azeda</i> Sobral	<i>Ex situ</i> / NUROF-UFC	Pitanga-feijoa
<i>Eugenia hyemalis</i> Cambess.	<i>Ex situ</i> / Campus UFC	-
* <i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	<i>Ex situ</i> / Campus UFC	Fruta de perdiz
Myrcia		
Myrcia sect. Myrcia		
* <i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	<i>Ex situ</i> / Campus UFC	-
Myrcia sect. Tomentosae		
* <i>Myrcia selloi</i> (Spreng.) N.Silveira	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	-
Myrciaria		
* <i>Myrciaria dubia</i> (Kunth) McVaugh	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	-
* <i>Myrciaria guaqueia</i> (Kiaersk.) Mattos & D.Legrand	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	-
Pimenta		
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> var. <i>pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	<i>Ex situ</i> / Cunha/SP	Craveiro
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> var. <i>hoehnei</i> (Burret) Landrum	<i>Ex situ</i> / Cunha/SP	-
Plinia		
* <i>Plinia edulis</i> (Vell.) Sobral	<i>Ex situ</i> / Cunha/SP	-
<i>Plinia phitrantha</i> (Kiaersk.) Sobral	<i>Ex situ</i> / Sítio E-jardim	-
<i>Plinia</i> sp.	<i>Ex situ</i> / Cultivo pessoal	Jaboticaba
Psidium		
* <i>Psidium guajava</i> L.	<i>Ex situ</i> / Campus UFC	Goiaba
* <i>Psidium cattleyanum</i> Sabine	<i>Ex situ</i> / Cultivo Prof. Itayguara	Araçá-amarelo
* <i>Psidium rhombeum</i> O. Berg	<i>Ex situ</i> / Campus UFC	-
<i>Psidium</i> sp.	<i>Ex situ</i> / Campus UFC	-
Syzygium		
* <i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels	<i>Ex situ</i> / Bl. Física - UFC	Jambolão
* <i>Syzygium malaccense</i> (L.) Merr. & L.M.Perry	<i>Ex situ</i> / Bl. Física - UFC	Jambo vermelho

Fonte: Elaborada pelo autor. As espécies com um asterisco (*) foram utilizadas também para as análises de determinação química. Sítio E-Jardim: coleção de plantas vivas Sítio E-jardim/ Rio de Janeiro/RJ; NUROF-UFC: Núcleo de Ofiologia da Universidade Federal do Ceará; Cunha/SP: sítio Adriano Maruyama; Campus UFC: Matinha do Campus da Universidade Federal do Ceará; Cultivo Prof. Itayguara: espécie cultivada no interior da residência do Prof. Itayguara Ribeiro; Bloco Física – UFC: Jardim do Departamento de Física da Universidade Federal do Ceará; Cultivo Pessoal: Jardim pessoal

3.2 Descrição morfoanatômica dos embriões

Aqui são apresentadas as descrições morfoanatômicas, incluindo os testes histoquímicos dos gêneros de Myrtaceae amostrados. Cada espécie foi analisada

separadamente, sendo a descrição por gênero oriunda apenas das características observadas das plantas estudadas.

A divisão e as nomenclaturas a seguir foram adotadas ao longo deste trabalho, visando padronizar e facilitar o entendimento e a análise comparativa dos órgãos e tecidos com a mesma origem ontogenética. Portanto, segue a nomenclatura utilizada e, quando pertinente, os sinônimos e motivos da escolha.

Os embriões foram divididos em **Cotilédones** e **Eixo embrionário**:

Cotilédones: Os cotilédones correspondem aos primeiros prolongamentos surgidos durante a fase de torpedo do desenvolvimento embrionário que se desenvolvem em folhas embrionárias modificadas para o armazenamento de reservas na semente madura. A camada de revestimento celular nos cotilédones será denominada **epiderme cotiledonar**, termo que preferimos diante de protoderme, pois em muitos cotilédones já existe diferenciação de estruturas como estômatos. As camadas de células derivadas do meristema fundamental denominamos **mesofilo cotiledonar**, pelo mesmo motivo anterior de diferenciação estrutural e o cotilédone assumir uma morfologia semelhante à das folhas típicas, preferimos o termo no lugar do meristema fundamental ou parênquima fundamental. Os vasos formados a partir do procâmbio que irradiam pelos cotilédones denominamos de **feixes vasculares** por apresentarem uma organização já típica semelhante à folha.

O **Eixo embrionário** foi o termo preferido frente a hipocótilo, eixo hipocótilo-radicular ou radícula, por ser o termo mais amplo para denominar as três regiões: **1. Ápice caulinar** que são os órgãos e tecidos formados acima da inserção dos cotilédones e inclui o **meristema apical caulinar** e a **plúmula** que é o termo preferível quando os primórdios foliares já são distinguíveis. **2. Hipocótilo** é, muitas vezes, utilizado como sinônimo de eixo embrionário, porém nos referimos a ele como a região entre os meristemas apicais. **3. Ápice radicular** ou **radícula** que se refere a região do **meristema apical radicular** e de alongamento, e a **coifa**. O termo **radícula** é preferível quando o ápice radicular já está em um estágio morfologicamente distinto do hipocótilo e em prolongamento. O termo **região equivalente** pode ser utilizado para indicar que naquele seccionamento em específico não foram visualizadas estruturas e morfologia suficientes para determinar com plena certeza que é o eixo embrionário, pois ainda pode estar indiferenciado, mas também pode indicar que a seção observada não foi inteiramente no meio da região e, portanto, se referir a uma região que ocupa a mesma posição de uma seção seriada próxima.

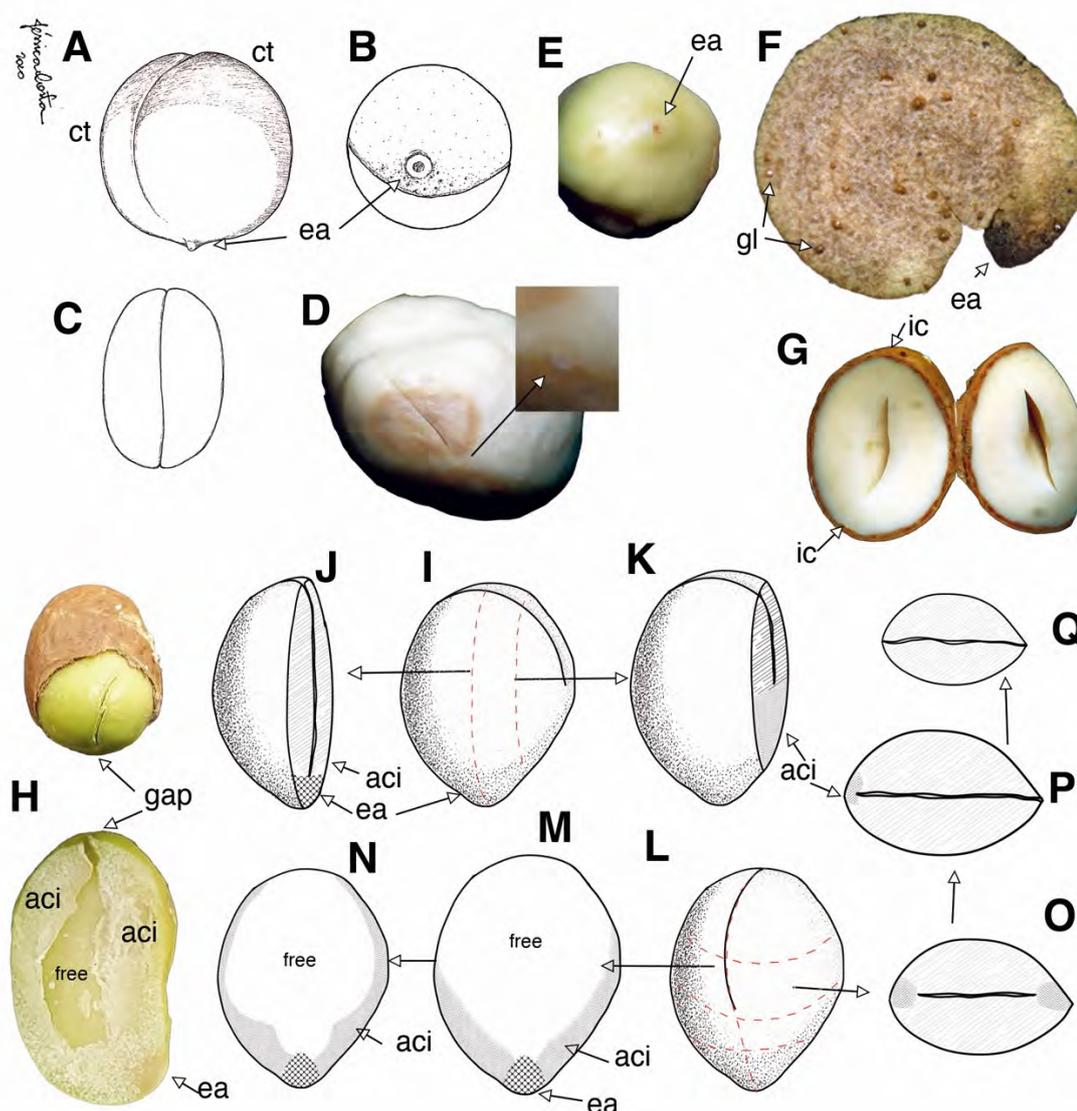
A **epiderme hipocotilar** é o tecido de revestimento do eixo embrionário, preferível ao nome rizoderme. O **cilindro central** corresponde a organização composta pelo: **cilindro vascular**, formado por tecidos derivados do procâmbio e, quando presente, pela **medula**, formada por tecido parenquimático derivado do meristema fundamental que pode ocupar a meio do cilindro central. A região parenquimática entre a epiderme hipocotilar e o cilindro central denominamos de **córtex**.

Os tecidos próximos aos meristemas apicais seguem os nomes dos tecidos meristemáticos: **Protoderme**, **procâmbio** e **meristema fundamental**. Feixes vasculares que convergem em um meristema denominamos **cordões procambiais**. A **coifa** quando indiferenciada, mas com sua localização determinada pode ser referida como **primórdio da coifa**.

3.2.1 Gêneros eugenioides

Eugenia L.

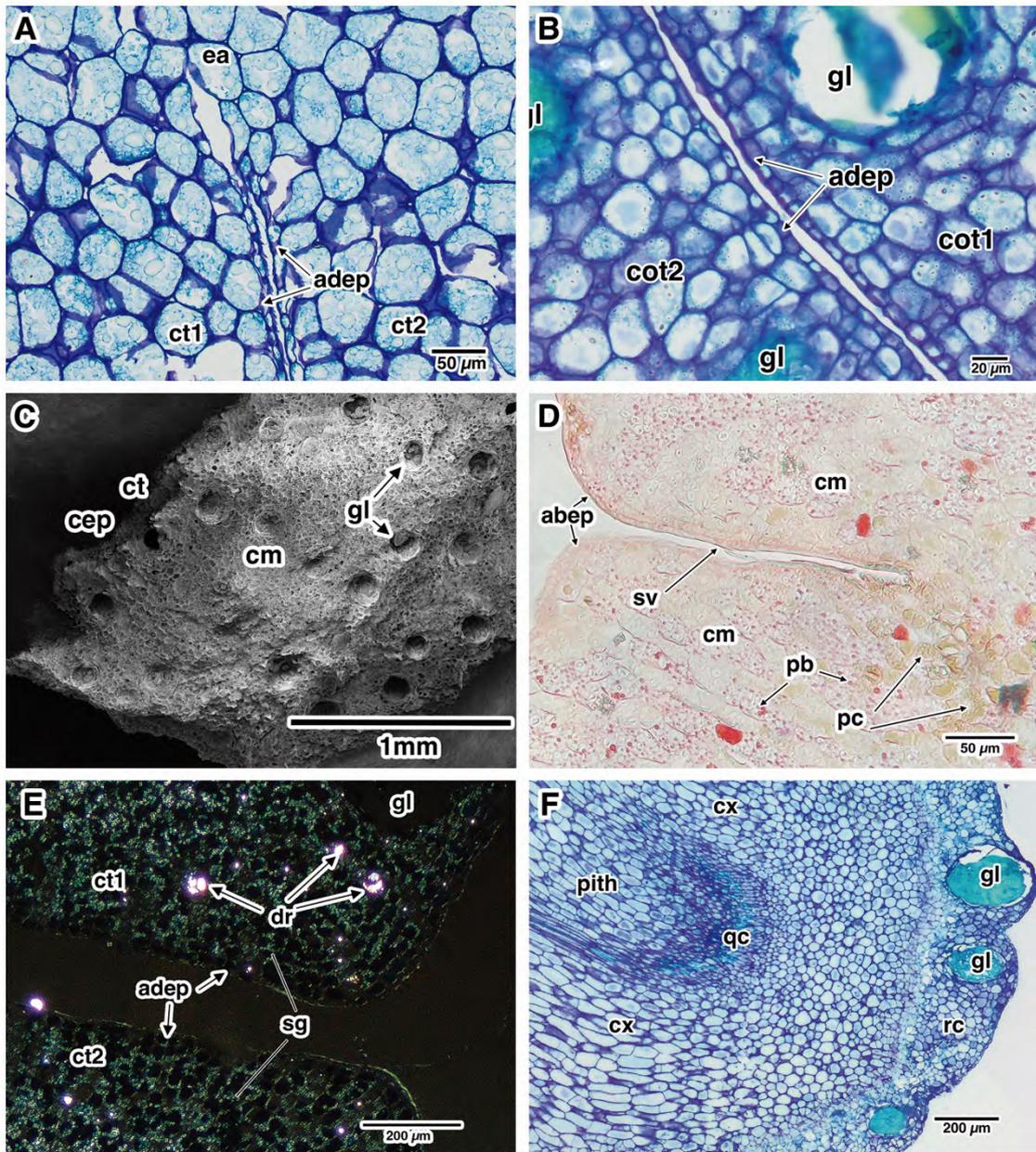
Morfoanatomia do Embrião de *Eugenia*: Formato globoide, ovoide a elipsoide, em que quase todo o embrião é formado pelos dois cotilédones, ocupando quase todo o espaço dentro dos tegumentos. Uma parte menor na região anterior aos ápices dos cotilédones, geralmente indiferenciada, representa o eixo embrionário (Figura 1A, 1B e 1C). O eixo embrionário parece ser uma região morfológicamente indiferenciada em que os cotilédones carnosos estão inseridos nas suas bases sem a presença de nenhum tipo de tecido conector dando um aspecto de fusionados ou pseudomonocotiledonar (Figura 1D, 1E e 1F). Além disso, a divisão morfológica do eixo entre o hipocótilo e radícula é mínima devido ao baixo grau de diferenciação anatômica dessas regiões. Devido a uma difícil separação entre o eixo embrionário e os cotilédones, é comum ser relatada uma “*sincotiledonia*”, ou fusão entre os cotilédones, nestes embriões. Entretanto, dependendo da localização, essa região pode ser referente ao eixo embrionário verdadeiro, mas que costuma estar restrita a uma região muito pequena servindo como base para o crescimento dos cotilédones. Quando os embriões foram cortados longitudinalmente, passando exatamente no meio do ápice radicular e perpendicular às faces adaxiais dos cotilédones, foi possível observar em todos os embriões analisados a separação pela epiderme adaxial dos

Figura 1. Embriões de *Eugenia*

Fonte: elaborada pelo autor. **1A-C** – Ilustrações de *E. speciosa*; **1D** – *E. azeda*; **1E** e **1G** – *E. speciosa*; **1F** – *E. hyemalis*; **1H** – *E. puniceifolia*; **1I-Q** – Ilustrações de *E. puniceifolia* — **1A** aspecto geral do embrião de *Eugenia* em vista lateral, mostrando a proporção entre o tamanho do cotilédone e do eixo embrionário; **1B** e **1E** eixo embrionário levemente destacado; **1C** vista superior do embrião mostrando a separação entre os cotilédones. **1D** embrião com separação total de cotilédones até perto da região do eixo embrionário que tem aspecto mamiforme. **1F** secção de embrião de eugenia mostrando as cavidades secretoras espalhadas no mesofilo cotiledonar; **1G** embrião seccionado transversalmente mostrando a fenda ou espaço intercotiledonar entre os cotilédones, porém é possível perceber que nas bordas ainda existe separação completa; **1H** separação mecânica do embrião com a fenda entre os cotilédones parcial. A separação mostra regiões de interface eixo-cotilédone parcialmente fusionadas e áreas totalmente separadas com o espaço intercotiledonar ao meio (*free*) que segue até próximo ao eixo embrionário; **1I** embrião inteiro mostrando cortes longitudinais e perpendicular ao eixo dos cotilédones; **1K** corte longitudinal no embrião no atravessando o eixo mostrando a região do eixo e as regiões parcialmente fusionadas; **1K** corte longitudinal em região mais tangencial mostrando que a separação dos cotilédones diminuir a medida que se aproxima das bordas. **1L** embrião inteiro mostrando os cortes das próximas figuras. **1M-N** cortes longitudinais entre os cotilédones mostrando como as áreas fusionadas podem variar até na mesma espécie, enquanto o centro permanece livre. **1O-Q** cortes transversais do embrião destacando que dependendo da altura do corte pode parecer que são fusionados nas bordas ou não, e que as bordas fusionadas podem ser assimétricas em cada lado — **ea** – eixo embrionário; **aci** – interface de transição eixo-cotilédone; **gap** – espaço intercotiledonar; **gl** – cavidade secretora.

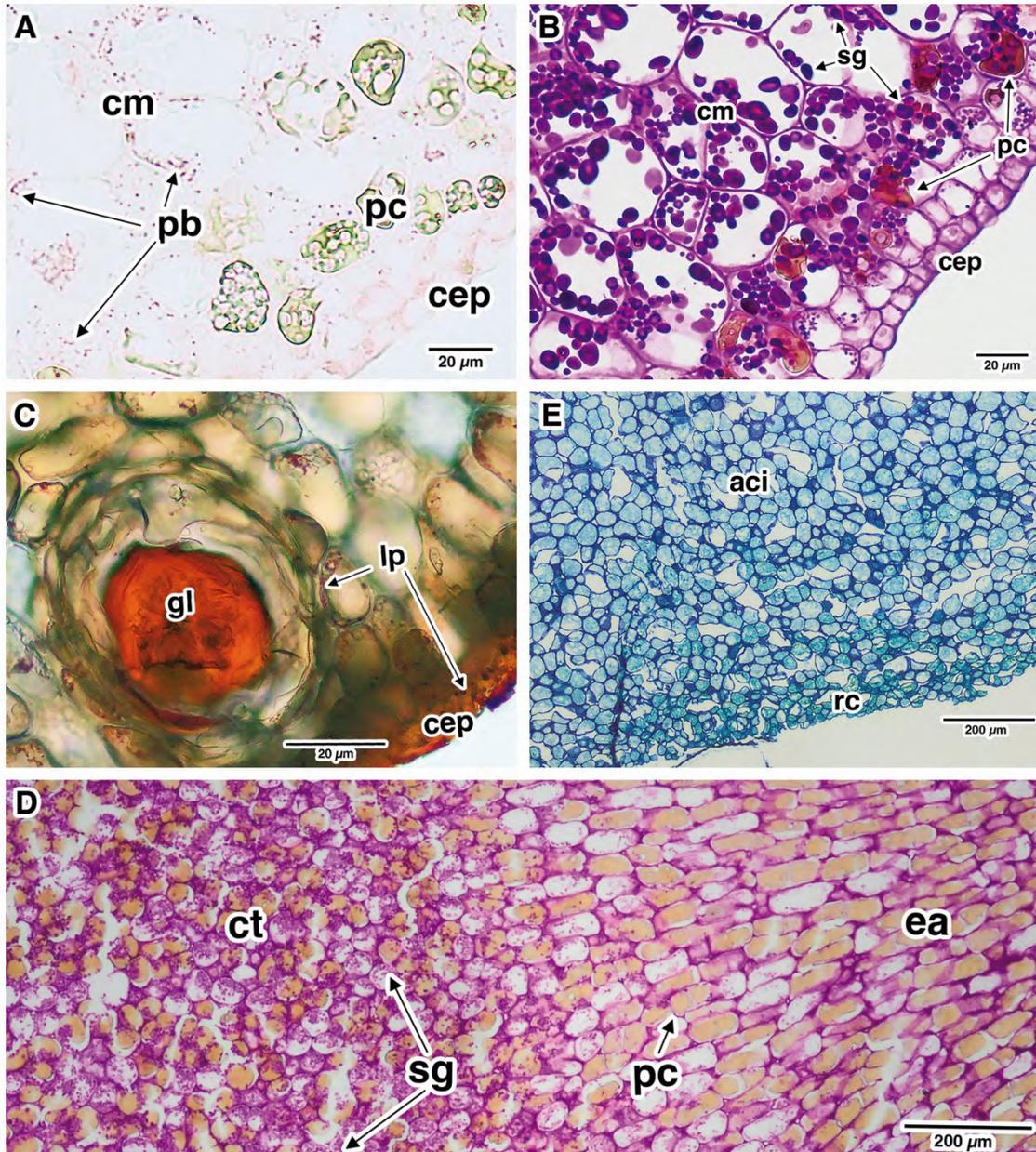
cotilédones da ponta do cotilédone até a inserção no eixo na extrema região oposta, e em apenas de 1/10 da região mais basal não há separação dos tecidos (o verdadeiro eixo) (Figuras 1G e 1H). Entretanto quando realizamos o corte longitudinal em zonas mais tangenciais, a região sem separação vai aumentando à medida que ocorre a transição do eixo para os cotilédones (Figuras 1I, 1J, 1K e 1L). Ao realizar uma separação longitudinal do embrião, mas agora paralelamente entre as faces abaxiais, a região sem fusão representa na base um aspecto em V arqueado, em que o vale é a região do eixo e as encostas são interfaces de transição entre o hipocótilo e os cotilédones e estas sim poderiam ser consideradas regiões de fusão (Figuras 1L, 1M, 1N). Em resumo, a separação dos cotilédones apresenta um padrão centrífugo, onde em um corte transversal na base do embrião apresenta uma separação mínima entre eles, restrita a região mediana onde logo abaixo estaria o eixo embrionário. Contudo, à medida que deslocamos os cortes em direção ao ápice dos cotilédones, essa separação gradualmente aumenta, tornando-se mais pronunciada até atingir a borda e separação total entre os cotilédones (Figuras 1L, 1O, 1P e 1Q). Em todos os embriões observados, sempre houve algum grau de separação dos cotilédones, sendo a região fusionada quase sempre restrita as bordas das regiões mais basais.

Morfoanatomia dos Cotilédones de *Eugenia*: Os cotilédones são grandes, crassos, em geral simétricos, podendo ocorrer leve assimetria de tamanho e espessura entre eles, normalmente formato plano convexo com revestimento de aspecto frequentemente liso ou áspero na face abaxial. Podem ser amarelados, brancos ou clorofilados. Os cotilédones são geralmente separados em toda sua extensão por uma camada de epiderme cotiledonar até um pouco antes da região que seria correspondente ao meristema apical (Figura 1H e 1J). Embora, a olho nu, alguns embriões possam parecer possuir cotilédones completamente fusionados (sincotilédones), em lupa ou microscópio óptico é possível ver a separação entre eles pelo menos em alguma região superficialmente (Figura 1H). Portanto, cada cotilédone pode ser definido como plano-convexo em que as faces adaxiais planas estão voltadas uma para a outra, fornecendo o aspecto globoide completo do embrião, mas que em alguns embriões uma fusão da interface hipocótilo-cotilédone pode existir nas bordas. Essa interface de transição da região não é anatomicamente distinguível facilmente, pois a transição entre o hipocótilo e o cotilédone é muito sutil e gradual, em alguns casos é perceptível apenas a diminuição de reservas à medida que chegam ao hipocótilo (Figura 1K, 1M, 1N, 3D, 4D e 4E). **Epiderme cotiledonar:** Células

Figura 2. Embriões de *Eugenia*

Fonte: elaborada pelo autor. **2A, 2C e 2E** – *E. speciosa*; **2B e 2F** – *E. candolleana*; **2D** – *E. hyemalis* — **2A** secção longitudinal na região final na transição entre os cotilédones e o eixo embrionário. AT; **2B** secção longitudinal da região mediana entre cotilédones. AT; **2C** embrião com parte da superfície retirada expondo o mesofilo cotiledonar e as cavidades secretoras. Visualização em MEV; **2D** secção longitudinal do cotilédone mostrando ducto secretor na face abaxial. XP; **2E** secção longitudinal do ápice dos cotilédones sob luz polarizada; **2F** secção longitudinal do eixo embrionário e início da protusão da radícula. AT — **abep** – epiderme abaxial; **adept** – epiderme adaxial; **cep** – epiderme cotiledonar; **cm** – mesofilo cotiledonar; **ct, ct1 e ct2** – cotilédones; **cx** – córtex; **dr** – drusa; **ea** – eixo embrionário; **gl** – cavidade secretora; **pb** – grânulos proteicos; **pc** – compostos polifenólicos; **pith** – medula; **qc** – centro quiescente; **rc** – coifa; **sg** – grãos de amido; **sv** – ducto secretor.

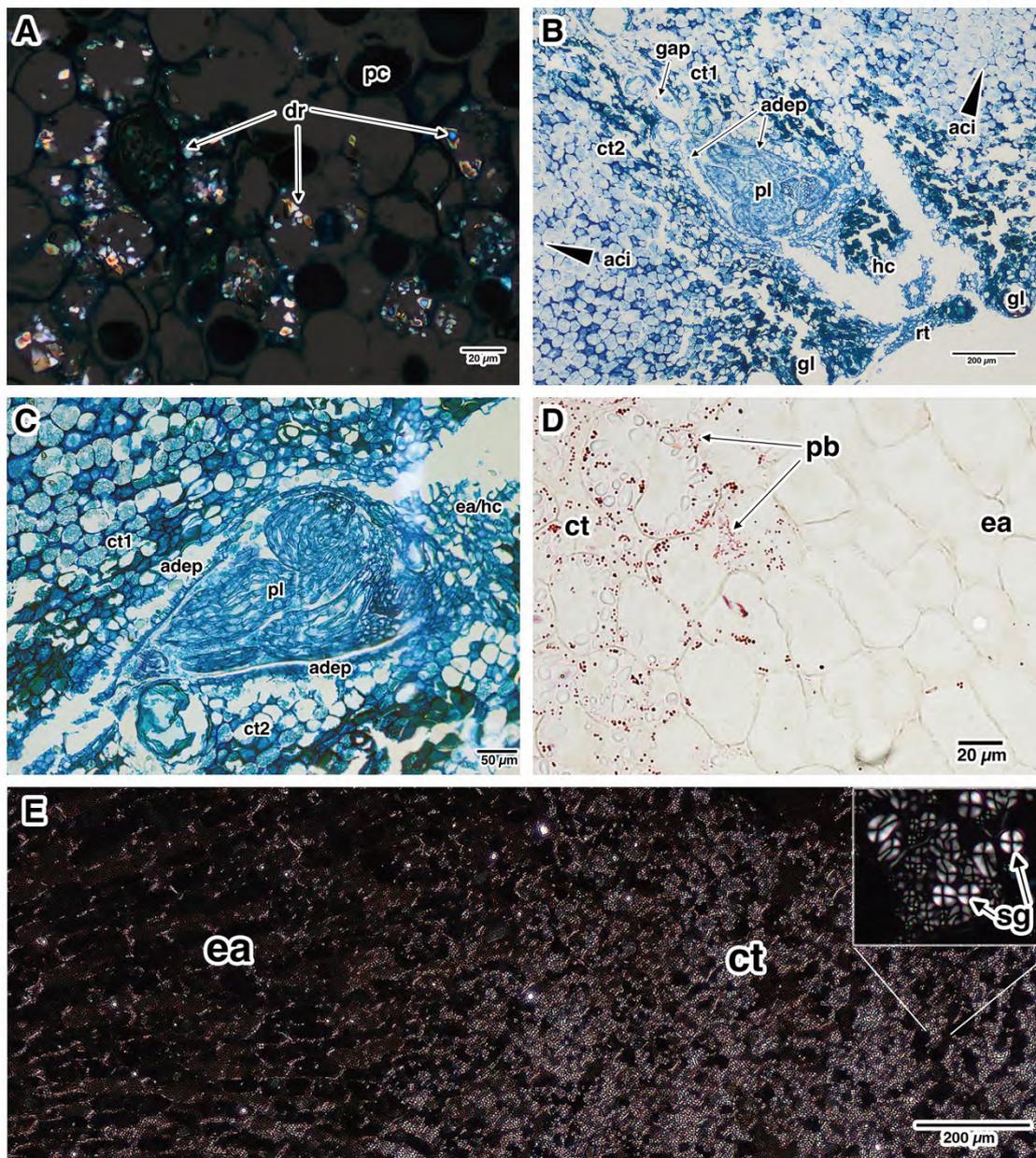
poliédricas cuboides ou retangulares, ou mesmo trapezoidais, unisseriadas, justapostas, com diâmetro médio de 8.5 μm e paredes celulares delgadas (Figura 2A e 2B). Não foram observadas drusas ou estruturas secretoras na epiderme. **Mesofilo cotiledonar:** Células parenquimáticas ovaladas a poliédricas, frequentemente isodiamétricas, com pouco espaço intercelular, diâmetro médio de 53 μm (Figura 2A). As paredes celulares são delgadas e o citoplasma possui um grande vacúolo ocupado quase sua totalidade. Cavidades secretoras foram observadas em todas as espécies estudadas, exceto em *Eugenia selloi* B.D.Jacks., sendo frequentemente subepidérmicas, mas podendo ocorrer em diferentes profundidades como em *Eugenia candolleana* DC. e *E. speciosa* (Figura 2B e 2C). Em *Eugenia hyemalis* Cambess. foi observada a presença de dutos secretores juntamente às cavidades secretoras, sendo que esses são alongados e se estendem até uma saída na epiderme (Figuras 2D). A quantidade de cavidades secretoras varia com a espécie, sendo mais comum cavidades na porção basal da face adaxial e na porção apical na face abaxial. Células ricas em conteúdo de natureza fenólica foram observadas em *Eugenia copacabanensis* Kiaersk, *Eugenia pyriformis* Cambess. e *E. speciosa* (Figura 3E, 4B e 4C). Drusas foram observadas nas células do mesofilo cotiledonar em *E. copacabanensis*, *E. hyemalis*, *Eugenia luschnathiana* (O.Berg) Klotzsch ex B.D.Jacks., *E. pyriformis* e *E. speciosa* (Figura 2E e 4A). **Feixes vasculares:** Os feixes vasculares estão numerosamente espalhados e ramificados em direção às extremidades superiores dos cotilédones a partir dos cordões procambiais, os quais surgem na região equivalente ao eixo embrionário (Figura 2F). Elementos de vasos já diferenciados em anelares, espiralados e escalariformes foram observados em diferentes espécies. **Reservas de proteínas nos cotilédones:** O citoplasma das células da epiderme foi corado em vermelho pelo XP, mas nenhum grânulo de proteína foi observado. Entretanto, as células do mesofilo cotiledonar possuem grânulos esféricos e menores que 1 μm indicando reservas de proteína (Figura 3A). Esses grânulos proteicos estão espalhados e em pouca quantidade em quase todas as células. Em *E. candolleana* não foram observadas reservas proteicas nas camadas de células subepidérmicas, somente no interior do mesofilo. **Reservas de carboidratos nos cotilédones:** Grãos de amido, evidenciados pela reação de PAS e confirmados por Luz Polarizada, foram observadas em células da epiderme adaxial (interna) em *Eugenia azeda* Sobral, *E. hyemalis* e *E. pyriformis*. Em todas as células

Figura 3. Embriões de *Eugenia*

Fonte: elaborada pelo autor. **3A-B** – *E. selloi*; **3C-D** – *E. speciosa*; **3E** – *E. azeda* — **3A** secção transversal do cotilédone evidenciando grãos proteicos. XP; **3B** secção transversal de cotilédone, corada por PAS; **3C** seção transversal de cotilédone evidenciando corpos lipídicos e uma cavidade secretora com conteúdo lipofílico. Sudan IV; **3E**. secção transversal na região de interface eixo-cotilédone e início primórdio da coifa. AT; **3F** secção longitudinal na região de transição entre cotilédone e eixo embrionário evidenciando o gradiente de armazenamento de amido. PAS — **aci** – interface de transição eixo-cotilédone; **cep** – epiderme cotiledonar; **cm** – mesofilo cotiledonar; **ct** – cotilédones; **ea** – eixo embrionário; **gl** – cavidade secretora; **lb** – corpos lipídicos; **pb** – grânulos proteicos; **pc** – compostos polifenólicos; **rc** – coifa; **sg** – grãos de amido.

parenquimáticas do mesofilo cotiledonar foram encontrados abundantes grãos de amido esféricos a ovalados de tamanhos entre 2 μm e 12.3 μm , mesmo em células com conteúdo fenólico (Figura 3B). **Reservas de lipídios nos cotilédones:** Gotículas de óleo de tamanho reduzido e distribuídos de forma escassas foram observadas em poucas células do parênquima. Quantidades significativas de lipídios foram evidenciadas apenas no lúmen das cavidades secretoras (Figura 3C).

Morfoanatomia do eixo embrionário de *Eugenia*: O eixo embrionário é limitado a uma pequena região contígua e confluenta ao final da base dos cotilédones consistindo em uma massa de células parenquimáticas frequentemente indiferenciadas. Anatomicamente é possível diferenciar essa região pela disposição dos cordões procambiais que tem origem em uma região comum e crescem em direções separadas para os cotilédones. Também é possível diferenciar a região pela heterogenia nas reservas em relação aos cotilédones tanto em quantidade, quanto em tamanho, além de às vezes a morfologia das células serem mais alongadas ou menores que as dos cotilédones. Em algumas espécies foi possível observar um primórdio da radícula abaulada ou puntiforme, pouco conspicua surgindo da massa do eixo embrionário, e dependendo do estágio pode ficar mais aparente (Figura 1D e 1E). A plúmula observada é muito pequena com os primórdios foliares e presença de catafilos pouco diferenciados (Figura 4B e 4C). Dificilmente a plúmula pode ser vista, pois isto depende de o corte ser longitudinal na sua região exata de um embrião muito espesso, grande com pouca diferenciação morfológica. **Epiderme hipocotilar:** Apresenta características semelhantes à dos cotilédones com uma transição contínua e indiferenciável morfológicamente. **Córtex:** Embora, esteja indiferenciado pela continuidade com o mesofilo cotiledonar, é possível distinguir a possível região pelo início do alongamento celular e pela direção dos cordões procambiais em *E. candolleana*, *E. copacabanensis*, *E. speciosa* e *Eugenia uniflora* L. (Figura 2F e 3D). Cavidades secretoras nessa região foram observadas em posição subepidérmica em *E. candolleana*, *E. copacabanensis*, *E. speciosa* e *E. uniflora*. Células ricas em compostos de natureza fenólica, evidenciadas em verde pelo AT, foram observadas em *E. copacabanensis*, *E. speciosa* e *E. uniflora*. Drusas foram evidenciadas sob Luz polarizada em *E. copacabanensis* ao redor da coifa e eixo e em *E. candolleana*, *E. speciosa* e *E. uniflora* na região equivalente ao eixo embrionário (Figura 2E). **Cilindro central:** Não foi possível observar uma clara delimitação do cilindro vascular e o córtex,

Figura 4. Embrões de *Eugenia*

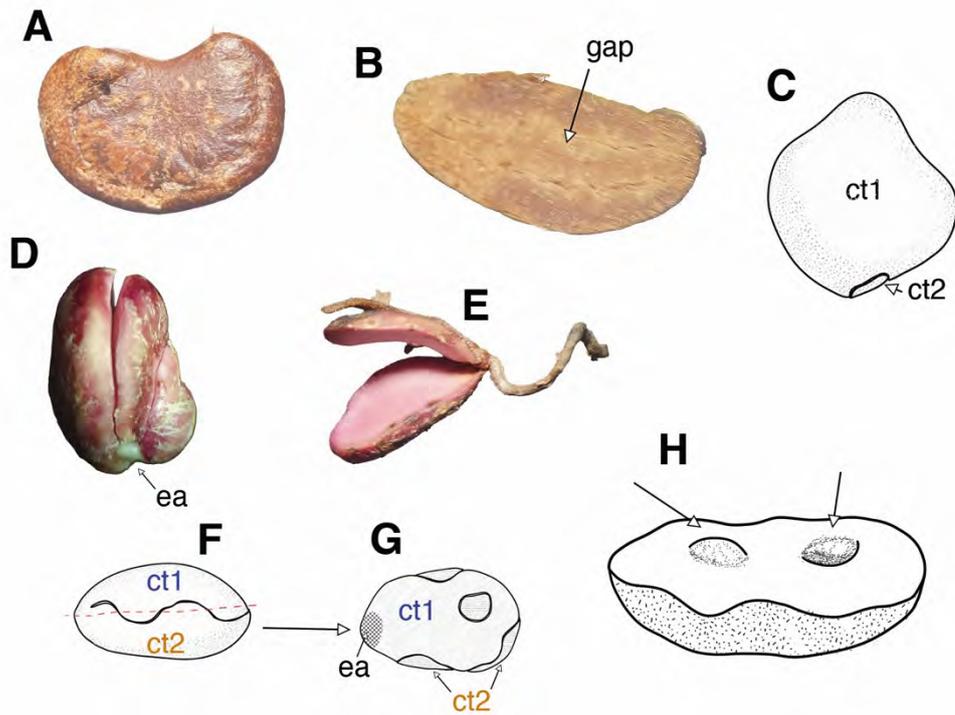
Fonte: elaborada pelo autor.

4A – *E. copacabanensis*; **4B-C** – *E. uniflora*; **4D** *E. candolleana*; **4E** – *E. speciosa* — **4A** seção longitudinal ao redor do eixo embrionário evidenciando acúmulo de drusas sob luz polarizada; **4B** seção longitudinal no eixo embrionário, plúmula e cotilédones na porção basal do embrião. AT; **4C** seção longitudinal do eixo embrionário e plúmula entre os cotilédones. AT; **4D** seção longitudinal na região de transição entre os cotilédones e o eixo embrionário evidenciando o gradiente de armazenamento de corpos proteicos. XP; **4E** seção longitudinal na região de transição entre os cotilédones e o eixo embrionário sob luz polarizada, evidenciando o gradiente de reservas de amido e detalhe dos grãos de amido com padrões em cruz de malta. — **aci** – interface de transição eixo-cotilédone; **adep** – epiderme adaxial; **ct**, **ct1** e **ct2** – cotilédones; **dr** – drusa; **ea** – eixo embrionário; **gap** – espaço intercotiledonar; **gl** – cavidade secretora; **hc** – hipocótilo; **pb** – grânulos proteicos; **pl** – plúmula; **pc** – compostos polifenólicos; **rt** – ápice radicular; **sg** – grãos de amido.

apenas os cordões procambiais podem ser distinguidos crescendo em direção aos cotilédones (Figura 2F). **Meristemas e ápices:** O meristema apical caulinar foi observado apenas em *E. uniflora*, entre os cotilédones na posição basal bem próxima à região equivalente ao meristema radicular (Figura 4B). O ápice caulinar possui uma plúmula na qual já foi possível observar os primórdios foliares em crescimento e estruturas laminares delgadas coradas por AT, extremidades afiladas que podem ser catáfilos (Figura 4C). O meristema radicular, no geral, é indiferenciado, embora seja possível observar o que parece ser os primórdios da coifa em *E. azeda*, *E. copacabanensis*, *E. speciosa* e *E. uniflora* (Figura 3E). Os primórdios da coifa se caracterizaram nestas espécies pelas células com paredes sinuosas e irregulares com bastante espaço intercelular com conteúdo rico em compostos de natureza fenólica. Foram observadas também grãos magentas por PAS em *E. uniflora*, indicando a possível região que formará a columela. Cavidades secretoras nessa região foram observadas apenas em *E. azeda*, *E. candolleana* e *E. uniflora* (Figura 2F e 4B). **Reservas de proteínas no eixo:** A região equivalente ao eixo possui pequenos grânulos evidenciados em vermelho pelo XP que correspondem a grânulos de reservas proteicas, observado em *E. candolleana*, *E. copacabanensis*, *E. luschnathiana* e *E. speciosa*. A quantidade desses grânulos diminui à medida que se aproxima da região equivalente ao ápice radícula (Figura 4D). **Reservas de carboidratos no eixo:** Os grãos de amido, diminuem drasticamente em número e tamanho em comparação ao mesofilo cotiledonar, sendo possível perceber um gradiente tanto na coloração por PAS quanto pela Luz polarizada, indicando que a região do eixo armazena pouco ou nenhum amido (Figura 3D e 4E). **Reserva de lipídios no eixo:** Não foi possível observar a região do eixo embrionário no teste de Sudan IV.

Myrciaria O. Berg

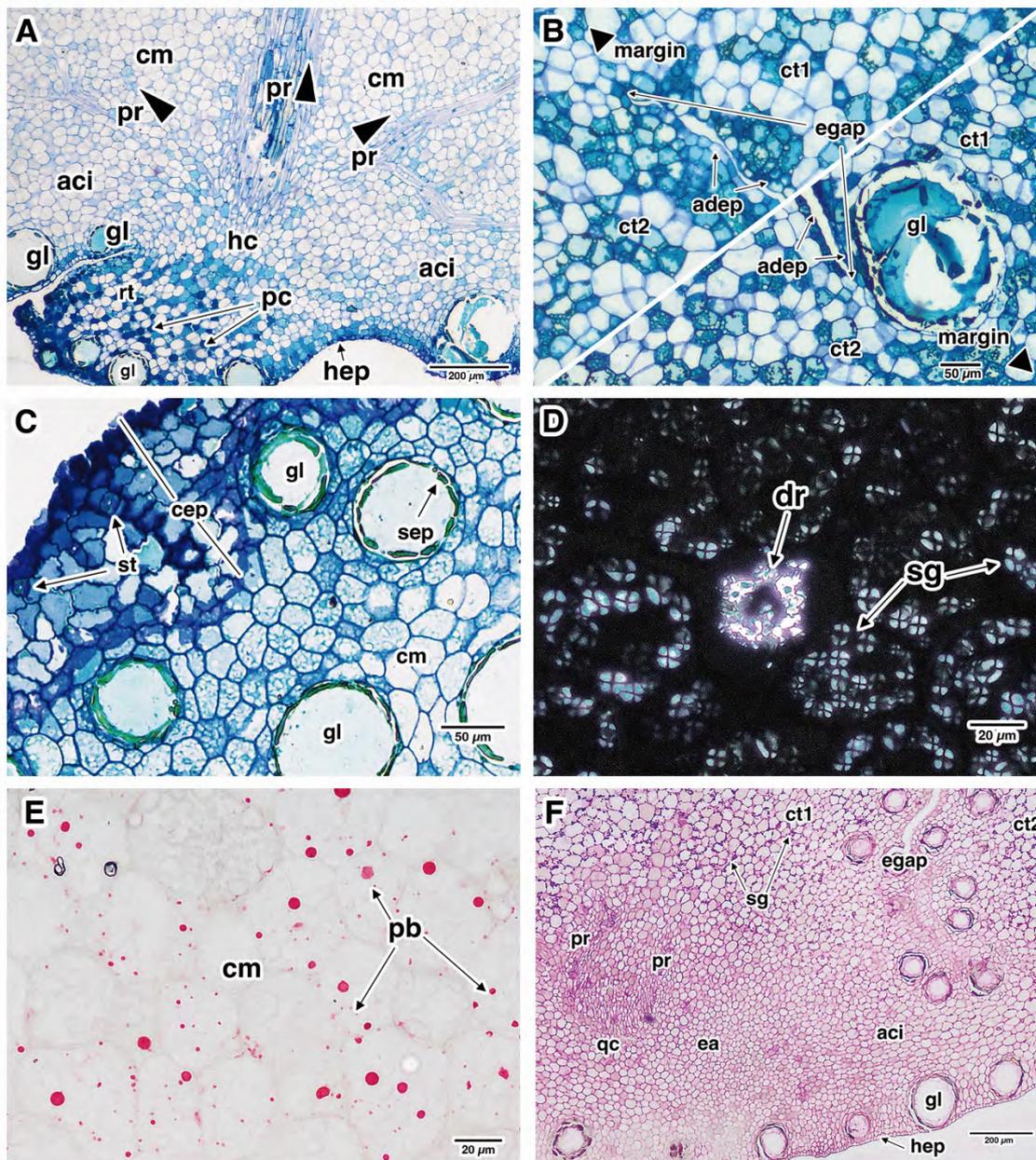
Morfologia do embrião de *Myrciaria*: Formato reniformes a elipsoides, em que a totalidade do embrião é quase toda formada pelos dois cotilédones, enquanto o eixo embrionário está limitado a uma região de massa de tecido indiferenciada ou às vezes como uma pequena protuberância (Figura 5A e 6A). O eixo embrionário indiferenciado e as causas de sincotiledonia são descritas mais acima no gênero *Eugenia*, em que ocorre a morfologia de forma semelhante a *Myrciaria* nesse

Figura 5. Embriões de *Myrciaria* e *Plinia*

Fonte: elaborada pelo autor. **5A-B** – *M. dubia*; **5C** e **5F-H** – Ilustrações de *M. dubia*; **5D** – *Plinia sp.*; **5E** – *Plinia phitrantha* — **5A** visão geral de semente reniforme de *M. dubia*; **5B** secção dos cotilédones em *M. dubia* em que é possível observar a região intercotiledonar ao meio. As fraturas no mesofilo são artefatos de corte, secagem e/ou armazenamento; **5C** ilustração de como os cotilédones podem ter assimetria de crescimento em *Myrciaria*; **5D** visão geral lateral de *Plinia sp.* em que é possível ver fissões e protuberâncias em um dos cotilédones que podem ser fissão do crescimento assimétrico dos cotilédones. A protusão da radícula pode ser notada; **5E** *P. phitrantha* em estado de germinação avançada em que é possível ver a protusão da radícula. As bordas dos cotilédones são bastante onduladas se encaixando quando fechadas na semente. **5F** visão lateral do embrião com bordas onduladas dos cotilédones se encaixando e a linha de corte longitudinal em laranja que é representada em uma ilustração mostrando como as bordas e as concavidades e convexidades internas se complementam. Em um corte pode ser possível ver a configuração em **5G**. **5H** mostrando a face adaxial interna de um cotilédone com uma superfície irregular — **ct1** e **ct2** – cotilédones; **ea** – eixo embrionário; **gap** – espaço intercotiledonar.

aspecto. É comum ao cortar o embrião transversalmente a presença de um espaço intercotiledonar em que as bordas estão fusionadas, mas isso depende da região do corte (Figura 5B e 6B). Foi observado um crescimento assimétrico dos cotilédones, com tamanhos bastante desiguais, em que um cotilédone cresce cobrindo uma parte do outro (Figura 5C).

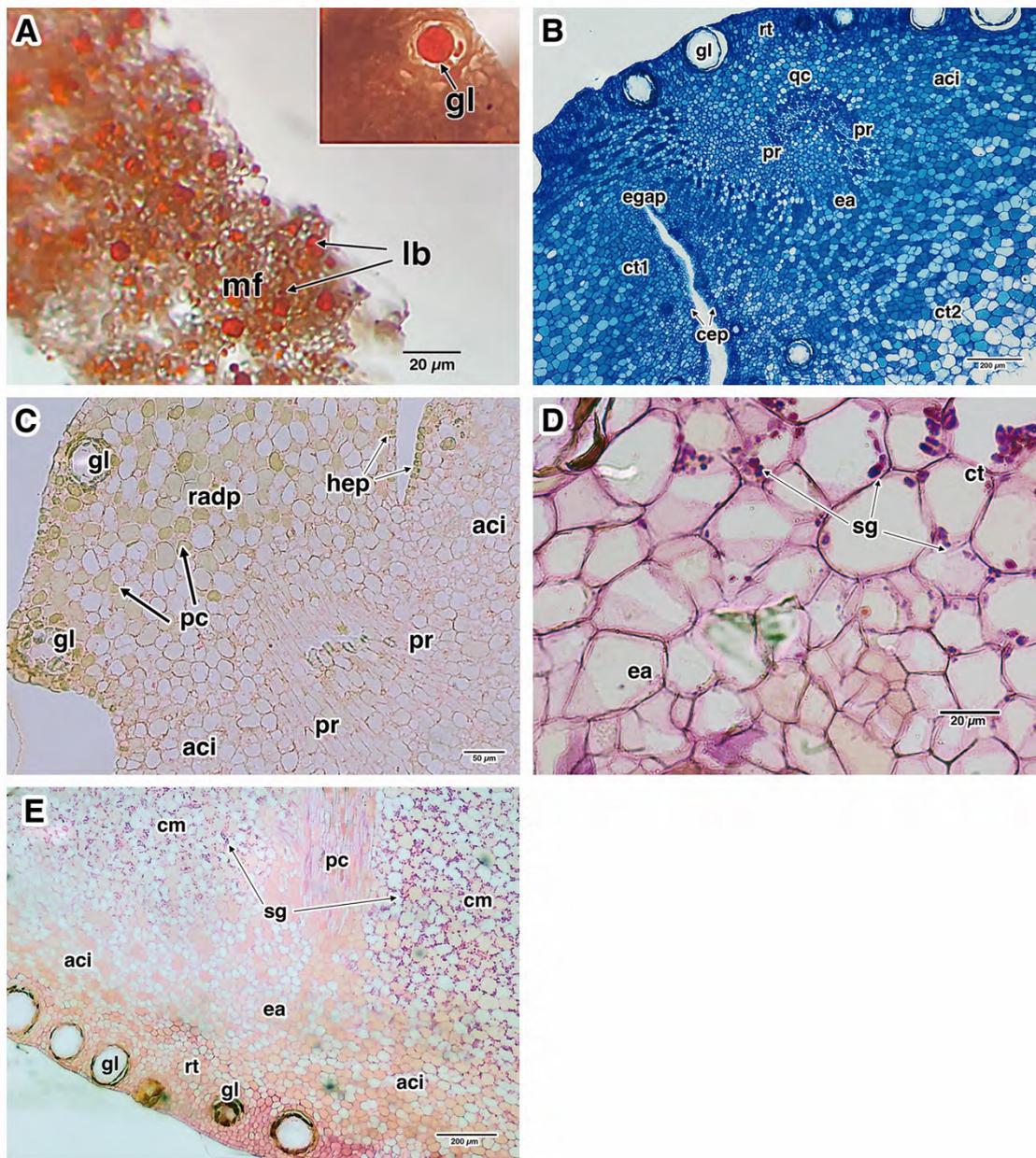
Morfoanatomia dos cotilédones de *Myrciaria*: Os cotilédones são grandes, crassos e frequentemente assimétricos, em que um cotilédone cresce muito mais que o outro compondo quase a totalidade do embrião, e nesses casos o crescimento irregular pode fazer com que um cotilédone sobreponha partes do outro (Figura 5F e 5G). Esse tipo de crescimento assimétrico pode passar a falsa ideia de uma fusão completa, quando não há distinção anatômica, mas que na verdade apenas um dos cotilédones assimétricos está sendo cortado (Figura 5C). Nos cotilédones mais simétricos, embora pareça uma morfologia de plano-convexos, em várias regiões da face adaxial há uma irregularidade da superfície com diversas depressões e protuberâncias que encaixam com as irregularidades do outro cotilédone (Figura 5H). O formato é mais reniforme com o eixo horizontal mais largo e uma reentrância que costuma seguir o formato da semente (Figura 5A). **Epiderme Cotiledonar:** As células da epiderme cotiledonar são elipsoidais a poliédricas retangulares, unisseriadas, justapostas com diâmetro médio de 25.7 μm (Figura 6C). Foram observados estômatos em todas as espécies estudadas, com grãos de amido evidenciados por PAS nas células guarda. Não foram observadas outras estruturas ou concentração de compostos fenólicos. **Mesofilo Cotiledonar:** Células parenquimáticas poliédricas, pouco espaço intercelular com diâmetro médio de 36.1 μm e parede celular delgada (Figura 6C). Cavidades secretoras estão em camadas subepidérmicas em *Myrciaria guaquiea* (Kiaersk.) Mattos & D.Legrand ou espalhadas mais internamente no mesofilo como em *Myrciaria dubia* (Kunth) McVaugh (Figura 6B, 6C). Foi observada a presença de células com conteúdo fenólico na epiderme de secreção e nas células do mesofilo. Há presença de drusas no mesofilo de *M. guaquiea* (Figura 6D). **Feixes vasculares:** Foi observada a presença de feixes vasculares ramificados no cotilédone a partir da região do eixo embrionário (Figura 6A e 7E). **Reserva de proteínas nos cotilédones:** Estão na forma de grânulos no citoplasma com tamanho de 2.5 μm nas células do mesofilo (Figura 6E) **Reserva de carboidratos nos cotilédones:** Presentes na forma de grãos de amido esféricos em abundância no citoplasma das células do mesofilo cotiledonar (Figura 6F, 7D e 7E).

Figura 6. Embriões de *Myrciaria*

Fonte: elaborada pelo autor. **6A e 6C-E** – *M. guaqueia*; **6B e 6F** – *M. dubia*. — **6A** secção longitudinal da região do eixo embrionário, mostrando o início da protusão da radícula e saída dos cordões procambiais a partir da região meristemática. AT. **6B** secção transversal mediana mostrando o espaço intercotiledonar com as bordas fusionadas/interface de transição eixo-cotiledone. O espaço não chega às duas margens, mas é completamente separado por uma camada de epiderme. AT; **6C**. secção longitudinal do cotilédone. A região da epiderme cotiledonar nesta imagem tem uma visão paradérmica da parede periclinal externa devido a irregularidade morfológica da superfície dos cotilédones. AT; **6D** secção transversal do cotilédone sob luz polarizada. Grãos de amido em detalhes com padrão birrefringente em cruz de malta; **6E** secção transversal de cotilédone evidenciando os grãos proteicos. XP; **6F** secção longitudinal na região do eixo embrionário e interface de transição eixo-cotiledone. Os cotilédones apresentam crescimento assimétrico em relação ao eixo embrionário. PAS — **adep** – epiderme adaxial; **aci** – interface de transição eixo-cotiledone; **cep** – epiderme cotiledonar; **cm** – mesofilo cotiledonar; **ct**, **ct1** e **ct2** – cotilédones; **dr** – drusa; **ea** – eixo embrionário; **egap** – final do espaço intercotiledonar; **gl** – cavidade secretora; **hc** – hipocótilo; **hep** – epiderme hipocotilar; **lp** – corpos lipídicos; **pb** – grânulos proteicos; **pl** – plúmula; **pc** – compostos polifenólicos; **pr** – cordões procambiais; **qc** – centro quiescente; **rc** – coifa; **rt** – ápice radicular; **sep** – epiderme secretora da cavidade; **sg** – grãos de amido; **st** – estômato.

Reserva de lipídios nos cotilédones: As reservas de lipídio foram evidenciadas em gotículas grandes e em pequenas quantidades no citoplasma das células do parênquima do mesofilo. Substâncias lipofílicas foram observadas dentro das cavidades secretoras (Figura 7A).

Morfoanatomia do eixo embrionário de *Myrciaria*: Frequentemente indiferenciado em uma massa sólida de células parenquimáticas ou por um início de protusão da radícula que coincidem na região de confluência dos cotilédones. O eixo embrionário de *Myrciaria* é difícil de identificar e definir, sendo possível através dos cordões procambiais que partem de uma mesma região e crescem em direção aos cotilédones (Figura 6A, 7B, 7C e 7E). Entretanto, foi observada uma característica peculiar na localização do eixo embrionário em diferentes sementes de *Myrciaria*, em que dependendo das variadas morfologias e formas de crescimento dos cotilédones, o eixo aparece em posições distintas ao redor do embrião. Quando os cotilédones são simétricos, é mais fácil identificar a posição, embora ambos os tipos de crescimentos possam ocorrer na mesma espécie em sementes do mesmo indivíduo. O deslocamento do eixo embrionário parece ocorrer também em relação às regiões da semente, mas não foram examinadas com mais detalhe. **Epiderme hipocotilar:** a epiderme é semelhante à dos cotilédones, não sendo possível diferenciá-la, porém mantém as características de unisseriada e justapostas e células elipsoides a poliédricas cuboides. Compostos de natureza fenólica foram observados em algumas células (Figura 6A e 7C). **Córtex:** A região equivalente ao córtex possui células parenquimáticas, ovaladas, parede celular delgada, diâmetro de 29.2 μm , homogêneas em uma região não muito bem delimitada com pouco espaço intercelular, mais parecida com uma interface de transição eixo-cotilédone (Figura 7E). Cavidades secretoras subepidérmicas foram observadas em *M. dubia* (Figura 7B). **Cilindro central:** O cilindro não é diferenciado no embrião do fruto maduro, entretanto, em *M. dubia*, foi possível observar os cordões procambiais crescendo radialmente, o que indica que no ponto convergente esteja o meristema radicular e os tecidos ao redor possam fazer parte do hipocótilo e radícula (Figura 6F, 7B). **Meristemas e ápices:** Não foi possível observar ou diferenciar as regiões meristemáticas. Em *M. dubia* uma região logo abaixo do ponto de convergência entre os cordões procambiais, foi observada uma região de células menores com bastante conteúdo fenólico e um citoplasma denso, que pode indicar possível primórdio da coifa em *M. guaqueia* e *M. dubia* (Figura 6A e 7B). **Reservas de proteínas no eixo:** Grânulos corados em

Figura 7. Embriões de *Myrciaria*

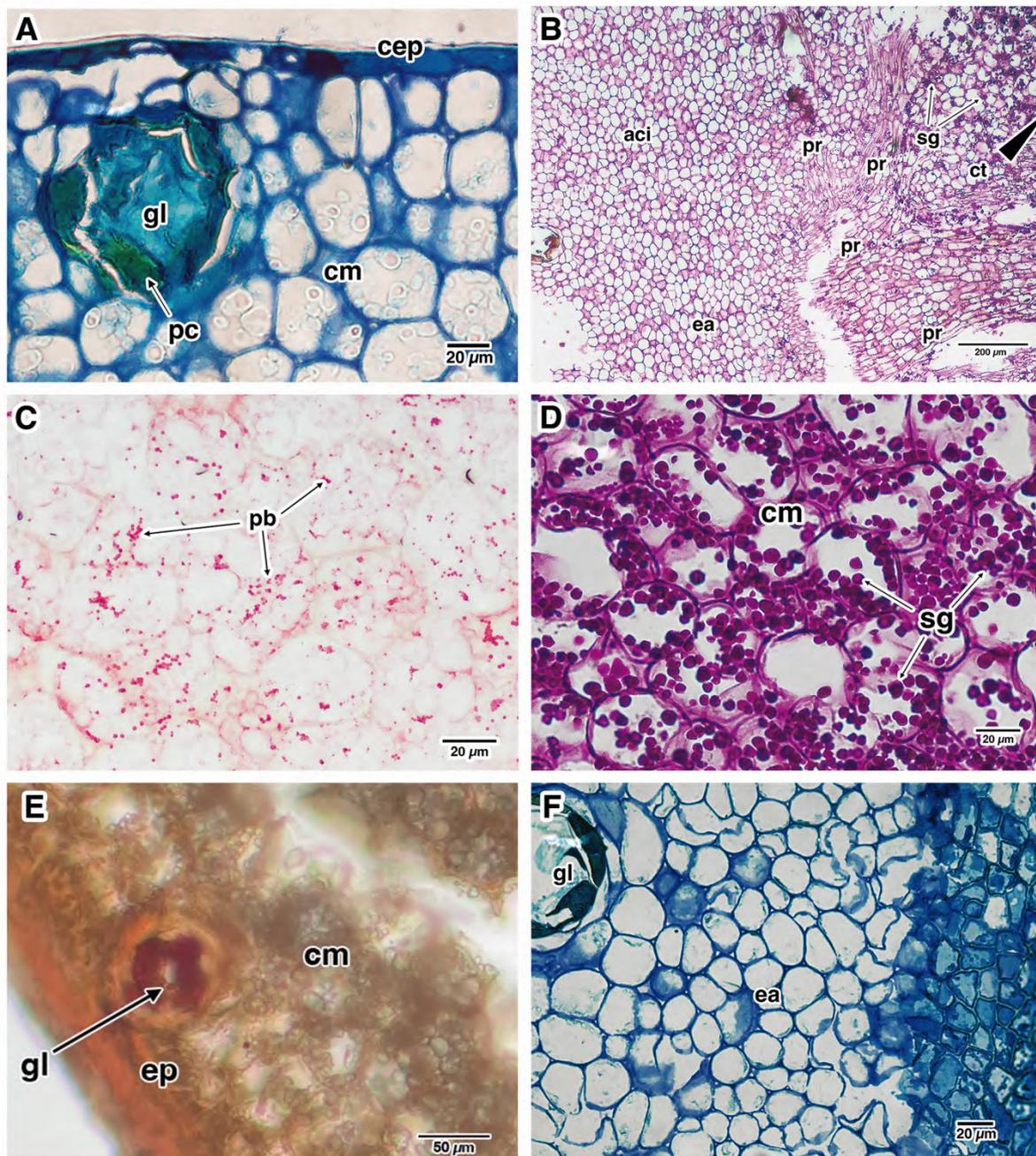
Fonte: elaborada pelo autor. **7A-B** e **7D-E** – *M. dubia*; **7C** – *M. guaqueia* — **7A** secção transversal a mão livre de cotilédone evidenciando os corpos lipídicos armazenados no mesofilo e detalhe da cavidade secretora com conteúdo lipofílico. Sudan IV; **7B** secção longitudinal da região do eixo embrionário e interface de transição eixo-cotilédone. Crescimento assimétrico dos cotilédones em relação ao eixo embrionário. AT; **7C** secção longitudinal do eixo embrionário com início da protusão da radícula. XP; **7D** secção longitudinal da região de transição entre os cotilédones e o eixo embrionário evidenciando o gradiente de armazenamento de amido. PAS; **7E** secção longitudinal de uma região mais tangencial do eixo embrionário, mostrando a interface de transição eixo-cotilédone e gradiente de armazenamento de amido. **aci** – interface de transição eixo-cotilédone; **cep** – epiderme cotiledonar; **cm/mf** – mesofilo cotiledonar; **ct**, **ct1** e **ct2** – cotilédones; **ea** – eixo embrionário; **egap** – espaço intercotiledonar; **gl** – cavidade secretora; **hep** – epiderme hipocotilar; **lb** – corpos lipídicos; **pc** – compostos polifenólicos; **pr** – cordões procambiais; **qc** – centro quiescente; **radp** – protusão da radícula; **rt** – ápice radicular; **sg** – grãos de amido.

vermelho por XP de formato esférico e diâmetro de 2.7 μm estão espalhados em pouca quantidade em células parenquimáticas. A reserva de proteína diminui à medida que se aproxima da possível região do ápice radicular (Figura 7C). **Reserva de carboidratos no eixo:** Grânulos corados em magenta pela reação por PAS são encontradas nas células do eixo embrionário, porém em menor quantidade que no mesofilo. Devido à transição morfológica entre os dois órgãos ser quase imperceptível, é possível observar um gradiente de grãos de amido diminuindo em abundância ao se aproximar da região do ápice radicular (Figura 7D). **Reserva de lipídio no eixo:** Não foi possível observar a região do eixo embrionário no teste de Sudan IV.

Plinia L.

Morfologia do Embrião de *Plinia*: O embrião possui formato elipsoide a ovoide e formado quase completamente pelos dois cotilédones (Figura 5D). A região do eixo embrionário é indiferenciada sendo representada por uma massa de tecido homogêneo que coincide no local que a terminação basal dos cotilédones se insere, mas em alguns embriões, o eixo se apresenta de forma exserta e diferenciada. Em sementes com início de germinação é possível ver a radícula saindo dessa região (Figura 5D e 5E).

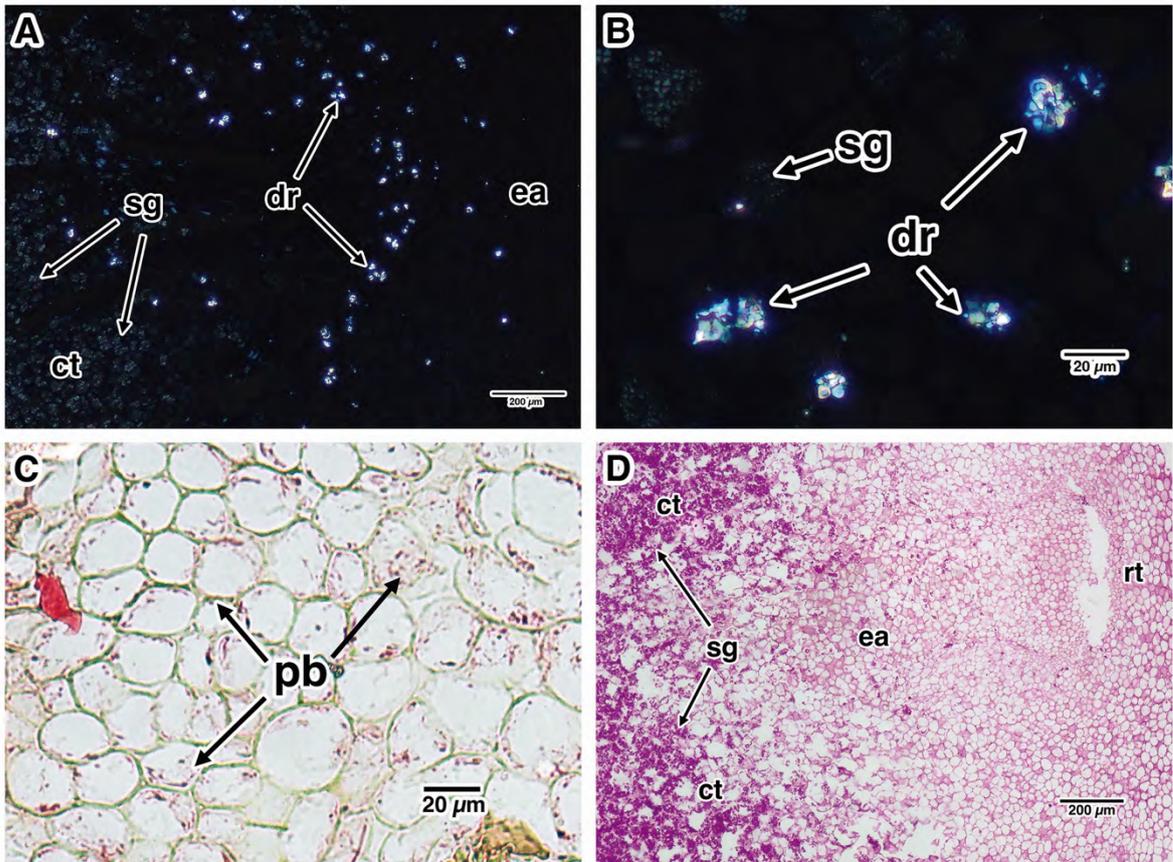
Morfoanatomia dos cotilédones de *Plinia*: Os cotilédones são grandes, crassos e elipsoides e livres. São plano-convexos, em que as faces planas adaxiais estão voltadas uma para a outra, fornecendo o aspecto elipsoide do embrião, mas com bordas, além da superfície adaxial ser um pouco irregular sinuosa. Esses cotilédones são completamente separados e revestidos por epiderme, podendo crescer assimetricamente como observado em *Plinia edulis* (Vell.) Sobral em que um dos cotilédones cresce mais que o outro. Podem ser brancos ou arroxeados e o tegumento pode ser papiráceo e fortemente aderido à superfície dos cotilédones. **Epiderme cotiledonar:** Unisseriada com células justapostas, elipsoidais a colunares, com diâmetro de 11.6 μm , parede celular delgada e núcleo evidente (Figura 8A). As células possuem paredes celulares anticlinais sinuosas, além de ser possível observar estômatos. Algumas células da epiderme apresentam acúmulo de substâncias de natureza fenólica, mas não foi observado o acúmulo de substâncias inorgânicas (Figura 8A). **Mesofilo cotiledonar:** Células são parenquimáticas, poliédricas a elipsoidais, isodiamétricas com diâmetro de 11.56 μm , homogêneas, com significativo

Figura 8. Embriões de *Plinia*

Fonte: elaborada pelo autor. **8A** e **8C-8D** – *P. phitrantha*; **8B** e **8E-F** – *P. edulis* — **8A** secção transversal da borda abaxial do cotilédone. AT; **8B** secção longitudinal na região do eixo embrionário, evidenciando a interface de transição eixo-cotilédone e gradiente de armazenamento de amido. PAS; **8C** secção transversal de cotilédone com corpos proteicos nas células parenquimáticas do mesofilo. XP; **8D** secção transversal de cotilédone com grãos de amido armazenados no mesofilo. PAS; **8E** secção transversal a mão livre do cotilédone mostrando cavidade secretora com conteúdo lipofílico. Sudan IV; **8F** secção longitudinal mais tangencial do eixo embrionário, mostrando irregularidade da superfície em que a epiderme se apresenta em uma visão paradérmica. AT — **aci** – interface de transição eixo-cotilédone; **cep** – epiderme cotiledonar; **cm** – mesofilo cotiledonar; **ct** – cotilédones; **ea** – eixo embrionário; **gl** – cavidade secretora; **pb** – grânulos proteicos; **pc** – compostos polifenólicos; **pr** – cordões procambiais; **sg** – grãos de amido.

espaço intercelular, paredes delgadas e citoplasma vacuolizado (Figura 8A). As camadas subepidérmicas na face interna dos cotilédones apresentam um espaço intercelular maior que do restante dos cotilédones, dando o aspecto de um tecido esponjoso. Cavidades secretoras estão presentes de forma espaçada na região subepidérmica (Figura 8A). **Feixes vasculares:** Possuem organização típica, apresentando uma distribuição equidistante, paralela ao logo do eixo maior, em formato de arco quando observado no corte transversal. É possível observar em *P. edulis* a saída de diversos feixes da região equivalente a eixo embrionário (Figura 8B). **Reservas de proteínas nos cotilédones:** Os grãos de proteínas de formato esférico e diâmetro de 1.4 μm estão distribuídos no citoplasma das células parenquimáticas do mesofilo em baixas quantidades (Figura 8C) **Reservas de carboidrato nos cotilédones:** Grãos de amido de diâmetro 5.7 μm estão de forma abundante no citoplasma das células parenquimáticas, ocupando quase todo o espaço intracelular, como evidenciado pela reação de PAS (Figura 8D). **Reservas de lipídios nos cotilédones:** Gotículas de óleo de tamanho reduzido e escassas foram observadas em algumas poucas células do parênquima. Quantidades significativas de lipídios foram evidenciadas apenas no lúmen das cavidades secretoras (Figura 8E).

Morfoanatomia do eixo embrionário de *Plinia*: Pode ser uma região confluyente a inserção dos cotilédones, mas frequentemente aparece como uma pequena protuberância nessa região, sendo anatomicamente também possível indicar a região equivalente pelos cordões procambiais e morfologia com células menores, além da heterogenia de reservas em relação ao cotilédone (Figura 9D). **Epiderme hipocotilar:** Não é possível diferenciar morfologicamente a transição da epiderme do cotilédone para a epiderme do eixo, apresentando características semelhantes com uma leve diminuição gradual do tamanho. **Córtex:** As células da possível região cortical são morfologicamente semelhantes à dos cotilédones, exceto pelo tamanho menor. Cavidades secretoras são encontradas na região subepidérmica do eixo embrionário (Figura 8F). **Cilindro central:** Não é possível diferenciar com clareza o cilindro vascular do restante dos tecidos, somente pela presença de cordões procambiais. Na região equivalente à medula há presença de drusas (Figura 9A e 9B). **Meristemas e ápices:** Não foram observados o meristema apical caulinar e o meristema apical radicular, mas esta pode ter a localização deduzida pela direção de crescimento dos cordões procambiais. Em *P. phitrantha* é possível observar uma região formada pelos primórdios da coifa, na qual as células são mais elipsoides, com

Figura 9. Embriões de *Plinia*

Fonte: elaborada pelo autor. **9A-E** – *P. edulis* — **9A-B** secção longitudinal na região de transição entre cotilédones e eixo embrionário sob luz polarizada evidenciando gradiente de armazenamento de grãos de amido e presença de drusas; **9C** secção transversal de cotilédone evidenciando grãos proteicos no mesofilo. XP; **9D** secção longitudinal da região de transição entre o eixo os cotilédones e eixo embrionário evidenciando o grandiente de armazenamento de amido. PAS. **ct** – cotilédones; **dr** – drusa; **ea** – eixo embrionário; **pb** – grânulos proteicos; **rt** – ápice radicular; **sg** – grãos de amido.

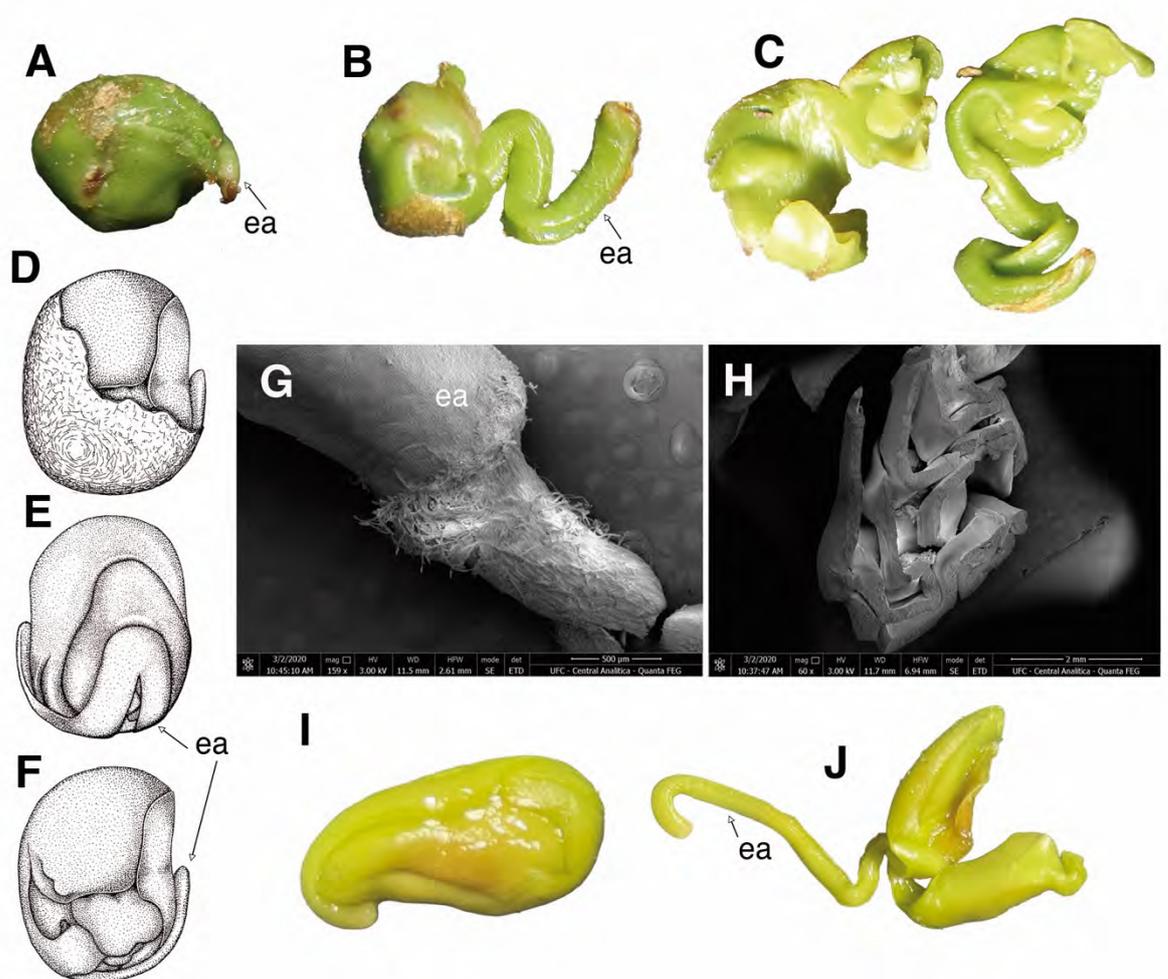
paredes sinuosas e acúmulo de conteúdo de natureza fenólica **Reservas de proteínas no eixo:** Alguns grãos foram observados na região equivalente ao parênquima do eixo embrionário, com tamanho médio de 1.9 μm , em uma quantidade menor que do mesofilo (Figura 9C). **Reservas de carboidratos no eixo:** A região equivalente ao eixo embrionário em *P. edulis* não apresentou grãos de amido evidenciados por PAS, enquanto em *P. phitrantha* houve uma redução gradual dos grãos de amidos em direção à coifa (Figura 9A e 9D). **Reservas de lipídios no eixo:** Não foi possível observar a região do eixo embrionário no teste de Sudan IV.

3.2.2 Gênero *mircioide*

Myrcia L.

Morfoanatomia do embrião de *Myrcia*: Formato esférico a acentuadamente elíptico enquanto enrolado (Figura 10A, 10D, 10E, 10F e 10I). É formado por dois cotilédones grandes, foliáceos, clorofilados, contortuplicados (dobrados e enrolados complexamente) e por um eixo embrionário, também clorofilado, comprido que pode estar conduplicado ou periférico aos cotilédones (Figura H). Quando o embrião é desdobrado, ele se assemelha a uma plântula em desenvolvimento, dobrando ou triplicando o seu comprimento (Figura 10B, 10C e 10J).

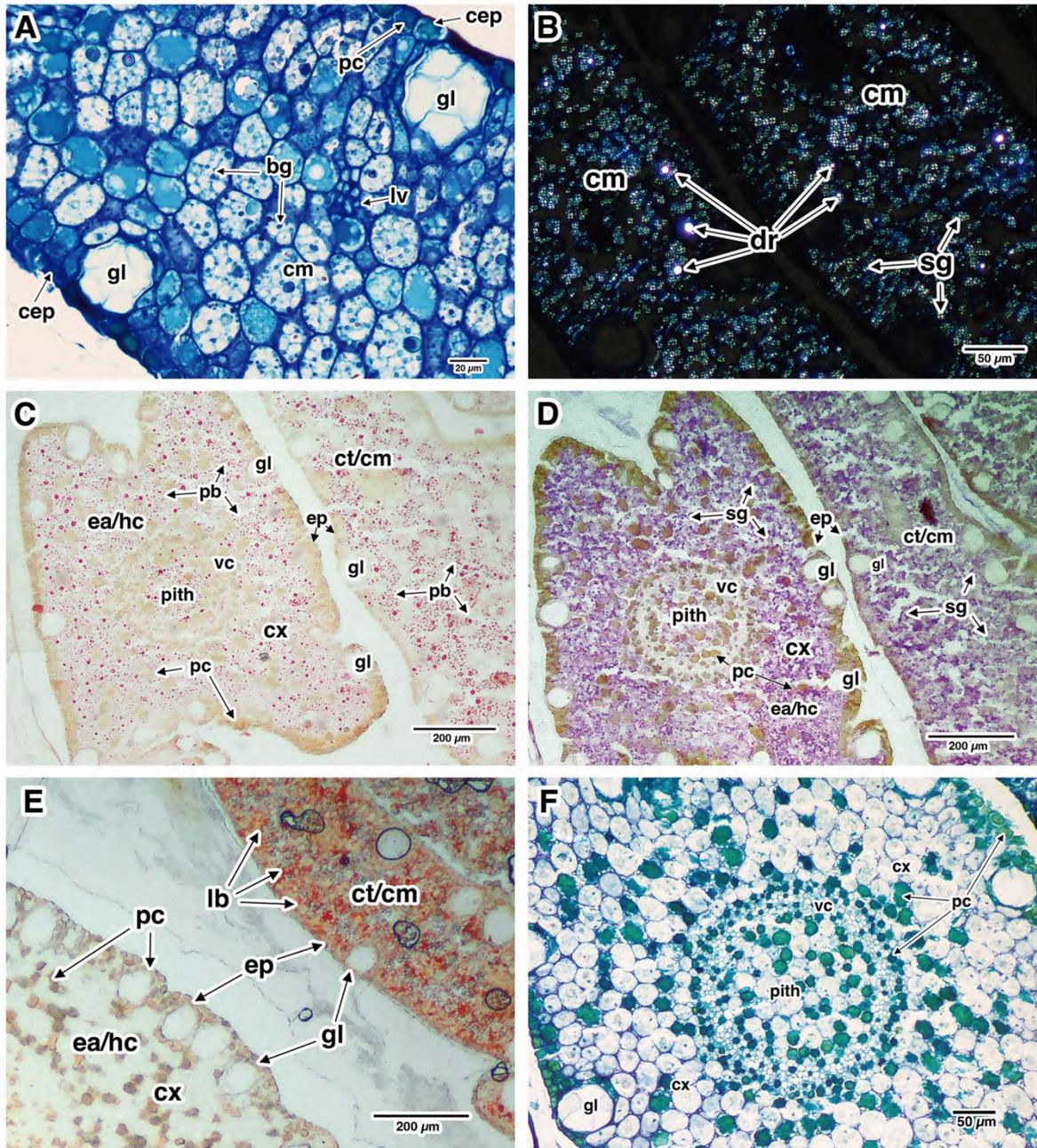
Morfoanatomia dos cotilédones de *Myrcia*: Os cotilédones são foliáceos, clorofilados contortuplicados, as vezes também subenrolados como em *Myrcia splendens* (Sw.) DC., as quais são parcialmente enroladas um no outro. O limbo dos cotilédones é largo e delgado, e quando desdobrados podem apresentar ondulações (Figura 10). Apresentam um feixe vascular central e feixes secundários ramificados pouco visíveis morfologicamente. **Epiderme cotiledonar:** Células elipsoides, poliédricas ou retangulares, unisseriadas, justapostas com diâmetro de 14.3 μm (Figura 11A). A parede celular é delgada com algumas células da face adaxial com espessamento na parede e na região abaxial podendo ser delgada e sinuosa como em *Myrcia splendens*. Compostos de natureza fenólica evidenciadas em verde pelo AT são frequentes na epiderme de *M. splendens*. **Mesofilo cotiledonar:** As células do mesofilo são parenquimáticas, com bastante espaço intercelular e ovaladas, porém é possível observar algumas áreas com células colunares na face abaxial de *M. selloi*,

Figura 10. Embriões de *Myrcia*.

Fonte: Ilustrações 10D-F por Jéssica Costa. As demais foram elaboradas pelo autor. **10A-C** – *M. selloi*; **10D-F** – ilustração baseada em *M. selloi*; **10G-H** – *M. selloi*; **10I-J** – *M. splendens* — **10A-C** embrião maduro retirado da semente manualmente, sendo desenrolado primeiro o eixo embrionário e depois os cotilédones que fragmentou do eixo em 10C; **10D-F** ilustrações do embrião de *Myrcia* com uma parte coberta pela testa e observada em diferentes ângulos mostrando o enrolamento do eixo embrionário em volta dos cotilédones; **10G** ápice do eixo embrionário mostrando o aspecto pubescente em MEV; **10H** seção dos cotilédones enrolados, evidenciando o complexo dobramento destes em MEV; **10I-J** embrião enrolado recém tirado da semente e manualmente desenrolado — **ea** – eixo embrionário.

que possivelmente vão se diferenciar em parênquima paliçádico. O diâmetro médio das células é de 32 μm , parede celulares delgadas e citoplasma um pouco denso. Algumas células parenquimáticas com conteúdo de natureza fenólica estão presentes concentradas na face abaxial ou a margem do feixe vascular (Figura 11A). Cavidades secretoras subepidérmicas são observadas em abundância em ambas as faces dos cotilédones Figura (Figura 11A). A epiderme da cavidade possui células com citoplasma denso e núcleo evidente. Drusas de diferentes tamanhos e formas foram observados em células do mesofilo (Figura 11B). **Feixes Vasculares:** Os feixes vasculares estão distribuídos semelhante a uma folha adulta com diferenciação dos lados da folha pela posição entre Xilema e Floema. **Reserva de proteínas dos cotilédones:** A coloração por XP evidenciou em vermelhos abundantes grãos nas células de diferentes tamanhos, que indicam a reserva de proteínas (Figura 11C). **Reserva de carboidratos dos cotilédones:** Alguns grãos positivos para PAS foram observados em algumas células epidérmicas em *M. selloi* e *M. splendens* (Figura 11D). Grãos esféricos a elipsoidais de diâmetro 4.5 μm foram observados pela reação positiva ao PAS, os quais foram confirmados como grãos de amido pela Luz Polarizada (Figura 11B). **Reserva de lipídios dos cotilédones:** Quantidades significativas de gotículas de lipídios foram observadas nas células da epiderme e do mesofilo cotiledonar (Figura 11E). A região evidenciada pelo Sudan IV boa parte do citoplasma.

Morfoanatomia do eixo embrionário de *Myrcia*: O eixo embrionário possui um hipocótilo comprido, as vezes espiralados em hélices, clorofilado, e achatado lateralmente com constrictões que percorrem boa parte do eixo nas laterais menores em um corte transversal, fornecendo um aspecto de asa de borboleta (Figura 10B, Figura 11C). O eixo pode ter ornamentações no tecido semelhante a protuberâncias, provavelmente derivada das cavidades secretoras e já possui um cilindro central diferenciado e o ápice radicular por vezes pode ser fusiforme e com coloração avermelhada com presença de pelos radiculares observados em Microscopia de varredura, mas não foram observadas as regiões que elas ocorrem na microscopia óptica (Figura 10G). **Epiderme hipocotilar:** Células ovais a poliédricas, cuboides, justapostas, unisseriada, com diâmetro de 25.7 μm e com paredes celulares delgadas (Figura 11F). Algumas células possuem conteúdo de natureza fenólica em verde evidenciada pelo AT (Figura 11F). **Córtex:** Células parenquimáticas de aspecto homogêneo, com pouco espaço intercelular e diâmetro de 29.4 μm (Figura 11F).

Figura 11. Embriões de *Myrcia*

Fonte: elaborada pelo autor. **11A-F** – *M. selloi* — **11A** secção transversal de cotilédone com cavidade secretoras e granulações basófilas no citoplasma das células parenquimáticas. AT; **11B** secção de cotilédone transversal evidenciando grãos de amido e presença de drusas sob luz polarizada; **11C** secção transversal de cotilédone e eixo embrionário evidenciando armazenamento de grãos proteicos. XP; **11D** secção transversal de cotilédone e eixo embrionário evidenciando o armazenamento de grãos de amido. PAS; **11E** secção transversal de cotilédone e eixo embrionário mostrando deposição de corpos lipídicos no cotilédone, mas ausente no eixo embrionário. Sudan IV; **11F** secção transversal do eixo embrionário mostrando a região do cilindro vascular já desenvolvido. AT. — **bg** – grânulos basófilos; **cm** – mesofilo cotiledonar; **ct** – cotilédones; **cx** – córtex; **dr** – drusa; **ea** – eixo embrionário; **ep** – epiderme cotiledonar e hipocotilar; **gl** – cavidade secretora; **hc** – hipocótilo; **lb** – corpos lipídicos; **lv** – feixes laterais; **pb** – grânulos proteicos; **pl** – plúmula; **pc** – compostos polifenólicos; **pith** – medula; **pr** – cordões procambiais; **sg** – grãos de amido; **vc** – cilindro vascular.

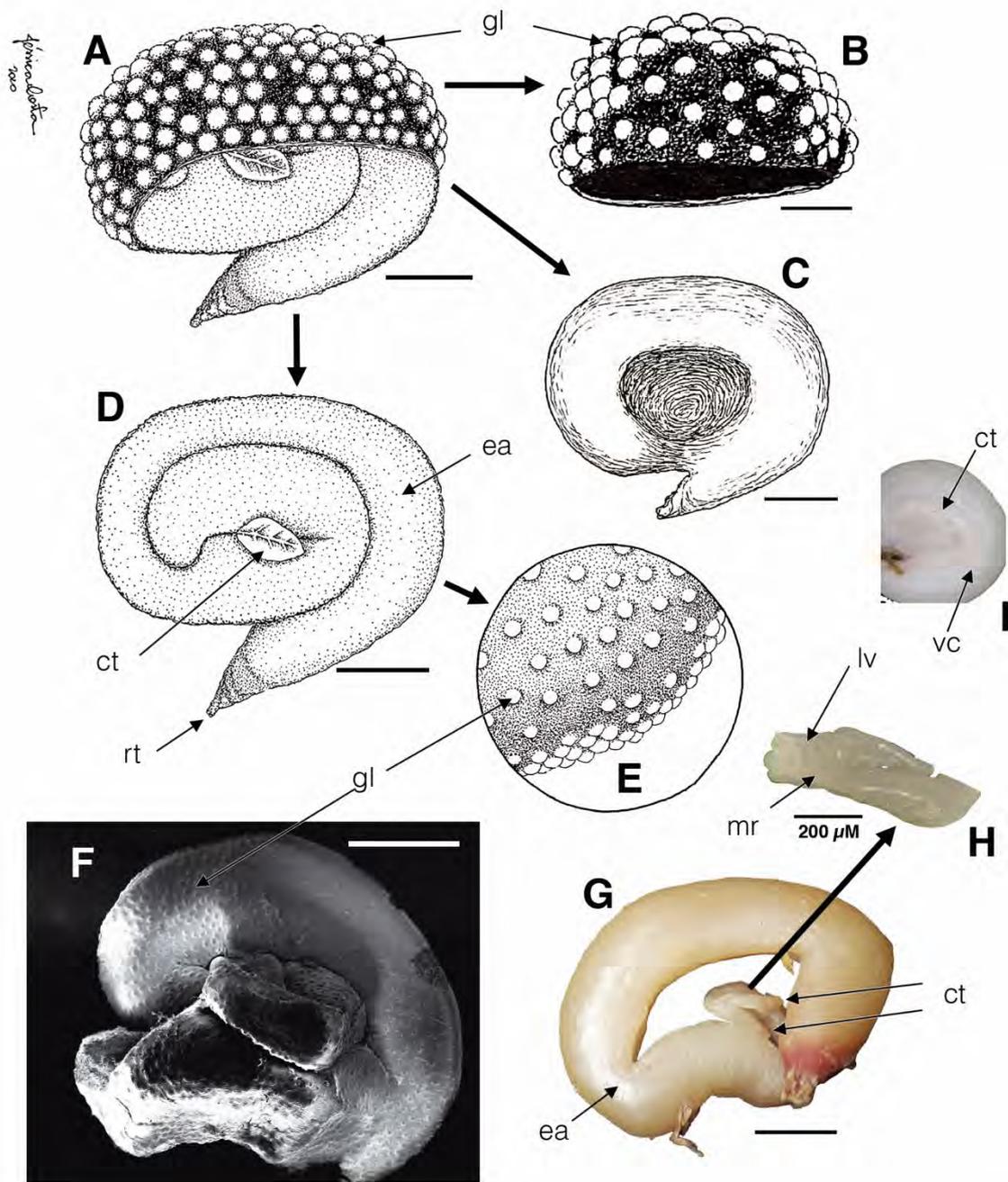
Cavidades secretoras são observadas, principalmente em *M. selloi*, na camada subepidérmica (Figura 11F). É possível observar células com drusas e outras ricas em compostos de natureza fenólica (Figura 11B e 11F). **Cilindro central:** O cilindro central já é bem formado do tipo sifonostelo com pouca diferenciação e distinção dos feixes vasculares. Possui uma área central medular formado por células parenquimáticas com características semelhantes ao córtex (Figura 11F). **Meristemas e ápices:** Não foram observados anatomicamente os ápices caulinar e radicular. **Reserva de proteínas no eixo:** Os grãos de reserva proteínas foram evidenciados em coloração vermelha pelo XP, variando de tamanho entre X μm e Y μm e abundância, na qual são mais escassas nas regiões subepidérmicas de *M. splendens* e na região da medula (Figura 11C). **Reserva de carboidratos no eixo:** Os grãos de amidos possuem formato esférico, tamanho médio de 4.53 μm , sendo mais abundantes no córtex, mas reduzidos de tamanho e quantidade no cilindro vascular (Figura 11D). **Reserva de lipídios no eixo:** Não foram observadas gotículas de óleo em quantidade significativa no eixo embrionário (Figura 11E).

3.2.3 Gêneros pimentoides

Campomanesia Ruiz & Pav.

Morfoanatomia do embrião de *Campomanesia*: Os embriões são espiralados circinados em um mesmo plano, com a região cotiledonar ao centro, as vezes enroladas para dentro da espira e a região da coifa na parte externa, com a espiral entre 1.25 e 1.75 voltas (Figura 12A, 12D, 12F, 12G e 12I). O diâmetro do embrião varia entre 5 mm e 10 mm enrolado e o eixo embrionário podem ser até 12 vezes mais comprido que os cotilédones. Apresentam coloração de amarelada a esbranquiçada e pode haver ornamentações na forma de protuberâncias, como observado em *Campomanesia macrobracteolata* Landrum (Figura 12E e 12F).

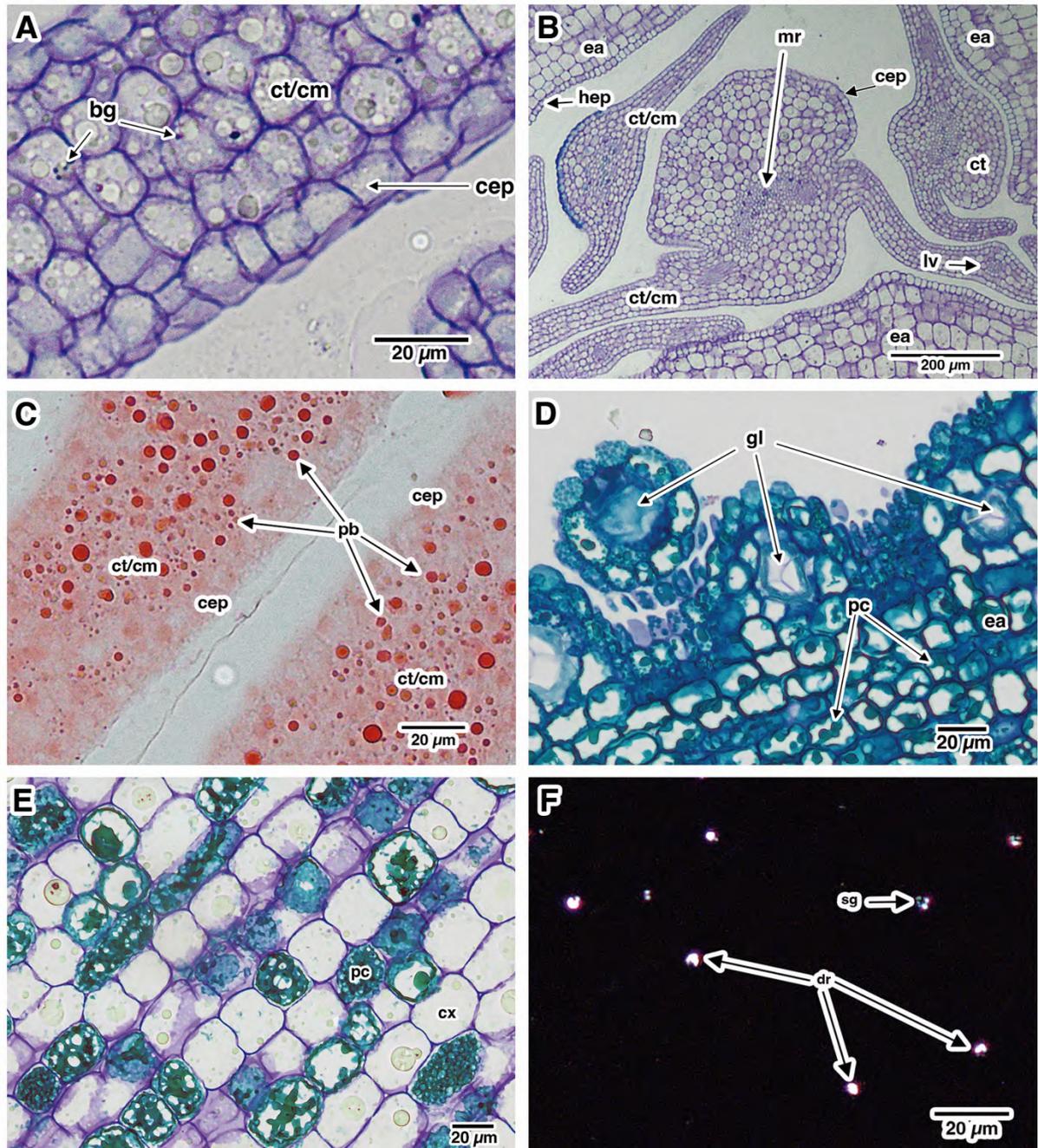
Morfoanatomia dos cotilédones de *Campomanesia*: Os dois cotilédones são pequenos ao centro da espiral, incumbentes, podendo ocorrer um cotilédone em cada lado da espiral e fortemente reflexos, dobrando ao meio transversalmente em relação ao ápice do eixo embrionário (Figura 12D e 12G). São pouco distinguíveis, brancos, possuem formato de folha simples lanceolada com limbo delgado e, como observado em *Campomanesia laurifolia* Gardner, as nervuras podem ser espessas e

Figura 12. Embriões de *Campomanesia*.

Fonte – Ilustrações 12A-E por Jessica Costa. Os demais elaborados pelo autor. **12A-E** – ilustrações baseadas em *C. macrobracteolata*; **12F** – *C. macrobracteolata* **12G-H** – *C. laurifolia*; **12I** – *Campomanesia* sp. — **12A-B** Embrião circinado com metade fora da falsa testa glandulosa; **12C** embrião com o revestimento membranáceo da testa verdadeira; **12D-12E** – embrião completo circinado com glândulas na sua superfície em destaque; **12F** embrião visualizado por MEV, em que é possível ver as inúmeras ornamentações das cavidades secretoras e a complexa volta reflexa que o cotilédone faz no centro da espiral; **12G-H** embrião de *Campomanesia* um pouco desenrolado, mostrando os cotilédones ao meio, com nervuras proeminentes e curvatura reflexa no meio do cotilédone; **12I** corte longitudinal em que o cilindro vascular aparece bastante conspícuo no centro do hipocótilo. — **ct** – cotilédone; **ea** – eixo embrionário; **gl** – cavidade secretora; **lv** – feixes laterais; **mr** – nervura principal; **rt** – ápice radicular; **vc** – cilindro vascular.

destacadas na face abaxial (Figura 12H). **Epiderme cotiledonar:** Formada por células cuboides, unisseriadas e justapostas com diâmetro médio de 13.3 μm e paredes celulares delgadas (Figura 13A). Não foram observadas estruturas secretoras ou drusas na epiderme. **Mesofilo cotiledonar:** Formado por poucas camadas de células parenquimáticas cuboides com pouco espaço intercelular, diâmetro médio de 15.8 μm e parede celulares delgadas (Figura 13A). Não foram observadas estruturas secretoras. Algumas células apresentaram conteúdo de natureza fenólica e alguns grânulos corados fortemente de azul-escuro em AT (Figura 13E). **Feixes vasculares:** Os cotilédones apresentam um feixe vascular central com elementos de vasos helicoidais e alguns feixes periféricos na lâmina (Figura 13B). **Reservas de proteína dos cotilédones:** Grânulos, evidenciados pelo XP, foram observados nas células do mesofilo com tamanho médio de 4.5 μm , indicando reserva de proteínas (Figura 13C). **Reservas de carboidrato nos cotilédones:** Não foram observadas reservas evidenciadas pela reação de PAS. **Reserva de lipídio nos cotilédones:** Não foi observada a região dos cotilédones com o teste de Sudan IV devido aos seu tamanho e dificuldade de corte a mão livre.

Morfoanatomia do eixo embrionário de *Campomanesia*: O eixo embrionário é comprido, espiralado e cilíndrico, as vezes um pouco achatado dorso lateralmente. A região é pequena, podendo ou não estar diferenciada morfológicamente podendo ser levemente fusiforme a abaulada. (Figura 12A, 12C e 12D). **Epiderme hipocotilar:** células cuboides ou arredondadas, unisseriadas, justapostas com diâmetro de 13.5 μm e parede celular delgada. Foram observadas em algumas células compostos de natureza fenólica e grânulos evidenciados pelo AT em *C. macrobracteolata* (Figura 13D). **Córtex:** Formado por células parenquimáticas, isodiamétricas, cuboides ou alongadas, com pouco espaço intercelular, ordenadas em camadas, diâmetro de 33.9 μm , parede celular delgada e citoplasma vacuolado e bastante conteúdo de natureza fenólica acumulada nas células (Figura 13E). Foram observadas drusas na medula de *Campomanesia sp.* (Figura 13F). Cavidades secretoras foram observadas com diâmetro médio de 36.3 μm e distribuídas densamente na região subepidérmica da borda do eixo em *C. macrobracteolata* e *Campomanesia sp.* (Figura 13D). Não foram encontradas cavidades secretoras em *C. laurifolia*. **Cilindro central:** Possui uma área central medular com características semelhantes à do córtex, porém com tamanho das células e reservas reduzidos. O cilindro vascular neste estágio é uma transição entre o procâmbio e o sifonostelo-

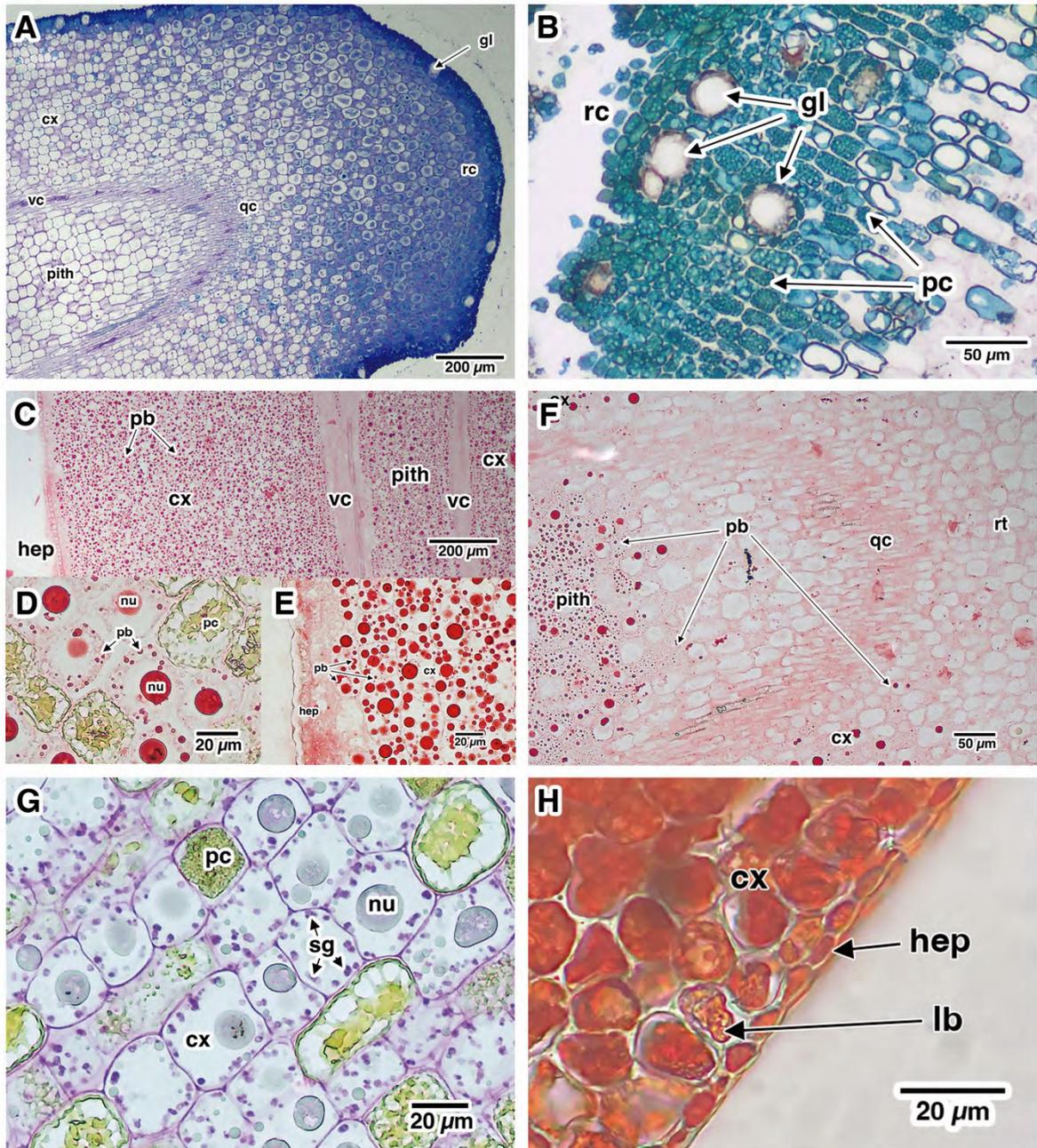
Figura 13. Embriões de *Campomanesia*.

Fonte: elaborado pelo autor. **13A-C** – *C. laurifolia*; **13D-E** – *C. macrobracteolata*; **13F** *Campomanesia* sp. — **13A-B** secção transversal de cotilédone e longitudinal do eixo embrionário. AT; **13C** secção transversal de cotilédone evidenciando os grãos proteicos. XP; **13D** secção longitudinal de eixo embrionário com cavidades secretoras. AT; **13E** Secção longitudinal do eixo embrionário evidenciando células ricas em compostos polifenólicos. XP; **14F** secção longitudinal de eixo embrionário evidenciando drusas sob luz polarizada. — **cep** – epiderme cotiledonar; **bg** – grânulos basófilos; **cm** – mesofilo cotiledonar; **ct** – cotilédones; **cx** – córtex; **dr** – drusa; **ea** – eixo embrionário; **gl** – cavidade secretora; **hep** – epiderme hipocotilar; **lv** – feixes laterais; **mr** – nervura principal; **pb** – grânulos proteicos; **pc** – compostos polifenólicos; **sg** – grãos de amido.

eustelo em que os feixes vasculares ainda estão se separando. Os feixes já existentes possuem elementos de vaso anelares, porém os elementos de tubo crivado ainda apresentam pouca diferenciação com formação da placa crivada ainda em estágios iniciais. **Meristemas e ápices:** O meristema apical caulinar e plúmulas não foram observadas. O meristema apical radicular é formado por um centro quiescente que produz um ápice radicular do tipo aberto, em que o cilindro vascular tem crescimento retilíneo e central em toda a extensão do eixo embrionário (Figura 14A). A coifa é formada por células com citoplasma denso corado em azul ou verde por AT, os núcleos são visíveis em *C. laurifolia* e foi observada a presença de conteúdo fenólico (Figura 14A). Em *C. macrobracteolata*, as células são vacuolizadas e coradas em verde, pela presença de conteúdo de natureza fenólica, com textura reticulada ou homogênea e cavidades secretoras foram observadas em diferentes alturas da coifa (Figura 14B). **Reserva de proteína do eixo:** As reservas de proteínas foram identificadas na forma de grânulos evidenciados por XP (Figura 14C, 14D e 14E), os quais são esféricos e densamente corados. Possuem diâmetro médio de 2.1 µm e estão presente nas células parenquimáticas do córtex e da medula, os quais são menores nesta (Figura 14C). Os grânulos proteicos são maiores e mais abundantes que os dos cotilédones. Não foram observadas reservas de proteínas em células que apresentam conteúdo de natureza fenólica (Figura 14D). Os grânulos proteicos reduzem em quantidade por célula à medida que se aproximam do ápice radicular (Figura 14F). **Reservas de carboidrato no eixo:** Pequenos grãos foram evidenciados positivamente pela reação de PAS, sendo confirmado, por meio de luz polarizada, se tratar de grãos de amido (Figura 14G). Esta reserva de carboidratos estão presentes nas células parenquimáticas ausentes de conteúdo fenólico, com diâmetro de 2 µm. **Reservas de lipídio no eixo:** As gotículas de lipídios foram observadas de forma abundante preenchendo o citoplasma das células parenquimáticas do eixo embrionário (Figura 14H). As células da epiderme também apresentaram resultado positivo ao teste de lipídios.

Pimenta Lindl.

Morfologia do Embrião de *Pimenta*: O embrião possui formato espiralado coclear com os cotilédones reduzidos ao centro da espiral (Figura 15A). A forma espiralada difere de *Campomanesia*, pois à medida que o embrião se enrola o centro

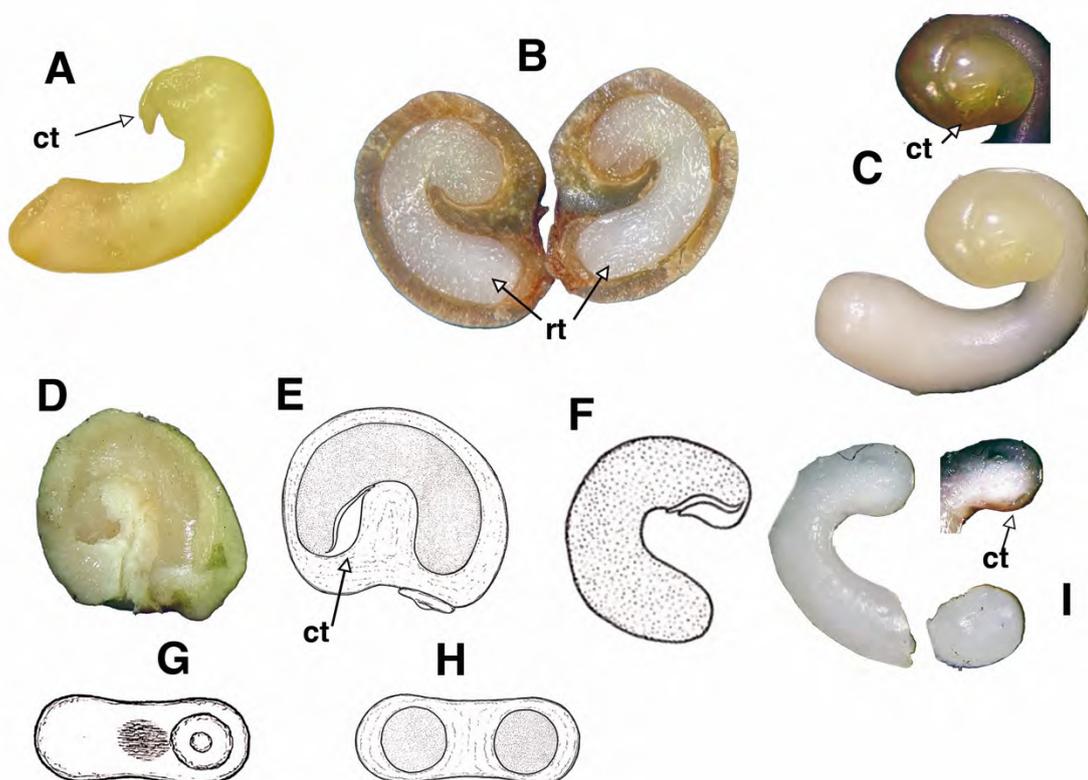
Figura 14. Embriões de *Campomanesia*.

Fonte: elaborado pelo autor. **14A, 14C e 14E-F** – *C. laurifolia*; **14B e 14G** – *C. macrobracteolata*; **14H** – *Campomanesia* sp. — **14A-B** secção longitudinal do ápice radicular. AT; **14C-F** secção longitudinal de eixo embrionário evidenciando grânulos proteicos e o gradiente de armazenamento. XP; **14G** secção longitudinal de eixo embrionário evidenciando os grãos de amido. PAS; **14H** secção longitudinal a mão livre do eixo embrionário, evidenciando os corpos lipídicos. Sudan IV — **cx** – córtex; **ea** – eixo embrionário; **gl** – cavidade secretora; **hc** – hipocótilo; **hep** – epiderme hipocotilar; **lb** – corpos lipídicos; **nu** – núcleo; **pb** – grânulos proteicos; **pc** – compostos polifenólicos; **pith** – medula; **qc** – centro quiescente; **rc** – coifa; **sg** – grãos de amido; **vc** – cilindro vascular.

da espiral vai se deslocando do centro do eixo plano, ao mesmo tempo que também vai saindo do plano geométrico e ficando extruso semelhante a uma concha coclear (15B). A radícula se localiza na terminação externa centrífuga da espiral. O embrião se enrola dando de 2.25 a 3 ciclos de volta (Figura 15C).

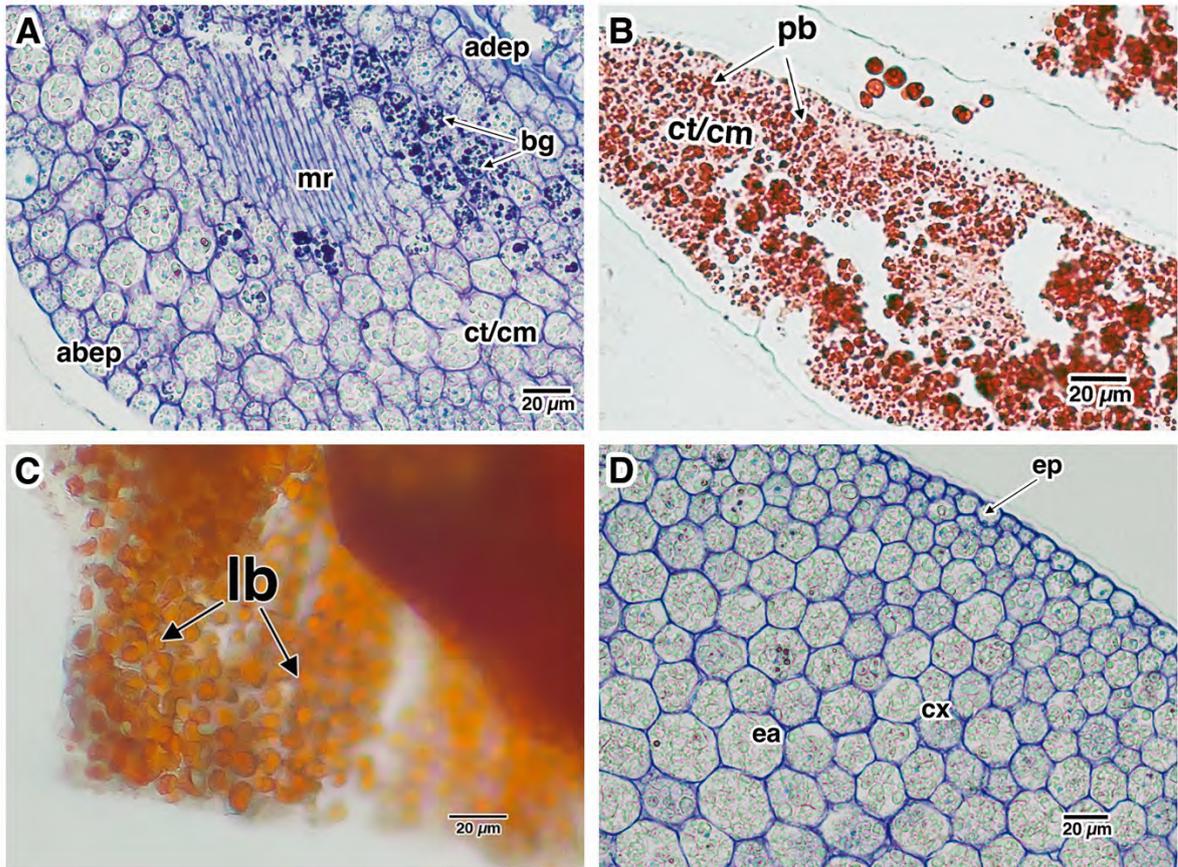
Morfoanatomia dos cotilédones de *Pimenta*: Os cotilédones são pequenos, brancos e quase inconspícuos, ficam no topo da espira e possuem uma forma foliar simples com um limbo estreito plano convexo e uma nervura central protuberante na face abaxial, a qual se ramifica simetricamente no limbo (Figura 15C). Os cotilédones também são divergentes, em que as faces adaxiais não estão em contato e apontam para diferentes lados, além de serem reflexos dentro da espiral (Figura 15C). **Epiderme cotiledonar:** Unisseriada com células justapostas, cuboides, diâmetro de 13.7 μm , parede delgada com algumas regiões com parede periclinal externa um pouco mais espessada e núcleo evidente (Figura 16A). Não foram observadas estruturas secretoras, compostos fenólicos ou inclusões inorgânicas. **Mesofilo cotiledonar:** As células parenquimáticas são elipsoides e isodiamétricas com diâmetro de 21.4 μm e estão ordenadas em poucas camadas homogêneas com reduzido espaço intercelular (Figura 16A). Não foram observadas estruturas secretoras ou inclusões inorgânicas. Algumas células possuem grãos amorfos corados em roxo escuro por AT (Figura 16A). **Feixes vasculares:** Os feixes vasculares possuem a organização típica de um órgão foliar com um feixe central mais espesso no centro do limbo (Figura 16A). **Reserva de proteínas nos cotilédones:** A coloração por XP evidenciou expressiva quantidade de grânulos esféricos a amorfos, diâmetro médio de 3.1 μm (Figura 16B). Esses grãos de reservas de proteínas estão espalhados no citoplasma das células parenquimáticas do mesofilo, entretanto, algumas células da epiderme também apresentaram pequenos grânulos positivos para proteínas. **Reservas de carboidratos nos cotilédones:** Não foram observados resultados positivos para os testes de detecção de reserva de carboidratos. **Reservas de lipídios:** Reservas de lipídios foram observadas dentro de todas as células parenquimáticas e da epiderme dos cotilédones (Figura 16C).

Morfoanatomia do eixo embrionário de *Pimenta*: O formato do eixo é cilíndrico, comprido e coclear, dando voltas em torno de si e inchando à medida que se aproxima do ápice radicular. A radícula é mínima e bastante abaulada ao final do eixo embrionário. O cilindro central é bastante desenvolvido embora não tão distinto quanto em *Campomanesia* sob lupa. O embrião ocupa a totalidade do espaço vazio

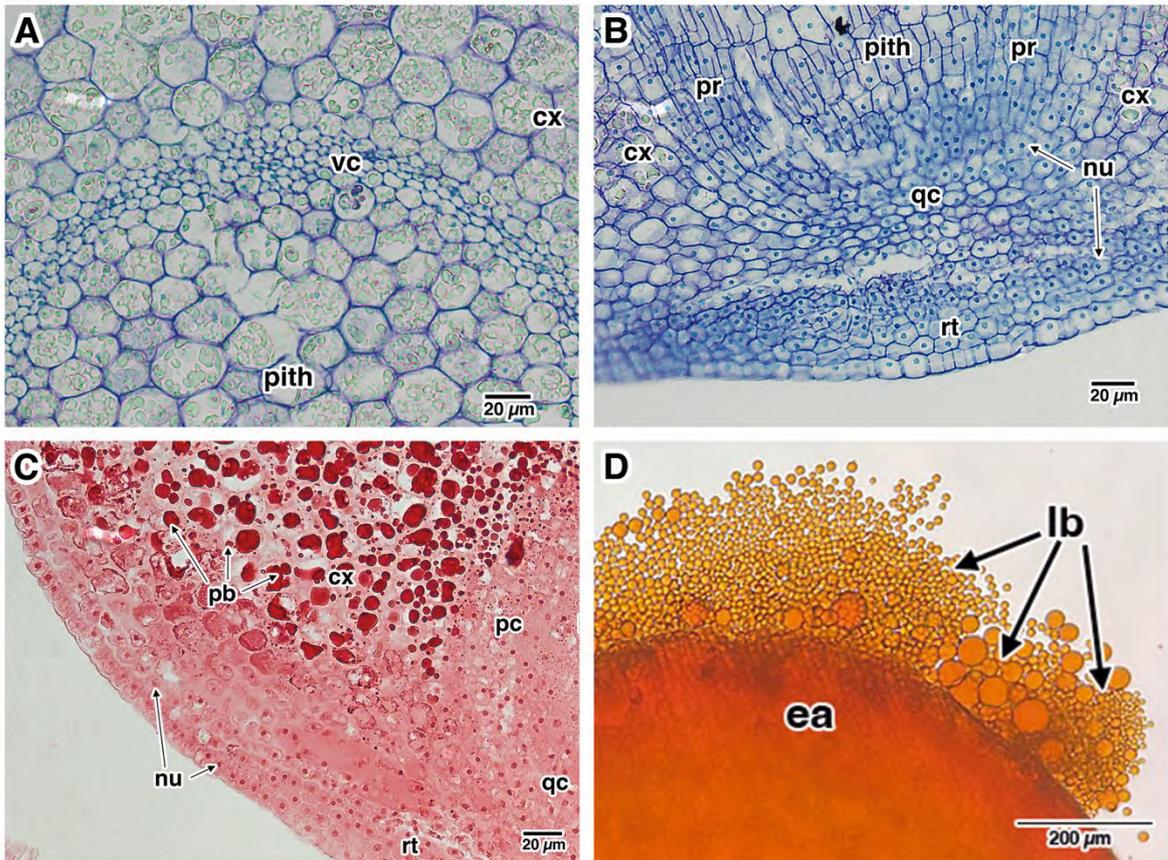
Figura 15. Embriões de *Pimenta* e *Psidium*.

Fonte: Ilustrações 15E-H por Jéssica Costa. As demais elaboradas pelo autor. **15A-C** – *Pimenta pseudocaryophyllus*; **15D** e **15I** – *Psidium guajava*; **15E-F** e **15G-H** – Ilustrações baseadas em *P. guajava* — **15A** Visão geral do embrião fora da semente mostrando a base da espiral coclear com detalhe dos cotilédones dobrados; **15B** semente de *Pimenta* seccionada ao meio mostrando a cavidade do tegumento em formado de C; **15C** visão do ápice da espira e imagem com parâmetros ajustados em em programa de imagem para evidenciar com mais detalhes a espira e a posição dos pequenos cotilédones; **15D-E** imagem e ilustração de semente cortada de *Psidium*. **15F-I** detalhe da posição do cotilédone retroflexo em relação ao eixo embrionário; **15G** ilustração mostrando o opérculo da testa; **15H** corte transversal da semente evidenciando que o embrião preenche toda a cavidade disponível — ct –cotilédones; rt – ápice radicular.

em forma de C formado pela testa (Figura 15B). **Epiderme hipocotilar:** Unisseriada, com células justapostas, poliédricas retangulares, parede celular delgada e núcleo evidente basal ao meio próximo à parede periclinal interna (Figura 16D). **Córtex:** Células parenquimáticas elipsoides a poliédricas cuboides e isodiamétrica com diâmetro de 29.4, parede celular delgada e núcleo visível, organizadas em camadas homogêneas e pouco espaço intercelular (Figura 16D). Algumas células possuem grânulos azuis ou roxos evidenciados pelo AT, com formatos esféricos ou amorfos. Não foram observadas estruturas secretoras ou inclusões inorgânicas. **Cilindro central:** O cilindro central possui uma medula parenquimática, com células semelhantes as do córtex, e um cilindro vascular sifonostelo pouco diferenciado em feixes vasculares e está na posição central ao longo de todo eixo embrionário. (Figura 17A) **Meristemas e ápices:** O meristema apical caulinar não foi observado, enquanto o meristema apical radicular se representa como uma pequena área morfologicamente de células pequenas e grandes núcleos produzindo um ápice radicular do tipo aberto. A coifa é pouco diferenciada e desenvolvida com poucas camadas de células com atividade mitótica presente e paredes celulares sinuosas e ausente de inclusões ou reservas (Figura 17B). As células mais externas da região da coifa são colunares. **Reserva de proteínas no eixo:** A coloração com XP evidenciou grãos proteicos de reserva substancialmente abundantes, diâmetro médio de 5 μm em todas as células parenquimáticas do córtex e do cilindro vascular (Figura 17C). Entretanto, ao se aproximar do ápice radicular, as reservas vão diminuindo até ficarem ausentes na região da coifa e do meristema. **Reserva de carboidratos no eixo:** Alguns grãos foram observados corado levemente de magenta em uma quantidade minimamente significativa e quase inconspícuas. Sob luz polarizada, esses pequenos grãos indicam que a estrutura cristalina do amido foi consumida em grande parte sendo quase nada visível nas lentes do microscópio e que a câmera de captura não conseguiu registrar em imagem. **Reserva de lipídios no eixo:** A reserva de lipídio preenche parte significativa do citoplasma em que foi possível observar as gotículas de lipídio extravasando do corte do parênquima do eixo embrionário (Figura 17D).

Figura 16. Embriões de *Pimenta*.

Fonte: elaborada pelo autor. **16 A-D** – *P. pseudocaryophyllus* var. *pseudocaryophyllus* — **16A** secção transversal de cotilédone evidenciando granulações basófilas citoplasmáticas. AT; **16B** secção transversal de cotilédone evidenciando armazenamento de grânulos proteicos. XP; **16C** secção transversal a mão livre de cotilédone evidenciando os corpos lipídicos. Sudan IV; **16D** secção transversal de eixo embrionário. AT. — **abep** – epiderme abaxial; **adep** – epiderme adaxial; **cm** – mesofilo cotiledonar; **ct** –cotilédones; **cx** – córtex; **ea** – eixo embrionário; **ep** – epiderme hipocotilar; **lb** – corpos lipídicos; **mr** – nervura principal; **pb** – grânulos proteicos.

Figura 17. Embriões de *Pimenta*.

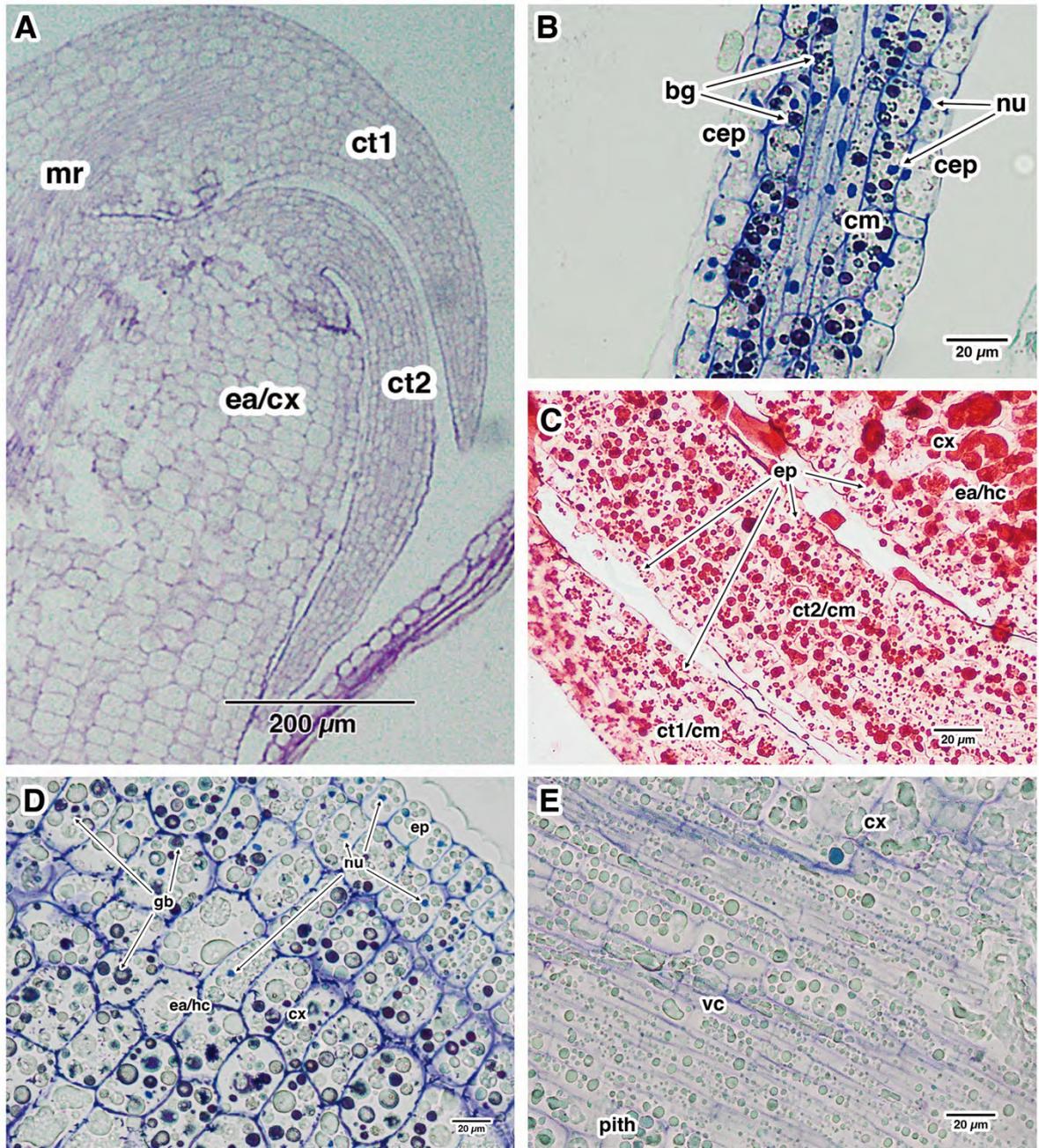
Fonte: elaborada pelo autor. **17A e 17D** – *P. pseudocaryophyllus* var. *pseudocaryophyllus*; **17B-C** – *P. pseudocaryophyllus* var. *hoehnei* — **17A** secção longitudinal de eixo embrionário evidenciando o cilindro vascular em estágio avançado de maturação. AT; **17B** secção longitudinal de ápice radicular mostrando a região do centro quiescente e saída dos cordões procambiais. AT; **17C** secção longitudinal de ápice radicular evidenciando os grânulos proteicos e o gradiente de armazenamento. XP; **17D** secção transversal a mão livre de eixo embrionário evidenciando as gotículas de lipídio saindo das células cortadas. Sudan IV — **cx** – córtex; **ea** – eixo embrionário; **hep** – epiderme hipocotilar; **nu** – núcleo; **lb** – corpos lipídicos; **pb** – grânulos proteicos; **pith** – medula; **pr** – cordões procambiais; **qc** – centro quiescente; **rt** – ápice radicular; **vc** – cilindro vascular.

Psidium L.

Morfologia do embrião de *Psidium*: O embrião segue o formato e quase todo composto do eixo embrionário que é uniformemente inchado e cilíndrico, comprido e curvado a uncinado, variando entre um C e uma forma de gancho (Figura 15D, 15E, 15F, 15G e 15H). Um par de cotilédones acumbentes, quase inconspícuos fortemente reflexos para dentro da curvatura (Figura 15F e 15I). O embrião é extremamente frágil e facilmente esmagável a qualquer pressão mínima exercida nele, sendo muito difícil a realização da sua retirada da semente e cortes a mão livre.

Morfoanatomia dos cotilédones de *Psidium*: Os cotilédones são pequenos, quase inconspícuos e fortemente reflexos, estando quase colados ao eixo ao retirar da semente, o que dificulta a sua visualização. São achatados, lineares com ápice agudo (Figura 15I, 18A). **Epiderme cotiledonar:** Unisseriada, justaposta, poliédricas cuboides ou elipsoides, diâmetro de 12.2 μm , parede delgada e núcleo evidente. Não foi observada células com acúmulo de compostos de natureza fenólica e nem drusas (Figura 18B). **Mesofilo cotiledonar:** Células parenquimáticas, homogêneas, com pouco espaço intercelular, cuboides ou elipsoides, isodiamétricas, com diâmetro de 17.4 μm , parede celular delgada e núcleo evidente (Figura 18B). Algumas células apresentaram grânulos basófilos azuis marinhos a arroxeados evidenciados por AT (Figura 18D). Não foram observadas estruturas secretoras, acúmulo de compostos de natureza fenólica ou drusas. **Feixes vasculares:** Apresentam organização típica dos feixes vasculares de um eixo embrionário. **Reserva de proteínas nos cotilédones:** Os grãos de proteína possuem formatos esféricos, elipsoidais e, em alguns casos, amorfos, como se tivesse ocorrido a fusão de alguns grãos (Figura 18C). São abundantes tanto no tecido parenquimático do mesofilo quanto nas células da epiderme e o diâmetro médio de 3.6 μm . **Reserva de carboidratos nos cotilédones:** Não foram identificados reservas de carboidratos que pudessem ser evidenciadas pela reação do PAS ou Luz Polarizada. **Reserva de lipídios nos cotilédones:** Não observamos a região de cotilédones no teste de Sudan IV.

Morfoanatomia do eixo embrionário de *Psidium*: O eixo é cilíndrico, alongado, curvado a uncinado, sem completar um pouco mais que meia volta cíclica. Possui com um cilindro central bem definido que acompanha toda a extensão do eixo (Figura 15E, 15F, 15H e 15I). A radícula é mínima e pouco diferenciada no ápice radicular. **Epiderme hipocotilar:** Unisseriada, com células justapostas, colunares ou

Figura 18. Embriões de *Psidium*.

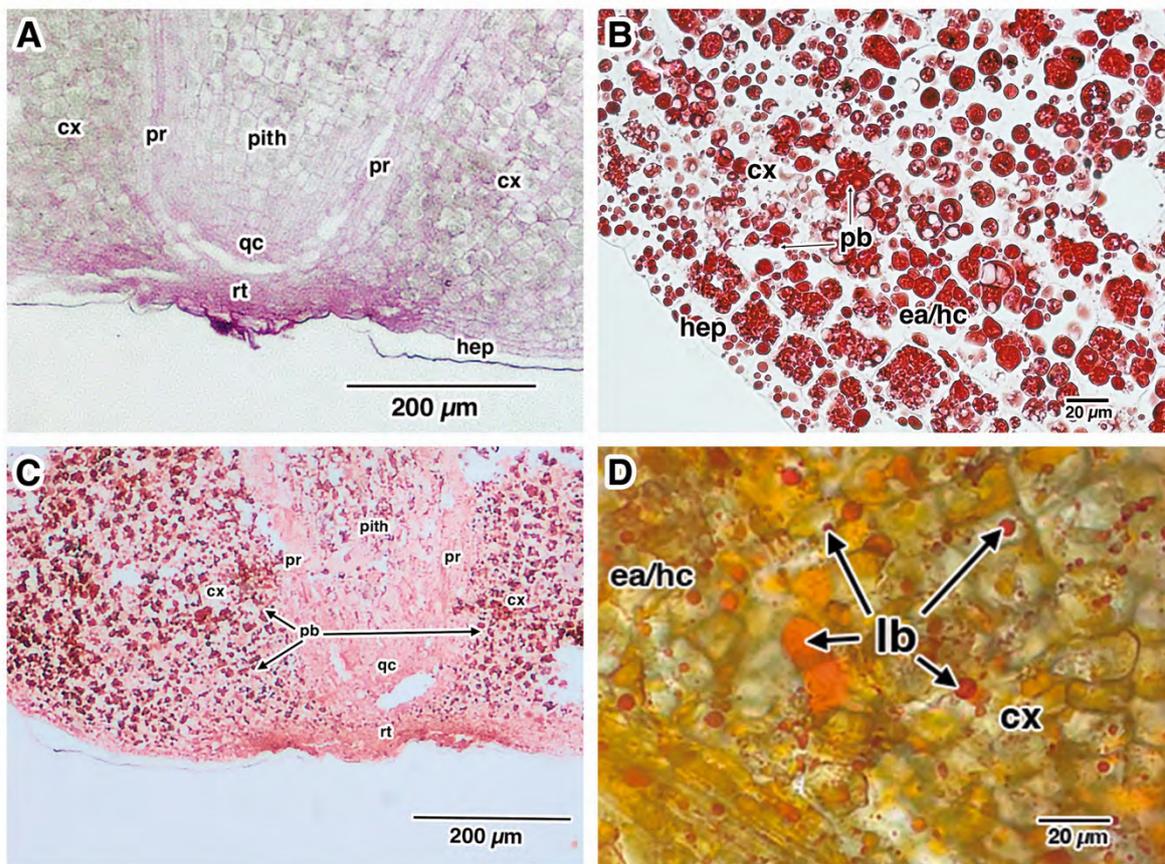
Fonte: elaborada pelo autor. **18A**, **18C** e **18E** – *P. guajava*; **18B** – *P. rhombeum*; **18D** – *P. cattleyanum* — **18A**. secção longitudinal da região superior do embrião mostrando os cotilédones reflexos em relação ao eixo embrionário. AT; **18B** secção transversal de cotilédone evidenciando os grânulos proteicos no parenquima. AT; **18C** secção transversal de cotilédone e eixo embrionário evidenciando grânulos proteicos. XP; **18D** secção transversal de eixo embrionário com granulações basófilas em células parenquimáticas. AT; **18E** secção longitudinal do eixo embrionário evidenciando um cilindro vascular em desenvolvimento. AT. — **cep** – epiderme cotiledonar; **cm** – mesofilo cotiledonar; **ct**, **ct1** e **ct2** – cotilédones; **bg** – grânulos basófilos; **cx** – córtex; **ea** – eixo embrionário; **ep** – epiderme cotiledonar e hipocotilar; **hep** – epiderme hipocotilar; **mr** – nervura principal; **nu** – núcleo; **pb** – grânulos proteicos; **pith** – medula; **vc** – cilindro vascular.

cuboides, isodiamétricas com diâmetro de 29.5 μm , paredes celulares e núcleo visível (Figura 18D). Não foram observadas estruturas secretoras, inclusões de natureza fenólica ou orgânicas. **Córtex:** Células parenquimáticas, homogêneas, elipsoides a cuboides, isodiamétricas com diâmetro de 53.2 μm , parede delgada e núcleo evidente (Figura 18D). Algumas células apresentaram grânulos roxos corados em roxo escuro pelo AT. Não foram observadas estruturas secretoras ou inclusões cristalinas. **Cilindro central:** Central, se estendendo ao longo de todo eixo embrionário, com uma área central medular que possui características semelhantes ao córtex (Figura 18E). O cilindro é fechado, formado por xilema e floema primário em desenvolvimento. Não foi possível diferenciar o periciclo morfológicamente. **Meristemas e ápices:** Não foi observado o meristema apical e nem possível definir região exata do meristema radicular, embora possa ser indicada a região do centro quiescente pela origem dos cordões procambiais (Figura 19A). A Região da coifa é reduzida e as células são mais elipsoides e menores, as quais apresentaram resultado negativo dos testes histoquímicos aplicados para a localização de substâncias ergásticas. **Reservas de proteínas no eixo:** Os grãos de reserva de proteína esféricos a amorfos foram evidenciados pela coloração por XP, aparecendo em quantidade abundante nas células parenquimáticas do córtex, medula e moderada quantidade e menor tamanho em algumas regiões de epiderme (Figura 19B). Os grãos proteicos com diâmetro médio de 6.2 μm e a sua quantidade e o tamanho diminuem gradualmente à medida que se aproximam da região do ápice radicular, estando ausente nesta região (Figura 19C). **Reservas de carboidratos no eixo:** Não foram identificadas reservas que possam ser evidenciadas pelo uso da reação de PAS ou por luz polarizada. **Reserva de lipídios no eixo:** A reserva de lipídio preenche parte significativa do citoplasma, e foi possível observar as gotículas de lipídio extravasando do parênquima do eixo embrionário (Figura 19D).

3.2.4 Grupo externo de fruto carnoso

Syzygium Gaertn.

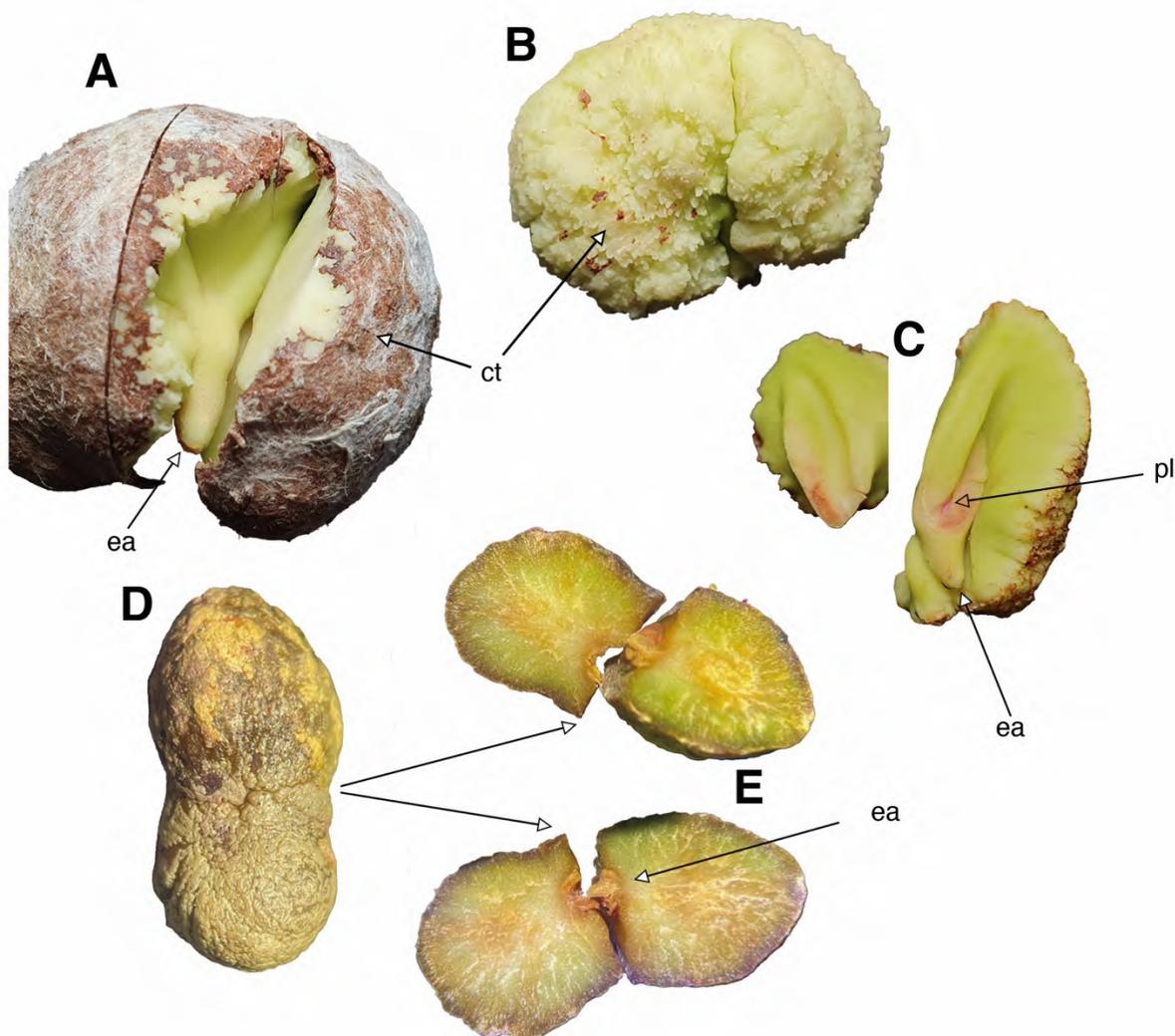
Morfologia do embrião de *Syzygium*: O formato do embrião de *Syzygium* de globoide em *Syzygium malaccense* (L.) Merr. & L.M.Perry e reniforme em *Syzygium cumini* (L.) Skeels (Figura 20A e 20D). As suas superfícies são bastante irregulares

Figura 19. Embriões de *Psidium*.

Fonte: elaborada pelo autor. **19A e 19C** – *Psidium* sp.; **19B e 19D** – *P. cattleyanum* — **19A.** secção longitudinal do ápice radicular com região do centro quiescente e saída dos cordões procambiais. A região da coifa é evidenciada com citoplasma em magenta. PAS; **19B** secção longitudinal do eixo embrionário evidenciando os grânulos proteicos. XP; **19C** secção longitudinal do ápice radicular evidenciando os grânulos proteicos armazenados em células do córtex. XP; **19D** Secção de eixo embrionário a mão livre evidenciando as gotículas de lipídios. Sudan IV — **cx** – córtex; **ea** – eixo embrionário; **hc** – hypocótilo; **lb** – corpos lipídicos; **hep** – epiderme hipocotilar; **lb** – corpos lipídicos; **nu** – núcleo; **pb** – grânulos proteicos; **pith** – medula; **pr** – cordões procambiais; **qc** – centro quiescente; **rt** – ápice radicular; **vc** – cilindro vascular.

com diversas reentrâncias (Figura 20B e 21A). Grande parte do embrião é formado por cotilédones que dão o aspecto maciço, porém são divisíveis e destacáveis (Figura 20C e 20E). Ao centro dessa massa, há um eixo embrionário ocultado menor que os cotilédones, mas bastante conspícuo.

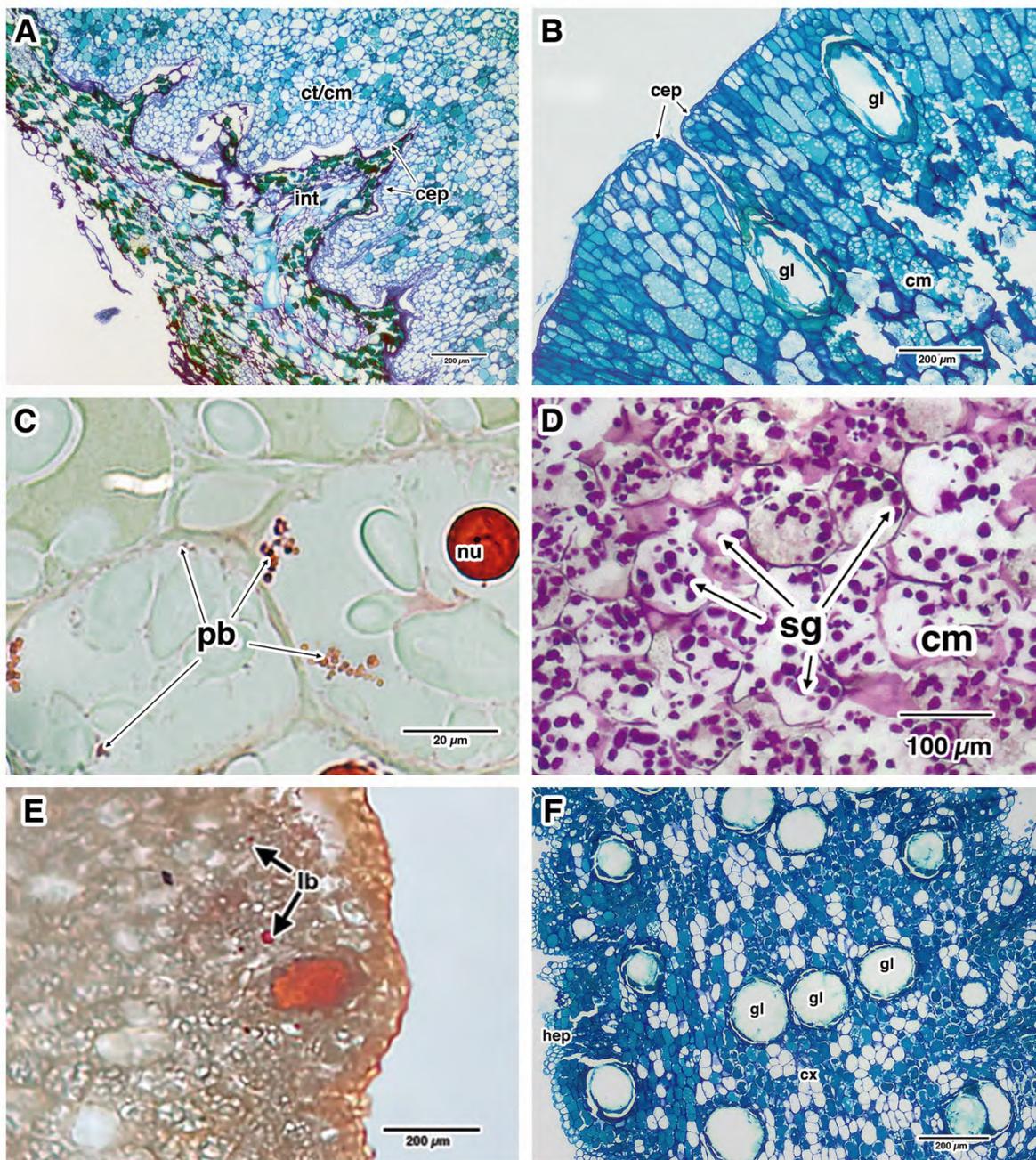
Morfoanatomia dos cotilédones de *Syzygium*: Os cotilédones são grandes, crasso, podendo ser clorofilados e crescem irregularmente preenchendo grande parte do espaço interno da semente cobrindo o eixo (Figura 20A, 20B e 20C). Os cotilédones possuem superfícies irregulares conferindo um aspecto verrucoso ou áspero, que geralmente segue a textura do integumento (Figura 20B e 21A). Em *S. malaccense* o cotilédone é extremamente rimoso e anfractuoso com suas terminações lobadas, revestindo todo o eixo embrionário. Em *S. cumini*, o cotilédone tem maior crescimento no eixo perpendicular em relação eixo embrionário e a sua superfície possui diversos sulcos. **Epiderme cotiledonar:** Unisseriada, justapostas, cuboides, isodiamétricas com diâmetro de 10.6 μm , parede celular delgada e núcleo evidente (Figura 21B). Não foram observadas estruturas secretoras, acúmulo de substâncias fenólicas ou cristalinas. **Mesofilo cotiledonar:** Células parenquimáticas, homogêneas, poliédricas, isodiamétricas com diâmetro de 42.8 μm , com pouco a médio espaço intercelular, parede celular delgada e citoplasma vacuolizado (Figura 21A). As células subepidérmicas podem apresentar formato colunar. Várias células parenquimáticas possuem acúmulo de substâncias de natureza fenólica, principalmente nas camadas subepidérmicas. Cavidades secretoras são presentes em quantidade significativa em posições subepidérmicas, e, em *S. cumini*, as cavidades se abrem diretamente na epiderme para secreção (Figura 21B). **Feixes Vasculares:** Possui estrutura típica do xilema e floema primários. A inervação ocorre por pequenos vasos que estão ramificados por todo o mesofilo. **Reserva de proteínas nos cotilédones:** Foi observada a presença de grânulos proteicos esféricos de diâmetro 1.77 μm nas células do mesofilo (Figura 21C). Em *S. cumini*, as camadas subepidérmicas apresentaram menor quantidade de grãos que o restante do mesofilo. **Reserva de carboidrato nos cotilédones:** Os grãos de amido estão presentes em quantidades abundantes no citoplasma das células parenquimáticas do mesofilo (Figura 21D). Foi observada uma diferença de quantidade e número entre as faces mais externas e internas dos cotilédones. **Reserva de lipídio nos cotilédones:** Gotículas de óleo de tamanho reduzido e escassas foram observadas em algumas poucas células do parênquima (Figura 21E).

Figura 20. Embriões de *Syzygium*.

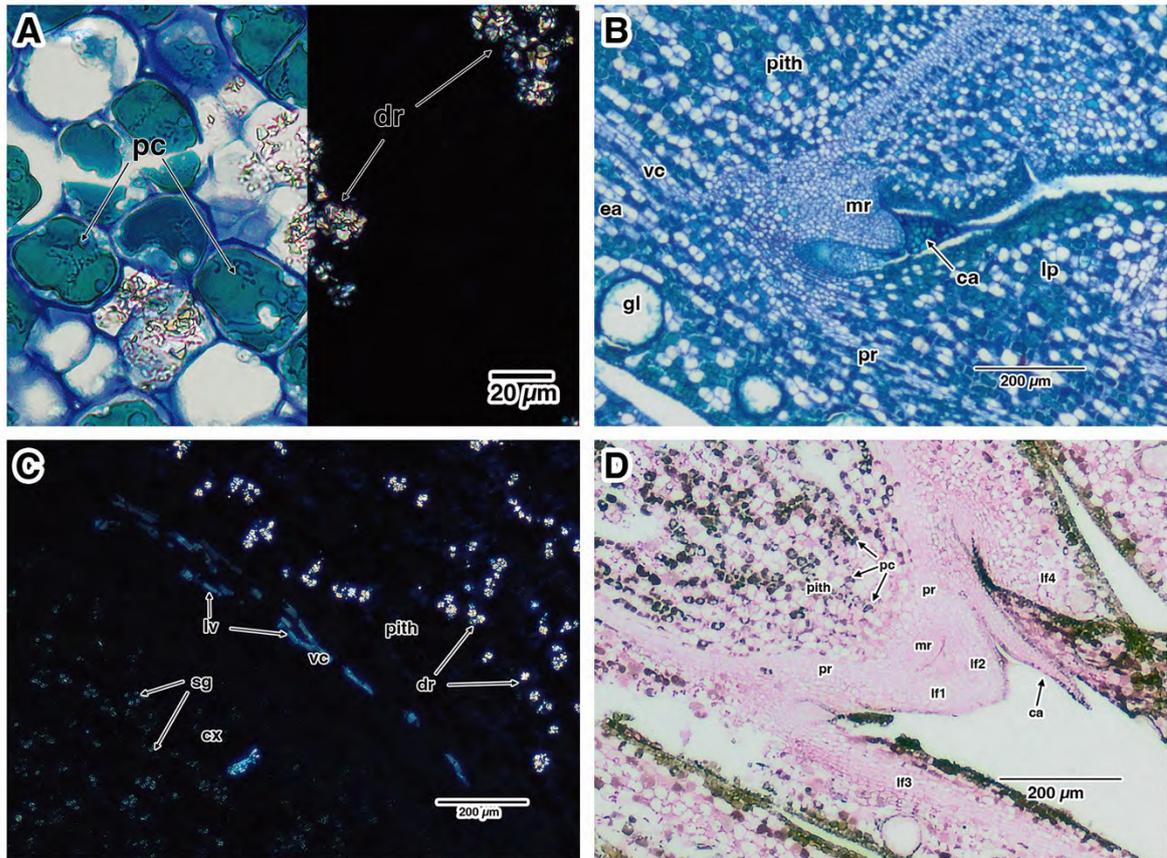
Fonte: elaborada pelo autor. **20A-C** – *S. malaccense*; **20D-E** – *S. cumini* — **20A** embrião com parte do cotilédone retirado mostrando o eixo embrionário escondido entre os cotilédones; **20B** Cotilédones com todo o tegumento retirado evidenciando o aspecto verrucoso da superfície; **20C** Embrião com um dos cotilédones destacados mostrando a plúmula levemente rosada entre as inserções dos cotilédones. É possível observar como os cotilédones encobrem todo o eixo embrionário; **20D-E** Separação mecânica do embrião no eixo dividindo em dois cotilédones, seguido de um corte em cada cotilédone em 20E. O eixo embrionário é pequeno e escondido entre os cotilédones — **ct** – cotilédone; **ea** – eixo embrionário; **pl** – plúmula.

Quantidades significativas de substâncias lipofílicas foram evidenciadas apenas no lúmen das cavidades secretoras.

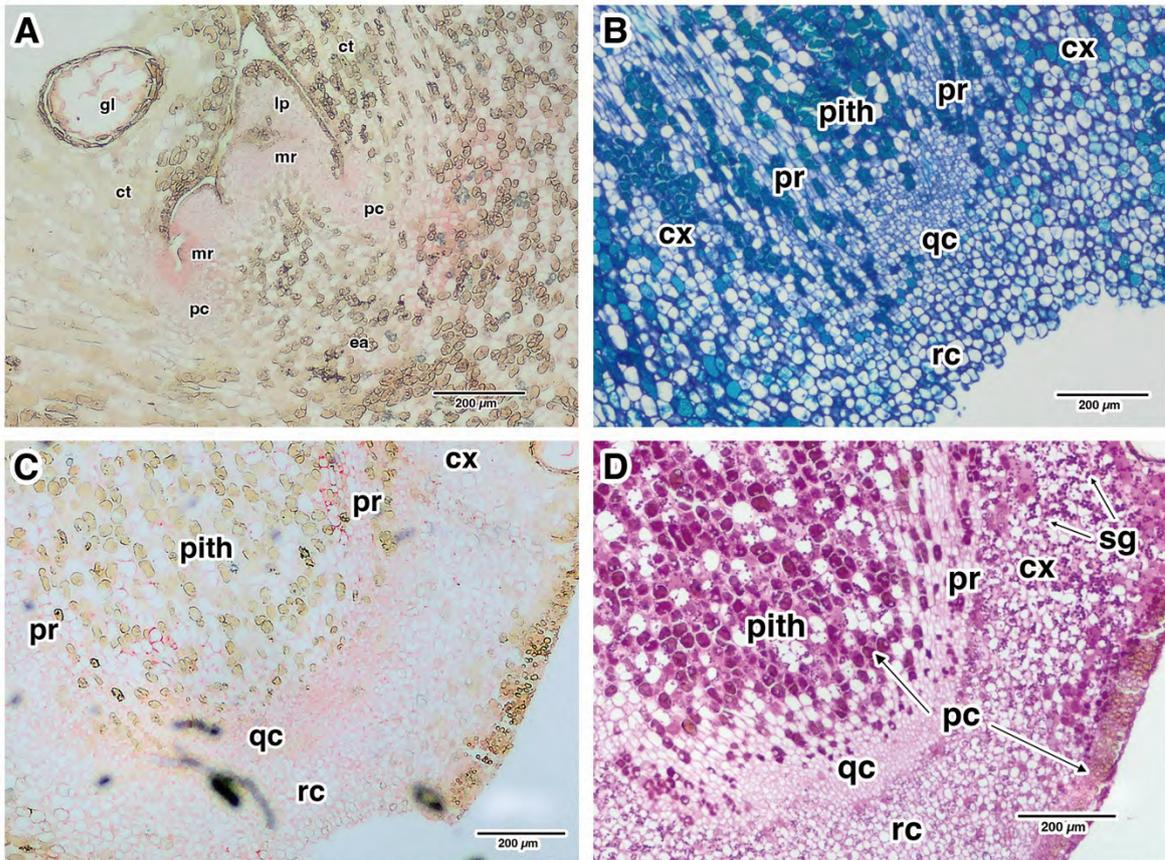
Morfoanatomia do eixo embrionário de *Syzygium*: O eixo embrionário pode ser comprido, com formato cônico ou alongado envolto pelo crescimento dos cotilédones. Apresentam formato fusiforme com coloração diferenciada, além de muitas vezes a plúmula estar diferenciada e visível entre os cotilédones, já com vários primórdios foliares e catafilos filiformes (Figura 20C e 22D). **Epiderme hipocotilar:** Unisseriada, justaposta, elipsoides e parede celular delgada (Figura 21F). **Córtex:** Células parenquimáticas, homogêneas, pouco espaço intercelular, isodiamétricas e parede celular delgada (Figura 23B). Algumas células apresentam acúmulo de substâncias de natureza fenólicas. Cavidades secretoras foram observadas na camada subepidérmica com acúmulo de bastante material de natureza fenólica. As cavidades são mais frequentes por área no eixo que no cotilédone. Drusas foram observadas em diversas células na região do córtex (Figura 22A). **Cilindro central:** O cilindro central possui uma região medular e o cilindro vascular é sifonostele saindo do ápice radicular. A região central medular possui células mais alongadas, com células idioblásticas, acumulando de substâncias de natureza fenólica ou drusas (Figura 22C). **Meristemas e ápices:** O meristema apical já está formando uma plúmula com vários primórdios foliares formados com acúmulo de conteúdo fenólico e presença de catafilos protetores (Figura 22B e 22D). Diversas gemas axilares já estão formadas nas laterais da gema apical e é possível observar o crescimento dos seus cordões procambiais se unindo aos do caule crescendo em direção às outras gemas (Figura 23A). O meristema radicular é uma região indicada pelo surgimento dos cordões procambiais do eixo embrionário, com células menores, parede celular delgada, núcleo grande e evidente e citoplasma com inúmeros vacúolos (Figura 23B). A região da coifa é do tipo aberta e está logo abaixo da região meristemática radicular, formada por células elipsoides e acúmulo de conteúdo fenólico aumentando em direção ao ápice (Figura 23B). **Reserva de proteínas no eixo:** Grânulos de proteínas são observados em menor quantidade que nos cotilédones, com formato esférico e diâmetro de 1.77 μm (Figura 23C). **Reserva de carboidratos no eixo:** Os grãos de amido corados em magenta diminuem na transição entre cotilédones e eixo embrionários, sendo escassos no eixo embrionário. Na coifa é possível observar grãos corados em magenta na região da columela, mas ausentes nas outras regiões da coifa (Figura 23D).

Figura 21. Embriões de *Syzygium*.

Fonte: elaborada pelo autor. **21A, 21C e 21F** – *S. malaccense*; **21B, 21D e 21E** – *S. cumini* — **21A e B** secções transversais de cotilédone evidenciando as reentrâncias preenchidas por integumento e estruturas secretoras. AT; **21C** secção transversal de cotilédone evidenciando os grânulos proteicos. XP; **21D** secção transversal de cotilédone evidenciando os grãos de amido. PAS. **21E** secção de cotilédone a mão livre evidenciando alguns poucos corpos lipídicos e a cavidade secretora com conteúdo lipofílico. Sudan IV; **21F** secção longitudinal de eixo embrionário evidenciando grande quantidade de cavidades secretoras. AT — **ct** – cotilédones; **cep** – epiderme cotiledonar; **cm** – mesofilo cotiledonar; **cx** – córtex; **gl** – cavidade secretora; **hep** – epiderme hipocotilar; **int** – integumentos secretora; **lb** – corpos lipídicos; **nu** – núcleo; **pb** – grânulos proteicos; **sg** – grãos de amido.

Figura 22. Embriões de *Syzygium*.

Fonte: elaborada pelo autor. **22A-E** – *S. malaccense* — **22A** e **22C** secções longitudinais do eixo embrionário sob luz polarizada evidenciando drusas e acúmulo de grãos de amido no córtex; **22B** secção transversal do ápice do eixo embrionário. É possível observar o meristema e os cordões procambiais saindo dele, sendo protegido por catáfilos. AT; **22D** secção longitudinal do ápice caulinar evidenciando a plúmula e os primordios foliares protegidos por catafilos. PAS — **ca** – catáfilos; **dr** – drusa; **ea** – eixo embrionário; **gl** – cavidade secretora; **lf1**, **lf2**, **lf3** e **lf4** – primórdios foliares; **lp** – primórdio foliar; **lv** – feixes laterais; **mr** – nervura principal; **pc** – compostos polifenólicos; **pith** – medula; **pr** – cordões procambiais; **vc** – cilindro vascular.

Figura 23. Embriões de *Syzygium*.

Fonte: elaborada pelo autor. **23A-E** – *S. malaccense* — **22A** secção longitudinal do ápice caulinar evidenciando a plúmula. XP; **22B** secção longitudinal de ápice caulinar. AT; **23C** secção longitudinal de ápice caulinar. XP; **22D** secção longitudinal do ápice caulinar evidenciando o gradiente de armazenamento sobre grãos de amido. PAS — **ct** – cotilédones; **cx** – córtex; **ea** – eixo embrionário; **gl** – cavidade secretora; **lp** – primórdio foliar; **mr** – nervura principal; **pith** – medula; **pc** – compostos polifenólicos; **pr** – cordões procambiais; **qc** – centro quiescente; **rc** – coifa; **sg** – grãos de amido; **vc** – cilindro vascular.

Reserva de Lipídios no eixo: Pequenas gotículas de óleo foram observadas na região das células parenquimáticas.

3.3 Determinação Química das Reservas

A quantificação química das reservas de 19 espécies de Myrtaceae (Tabela 1) estão sumarizadas na Tabela 2, 3 e 4, enquanto são representadas nas figuras 24 e 25 e, resumidamente, demonstraram perfis metabólicos diversos. Primeiramente serão apresentados os resultados por espécie e posteriormente os dados foram agrupados para caracterização das reservas dos gêneros e então sua importância na distinção entre as espécies e gêneros.

3.3.1 Perfil dos Valores Absolutos por Espécie

Os valores absolutos refletem a quantidade bruta extraída em mg/g dos componentes de reserva presentes nas amostras (Tabela 2, Figura 24). A média de proteínas solúveis variou significativamente, com *P. cattleyanum* (264.0 ± 3.3 mg/g) e *P. rhombeum* (243.0 ± 3.33 mg/g) apresentando os maiores valores absolutos, enquanto *C. laurifolia* (8.79 ± 0.08 mg/g) e *E. azeda* (8.86 ± 0.28 mg/g) apresentaram os menores valores absolutos. *E. luschnathiana* (674.0 ± 1.44 mg/g) apresentou o maior valor para amido, seguido de *E. azeda* (667 ± 31.9 mg/g), enquanto os menores valores foram observados em *P. guajava* (3.67 ± 0.21 mg/g) e *P. rhombeum* (5.01 ± 0.57 mg/g). Os valores médios de açúcares foram maiores em *M. dubia* (138 ± 1.64 mg/g) e *E. luschnathiana* (115 ± 0.94 mg/g) e os menores foram em *P. guajava* (5.29 ± 0.77 mg/g) e *C. laurifolia* (7.50 ± 0.01 mg/g). Já para a média de lipídios, *P. rhombeum* (713 ± 37.90 mg/g) e *P. cattleyanum* (551.0 ± 19.0 mg/g) apresentaram os maiores valores, enquanto os menores valores foram em *M. splendens* (82.7 ± 9.61) e *P. edulis* (105 ± 4.15 mg/g). A soma do total extraído mostra as espécies que tiveram as maiores quantidade de reservas brutas extraídas em que os maiores valores foram para *E. luschnathiana* e *P. rhombeum* e os menores em *M. splendens* e *P. guajava*.

Figura 24 – Gráfico sobre a composição absoluta das reservas extraídas de sementes de Myrteae.



Fonte: elaborada pelo autor. Os dados absolutos em mg/g de massa seca foram plotados em um gráfico de barras para melhor visualização das quantidades e proporções extraídas entre as espécies.

3.3.2 Perfil dos Valores Relativos por Espécie

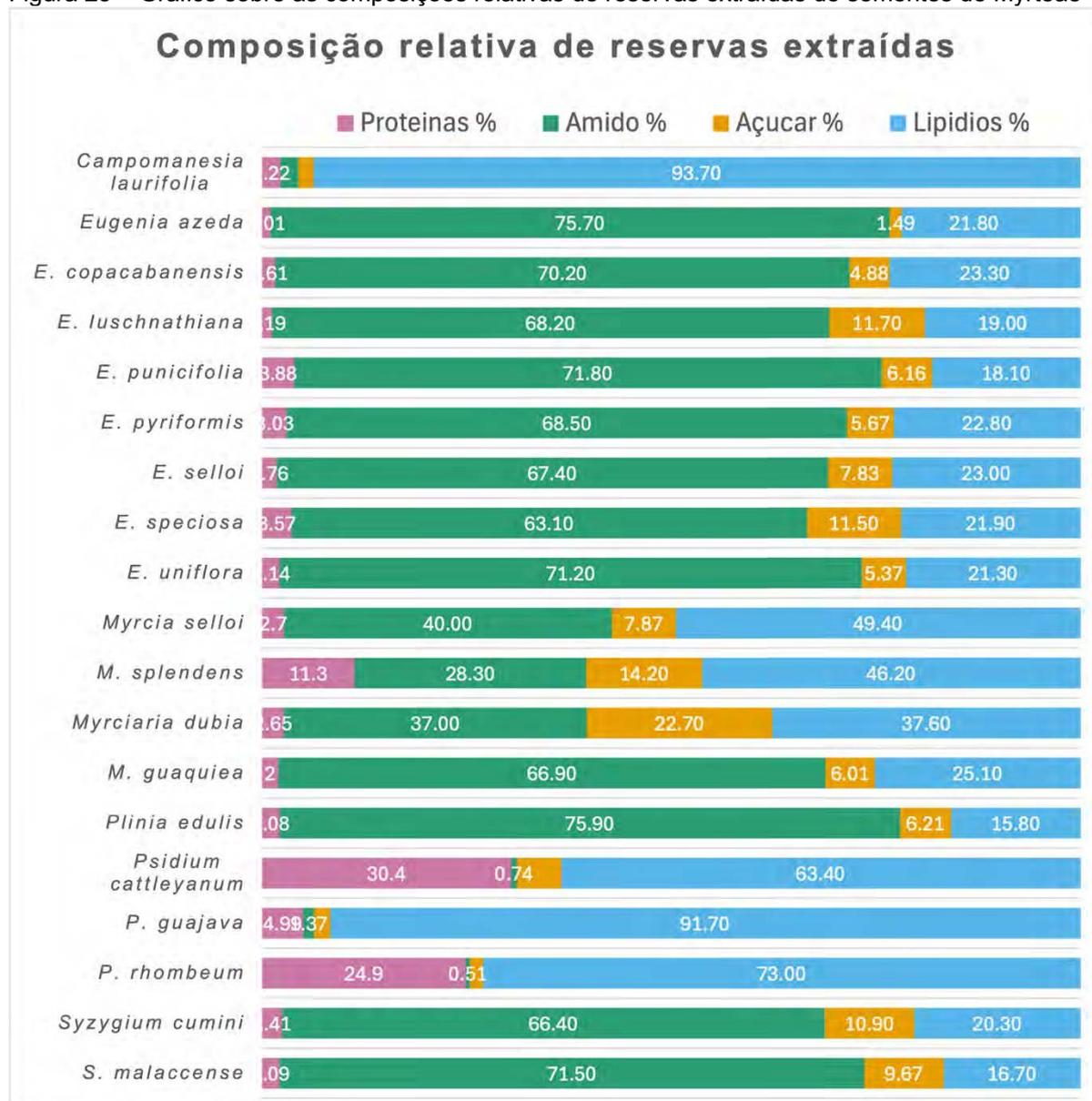
Os valores relativos refletem a relação composicional entre as reservas, enquanto diminui o fator influenciador da quantidade total extraída que pode levar a análises enviesadas nas análises comparativas entre espécies e gêneros (Tabela 3). Quando analisados os valores relativos, as porcentagens de proteínas também foram maiores para *Psidium cattleyanum* (30,4% ± 0.46) e *P. rhombeum* (24.9% ± 1.21), enquanto as menores porcentagens foram para *E. azeda* (1.01% ± 0.02) e *E. luschnathiana* (1.19% ± 0.93). Quanto ao amido, as maiores porcentagens foram para *P. edulis* (75.9% ± 0.71) e *E. azeda* (75.70% ± 0.52) e as menores para *P. rhombeum* (0.51% ± 0.05) e *P. cattleyanum* (0.74% ± 0.02). As maiores porcentagens para açúcares solúveis foram observadas em *Myrciaria dubia* (22.7% ± 0.62) e *Myrcia splendens* (14.2% ± 0.96) e as menores porcentagens foram em *E. azeda* (1.49% ± 0.04) e *P. rhombeum* (1.63% ± 0.28). A média de lipídios teve as maiores porcentagens em *C. laurifolia* (93.7% ± 0.16) e *P. guajava* (91.7% ± 0.33), enquanto as menores foram em *P. edulis* (15.8 ± 0.46) e *E. luschnathiana* (19.0% ± 0.46). *Syzigium malaccense* como grupo externo apresentou valores baixos de lipídios (16.7% ± 0.16).

3.3.3 Teste de normalidade de Shappiro-Wilk para a variação entre as espécies

Figura 25 – Gráfico sobre as composições absolutas de reservas extraídas. Fonte: Elaborada pelos autores. Os dados absolutos em % da soma total de reservas extraídas foram plotados em um gráfico de barras para melhor visualização das quantidades e proporções extraídas entre as espécies.

O Teste de Normalidade de Shappiro-Wilk demonstrou que as repetições das amostras no geral seguem distribuição normal gaussiana tanto quando considerados os valores absolutos, quando os valores relativos. Algumas poucas espécies em algumas reservas, indicadas na Tabela 2, fugiram da normalidade, indicando alguma variação derivada da metodologia que possa ter produzido algum valor extremo, pois devido às repetições serem da mesma amostra, os valores devem ser semelhantes e distribuídos normalmente. Embora essas espécies tenham sido classificadas como dados não-paramétricos, os dados mantiveram a confiabilidade.

Figura 25 – Gráfico sobre as composições relativas de reservas extraídas de sementes de Myrteae



Fonte: elaborada pelo autor. Os dados absolutos em % da soma total de reservas extraídas foram plotados em um gráfico de barras para melhor visualização das quantidades e proporções extraídas entre as espécies. Os valores das reservas absolutas extraídas de cada semente foram somados e este total equivale a 100% para cada espécie.

Tabela 2 – Média dos valores absolutos em mg/g, desvio padrão e normalidade das espécies utilizadas nas análises de determinação química.

Espécie	VALORES ABSOLUTOS																Total Extraído mg/g
	mg/g Proteínas solúveis				mg/g Amido				mg/g Açúcares solúveis				mg/g Lipídio				
	M	sd	W	pW	M	sd	W	pW	M	sd	W	pW	M	sd	W	pW	
<i>C. laurifolia</i>	8.8	0.08	0.90	0.40	8.6	0.67	0.84	0.13	7.5	0.01	0.83	0.10	372	14.70	0.84	0.13	396.9
<i>E. azeda</i>	8.9	0.28	0.92	0.53	667.0	31.90	0.90	0.36	13.1	0.24	0.97	0.90	192	7.48	0.90	0.36	881.0
<i>E. copacabanensis</i>	12.2	0.22	0.93	0.55	533.0	20.20	0.95	0.73	37.1	1.32	0.96	0.82	177	11.50	0.95	0.73	759.3
<i>E. luschnathiana</i>	11.7	0.60	0.93	0.56	674.0	1.44	0.90	0.39	115.0	0.94	0.68	0.00§	188	5.99	0.90	0.39	988.7
<i>E. puniceifolia</i>	25.1	0.51	0.93	0.59	466.0	13.10	0.88	0.25	39.9	1.41	0.89	0.34	118	7.31	0.88	0.25	649.0
<i>E. pyriformis</i>	25.5	0.03	0.95	0.75	577.0	6.08	0.98	0.97	47.8	0.75	0.96	0.81	192	6.81	0.98	0.97	842.3
<i>E. selloi</i>	14.9	0.55	0.97	0.90	570.0	10.30	0.94	0.62	66.2	1.27	0.85	0.15	195	11.80	0.94	0.62	846.1
<i>E. speciosa</i>	17.4	0.11	0.65	0.00§	308.0	20.70	0.91	0.42	55.9	0.77	0.80	0.06	107	4.68	0.91	0.42	488.3
<i>E. uniflora</i>	19.0	0.11	0.94	0.64	634.0	13.80	0.94	0.68	47.8	1.90	0.86	0.18	190	9.42	0.94	0.68	890.8
<i>M. selloi</i>	11.8	0.59	0.87	0.25	175.0	1.62	0.98	0.94	34.5	1.55	0.88	0.25	216	9.24	0.98	0.94	437.3
<i>M. splendens</i>	20.1	0.19	0.92	0.48	50.5	3.36	0.89	0.30	25.4	3.28	0.77	0.03§	82.7	9.61	0.89	0.30	178.7
<i>M. dubia</i>	16.1	0.11	0.93	0.61	225.0	11.40	0.85	0.17	138.0	1.64	0.68	0.00§	229	8.83	0.85	0.17	608.1
<i>M. guaquiea</i>	14.4	0.37	0.85	0.17	481.0	11.50	0.89	0.34	43.2	2.02	0.93	0.59	180	5.06	0.89	0.34	718.6
<i>P. edulis</i>	13.8	0.26	0.91	0.42	504.0	0.67	0.95	0.70	41.2	2.09	0.99	0.98	105	4.15	0.95	0.70	664.0
<i>P. cattleyanum</i>	264.0	3.30	0.85	0.16	6.4	0.02	0.90	0.36	47.4	0.91	0.84	0.12	551	19.00	0.90	0.36	868.8
<i>P. guajava</i>	13.4	0.23	0.82	0.08	3.7	0.21	0.98	0.96	5.3	0.77	0.85	0.16	246	2.83	0.98	0.96	268.4
<i>P. rhombeum</i>	243.0	3.33	0.92	0.47	5.0	0.57	0.55	0.00§	15.9	2.37	0.77	0.03§	713	37.90	0.55	0.00§	976.9
<i>S. cumini</i>	20.5	0.27	0.93	0.54	566.0	12.30	0.96	0.79	92.9	3.64	0.89	0.32	173	5.89	0.96	0.79	852.4
<i>S. malaccense</i>	15.6	0.33	0.93	0.58	534.0	5.11	0.82	0.09	72.2	2.34	0.84	0.13	125	2.73	0.82	0.09	746.8

Fonte: Elaborada pelo autor. M – média; sd – desvio padrão da média; W – Normalidade de Shappiro-Wilk, valores mais próximos de 1 mostram distribuição mais próximas da normal; pw – valor de significância do teste de Shappiro-Wilk. § - valores de significância menores que 0.05.

Tabela 3 – Média dos valores relativos em %, desvio padrão e normalidade das espécies utilizadas nas análises de determinação química.

Espécie	VALORES RELATIVOS															
	% Proteínas				% Amido				% Açúcares solúveis				% Lipídio			
	M	sd	W	pW	M	sd	W	pW	M	sd	W	pW	M	sd	W	pW
<i>C. laurifolia</i>	2.22	0.07	0.82	0.10	2.17	0.12	0.94	0.64	1.89	0.07	0.86	0.18	93.70	0.16	0.91	0.42
<i>E. azeda</i>	1.01	0.02	0.88	0.26	75.70	0.52	0.86	0.20	1.49	0.04	0.85	0.16	21.80	0.48	0.86	0.18
<i>E. copacabanensis</i>	1.61	0.04	0.88	0.29	70.20	0.52	0.86	0.19	4.88	0.09	0.90	0.39	23.30	0.57	0.92	0.48
<i>E. luschnathiana</i>	1.19	0.05	0.93	0.55	68.20	0.49	0.90	0.39	11.70	0.06	0.98	0.93	19.00	0.46	0.90	0.35
<i>E. puniceifolia</i>	3.88	0.07	0.95	0.77	71.80	0.48	0.87	0.24	6.16	0.05	0.98	0.95	18.10	0.53	0.87	0.25
<i>E. pyriformis</i>	3.03	0.04	0.98	0.96	68.50	0.43	0.98	0.97	5.67	0.03	1.00	1.00	22.80	0.47	0.98	0.96
<i>E. selloi</i>	1.76	0.03	0.97	0.92	67.40	0.70	0.94	0.63	7.83	0.12	0.91	0.43	23.00	0.76	0.93	0.59
<i>E. speciosa</i>	3.57	0.16	0.93	0.55	63.10	1.05	0.81	0.08	11.50	0.45	0.78	0.04	21.90	0.57	0.95	0.78
<i>E. uniflora</i>	2.14	0.05	0.96	0.82	71.20	0.51	0.98	0.94	5.37	0.10	0.98	0.95	21.30	0.50	0.95	0.73
<i>M. selloi</i>	2.70	0.07	0.86	0.19	40.00	0.83	0.96	0.82	7.87	0.15	0.98	0.96	49.40	0.70	0.95	0.77
<i>M. splendens</i>	11.30	0.92	0.92	0.53	28.30	1.25	0.76	0.03§	14.20	0.96	0.96	0.79	46.20	1.79	0.74	0.02§
<i>M. dubia</i>	2.65	0.08	0.87	0.24	37.00	0.57	0.91	0.41	22.70	0.62	0.92	0.48	37.60	0.14	0.88	0.28
<i>M. guaquiea</i>	2.00	0.01	0.94	0.64	66.90	0.37	0.86	0.20	6.01	0.14	0.93	0.55	25.10	0.33	0.81	0.07
<i>P. edulis</i>	2.08	0.02	0.90	0.40	75.90	0.71	0.98	0.96	6.21	0.25	0.98	0.93	15.80	0.46	0.94	0.67
<i>P. cattleyanum</i>	30.40	0.46	0.80	0.06	0.74	0.02	0.91	0.46	5.45	0.06	0.90	0.36	63.40	0.52	0.83	0.10
<i>P. guajava</i>	4.99	0.03	0.95	0.71	1.37	0.06	0.96	0.83	1.97	0.26	0.83	0.10	91.70	0.33	0.83	0.11
<i>P. rhombeum</i>	24.90	1.21	0.64	0.00§	0.51	0.05	0.90	0.35	1.63	0.28	0.86	0.18	73.00	1.40	0.72	0.01§
<i>S. cumini</i>	2.41	0.04	0.90	0.38	66.40	0.33	0.88	0.27	10.90	0.20	0.86	0.20	20.30	0.25	0.95	0.77
<i>S. malaccense</i>	2.09	0.02	0.83	0.10	71.50	0.33	0.88	0.29	9.67	0.20	0.95	0.72	16.70	0.16	0.80	0.06

Fonte: Elaborada pelo autor. M – média; sd – desvio padrão da média; W – Normalidade de Shappiro-Wilk, valores mais próximos de 1 mostram distribuições mais próximas da normal; pW – valor de significância do teste de Shappiro-Wilk. § - valores de significância menores que 0.05.

3.3.4 Média dos valores relativos por gênero

As médias dos valores relativos das espécies que compõem um gênero demonstram a média composicional relativa a esse gênero. Os gêneros *Campomanesia* e *Plinia* foram amostrados com apenas uma espécie, portanto os valores serão iguais aos de suas espécies. A variação das médias relativas foi maior em lipídios (77.9%), seguido de amido (75.9%), proteínas solúveis (18.01%) e açúcares solúveis (12.51%).

A média relativa de proteínas solúveis demonstrou que a maior quantidade relativa está em *Psidium* ($20.1\% \pm 11.2$), enquanto *Plinia* demonstrou a menor quantidade relativa ($2.08\% \pm 0,02$). Em contraste com proteínas, a maior média relativa de amido foi em *Plinia* ($75.9\% \pm 0.71$) e a menor foi em *Psidium* ($0.87\% \pm 0.37$). Para os valores relativos médios de açúcares solúveis, *Myrciaria* ($14.4\% \pm 8.73$) apresentou o maior valor e *Campomanesia* ($1.89\%, \pm 0.18$) apresentou o menor valor. Para os teores de lipídios, *Campomanesia* ($93.7\% \pm 0.16$) apresentou a maior média relativa, enquanto a menor média foi observada em *Plinia* com ($15.80\% \pm 0.46$).

3.3.5 Teste de Normalidade de Shappiro Wilk e Teste de Variância de Lavene para a variação entre os gêneros

Os testes de Shappiro-Wilk e Levene foram realizados para avaliar a violação das suposições de normalidade e homogeneidade, a fim de conduzir o teste correto de análise de variância.

Os testes de normalidade de Shappiro-Wilk demonstraram que pelo menos 4 gêneros tiveram violação da suposição de normalidade com valores significativos abaixo de 0.05 e valores W distantes de um (1) (Tabela 4). Portanto, os dados médios para gênero são em sua maioria não paramétricos.

Os testes de homogeneidade da variância de Lavene foram realizados para os gêneros *Eugenia*, *Myrcia*, *Myrciaria*, *Psidium* e *Syzygium*, pois possuíam duas ou mais espécies para a execução do teste. Os valores para proteínas e para açúcares apresentaram valores de “p” abaixo de 0.05 para todos os gêneros analisados, exceto em *Syzygium*, demonstrando violação de homogeneidade nessas reservas (Tabela 5). Isso mostra que proteínas e açúcares não estão homogeneamente distribuídos entre as espécies de cada gênero.

Tabela 4 – Média dos valores relativos em %, desvio padrão e normalidade das espécies utilizadas nas análises de determinação química.

Gênero	VALORES RELATIVOS POR GÊNERO											
	% Proteínas						% Amido					
	M	sd	W	pW	F	pF	M	sd	W	pW	F	Pf
<i>Campomanesia</i>	2.2	0.07	0.82	0.10	-	-	2.2	0.12	0.94	0.64	-	-
<i>Eugenia</i>	2.3	1.03	0.88	0.00§	3.97	0.00	69.5	3.54	0.96	0.08	0.52	0.81
<i>Myrcia</i>	7.0	4.53	0.74	0.00§	13.96	0.00	34.2	6.18	0.77	0.00	0.26	0.62
<i>Myrciaria</i>	2.3	0.35	0.74	0.00§	4.35	0.06	52.0	15.60	0.67	0.00	1.04	0.33
<i>Plinia</i>	2.1	0.02	0.90	0.40	-	-	75.9	0.71	0.98	0.96	-	-
<i>Psidium</i>	20.1	11.20	0.74	0.00§	4.14	0.04	0.9	0.37	0.82	0.00	2.00	0.17
<i>Syzygium</i>	2.3	0.17	0.77	0.00§	1.51	0.25	69.0	2.72	0.75	0.00	0.10	0.76
Gênero	% Açúcares Solúveis						% Lipídio					
	M	sd	W	pW	F	pF	M	sd	W	pW	F	Pf
<i>Campomanesia</i>	1.9	0.07	0.86	0.18	-	-	93.7	0.16	0.91	0.42	-	-
<i>Eugenia</i>	6.8	3.24	0.88	0.00§	5.56	0.00§	21.4	1.86	0.91	0.00§	0.45	0.87
<i>Myrcia</i>	11.0	3.36	0.77	0.00§	5.11	0.05	47.8	2.13	0.90	0.16	2.37	0.16
<i>Myrciaria</i>	14.4	8.73	0.68	0.00§	7.85	0.02	31.3	6.57	0.68	0.00§	1.07	0.33
<i>Plinia</i>	6.2	0.25	0.98	0.93	-	-	15.8	0.46	0.94	0.67	-	-
<i>Psidium</i>	3.0	1.79	0.72	0.00§	9.44	0.00§	76.0	12.10	0.80	0.00§	2.25	0.14
<i>Syzygium</i>	10.3	0.67	0.85	0.03	0.07	0.79	18.5	1.91	0.73	0.00§	0.42	0.53

Fonte: Elaborada pelo autor. M – média; sd – desvio padrão da média; W – normalidade de Shappiro-Wilk, valores mais próximos de 1 mostram distribuições mais próximas da normal; pW – valor de significância do teste de Shappiro-Wilk; F – teste de homogeneidade de variância de Levene; pF – valor de significância do teste de Lavene § - valores de significância menores que 0.05.

O teste de Análise de Variância (ANOVA) foi descartado devido às violações de normalidade e homogeneidade ocorridas nos gêneros, as quais são importantes para considerar os dados paramétricos, premissa indispensável para o teste. Portanto, os dados foram tratados como não-paramétricos e o teste H de Kruskall-Wallis foi escolhido para conduzir a análise de variância.

3.3.5 Teste H de Kruskall-Wallis e Teste Post-Hoc de Dunn entre os gêneros

Os dados foram submetidos ao teste H de Kruskall-Wallis para analisar a variância das reservas entre os gêneros. Os valores para todas as reservas foram altos com alta significância, rejeitando a hipótese nula de que as medianas são iguais e que existe uma distribuição homogênea das reservas entre os gêneros. Os valores mais altos foram para lipídios ($\chi^2 = 100.16$; $p = 2.20^{-16}$), seguido de açúcares solúveis ($\chi^2 = 89.34$; $p = 2.20^{-16}$), proteínas solúveis ($\chi^2 = 56.93$; $p = 1.38^{-10}$) e amido ($\chi^2 = 56.93$; $p = 1.89^{-16}$).

Figura 26 – Matriz de comparações múltiplas do teste de Dunn.

	Campomanesia		Eugenia		Myrcia		Myrciaria		Plinia		Psidium		Syzygium	
<i>Campomanesia</i>	Camp.	Pr Am Aç Lp												
<i>Eugenia</i>	Pr Am Aç Lp	Eugenia	Pr Am Aç Lp											
<i>Myrcia</i>	Pr Am Aç Lp	Pr Am Aç Lp	Myrcia	Pr Am Aç Lp										
<i>Myrciaria</i>	Pr Am Aç Lp	Pr Am Aç Lp	Pr Am Aç Lp	Myrciaria	Pr Am Aç Lp									
<i>Plinia</i>	Pr Am Aç Lp	Pr Am Aç Lp	Pr Am Aç Lp	Pr Am Aç Lp	Plinia	Pr Am Aç Lp								
<i>Psidium</i>	Pr Am Aç Lp	Psidium	Pr Am Aç Lp											
<i>Syzygium</i>	Pr Am Aç Lp	Syzygium	Pr Am Aç Lp											

Fonte: elaborada pelo autor. A interseção entre os gêneros mostra as quatro reservas e as células coloridas indicam que há diferença estatisticamente significativa ($p < 0.05$) naquela reserva entre os pares de gênero, ou seja, que há bastante diferença na composição desta reserva. As cores representam cada reserva Pr – Proteína em magenta; Am – Amido em verde; Aç – Açúcar em laranja; Lp – Lipídio em azul.

Os valores demonstram que lipídio é a reserva com maior diferença significativa, com açúcares logo depois, evidenciando que a distribuição de lipídios e açúcares entre os gêneros é a mais heterogênea das reservas.

O teste H de Kruskal-Wallis mostra apenas se existe variação entre os gêneros, mas não indica entre quais gêneros. Sendo assim, o teste *Post-Hoc* de Dunn com correção de Bonferroni foi aplicado para realizar comparação gênero a gênero e identificar onde estão as diferenças significativas. A Figura 24 mostra um resumo da comparação entre os gêneros e os valores significativos foram coloridos para cada reserva, demonstrando que a distribuição da reserva entre esses gêneros foi heterogênea.

As distribuições heterogêneas entre *Eugenia:Myrcia*, *Eugenia:Psidium* e *Syzygium:Psidium* se destacaram no teste de Dunn devido à significância ocorrer entre as quatro reservas. Outra relação que se destacou foi entre *Eugenia:Plinia:Syzygium*, na qual, desta vez pela baixa significância, as quatro reservas apresentaram distribuição homogênea entre estes gêneros.

A relação entre *Myrciaria:Myrcia* também se mostrou com baixa significância e distribuição homogênea em todas as reservas. A relação entre *Myrciaria* e o grupo *Eugenia/Plinia/Syzygium* foi afastada principalmente pelo Lipídio ser mais alto em *Myrciaria* que nesses outros 3 gêneros. Isso também corrobora o fato da relação *Myrciaria:Psidium* ser semelhante à de *Eugenia/Plinia/Syzygium:Psidium*, exceto pelo fato dos lipídios. A relação entre *Campomanesia:Psidium* se mantém homogênea exceto pela distribuição de proteínas que é heterogênea.

3.3.6 Análise de Componentes Principais (PCA)

Os resultados de Kruskal-Wallis e o teste *post-hoc* de Dunn demonstram as relações separadas entre a composição de cada reserva entre os gêneros, mas não é capaz de demonstrar as relações das quatro variáveis em conjunto. Sendo assim, uma análise multivariada foi necessária para entender qual a importância das quatro variáveis em conjuntos entre os gêneros.

A Análise de Componentes Principais (PCA), um tipo de análise multivariada fatorial, foi realizada nos dados relativos para analisar as múltiplas

dimensões de dados (quatro variáveis de reservas) em componentes principais (Tabela 5). O resultado da PCA pode ser sumarizado na Figura 25.

Tabela 5 – Importância dos componentes da PCA e variáveis que mais influenciaram.

Importância dos Componentes	PC1	PC2	PC3	PC4
Percentual de Variância ¹	63.04%	23.09%	13.87%	0.00%
Percentual Cumulativo ²	63.04%	86.13%	100%	100%
Desvio-Padrão	1.588	0.961	0.7447	1.09E-10
Rotação (n x k) = (4x4)	PC1	PC2	PC3	PC4
Proteínas solúveis	-0.479	0.211	-0.827	0.205
Amido	0.605	-0.226	-0.228	0.728
Açúcares solúveis	0.248	0.951	0.131	0.130
Lipídio	-0.585	-0.004	0.497	0.641

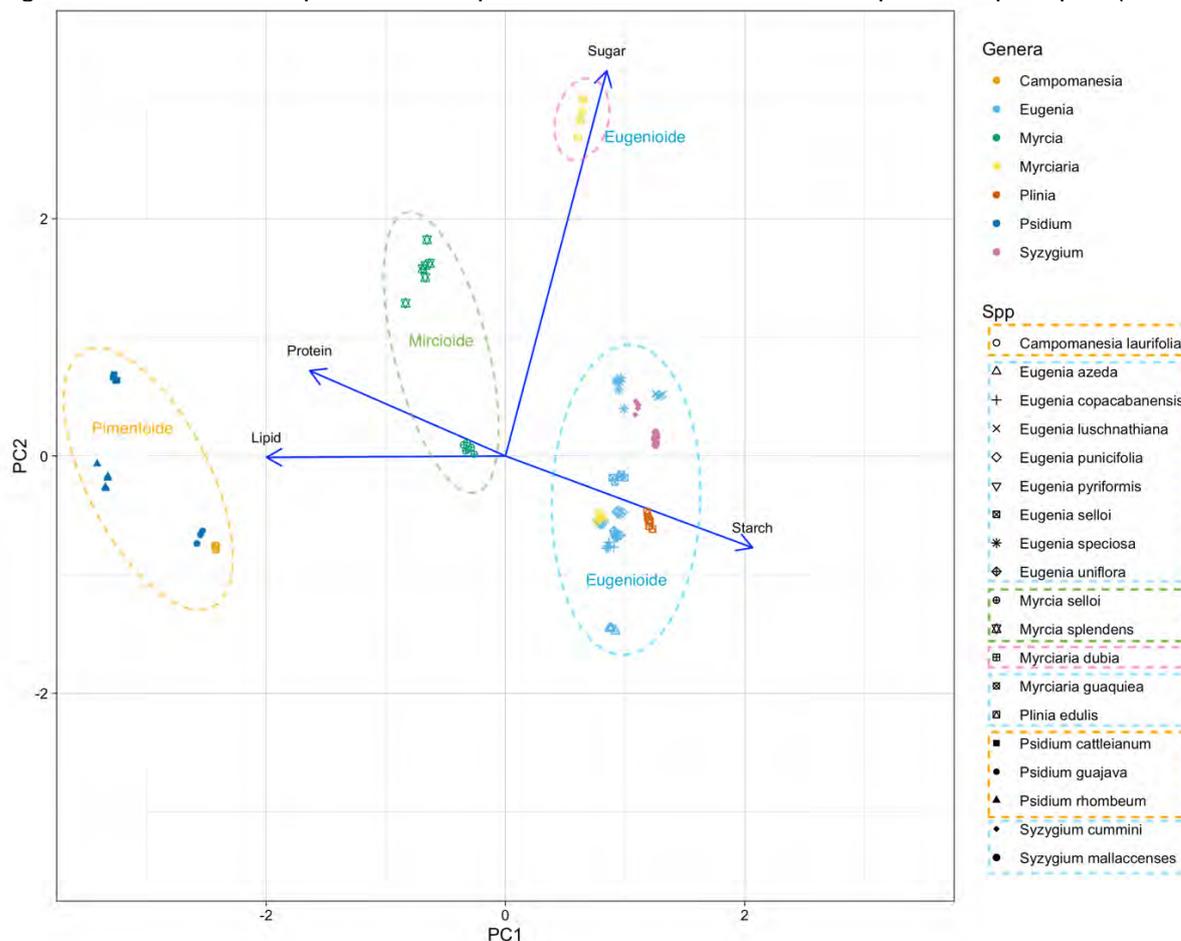
Fonte: Elaborada pelo autor. ¹Proporção de quanto cada componente explica a variância da PCA. ²Soma dos percentuais de variância.

As dimensões PC1 e PC2 juntas são responsáveis por explicar 86.13% da variância total, mais do que os 80% necessários. Ao se considerar a dimensão PC3, a proporção cumulativa atinge 100%, sendo a dimensão 4 pouco significativa na explicação da variância.

Os dados da Rotação demonstram quais reservas influenciaram mais em cada dimensão. A dimensão PC1, que representa o eixo x, foi fortemente influenciada negativamente pelos lipídios e proteínas, enquanto positivamente pelo amido, portanto, a dimensão PC1 foi responsável por explicar 63.04% e criar um distanciamento entre as espécies pela quantidade de lipídios e amido, levando-as a extremos opostos do eixo x. A PC1 foi responsável por levar os gêneros *Psidium* e *Campomanesia* para a esquerda, deixar *Myrcia* central e colocar *Eugenia*, *Myrciaria*, *Plinia* e *Syzygium* na direita.

Já a dimensão PC2, que representa o eixo y, foi fortemente influenciada negativamente pelo amido e positivamente pelos açúcares solúveis e proteínas, portanto a dimensão PC2 foi responsável por explicar 23,09% da variância e distinção das espécies, e criar um distanciamento no eixo y. A PC2 foi responsável por levar as espécies com mais amido para baixo, como *Campomanesia* e as espécies mais amiláceas de *Eugenia*, enquanto levou mais para cima as espécies com mais açúcar, como *Myrciaria dubia* e *Myrcia splendens*.

Figura 27 – Gráfico de dispersão com “*biplot*” resultante da análise de componentes principais (PCA).



Fonte: elaborada pelo autor. Os componentes PC1 e PC2 foram responsáveis por mais de 75% da explicação da separação das espécies. As setas azuis representam as direções e o tamanho a força de como o componente (*Starch*, *Protein*, *Lipid*, *Sugar*) influenciou o resultado. Os círculos pontilhados foram adicionados de forma manual após gerar o gráfico para representar os grupos de tipos de embrião.

Embora não esteja representada no gráfico X, a dimensão PC3 seria responsável por explicar a variação em 13.87%, fechando o 100% cumulativo. A dimensão PC3 é fortemente influenciada negativamente por proteína e positivamente por lipídios.

Após a plotagem dos gráficos, uma elipse tracejada foi adicionada manualmente para representar os grupos de tipos de embrião. A distinção das espécies pela composição da reserva corroborou a formação de grupos de embriões como tipo mircioide com *Myrcia* e tipo eugenioide com *Eugenia*, *Plinia* e *Myrciaria*, embora *M. dubia* tenha aparecido como um “outlier”. O grupo externo composto por *Syzygium* foi englobado como tipo eugenioide mesmo não fazendo parte da tribo Myrteae. Os tipos pimentoides tiveram as espécies de *Psidium* bem próximas com *Campomanesia*, refletindo as características de reserva semelhantes desses embriões.

3.4 Inferências filogenéticas

3.4.1 Similaridade entre os embriões

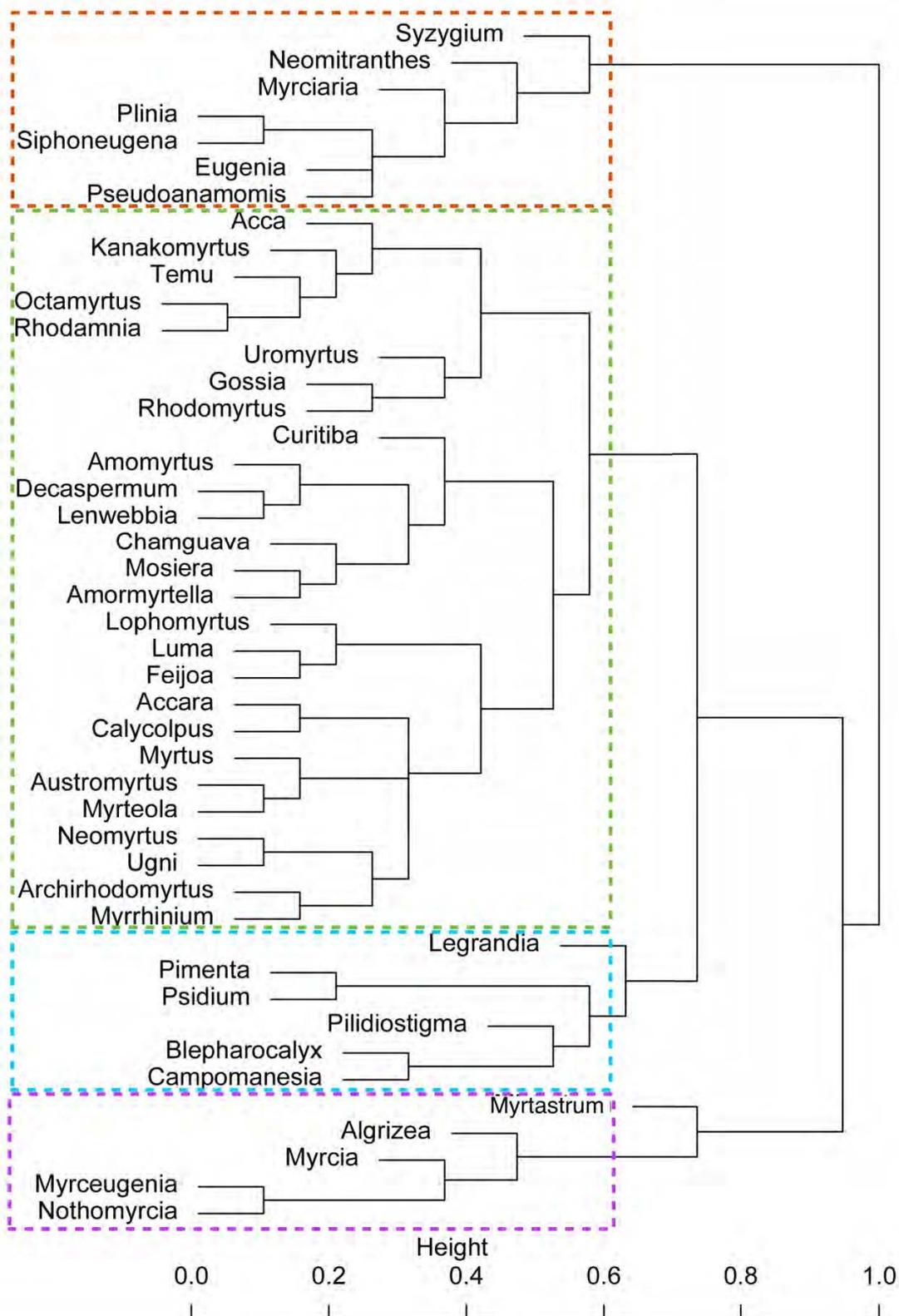
Os dados compilados a partir do levantamento bibliográfico gerou uma matriz de caracteres simplificada dos gêneros que foram utilizadas nas estatísticas e reconstrução do estado ancestral dos caracteres. Os caracteres e os seus estados para montar as matrizes estão no Apêndice 1.

A análise de distância de Gower gerou quatro agrupamentos baseados na similaridade das variáveis em conjunto do embrião (Figura 28). O ramo 1 (laranja) agrupou *Plinia*, *Eugenia*, *Myrciaria* e outros gêneros relatados como eugenioides, sendo *Syzygium*, o grupo externo, na base. O ramo 2 (verde) foi o maior, agrupando o maior número de gêneros, incluindo quase todos os australasiáticos, *Myrtus communis*, gêneros neotropicais que são considerados pimentoides ou mirtoides no sensu Landrum. O ramo 3 (azul claro) agrupou *Campomanesia*, *Psidium*, *Pimenta* e outros gêneros pimentoides, semelhante ao “*Campomanesia complex*” sensu Landrum. O ramo 4 (roxo) agrupou *Myrcia* e outros gêneros de cotilédones mais folhosos.

Figura 28 - Agrupamento resultante das distâncias de Gower.

Dendrograma de agrupamento

cluster dendrogram (gower)



Fonte: elaborada pelo autor. As distâncias por similaridade foram calculadas com base nas características do embrião. Os quadros coloridos foram adicionados posteriormente para separar em grupos na ramificação de corte de 0,4, que é o valor padrão desta estatística.

3.4.2 – Análise de Correspondência Múltipla

A MCA, semelhante à PCA, reduz a dimensionalidade das variáveis para facilitar a análise da estrutura dos dados. No entanto, diferentemente da PCA, que é aplicada a dados quantitativos, a MCA é especificamente projetada para dados categóricos. Foram analisadas 19 variáveis para 45 gêneros de Myrteae, as quais foram reduzidas a 10 dimensões para explicar mais de 70 % da distribuição observada. As duas primeiras dimensões explicam 27% da distribuição, podendo ser visualizadas na Figura 29.

A dimensão 1 (DIM.1) equivale ao eixo “x” e foi fortemente influenciada positivamente por características de embriões grandes, globosos, cotilédones crassos e parcialmente fusionados, enquanto foi influenciada negativamente por embriões com características de eixos embrionários alongados, uncinados, cíclicos ou conduplicados. A dimensão 2 (DIM.2), equivalente ao eixo Y, foi influenciada positivamente por características de cotilédones conduplicados, clorofilados, foliáceos com comprimento semelhante ao do eixo embrionário, enquanto foi influenciada negativamente por embriões curvos, arqueados ou cíclicos, cotilédones pequenos, simétricos e livres.

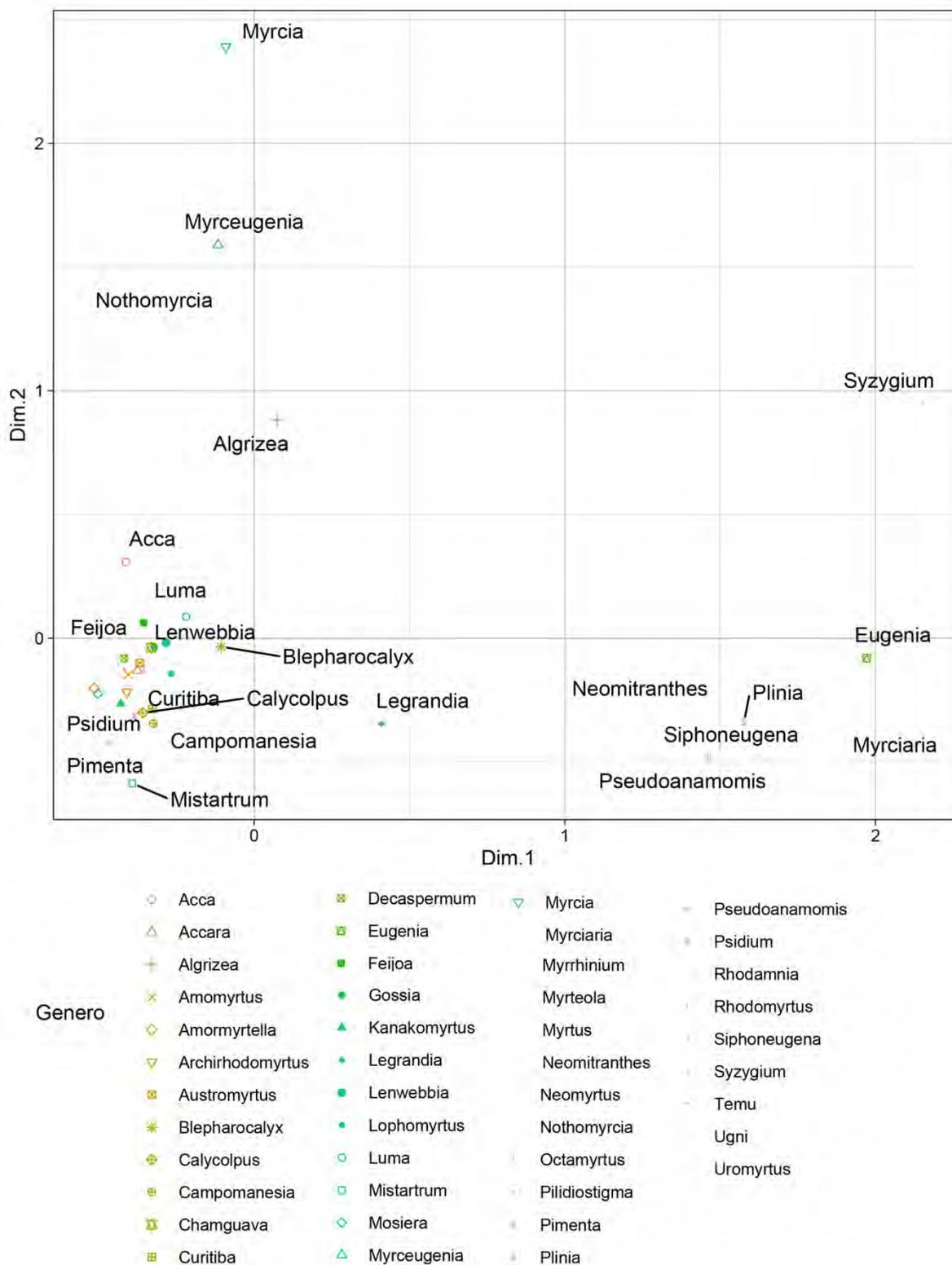
O agrupamento baseado nessas dimensões gerou 2 agrupamentos entre embriões grandes, com cotilédones crassos e radículas pequenas a difusas e no oposto embriões pequenos, curvos, com radículas alongadas. Os gêneros *Myrcia*, *Syzygium*, *Legrandia*, *Nothomyrcia* Kausel e *Algrizea* aparecem distribuídos disjunto aos dois grandes grupos formados.

3.4.3 – Reconstrução dos estados ancestrais de caracteres

Foram geradas 31 reconstruções baseadas nos caracteres dos embriões (caracteres disponíveis no Apêndice 2). Os resultados de caracteres individuais, quando informativos, serão utilizados durante a discussão.

A divisão tipológica baseada na similaridade estatística de caracteres gerou grupos semelhantes à divisão tipológica *sensu* Lucas (Figura 30). A única diferença marcante foi a não divisão entre embriões plinioides e eugenioides na similaridade estatística.

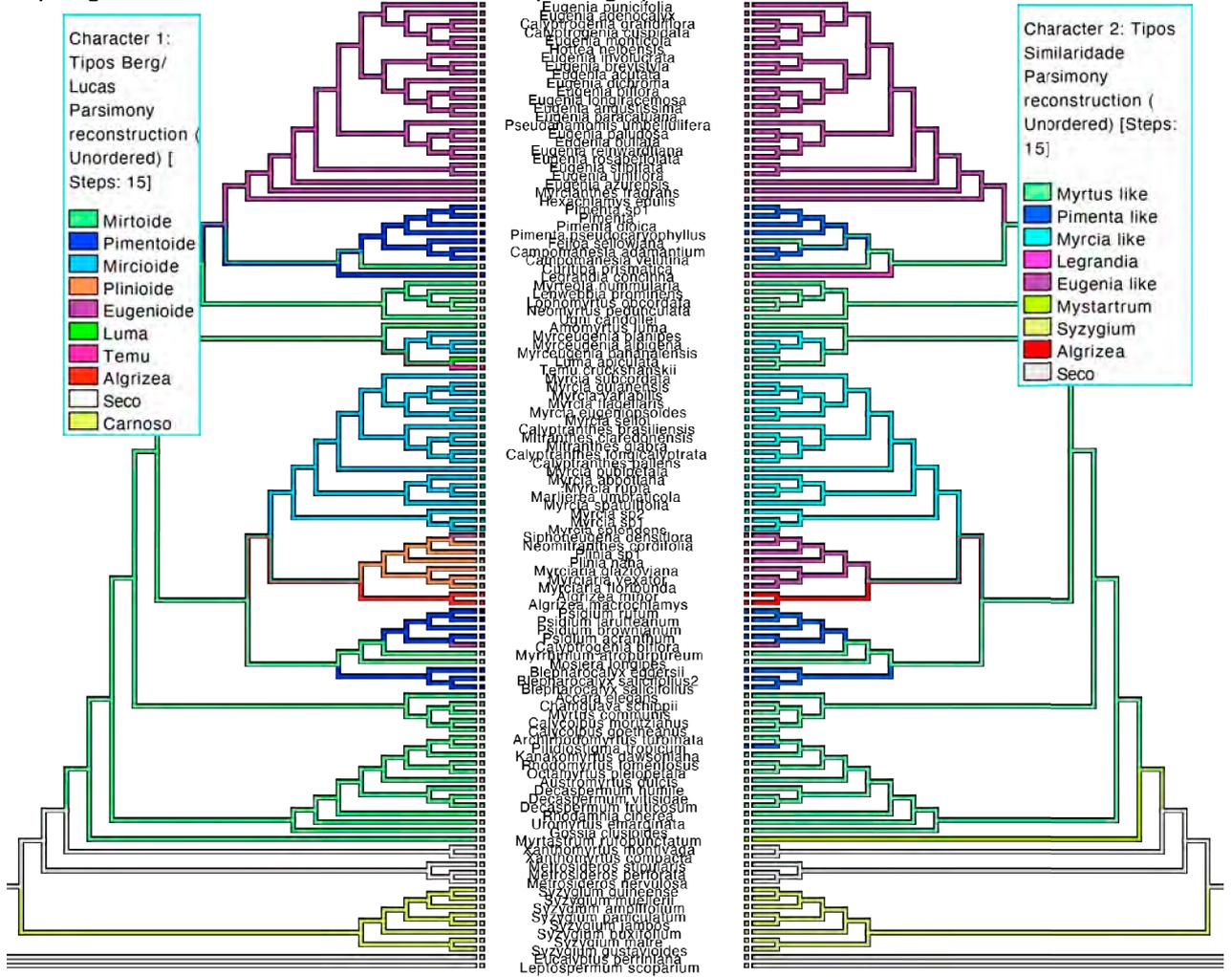
Figura 29 – Gráfico de dispersão resultante da Análise de Componentes Múltiplos.



Fonte: elaborada pelo autor. A análise reduziu os dados categóricos para que 10 destes pudessem explicar melhor a distribuição. O eixo X foi influenciado positivamente por características de embriões grandes e cotilédones crassos parcialmente fusionados e negativamente por cotilédones alongados, cíclicos ou conduplicados. O eixo Y foi influenciado positivamente para cotilédones conduplicados, clorofilados e foliáceos com eixo de tamanho semelhante ao dos cotilédones, enquanto negativamente por embriões curvos, arqueados e cotilédones pequenos livres e simétricos.

Os gêneros *Algrizea*, *Legrandia* e *Myrtastrum* foram considerados como tendo embriões anômalos/intermediários, enquanto *Temu* e *Luma*, considerados classicamente como anômalos/, foram classificados como possuindo embriões mirtoides.

Figura 30 – Árvore espelhada da reconstrução dos caracteres ancestrais de acordo com o sistema tipológico do embrião *sensu* Lucas e o outro pelos grupos de similaridade estatística.



Fonte: Elaborada pelo autor. A reconstrução dos caracteres ancestrais do tipo embrionário foi realizada pelo método da parcimônia na árvore gerada com base em Vasconcelos *et al.* (2017).

4 DISCUSSÃO

4.1 Morfoanatomia do embrião.

Os embriões em Myrteae são extensamente utilizados na taxonomia e sistemática do grupo, possuindo diversos padrões de classificação dos morfotipos de embrião sensu Berg (1855-1856, 1856-1857, 1858), Kausel (1956, 1966) ou Lucas (Lucas *et al.*, 2007, 2019).

Devido a essas divergências tipológicas, e ao fato de que utilizamos um gênero fora de Myrteae (*Syzygium*) para comparação, utilizaremos aqui o sistema de classificação do embrião do sistema tripartido de Berg apenas por questão de organização, na qual são classificados como eugenioides (*Eugenia*, *Plinia*, *Myrciaria* e *Syzygium*), mircioides (*Myrcia*) e pimentoides (*Campomanesia*, *Pimenta* e *Psidium*) sem que isso infira em origem filogenética em comum.

4.1.1 Gêneros eugenioides

Os embriões de *Eugenia*, *Plinia*, *Myrciaria* e *Syzygium* que analisamos são historicamente chamados de embriões conferruminados, em que cotilédones crassos estão soldados ou muito aderidos formando uma estrutura muitas vezes homogênea e com eixo embrionário pouco ou nada indiferenciado (Barroso *et al.*, 1999).

(Con)Fusão dos tecidos no embrião eugenoide

Diversas espécies e gêneros de Myrteae atualmente aceitos ou sinonimizados foram incluídos dentro do gênero *Eugenia* em algum momento da história da taxonomia da tribo. Assim todos os quatro gêneros eugenioides que estudamos já foram incluídos dentro de *Eugenia s.l.* em algum momento. Isto é uma morfologia homogênea geral dos grupos e a falta de caracteres únicos para uma boa delimitação dos gêneros, tornam os gêneros com embriões eugenioides um dos mais complicados taxonomicamente de se trabalhar (Kausel, 1956; Mazine *et al.*, 2016; McVaugh, 1968).

O caractere de cotilédones livres, parcialmente fusionados ou completamente fusionados é utilizado desde os primeiros taxonomistas de

Myrteae para o reconhecimento e divisões dos gêneros e até hoje ainda é fonte de muita confusão e divergência no seu entendimento para a divisão de gêneros eugenioides. Alguns autores inclusive apontaram a necessidade de revisão dos termos, o que significa esse tipo de embrião indiviso, radícula inconspícua e o grau de fusão deveriam ser estudados criticamente (Kausel, 1956; Wyk; Botha, 1984).

Há diversos termos na literatura para essas características de cotilédones fusionados: *conferruminados/soldados*, *pseudomonocotiledonar*, *indiviso*, *coalescidos* e *homogêneo* (Bentham, 1868; Berg, 1856; Candolle, 1828; Gaertner, 1788; Grisebach, 1864; Kunth, 1823; Sagot, 1880; Urban, 1895). O termo *conferruminado* foi utilizado por Gaertner (1788) para descrever embriões *pseudomonocotiledôneos* sólidos e *indivisos*, mas que inicialmente são divididos em lóbulos distintos e finalmente *conferruminados/soldados* na maturidade. Gaertner em sua obra associou esse termo ao gênero *Eugenia* L (= *Greggia* Gaertn.)

pseudo-monocotyledonea, perinde quidem, uti priora, solidum & indivisum continent embryonem, sed illum in primordio suo in lobulos distinctos partitum, & postea demum, ex lobulis per maturitatem inter se conferruminatis, in corpus solidum atque individuum transformatum [...] (Gaertner, 1877)

Pela descrição, *conferruminatis* vem de *con-* “junto” e *ferruminatis* “soldado”, que se refere a cotilédones que durante o desenvolvimento são separados, mas durante a maturidade são unidos em um corpo sólido e indiviso. Segundo a revisão sobre fusão de peças florais em Sokoloff *et al.* (2018), dois tipos de fusão podem ser reconhecidos, a fusão congênita e a pós genita. Os autores explicam que a fusão pós-genita é observável durante o desenvolvimento, em que as superfícies entram em contato e se unem no processo, podendo ser perfeita, sem nenhum vestígio das camadas epidérmicas; ou imperfeita, as quais permanecem visíveis, muitas vezes de forma modificada. Este tipo de fusão pós genita sem vestígios se encaixa no padrão descrito por Gaertner, pois relata que são soldados apenas na maturidade. Várias descrições do embrião de eugenioides conferruminados relatam que foi possível observar uma linha de

sutura/soldadura que poderia ser um resquício dessa fusão (Kausel, 1956; Legrand, 1975).

Segundo McVaugh (1963), o termo homogêneo se refere a um embrião pseudomonocotiledonar em que cotilédones, plúmulas e radículas não são discerníveis. Portanto um embrião conferruminado/soldado/indiviso/coalescido ou mesmo pseudomonocotiledonar seria um embrião em que os cotilédones de alguma forma estão fusionados parcialmente ou totalmente, havendo uma união anatômica com ou sem vestígios. Kausel (1966) garantia que não havia graus de fusões intermediárias em uma mesma espécie, fato este contestado posteriormente por Legrand (1975), o qual observou a gradação de fusão em *Eugenia speciosa*, e questionado por Sobral (2006), o qual examinou *Myrciaria glazioviana* (Kiaersk.) G.M.Barroso ex Sobral, onde viu diferentes graus de fusão dos cotilédones em embriões de um mesmo fruto. Uma região de não separação dos cotilédones foi observada nas espécies aqui analisadas, entretanto, o embrião ser homogêneo, talvez possa somente ser utilizada no campo macromorfológico, pois observamos plúmula em *E. uniflora*. Justo *et al.* (2007) observaram catafilos em *E. pyriformis* além do eixo, e, embora não seja citado no texto, é possível observar plúmula na imagem de secção de embrião de *Eugenia longipedunculata* Nied. em Sbais (2016).

É perceptível que os embriões eugenioides, principalmente os de *Eugenia s.s.*, tem a morfologia pouco conhecida ou mal interpretada no âmbito morfoanatômico, pois há várias interpretações de diferentes autores. Nas observações das espécies utilizadas neste trabalho, todos os embriões eugenioides analisados apresentaram uma divisão de cotilédones separadas por epiderme distintas nas faces adaxiais dos cotilédones quando o corte foi realizado longitudinalmente atravessando o centro do eixo embrionário e perpendicularmente aos cotilédones. Por outro lado, as regiões sem separação tecidual aumentam à medida que os cortes vão ficando mais tangenciais. Mesmo morfológicamente, pode-se encontrar a divisão dos cotilédones ao realizarem esses cortes, como observou Sobral (2013) em *Eugenia culicina* Sobral, que observou os cotilédones como coalescidos em vista externa, mas ao cortar observou a distinção entre eles. A descrição de completamente fusionada ou completamente conferruminado pode ter sido extensamente utilizada devido a maioria do material observado ter sido de herbário, perdendo as características

anatômicas que poderia ajudar a distinguir melhor os cotilédones, ou devido à impossibilidade de cortar o embrião devido à raridade do material.

Quando observamos o embrião em cortes anatômicos, fica mais perceptível a separação dos cotilédones nessa região central. A possível fusão dos cotilédones foi estudada por Wyk e Botha (1984) que abriu diversos embriões e destacou na ilustração as regiões fusionadas, em que no eixo que corta o meio do ápice caulinar e radicular é possível ver a maior divisão separada por epiderme entre os cotilédones desde sua ponta até a área do meristema apical. As ilustrações e a descrição realizadas nessa obra corroboram nossa observação de que são interfaces de transição entre o hipocótilo indiferenciado e a base dos cotilédones. A separação total destes cotilédones na região central foi também observada em *E. pyriformis* por Justo *et al.* (2007), que em análises anatômicas e em microscopia de varredura, observou a área de fusão cotiledonar apenas em uma área mínima que foi interpretada como conexão entre o eixo embrionário e os cotilédones. Moreira-Coneglian (2007) também observou essa separação em *E. puniceifolia*, e nas imagens de Machado (2014) é possível observar os cotilédones facilmente distinguíveis em um corte longitudinal de *Eugenia pitanga* (O.Berg) Nied. A sincotiledonia foi relatada em *Eugenia stipitata* McVaugh por Mendes e Mendonça (2020), mas a região interpretada como fusão parece corresponder ao eixo embrionário não diferenciado. Em outro corte, os autores relatam uma região de protuberância meristemática que não consideram como eixo embrionário devido a não haver uma organização anatômica para tal, mas sim uma confluência de feixes procambiais que indica ser equivalente ao eixo embrionário.

Cotilédones completamente livres são relatados em diferentes gêneros, que atualmente são atribuídos a seções dentro de *Eugenia*. Espécies de classificadas como *Pseudomyrcianthes* por Kausel, como *E. pyriformis*, que hoje pertencem a *Eugenia* sect. *Pilothecium* foi relatada como fusionada, mas com uma fissura interembrionária ou espaço intercotiledonar. Também foi relatada para a seção *Pilothecium* a presença de vários embriões com cotilédones livres (Faria-Junior, 2014). Nem todas as seções de *Eugenia* foram amostradas aqui, mas trabalhos comparativos futuros poderiam ser realizados com base nas seções de *Eugenia* (Mazine *et al.*, 2016, 2018).

Os gêneros *Myrciaria* e *Plinia* também são extremamente complicados do ponto de vista embrionário, pois Kausel (1956) separou os dois basicamente pela fusão do embrião, e, sendo um caractere muito variável e de interpretação dúbia, diversas espécies transitaram entre os dois gêneros (Sobral, 1991, 1994, 2006b). A anatomia de *Myrciaria* é um pouco confusa, pois aparentemente pode apresentar uma diversidade de crescimentos assimétricos do cotilédone de difícil interpretação quando ocorre. A dificuldade de entender o crescimento assimétrico do embrião pode ser relacionada ao comportamento hipógeo-criptocotiledonar, pois mesmo durante a germinação, os cotilédones não são vistos separados para se notar essa assimetria. Em imagens de germinação de sementes de *M. dubia* em Melo (2005) pode se observar a radícula protusa de diferentes pontos do embrião reniforme; contudo, devido a essa morfologia, seria esperado um padrão constante do ponto de surgimento da radícula. O crescimento assimétrico do embrião de *Myrciaria* poderia explicar a concepção equivocada de embriões completamente fusionados, pois alguns cortes poderiam ter sido feitos apenas no cotilédone dominante. Talvez possa explicar também a região de protusão da raiz aparecer em partes diferentes do embrião, pois o crescimento assimétrico poderia deslocar o eixo embrionário durante a fase de enchimento. Entretanto, estudos ontogenéticos em sementes de *Myrciaria* são necessários para testar essa hipótese.

A divisão entre os cotilédones de *Myrciaria* também foi observada em *Myrciaria delicatula* (DC.) O.Berg, na qual também é possível observar os meristemas e os cordões procambiais e *Myrciaria floribunda* (H.West ex Willd.) O.Berg (Galan, 2018; Machado, 2014). Embriões de *M. dubia* também foram analisados em Ribeiro *et al.* (2021) na qual os autores definiram o embrião como homogêneo sem eixo distinto com uma densa massa cotiledonar. É possível ver nas imagens as epidermes das faces adaxiais perfeitamente divididas e o espaço intercotiledonar. Estes trabalhos corroboram a nossa observação de que também há certo grau de separação dos cotilédones em *Myrciaria*. A divisão anatômica dos cotilédones também foi observada em *Plinia cauliflora* (Mart.) Kausel e *Plinia brachybotrya* (D.Legrand) Sobral, sendo inclusive extensamente citada como um caractere diagnóstico de *Plinia* (Galan, 2018; McVaugh, 1968; Ramos, 2014).

A presença de estômatos na epiderme dos cotilédones observadas em *Plinia* e *Myrciaria* não foi relatada em nenhum dos trabalhos de anatomia citados

anteriormente, entretanto Justo *et al.* (2007) observaram estômatos e tricomas unicelulares em *E. puniceifolia*.

Eixo embrionário inconspícuo?

O segundo ponto de dúvida na morfologia dos embriões eugenioides é a presença ou ausência do eixo embrionário/hipocótilo/radícula. Encontramos na literatura vários termos para descrever essa parte do embrião: *radícula (muito) curta, imperceptível, inconspícua, indistinguível, encurtadas, dificilmente visível, puntiforme, mamiforme, exserta, gibosa, proeminente*, entre vários (Berg, 1857; Burret, 1941; Candolle, 1828; George-Don, 1832; Legrand, 1936; Sagot, 1880; Urban, 1895, 1928, 1929, 1932; Wilson, 1957). De modo geral, quando possível visualizar a olho nu, a radícula se assemelha a uma pequena protuberância em uma região da massa do embrião, mas quando não há essa distinção morfológica, o eixo embrionário costuma ser considerado inconspícuo.

Anatomicamente, a região equivalente ao eixo embrionário esteve presente nos cortes que passavam na região de maior separação dos cotilédones. Mesmo quando o eixo não está completamente diferenciado, ou o corte é deslocado para a tangente, é possível observar a região equivalente ao eixo embrionário indicada pelos cordões procambiais que convergem naquele ponto, que em um corte mais preciso mostraria os meristemas apicais e talvez a plúmula formada. Além das espécies aqui relatadas, a região do eixo embrionário também foi relatada por outros autores com as mesmas características de feixes procambiais convergentes, células menores e mais densas ou mais alongadas e mudanças na quantidade de depósitos de reservas, cavidades secretoras ou compostos de natureza fenólica e outras substâncias ergásticas em algumas espécies de *Eugenia*: *Eugenia aurata* O.Berg, *Eugenia bimarginata* DC., *E. pitanga*, *E. pyriformis*, *E. puniceifolia*, *E. longipedunculata*, *Eugenia stipitata* (Justo *et al.*, 2007a; Machado, 2014; Mendes; Mendonça, 2020; Moreira-Coneglian, 2007, 2011; Sbais *et al.*, 2022; Strassburg, 2004) Em *Myrciaria*, o eixo embrionário também foi observado em *Myrciaria delicatula*, *Myrciaria glomerata* O.Berg. e *Myrciaria dubia* (Galan, 2018; Machado, 2014; Ribeiro *et al.*, 2021). Em *Plinia* o eixo embrionário foi relatado em *Plinia cauliflora* e *Plinia brachybotrya*.

Algumas descrições particulares do eixo embrionário foram encontradas na literatura, como a radícula lateral e completamente conata aos cotilédones em *Hottea goavensis* (= *Eugenia goavensis* (Urb.) Flickinger) por Urban (1932) e como a radícula ser grande, amplamente adnadas e cerca de $\frac{3}{4}$ circundando o embrião em *E. puniceifolia* por Amshoff (1951). Essa mesma descrição, de um eixo grande, adnato e circundando o embrião, aparece em sinopses do gênero *Eugenia* em outras publicações, mas nunca se referindo a uma espécie em questão. Por não haver nenhum registro fotográfico ou desenho na publicação de Urban e de Amshoff, é difícil saber do que se trata, pois não há muitos relatos de eixos grandes em *Eugenia*. Nos casos que houve relatos de radícula comprida em *Eugenia*, as espécies foram sinonimizadas em gêneros fora de Myrteae ou erros de identificação como relatado por Wyk e Botha (1984).

Snow e colaboradores (Snow, 2011; Snow *et al.*, 2012) observaram nas espécies de Madagascar *Eugenia nosibensis* N.Snow, *Eugenia guajavoides* N.Snow & Randriat e *Eugenia manonae* N.Snow & Rabenant uma área amplamente oblonga e relativamente clara com uma região central mais escura e quase linear, com uma projeção tridimensional que se estenderia para dentro do embrião. Snow *et al.* (2012) interpretaram essa região central mais escura como uma hipotética radícula longa e fusionada aos cotilédones, se baseando na descrição de duas espécies de *Syzygium*, mas sem deixar de expor que nenhuma outra interpretação veio facilmente à sua mente. A espécie *Eugenia splendens* O.Berg pertencente a *Eugenia* sect. *Pseudeugenia* foi descrita como o eixo bem desenvolvido pelos autores de Giaretta *et al.* (2022) (comunicação pessoal: Carolyn Proença). Já Sobral (2008) ao descrever a nova espécie *Eugenia matogrossensis* Sobral citou uma crista longitudinal no dorso simulando um hipocótilo, mas soldado aos cotilédones e indistinguível deles, que se assemelha muito com o relato de Snow. De acordo com as nossas observações e com o encontrado na literatura, essa região não parece ser hipocótilo fusionado, mas talvez uma marcação do embrião gerada pelos tegumentos, principalmente caso essa região esteja próxima a cicatriz rafeal da semente, pois Mendes e Mendonça (2020) relataram que a sincotiledonia em *E. stipitata* era parcial e restrita a zona rafeal. Entretanto, são necessários estudos ontogênicos anatômicos para entender essa particularidade.

Justo *et al.* (2007) relataram que, ao observarem sementes imaturas, os cotilédones são completamente livres e o eixo embrionário é distinto em um aspecto cônico. Estudos ontogênicos do embrião das eugenioides são extremamente necessários para entender a morfologia, pois, nos poucos que encontramos de sementes, o foco maior era no desenvolvimento dos tegumentos e nestes trabalhos não há quase nenhuma descrição do desenvolvimento do embrião em si.

Conferruminados ou não?

Diante de todo o exposto encontrado nas espécies analisadas no presente estudo ou na literatura, a fusão total dos cotilédones não foi observada em nenhuma dos embriões analisadas no presente estudo, e nem algum indício bem documentado ou fundamentado na literatura além daquelas em descrições taxonômicas. Por outro lado, a “fusão parcial” parece estar restrita as margens dos cotilédones do embrião, uma vez que é possível identificar com clareza o eixo embrionário em cortes longitudinais precisos, pois o alinhamento dos ápices radicular e caulinar permitem que todo o tecido entre eles possa ser reconhecido como o verdadeiro hipocótilo. As regiões laterais que têm esses tecidos indiferenciados nos permitem levantar algumas hipóteses de sua origem: 1. há uma verdadeira fusão pós genital entre as margens dos cotilédones ou 2. durante a maturação do embrião o hipocótilo se alarga para poder conter a base dos cotilédones e se estende lateralmente, se assemelhando a um mesocótilo das monocotiledôneas, mas de forma mais sutil.

No geral, as outras observações das espécies aqui estudadas corroboram caracterizações encontradas nas literaturas dos embriões dos gêneros.

Syzygium vs gêneros neotropicais

Syzygium e gêneros afins estão em outra tribo de Myrtaceae chamada de Syzygieae, mas por muito tempo houve uma confusão entre os gêneros do velho e novo mundo por apresentarem frutos carnosos ao invés de secos, os quais são predominantes na Australásia (Wilson, 2011). A atual separação é

amplamente suportada por estudos filogenéticos moleculares, mas até chegar na circunscrição que temos hoje, diversos caracteres foram utilizados para definir se eram todas espécies de *Eugenia* ou se a divisão em outros gêneros era válida (Johnson; Briggs, 1984; Schmid, 1972; Thornhill *et al.*, 2015; Wyk; Botha, 1984).

Os embriões de *Syzygium* foram considerados conferruminados e semelhantes aos eugenioides neotropicais, entretanto no protólogo do gênero por Gaertner (1788), embriões de espécies de *Syzygium* já eram descritos como tendo cotilédones crassos e radícula cilíndrica encoberta pelos cotilédones. Essa mesma descrição de um eixo embrionário visível, longo e encoberto foi observada por outros taxonomistas (Candolle, 1828; George-Don, 1832; Schmid, 1972).

As duas espécies estudadas neste trabalho foram incluídas como um grupo externo para comparação de morfologia. Nenhuma das espécies neotropicais analisadas no presente trabalho apresentou uma morfoanatomia próxima a de *S. malaccense* ou *S. cumini*. A clara distinção de um eixo embrionário com plúmulas bem desenvolvidas, hipocótilo desenvolvido e alongado e uma radícula com um meristema bastante desenvolvido com um córtex já em processo de formação, já poderiam ser características que distinguem essas duas espécies de qualquer gênero eugenioide neotropical. Apesar disso, o complexo *Syzygium* abrange mais de 1000 espécies e uma boa amostragem de análises morfológicas do embrião poderia explicar melhor essa diferença.

As características em comum entre *Syzygium* e os gêneros neotropicais, como cotilédones crassos e uma aparência pseudomonocotiledonar, provavelmente surgiram paralelamente na evolução dos gêneros, processo relatado como bastante comum dentro de Myrtaceae (Vasconcelos, 2017). Os cotilédones dessas espécies são carnosos e frequentemente encobrem todo o eixo embrionário, talvez esses gêneros sim pudessem ser classificados no que Kausel (1956) classificou como criptorizoide.

Poliembrionia

Não observamos poliembrionia em nenhuma das sementes utilizadas neste estudo. A presença de poliembrionia é relatada para espécies de *Plinia* (Lughadha; Proença, 1996). Outras mais de 400 espécies de Myrtaceae foram

testadas para poliembrionia que podem ser conferidas no trabalho de Gurgel & Soubiê-Sobrinho (1951). Silva *et al.* (2003) relataram que fragmentos de semente de *Eugenia* geravam plântulas viáveis, o que sugeriram que o parênquima dos embriões eugenioides possam apresentar propriedades totipotentes. Esse assunto será discutido mais a frente.

4.1.2 Generos mircioides

Os embriões considerados mircioides, pertencem hoje ou ao gênero *Myrceugenia* O.Berg ou ao gênero *Myrcia*, o qual incorporou diversos outros gêneros como *Gomidesia* O. Berg, *Calyptanthes* Sw., *Aulomyrcia* O. Berg, *Marlierea* Cambess., entre outros. Estes embriões são os mais restritos dentro de Myrteae e se apresentam como característico destes gêneros. *Myrceugenia* por não termos amostrados espécies e estarem em outra linhagem filogenética, este gênero não será discutido nessa seção.

O embrião de *Myrcia* é descrito de forma constante na literatura com pouca variação. Os cotilédones assim como observados em *M. selloi* e *M. splendens*, são contortuplicados, livres e às vezes relatados como desiguais e corrugados (Kunth, 1823; Urban, 1895). McVaugh (1956) já apontava essa constância do embrião em todas as espécies de gêneros mircioides. Uma exceção encontrada na literatura foi em *Myrcia rupta* M.L.Kawas & B.Holst, descrita com cotilédones espessos, carnosos e parcialmente separados a completamente fundidos. Os próprios autores discutem essa excepcionalidade de que se não fosse a radícula longa, pareceria um embrião Eugenioides, entretanto devido a todo um conjunto de outras características, elas são pertencentes ao complexo *Myrcia* (Kawasaki; Holst, 1994). Os autores apontavam a escassez de trabalhos com a morfologia e anatomia do embrião e por isso era difícil dizer qual o valor taxonômico dos embriões dentro de *Myrcia*. Na hipótese de *M. rupta* não pertencer a outro gênero, isso mostra que talvez os embriões tão uniformes de *Myrcia* não seja tão homogêneo assim e que mais estudos poderiam mostrar uma heterogeneidade que normalmente não é relatada.

Uma das poucas variações encontradas foi a disposição das radículas em que em *M. selloi* estava conduplicada e em *M. splendens* colateral em relação aos cotilédones. Variações na descrição da radícula também foram encontradas

na literatura como curvada ou reta, posição da radícula em relação ao eixo, o quanto o eixo embrionário circunda o embrião em número de voltas e comprimento entre outras (Peron, 1994; Urban, 1928). O embrião de *Myrcia subavenia* (O.Berg) N.Silveira foi descrito na coleta de Faria 3149 como eixo embrionário muito curto, não chegando a envolver nem a metade dos cotilédones. O outro gênero mircioide, *Myrceugenia*, possui descrição como um eixo embrionário que pode dar duas voltas nos cotilédones (Proença *et al.*, 2006).

Apêndices epidérmicos como tricomas/pelos foram observados apenas em MEV em *M. selloi*, mas a presença de pelos/tricomas no eixo embrionários já foi relatada para algumas espécies como *Myrcia rosangelae* NicLugh., *Myrcia buchenavioides* (Parra-Os.) A.R.Lourenço & Parra-Os. (=Calyptanthus buchenavioides) e *Myrcia carvalhoi* NicLugh. (Lucas *et al.*, 2011; Lughadha *et al.*, 2012; Lughadha; Lucas; Woodgyer, 2012; Parra-O, 2004)

Anatomicamente, em geral os cotilédones parecem como protofolhas com algumas regiões já em um primórdio de divisão tecidual e diferenciação em tecido parenquimático colunares e lacunoso, como observado também em *Myrcia guianensis* DC. (Ribeiro, 2006). Os feixes vasculares também já apresentam uma estrutura organizada em uma nervura principal e várias secundárias ao longo do limbo da folha, enquanto o eixo apresenta um cilindro central bem definido. Embora não seja apontado no texto dos trabalhos, foi possível ver nas figuras que os eixos embrionários de *Myrcia guianensis*, *Myrcia bella* Cambess e *Myrcia selloi* (= *Myrcia laruotteana* Cambess.) também apresentam a mesma morfologia de um embrião achatado com constrição lateral (Moreira-Coneglian, 2007; Ribeiro, 2006).

4.1.3 Gêneros pimentoides

Os embriões chamados pelo morfotipo “pimentoide” que foram estudados neste trabalho (*Campomanesia*, *Pimenta* e *Psidium*), tiveram diversas classificações morfológicas desde Berg (1855-1856, 1856-1857, 1858). Kausel (1956, 1966) dividiu os gêneros com embriões pimentoides em criptorizoides, pimentoides e mirtoides. Lucas *et al.* (2007) reconheceu pimentoides e mirtoides, mas em Lucas *et al.* (2019) voltou a considerar somente os embriões pimentoides sendo bem próximo ao conceito de Berg. Independente da classificação dos morfotipos do embrião, todos esses gêneros compartilham de um embrião do tipo

hipocotiledonar, em que o tamanho do eixo embrionário/hipocótilo é acentuadamente maior que o dos cotilédones (Barroso *et al.*, 1999).

Inicialmente, essa definição levou a considerar qualquer tipo de embrião hipocotiledonar como pertencente ao gênero *Myrtus*, principalmente por Bentham (1865) e Niedenzu (1893). Vários caracteres do embrião e da semente foram estudados para entender a variação morfológica presente neste tipo como discutiremos a seguir.

Cotilédones de pimentoides: tamanho e proporção no embrião são significativos?

Os cotilédones das espécies de *Campomanesia*, *Psidium* e *Pimenta* estudados neste trabalho foram caracterizados como pequenos e livres em relação ao eixo. São ainda acentuadamente reflexos, dobrando-se abruptamente em direção ao hipocótilo. Devido a cor normalmente ser branca no mesmo tom do embrião e ficarem muito próximas nesse arqueamento do eixo embrionário, muitas vezes podem passar despercebidas ou serem descritas como inconspícuas.

No gênero *Campomanesia* é comum a descrição como embriões com cotilédones curtos, pequenos e folhosos no ápice da involução como em *Campomanesia adamantium* (Cambess.) O.Berg, *Campomanesia aromatica* (Aubl.) Griseb. e *Campomanesia grandiflora* (Aubl.) Sagot (Berg, 1856; Candolle, 1828; Grisebach, 1864; Landrum, 1986). Em *Pimenta* são relatados na literatura às vezes como mais curtos que lanceolados como em *Pimenta oligantha* (Urb.) Burret (= *Pimenta cubensis*), relatada como *Krokia* em (Urban, 1928)). Já em *Psidium* são pequenos, curto ou muito curtos, levemente curvados e as vezes descritos como reflexos (Amshoff, 1951; Bentham, 1865; Berg, 1856, 1857; Candolle, 1828; Kunth, 1823; Landrum, 2022; McVaugh, 1974; Proença *et al.*, 2010).

Este último gênero é o mais taxonomicamente complexo devido ao fato de que muitas de suas espécies foram descritas em *Myrtus* (Kunth, 1823; Niedenzu, 1893). Atualmente, *Myrtus* é restrita à espécie mediterrânea; *Myrtus communis*, a espécie tipo da família, é descrita como tendo os cotilédones igualando o comprimento do hipocótilo (Landrum, 1992; Landrum; Grifo, 1988).

A possibilidade de a proporção entre o eixo embrionário/cotilédones serem significativos como caractere taxonômico também foi avaliado para os gêneros da Australásia (*Myrteola* O.Berg, *Myrtastrum*, *Neomyrtus* Burret, *Lophomyrtus* Burret e *Austromyrtus* (Nied.) Burret). Nestes gêneros o comprimento do hipocótilo é semelhante ao dos cotilédones, os quais costumam seguir a curvatura do eixo, mas sem uma curvatura reflexa (Landrum, 1992; Landrum; Grifo, 1988).

Hipocótilos em embriões Pimentoides, um caractere crí(p)tico

O eixo embrionário foi considerado como um caractere extremamente importante na separação dos táxons de espécies pimentoides (Urban, 1921). Urban (1921), estudando as espécies caribenhas, encontrou a espécie *Pimenta haitiensis* Urb. que, devido a algumas características, entendeu como um gênero novo na época. No entanto, a interpretação de Urban do embrião dessa espécie foi equivocada. Devido a um grande espessamento do eixo embrionário em relação a cotilédones pequenos e um cilindro vascular bem formado e bastante conspícuo em cortes longitudinais, esse cilindro foi interpretado como sendo o próprio eixo hipocótilo-radicular e a região cortical como cotilédones carnosos que recobriam o eixo embrionário. Essa suposta característica deixando-o críptico, deu origem ao nome criado para esse gênero, *Cryptorhiza* Urb.. *Mytekmania* Urb. (= *Pimenta*) também foi criado por Urban para abarcar espécies com essa característica. Esse cilindro vascular conspícuo também foi observado por nós em cortes de *Campomanesia* e, anatomicamente, em *Pimenta* e *Psidium*. O cilindro também foi observado como bastante diferenciado por outros autores em *Psidium australe* Cambess., *Psidium guineense* Cw., *Campomanesia adamantium* e *C. pubescens* (DC.) O.Berg (Machado, 2014; Moreira-Coneglian, 2007, 2011).

Kausel (1956, 1966) manteve a interpretação de Urban, embora não tivesse examinado a *Pimenta* “*Cryptorhiza*”, e criou a subfamília Criptorhizoideae, adicionando o gênero *Legrandia* Kausel e *Pilidiostigma* Kausel, este último devido a descrição por Burret (1941). Landrum (1986) e Landrum e Stevenson (1986) resolveram esse equívoco avaliando a anatomia e germinação das espécies de gêneros pimentoides. Esses últimos autores observaram que a estrutura criptorizoide observada por Urban era um cotilédone excessivamente inchado

com um cilindro central bem característico e que a germinação também era semelhante à de *Campomanesia* e *Ugni*. Landrum e Stevenson (1986) também discutiram os cotilédones crassos que recobrem o eixo em algumas espécies de *Syzygium*, deixando-os crípticos, e comentaram que isso contribuiu para a interpretação equivocada. Eixos crípticos foram também observados neste trabalho em *S. malaccense* e *S. cumini*, as quais poderíamos nos referir como verdadeiros “criptorizoides”, como citado anteriormente. Wilson (2011) destacou bem que um material intrusivo, provavelmente de origem calazal, pode ocorrer entre os cotilédones. Não observamos isso nas espécies aqui examinadas, porém em *S. malaccense* foi possível notar que a superfície dos cotilédones é fissurada com intrusões de parte do tegumento dando um aspecto superficial verrucoso.

Landrum e Stevenson (1986) também discutiram a importância do inchaço dos cotilédones como caráter taxonômico, pois embriões de *Pimenta* e *Campomanesia* eram frequentemente descritos como tendo cotilédones muito mais inchados que os outros gêneros pimentoides. As espécies de *Campomanesia* que examinamos apresentaram uma espessura maior que as de *Psidium*, mas os embriões como um todo eram maiores também, inclusive os cotilédones quando comparado aos de *Psidium*. O eixo embrionário de *Pimenta pseudocaryophyllus* também apresentou espessamento em diâmetro, mas diferente de *Campomanesia* e *Psidium*, o seu ponto máximo de espessura foi observado na região próxima a zona radicular e à medida que se aproxima do ápice caulinar a espessura diminui gradualmente, característica essa que pode contribuir para o deslocamento do centro da espira, dando o aspecto coclear. Esse espessamento gradual foi também observado em *Pimenta ferrugínea* (Griseb.) Burret (= *Krokia ferruginea*) (Urban, 1923-1928).

O espessamento é mais uniforme e constante em toda a extensão dos embriões de *Campomanesia* e *Psidium* analisados e a diferença entre as partes mais espessas e mais finas são bem menores que em *Pimenta*. O espessamento também foi discutido como diferencial para *Acca sellowiana* (O.Berg) Burret (*Feijoa sellowiana* (O.Berg) O.Berg) que poderia ficar mais espesso que em outras espécies de *Acca* (Landrum, 1986). O uso do hipocótilo inchado como um caractere taxonômico válido sozinho foi avaliado como inconsistente por Landrum e Stevenson (1986), pois existe um *continuum* no espessamento dos eixos embrionários das espécies pimentoides. A utilização desse caractere para separar

táxons acima de espécies seria, portanto, tão arbitrário e dúbio quanto usar o grau de fusão dos cotilédones para definir os gêneros eugenioides.

A enrolada dos embriões pimentoides

Ao contrário da espessura do eixo embrionário e das características dos cotilédones, o alinhamento entre os polos meristemáticos dos embriões e a testa da semente foram amplamente utilizados para delimitações taxonômicas nas espécies pimentoides. Berg (55-56 e 56-57) já dividia os embriões pimentoides informalmente pelo número de ciclos. Pelo termo 'ciclo' consideraremos uma volta completa de 360° completas na espiral.

Embriões cujo ciclo estaria abaixo de um (1) (subespiral ou subanelar) são apresentados pelos gêneros *Blepharocalyx*, *Calycolpus* O.Berg, *Curitiba* Salywon & Landrum, *Myrtus* Tourn. ex L., *Psidium*, *Amomis* (=Pimenta), *Pseudocaryophyllus* (=Pimenta) e *Pimenta*. Embriões com dois ou três ciclos ocorrem em *Pimenta* e *Campomanesia* (=Britoa, *Abevillea*, *Acandra*, *Lacerae*). Os embriões de *Pimenta pseudocaryophyllus* var. *hoehnei* e *P. pseudocaryophyllus* var. *pseudocaryophyllus* que examinamos apresentam mais de 2 ciclos completos, diferente do descrito por Berg, talvez pelo fato de que os embriões analisados por ele estivessem imaturos ou danificados pela herborização.

Os embriões de *Pimenta racemosa* (= todas as espécies de *Anamomis*, exceto *Anamomis pilotoana* Urb.) foram consideradas como anulares, subespirais sendo um dos caracteres para separar os gêneros (Berg 1956-1957, Grisebach, 1864). Niendenzu (1983) quando juntou *Amomis* em *Pimenta*, manteve uma separação subgenérica *Eupimenta* e *Amomis* baseado no número de ciclos. Entretanto, Urban discordou da junção de Niendenzu e manteve os gêneros separados, além de criar outros, separando-os também por número de ciclos, além de outros caracteres: *Pimenta*, > 2 ciclos; *Amomis*, 1 > 2 ciclos; *Krokia*, 1,5 > 2 ciclos + criptorizoide; e *Myrtekmania*, este sem observar o embrião (Urban, 1895, 1923-1928, 1928). Burret (1941) discordava da separação entre *Pimenta* e *Amomis* pelo número de ciclos do embrião e os reuniu em *Pimenta*, mas ainda mantendo seções baseadas em outros caracteres (*Amomis*: *Euamomis* e *Krokia*; *Eupimenta*: *Orthopimenta* e *Myrtekmania*). A junção em um único gênero

(*Pimenta*) feita por Burret foi mantida por McVaugh (1968), embora Alain (1953) reconhecesse a divisão de gêneros no *sensu* Urban.

McVaugh (1968) no entanto manteve como independente de *Pimenta* o gênero monotípico do sul do Brasil *Pseudocaryophyllus*. Embora Bentham (1864) e Niedenzu (1893) não aceitassem o gênero, Burret (1941) descreveu novas espécies em *Pseudocaryophyllus*, as quais posteriormente foram sinonimizadas em *Pimenta pseudocaryophyllus* ou em espécies de outros gêneros. Neste mesmo trabalho, McVaugh (1968) separou as espécies pimentoides em três grupos informais mais relacionados. *Campomanesia* e *Psidium* ficaram em grupos separados e um dos caracteres diferenciais era a radícula longa, mas com testa membranácea no primeiro e testa óssea no segundo. O gênero *Pimenta* ficou em um terceiro grupo, mas ainda reconhecendo *Pseudocaryophyllus* como um gênero válido, separado dos outros dois pela inflorescência de panícula mircioide.

Landrum (1986) reconheceu um grupo informal que nomeou de “*Campomanesia* Complex” formado por *Blepharocalyx*, *Campomanesia*, *Pimenta*, *Legrandia* e *Pilidiostigma* derivado da grupos informais “*Campomanesia*” e “*Pimenta*” de McVaugh e parecido com os Criptorizoides de Kausel. Uma das principais características que separava esse grupo era as testas membranosas ou cartilaginosas sem opérculo, enquanto os outros gêneros pimentoides teriam testas ósseas e opérculos. As espécies de *Psidium* e *Campomanesia* que analisamos se encaixam no descrito por Landrum, e *P. pseudocaryophyllus* se encaixa na mesma exceção que foi relatada quando sinonimizaram os gêneros *Pimenta* e *Pseudocaryophyllus* (Landrum 1986).

Essa diferença de tegumentos enquanto examinava as sementes, intrigou Landrum. A análise morfoanatômica do embrião e do tegumento nesses gêneros foram realizadas nos anos posteriores, em que dois tipos de embriões foram sugeridos com base nessas análises: Pimentoide (*Campomanesia*, *Pimenta* e outros gêneros) com tegumento membranoso cartilaginoso e embriões arqueados a espiralados com hipocótilo longo e inchado; Mirtoide (*Psidium* e outros gêneros) com tegumento ósseo, opérculo, cavidade interna em forma de C que segue a morfologia do embrião, no qual os hipocótilos não são mais inchados do que o restante do embrião, ou seja, com diâmetro relativamente uniforme em

todo o seu comprimento (Landrum; Sharp, 1989; Landrum; Stevenson, 1986; Wilson, 2011).

Essa divisão levantou um questionamento em Landrum sobre a espessura e os ciclos do hipocótilo. O crescimento do embrião, tanto em espessura como em espiral, é limitado pelo tegumento ou o tegumento se moldaria ao formato do embrião? A primeira hipótese foi mais discutida e foi proposto que o tegumento endurecido impediria o embrião de crescer e inchar durante o enchimento de reservas, enquanto o tegumento membranoso/cartilaginoso tornaria mais facilmente uma forma esférica que poderia permitir o embrião crescer e se tornar espiral.

Como argumento para a primeira hipótese, Landrum (1986) observou que a cavidade dentro da semente de *P. pseudocaryophyllus* é suficientemente grande, apesar do integumento ósseo, o que permitiria o crescimento em espiral, enquanto a cavidade do tegumento em *Psidium*, por exemplo, acomodaria o embrião e o limitaria à forma de "C". As sementes de *P. pseudocaryophyllus* analisadas neste trabalho sugerem contraste com essa observação de Landrum, a cavidade nas sementes foi observada como um intermediário entre um "C" e um formato uncinado acentuado, não diferindo muito do que encontramos no tipo mirtoide de *Psidium*. Outra característica peculiar é que se dividirmos o embrião ao meio em relação a cavidade uncinada, $\frac{1}{4}$ do comprimento (0.25 ciclos) do embrião, fica em uma metade próximo do ápice radicular e cerca de $\frac{3}{4}$ do comprimento (2 ciclos) ficaria na outra metade. Os $\frac{3}{4}$ enrolados teriam a mesma espessura do $\frac{1}{4}$ próximo a radícula.

Em Landrum (1988), características semelhantes foram encontradas em uma espécie pimentoide, desta vez a espécie da Australásia, *Gossia hillii* (Benth.) N.Snow & Guymer (= *Austromyrtus hillii*) relatada como possuindo tegumento duro, opérculo e cavidade em "C", mas com tamanho suficientemente grande para acomodar o embrião em espiral e hipocótilo espessado. O gênero *Gossia* N.Snow & Guymer foi estabelecido somente anos depois por Snow (2003), que observou os embriões fortemente circinados nas espécies. Os autores hipotetizaram que o embrião circinado seria uma sinamoporfia daquele grupo, embora ocorra em espécies de *Campomanesia* na região neotropical.

Snow (2008) encontrou embriões em forma de "C" e embriões circinados em *Rhodomyrtus* (DC.) Rchb. Nas 18 espécies examinadas, foi

encontrada uma forte correlação entre o tipo de testa e a forma do embrião, em que os “tipo C” eram encontrados em espécies com testa dura (escleróticas) e os circinados eram em espécies com testa membranosa, suportando a hipótese de Landrum de crescimento limitado pela testa.

Portanto, como Landrum (1986) observou para *P. pseudocaryophyllus*, e Snow (2003) e Landrum (1988) para as espécies de *Gossia*, elas seriam as únicas a combinar um embrião espiral em sementes de tegumento muito duro dentro de Myrteae. Snow (2003) observou em sementes imaturas de *Gossia bidwilli* (Benth.) N.Snow & Guymmer que o embrião poderia às vezes assumir a forma de “S”, indicando que a forma do embrião é estabelecida em fases mais avançadas de maturação.

A organogênese dos embriões das plantas é um sistema complexo de programas sequenciais e concatenados que envolvem mitose, polarização e diferenciação celular. Trabalhos realizados com *Feijoa sellowiana* (= *Acca sellowiana*) mostraram que o desenvolvimento embrionário é semelhante em embriogêneses somáticas e zigóticas, mas que o embrião somático é reto, enquanto o zigótico é espiralado (Canhoto; Mesquita; Cruz, 1996; Correia; Canhoto, 2010; Pescador *et al.*, 2008, 2009). Esses experimentos demonstraram que estruturas da semente como o tegumento, nucelo e endosperma, os quais são ausentes em uma embriogênese somática, podem ser diretamente responsáveis pela morfologia final em embriões pimentoides.

4.2 Reservas de alimento e outras substâncias ergásticas

As reservas de alimento na semente são um fator crucial na adaptação ecológica e o sucesso reprodutivo das angiospermas e isso não é diferente para as espécies da tribo Myrteae. Contudo, somente o trabalho pioneiro de Kausel (1956) examinou as reservas nos embriões de Myrteae com um olhar mais sistemático. Apesar disso, houve pouca evolução desde então sobre o que os diferentes morfotipos de embrião de Myrteae armazenam e qual significado evolutivo e ecológico disso.

Nesta seção discutiremos as reservas contrapondo a morfoanatomia descrita previamente dos gêneros aqui estudados de Myrteae com as substâncias tradicionalmente citadas como reservas (açúcares, amido, lipídios e proteínas),

citando também algumas outras substâncias que podem ser acumuladas e/ou secretadas.

4.2.1 Limitações do uso das metodologias de reserva.

Neste trabalho, utilizamos duas metodologias para averiguar as reservas dos embriões: a histoquímica e a determinação química. No entanto, é importante a ressalva que cada metodologia tem suas limitações e a extrapolação dessas limitações podem trazer resultados que não são congruentes com a realidade.

A determinação da quantidade química das reservas segue um extenso caminho metodológico e laboral que deve ser seguido à risca e padronizado, pois alterações na metodologia trazem erros ao final. Portanto diferentes metodologias de extração e metodologias de quantificação podem resultar em valores diferentes, pois cada uma tem seu grau de precisão e exatidão (Dreywood, 1946).

Para determinação dos valores de carboidratos, utilizamos uma metodologia que extraiu açúcares e amido individualmente, o que, no caso deste trabalho, corresponderia às reservas de alimento. Uma metodologia bastante aplicada é quando, após extrair lipídios e proteínas, o material é colocado em uma mufla até completa combustão da amostra e a diferença do peso inicial e das cinzas ao final do processo é calculado como carboidrato total. Dados obtidos com essa metodologia não são diretamente comparáveis com os obtidos por nós, pois embutido em seus valores estariam vários tipos de carboidratos estruturais, como, por exemplo, a celulose, que inflariam os valores de reservas de carboidrato. Por este motivo, os resultados quantitativos encontrados na literatura serão tratados pela predominância da reserva, em vez de serem comparados numericamente.

Outro fator a se destacar é o uso dos valores absolutos em *mg* de reserva por matéria seca/fresca. O seu uso sozinho não é praticável na comparação até entre espécies, muito menos de gêneros pelos seguintes motivos: 1. variações de reservas nas sementes por graus de maturação do embrião (até na mesma espécie), pois nem sempre tem como ter a garantia que os embriões estão na mesma fase de amadurecimento ou até mesmo se já não começaram a mobilizar as reservas ainda na semente; 2. variação estrutural da própria semente/embrião que pode alterar a quantidade extraída, em que um

embrião que tenha paredes celulósicas mais espessadas, no extrato final acabaria representando grande parte da massa por grama, levando a uma comparação por muitas vezes enviesadas.

Por esses motivos para comparação entre diferentes táxons os valores relativos da composição das reservas podem resultar em uma inferência mais confiável, pois mesmo que outros fatores interfiram na extração das reservas, a constância da proporção entre carboidratos, proteína e lipídios não vai ser alterada drasticamente.

As análises histoquímicas por outro lado são mais úteis na localização espacial nos diversos tecidos e órgãos do na sua quantidade, pois o resultado é totalmente qualitativo.

Assim uma combinação da proporção da composição de reserva aliada à sua localização espacial nos embriões pode, desta forma, ser mais útil para a realização de inferências e comparações entre os táxons.

4.2.2 Relação entre reservas e tipo embrionário

A análise de PCA realizada, utilizando a proporção entre as reservas dos embriões, agrupou os gêneros de forma extrapolada em três grandes regiões com o componente principal de distinção sendo a quantidade de lipídios vs. de carboidratos. O primeiro grupo foi formado por *Eugenia*, *Myrciaria*, *Plinia* e *Syzygium* que se agruparam em uma região de maior amido e pouco lipídio. O segundo grupo foi formado por duas espécies de *Myrcia* com uma posição mediana entre o primeiro e o terceiro grupo. O terceiro grupo foi formado *Campomanesia*, *Psidium* e *Pimenta* em uma região com alta proporção de lipídios. O tipo de reserva de carbono que vai ser armazenado no embrião maduro (após absorver as reservas do endosperma) se mostrou como um fator decisivo no desenvolvimento da morfologia e maturação da semente.

Esse agrupamento reflete diretamente o sistema tripartido de morfotipos de Berg, entretanto isso não significa que a predominância da reserva e a sua localização tenham a mesma origem evolutiva, mas que a reserva é um fator correlacionado a morfologia e, talvez, um fator muito importante da própria morfogênese dos embriões em Myrteae. Assim, continuaremos analisando sob o sistema tripartido.

Reservas em embriões eugenioides

As análises de determinação química revelaram que todas as espécies eugenioides estudadas utilizam amido como principal reserva de carbono. O amido compõe cerca de 75% das reservas nas espécies de *Plinia*, 70% *Eugenia* e *Syzygium* e 52% em *Myrciaria*. Na literatura, foram encontrados altos valores de amido para espécies de *E. uniflora*, *E. pyriformis* e *E. stipitata*, indicando que é a principal reserva dos embriões. (Bordignon, 2000; Justo *et al.*, 2007a; Mello *et al.*, 2010; Mendes; Mendonça, 2020)

As determinações para açúcares levam a crer que o balanço entre açúcares e amido está sendo afetado pela dinâmica de armazenamento e quebra dos grãos de amido (Aguirre *et al.*, 2018). Isso se mostra de forma mais acentuada em *M. dubia*, na qual os valores de amidos foram bem mais baixos que das outras eugenioides, contudo os valores de açúcares foram os mais altos em contrapartida.

Nas análises histoquímicas, os grãos de amido estão espalhados nas células do mesofilo cotiledonar, mas à medida que o tecido entra na interface cotilédone-hipocótilo, a quantidade de reserva diminui até ficar totalmente escassa, o qual foi observado ser uma das características desse tipo de embrião.

As grandes reservas de amido nos cotilédones foram encontradas também em espécies de *Eugenia*: *E. uniflora*, *E. pyriformis*, *E. bimarginata*, *E. aurata*, *E. pitanga*, *E. longipedunculata*, *Eugenia subterminalis* DC., *E. paracatuana*, *Eugenia repanda* O.Berg, *E. hyemalis*, *E. stipitata* e diversas espécies de *Eugenia* africanas (Bordignon, 2000; Machado, 2014; Mendes; Mendonça, 2020; Moreira-Coneglian, 2007, 2011; Sbais, 2016; Sbais *et al.*, 2022; Wyk; Botha, 1984). Em *Myrciaria* reservas de amido foram relatadas em *M. deliculata* e *M. dubia*. Não encontramos relatos de determinações químicas para espécies de *Plinia*.

As reservas de proteínas nesses gêneros com valores menores que 5%, foram observadas também na histoquímica dos embriões em que grãos de proteínas foram mínimos, o que é relatado também em *Eugenia uniflora* e *Myrciaria dubia* (Bordignon, 2000; Mendes; Mendonça, 2020; Ribeiro *et al.*, 2021). Embora a quantidade de proteína tenha sido baixa e de difícil visualização pelo

tamanho dos grãos, não houve a realização de testes histoquímicos para proteínas nos seus respectivos estudos.

Os valores de lipídios 15 e 31% foram mais altos entre os gêneros do que os encontrados na literatura para as espécies de Myrteae, em que no caso particular de *E. uniflora* em Bordignon (2000), os valores lipídicos foram irrisórios (Justo *et al.*, 2007a; Mello *et al.*, 2010). No entanto, como explicado acima, variações na metodologia e na interpretação de metodologias analíticas podem levar a resultados diferentes e o tempo para extração de lipídios pode ter resultado em mais material extraído.

Testes histoquímicos para lipídios foram mais escassos ainda na literatura, principalmente pela necessidade de bons cortes a mão livre. Neste estudo, os testes revelaram lipídio de reserva significantes somente nas espécies de *Myrciaria*, o que também foi observado em *M. dubia* por Ribeiro *et al.* (2021). Essa observação de gotículas de lipídio no mesofilo, corrobora os valores mais altos de lipídios sendo encontrados em *Myrciaria*, assim como os valores médios mais baixos de Amido, indicando que espécies de *Myrciaria* possam utilizar os dois tipos de reserva de carbono. As gotículas de lipídio foram observadas de forma escassa em *Eugenia*, *Plinia* e *Syzygium*, apesar de haver uma quantidade significativa na quantidade extraída, contudo os testes para lipídios mostraram conteúdo lipofílico significativo nas cavidades secretoras. A extração por hexano não é específica para lipídios de reserva, podendo qualquer material lipofílico ser extraído junto, como os terpenoides, que são muito comuns nos óleos essenciais, presentes amplamente em quase todos os órgãos de Myrteae.

A única espécie em que não observamos cavidades secretoras foi a *Eugenia selloi*. Petit (1908) relatou que não observou estruturas glandulares em *Eugenia uniflora* (= *Stenocalyx michelli*), diferente do que observamos em nossos estudos em que cavidades secretoras estiveram presentes em *E. uniflora*. Caso não seja um erro de identificação de espécies, sementes imaturas podem ter sido analisadas ou mesmo as estruturas secretoras nem sempre podem aparecer no embrião, o que indicaria que a sua formação poderia ocorrer mais em respostas a fatores ambientais do que genéticos.

Estruturas secretoras são bastante comuns em Myrtaceae, sendo um caractere diagnóstico para a família (Dahlgren; Thorne, 1984), entretanto os relatos de estruturas secretoras em embriões não são tão comuns. Nas espécies

eugenioides estudadas as cavidades secretoras estão subepidérmicas em diferentes níveis de profundidades. Em descrições de espécies na literatura em que não houve cortes ou estudo detalhado do embrião, não é possível confirmar a ausência dessas estruturas, portanto o número de espécies com embriões eugenioides com cavidades secretoras descrito deve ser bastante subestimado. Em espécies em que as cavidades secretoras são muito conspícuas, esse caráter aparece em suas descrições (Faria; Proença, 2012; Niedenzu, 1893; Sobral; Faria; Coutinho, 2018; Urban, 1928; Wilson, 1957; Wyk; Botha, 1984).

As cavidades secretoras podem tanto correr nos cotilédones como nas regiões equivalentes ao eixo embrionário. Em vários trabalhos foram descritas cavidades secretoras com detalhes anatômicos em espécies dos gêneros eugenioides semelhante às que encontramos (Galan, 2018; Justo *et al.*, 2007a; Machado, 2014; Moreira-Coneglian, 2007, 2011; Ribeiro; Silva, 2021; Sbais, 2016; Sbais *et al.*, 2022). A composição do conteúdo de cavidades secretoras em Myrtaceae são amplamente estudadas devido ao seu potencial farmacêutico, revelando serem compostos principalmente por terpenoides, mas estes estudos são predominantes em folhas e outras partes vegetativas (Ribeiro; Silva, 2021; Silveira *et al.*, 2023; Wilson, 2011). Em embriões são relatados presença de terpenos no lúmen de cavidades secretoras em *M. dubia* (Ribeiro et al., 2021) e presença de conteúdo fenólico nas células epidérmicas de revestimento das cavidades (Moreira-coneglian, 2007).

A presença de conteúdo de natureza fenólica foi observada em todas as espécies em pelo menos um dos diferentes tecidos, podendo ocorrer em células da epiderme cotiledonar e hipocotilar, do mesofilo cotiledonar, cortex, medula e da coifa (Moreira-coneglian 2011, 2007; Ribeiro et al., 2021).

Reservas em embriões mircioides

As espécies de *Myrcia* que analisamos possuem valores médios para as três reservas analisadas, resultados parecidos, considerando as variações metodológicas de extração, foram encontrados por Ribeiro (2006) em *Myrcia guianensis*.

As reservas em embriões de *Myrcia* foram positivas para grãos de amido e grãos de proteína distribuídos tanto em cotilédone quanto no eixo

embrionário, enquanto gotículas de lipídio foram observadas no mesofilo do cotilédone, mas ausente no eixo. Ribeiro (2006) relatou resultados semelhantes em *Myrcia guianensis*, exceto pela quantidade de lipídio que descreveu como muito pouco nos cotilédones, mas pode ter sido devido a técnica de processamento em historesina plástica que passa por uma série de desidratação alcoólica, a qual pode retirar boa parte dos triacilgliceróis de reserva. Reservas lipídios foram identificadas em *Myrcia fenzliana* O.Berg. representando cerca de 5% da massa seca total do embrião, que foi muito menor do que encontramos nas espécies de *Myrcia* deste trabalho, o que pode ter sido pela metodologia específica para extração de ácidos graxos (Franco *et al.*, 2023). Reservas de amido foram relatadas no mesofilo também em *Myrcia bella*, *Myrcia laruotteana* e *Myrcia multiflora* (Lam.) DC. (Moreira-Coneglian 2007, 2011; Machado 2014).

As cavidades secretoras também foram encontradas em todas as espécies relatadas pelos autores acima, tanto nos cotilédones quanto no eixo embrionário em regiões subepidérmicas. Ribeiro (2006) observou grãos de amido e drusas de oxalato de cálcio dentro das cavidades de *Myrcia guianensis*, mas que os autores consideraram que talvez os grãos de amido sejam artefatos da técnica.

Idioblastos contendo drusas foram relatados apenas em *M. guianensis*, em células do mesofilo, provavelmente por ter sido utilizada a técnica de luz polarizada para tal (Ribeiro 2006). Nos outros trabalhos de anatomia já citados, não houve nenhum relato sobre inclusões inorgânicas. Inclusões de substâncias de natureza fenólicas foram observadas em células tanto do eixo quanto dos cotilédones das espécies estudadas por Ribeiro (2006) e Moreira-Coneglian (2007, 2011).

Reservas em embriões pimentoides

As principais reservas que foram observadas nas espécies que estudamos foram os lipídios e as proteínas. As espécies de *Campomanesia* apresentaram muitas gotículas de lipídios e grânulos proteicos, a primeira observada em *Campomanesia adamantium* e a última observada em *C. pubescens* e *C. xanthocarpa* (Bordignon, 2000; Moreira-Coneglian, 2007). Grãos de amido foram encontrados em *C. pubescens* na literatura, mas nas espécies

aqui examinadas, *C. laurifolia* não apresentou grãos de amido, diferente de *Campomanesia sp.* e *C. macrobracteolata*.

Os trabalhos de anatomia de embriões maduros em *Psidium* são bastante escassos, acreditamos que deva ser motivado pela dificuldade do corte da semente das espécies com testa óssea ou a dificuldade de retirar um embrião sem danificar. As espécies de *Psidium*, por exemplo, possuem um embrião extremamente friável e facilmente esmagável, dificultando todas as análises de embrião com este gênero.

No entanto, os trabalhos para determinação química em *Psidium* são mais frequentes que qualquer outro gênero de Myrteae, sendo motivados devido a importância econômica da goiaba (*P. guajava*). Valores proporcionais semelhantes com altas taxas de lipídios, seguidos de proteínas foram encontrados em *P. guajava* (Uchôa-Thomaz *et al.*, 2014). Os valores de *P. cattleianum* em Dias (2018) apontaram valores duas vezes maiores em carboidratos e lipídios que os valores que encontramos para a mesma espécie, mas a técnica utilizada pelos autores foi a de cinzas e, como apontado pelos autores, esse valor corresponde a carboidratos de reserva + carboidratos estruturais. Este caso ilustra bem o discutido anteriormente sobre as variações de reservas e como os estudos comparativos podem ser enviesados se não houver uma análise crítica sobre os dados.

Relatos de reservas são mais comumente realizados por uma observação superficial do embrião como relatado em (Landrum, 1991), que observou que sementes de *Pimenta* possuem óleo devido a superfície de um corte ter aspecto liso, enquanto as de outros gêneros amiláceos são mais ásperas. Desse modo, o uso da reserva amilácea foi utilizado como um dos caracteres para transferir algumas espécies antes alocadas em *Psidium*, que normalmente possuíam embriões oleosos, para o novo gênero *Chamguava*. Como relatado pelos autores, embriões pimentoides com reservas de amido são raros, assim como observamos em espécies de *Campomanesia*. Já *Mosiera* Small, também antes alocado em *Psidium*, foi apontado como oleoso (Landrum, 1992).

Outras substâncias não lipídicas e nem proteicas são citadas como acumuladas em embriões de algumas espécies com embriões pimentoides. O acúmulo de compostos fenólicos foi encontrado em células do eixo embrionário nas espécies de *Campomanesia* que examinamos, e foram também observados

em *C. pubescens* e *C. adamantium* (Moreira-coneglian, 2007; Machado, 2014). Não observamos compostos fenólicos nas células dos embriões de *Psidium* e *Pimenta*.

Nas espécies dos três gêneros com embriões pimentoides foram visualizados grânulos corados fortemente em um azul arroxeadado muito escuro com o Azul de Toluidina. Esses grânulos aparecem em bastante quantidade e parecem os mesmos que são corados por XP, que indicam proteína. Uma hipótese é que esses grânulos estejam impregnados de fitina, um composto derivado do ácido mioinositol, a qual funcionam como grandes reservas de fósforos na semente e que podem se apresentar como cristais globoides, que quando corados metacromaticamente por AT resultam em uma cor de avermelhada a um azul arroxeadado muito escuro (Andriotis; Smith; Ross, 2005; Kermodé, 2013). A presença de fitinas já foi detectada nesses domínios globoides em Vesículas de Armazenamento de Proteína (PSV) em espécies de Eudicotiledoneas (Coimbra; Salema, 1994; Krishnan *et al.*, 2022). Algumas extrações em sementes de *P. guajava* demonstraram ter quantidades significativas desse composto (El-Anany, 2015; Haleem-Khan; Naseem; Vardhini, 2016).

Como já mencionado anteriormente, a presença de estruturas secretoras é quase universal nos órgãos primários das espécies da família Myrtaceae. Observamos cavidades secretoras, principalmente associadas a região da coifa, em todas as espécies analisadas de *Campomanesia*, também observado em *C. adamantium* por Machado (2014). Nenhuma estrutura secretora foi observada nos embriões das espécies de *Psidium* e *Pimenta* analisadas neste trabalho e não foram também encontradas na literatura qualquer menção a cavidades secretoras nos embriões destas espécies. Assim como as estruturas secretoras, observamos a presença de drusas e estruturas inorgânicas birrefringentes em *Campomanesia*, estando essas ausentes em *Psidium* e *Pimenta*. Apenas alguns pontos nestes dois últimos gêneros aparecem sob luz polarizada, mas estão associadas provavelmente a estruturas cristalinas presentes nos corpos proteicos ou grãos de amido que foram utilizados durante a maturação do embrião.

4.3 Adaptação evolutiva

Nesta última sessão, levantaremos alguns tópicos da literatura e uma breve discussão sobre a relação entre a morfoanatomia, reservas e o significado adaptativo-evolutivo para as espécies de Myrteae.

Uma escolha muito difícil: amido ou ácidos graxos?

Durante o desenvolvimento das sementes, uma das fases mais importantes da maturação embrionária é a da acumulação de compostos de reserva que serão utilizados pelo embrião para fornecer energia para germinação e desenvolvimento da plântula enquanto a fotossíntese ainda não ocorre (Baud *et al.*, 2008, Aguirre *et al.*, 2018). Essa etapa de enchimento depende inteiramente da translocação de assimilados, principalmente sacarose e aminoácidos, e de transportadores específicos para a importação destes (Aguirre *et al.*, 2018).

A sacarose importada é clivada por invertases, gerando um pool de hexoses-fosfatos disponíveis no citoplasma, as quais são particionadas e direcionadas para gerar reservas de amido, proteínas ou óleos por rotas bioquímicas reguladas por uma interação complexa entre expressão gênica e atividade metabólica em que o direcionamento depende do programa genético de cada espécie (Stein *et al.*, 2017; Tetlow, 2011). Portanto, a composição da reserva pode variar dentro de uma mesma família, como por exemplo em Fabaceae, a qual possui espécies com sementes amiláceas, proteicas ou oleosas, inclusive uma semente podendo ter mais de um tipo de reserva em grande quantidade, como em *Phaseolus vulgaris* (Aguirre *et al.*, 2018).

Diversos genes de características quantitativas que determinam o conteúdo de carboidratos já foram descobertos e alguns experimentos em *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. mostraram que a alterações sutis nesses genes e em genes de mecanismos reguladores do direcionamento de assimilados geram sementes mutantes com concentrações e morfologias distorcidas e aberrantes (Aguirre *et al.*, 2018; Angeles-Núñez; Tiessen, 2010). Essas observações podem dar suporte a hipótese que o direcionamento do tipo e localização das reservas são fatores muito mais influenciados por fatores genéticos que por fatores ambientais, e que essas características seriam bastante conservadas filogeneticamente.

A composição das reservas em Myrteae parece ser bastante conservada a nível de gênero, em que tanto a quantidade da composição relativa, quanto as localizações de reservas são semelhantes entre os embriões das suas espécies, podendo talvez serem conservadas a níveis taxonômicos mais elevados.

O primeiro gargalo sugerido na análise de PCA seria a escolha entre qual tipo de reserva de carbono as espécies de Myrteae utilizam como reserva. Dois grandes grupos se destacam na tribo: o primeiro são os embriões eugenioides que possuem cotilédones imensos cheios de reservas de amido e o segundo grupo são os pimentoides que armazenam quantidades significativas na forma de lipídios. Um terceiro grupo aparece sendo intermediário que são os embriões de *Myrcia*, os quais já são formados semelhantes a plântulas na semente e, portanto, já estariam preparadas para germinar rapidamente assumindo rapidamente a fotossíntese como fonte principal de energia.

O amido é a principal fonte de carbono nas plantas, que é produzido e armazenado em amiloplastos e é uma reserva relativamente barata em termos energéticos para se produzir. Os ácidos graxos possuem uma densidade de carbonos muito maior, sendo necessária apenas metade da sua massa (em comparação ao amido) para fornecer igual quantidade de energia. Embora exija mais recursos energéticos para produzir, a densidade de energia é muito maior, e, através do processo de gliconeogênese, as plantas podem restaurar os monômeros de glicose a partir dos ácidos graxos, e então funcionam como uma boa fonte de carbono.

Myrteae tem endosperma?

As sementes de Myrteae são relatadas como exalbuminosas, contudo, resquícios de endosperma foram relatados em *Feijoa* (Berg 1856-1857), *Myrtus* e *Psidium* (Petit 1908 apud Wyk e Botha, 1984), *Gossia* (Snow *et al.*, 2003) e *Eugenia* e *Myrcia* (Moreria-Coneglian, 2007). No endosperma são acumulados os assimilados no início da formação da semente para posterior absorção pelo embrião durante a sua maturação, sendo assim, o endosperma existe em alguma fase nas sementes de Myrteae.

O amido encontrado nos embriões de espécies pimentoides como *Campomanesia* ou em quantidades traço como em *Psidium* e *Pimenta* podem ter

uma relação semelhante quanto ao endosperma. Em estágios imaturos do embrião, o amido pode ser produzido temporariamente na semente por ser uma boa substância de armazenamento, possuindo propriedades de baixa solubilidade em água e ser osmoticamente inerte, permitindo que crie uma forte necessidade de dreno para a importação de mais assimilados de carbono. Os resquícios dessa fase podem ser os grãos de amido encontrados nos embriões maduros que não foram convertidos em ácidos graxos. Mesmo em sementes estritamente oleosas, o embrião nesta fase pode funcionar como um dreno para a sacarose e armazená-la temporariamente na forma de amido, antes do início da acumulação dos ácidos graxos (Baud *et al.*, 2008).

Tolerando a falta d'água!

À medida que a semente vai se aproximando de sua maturidade fisiológica, os cuidados maternos da planta-mãe vão sendo cada vez menores e o embrião dentro da semente começará a enfrentar as adversidades ambientais. A tolerância e proteção contra a perda de água é uma característica fundamental para a sobrevivência e dispersão das plantas. Esta capacidade varia significativamente entre as sementes, podendo ser classificadas como ortodoxas, as quais permanecem viáveis após a perda de água e sobrevivem a longos períodos de armazenamento sob baixas temperaturas, e as recalcitrantes, as quais perdem sua viabilidade quando perdem quantidades mínimas de água (Walters, 2015; Walters *et al.*, 2013). Um terceiro grupo, classificado como intermediário, são de sementes que toleram menores teores de água, mas perdem a viabilidade quando armazenadas a baixas temperaturas. Em geral, as espécies de Myrteae apresentam sementes com respostas variáveis à perda de água, podendo ser ortodoxas, recalcitrantes ou intermediárias. O tipo de resistência a dessecação depende de diferentes mecanismos desenvolvidos durante a evolução dos táxons como a diversidade de morfoanatomias dos embriões e da testa, além do tipo de reserva.

Sementes com grande massa apresentam uma correlação positiva com tolerância a dessecação, ou seja, por serem maiores e mais volumosas levam mais tempo para atingir um baixo teor de água do que as sementes menores (Pelissari *et al.*, 2018). Contudo, em um estudo com espécies nativas brasileiras,

foi observada uma correlação negativa entre massa de sementes e sobrevivência, onde sementes menores apresentaram maior longevidade (Souza; Válio, 2001).

As sementes de embriões eugenioides, como nas espécies de *Eugenia* e *Myrciaria*, são relatadas frequentemente com comportamento recalcitrante (Andrade, 1995; Andrade; Ferreira, 2000; Carvalho; Silva; Davide, 2006; Ferreira; Gentil, 2003; Gentil; Ferreira, 1999). Os cotilédones carnosos de eugenioides derivados do grande acúmulo de amido, poderiam apresentar vantagens evitando o dessecamento, entretanto ainda não parece ser o suficiente para torná-las ortodoxas, pois o tipo de carboidrato é um dos fatores que podem determinar a tolerância a perda de água mais do que a própria quantidade de reservas (Kitajima, 1992).

Sementes de *Psidium* por outro lado costumam apresentar maiores tolerâncias que as de *Eugenia*, podendo ser classificadas as vezes até como ortodoxas, chegando a 1000 dias de armazenamento. Isto, no entanto, não ocorre em outros tipos pimentoides como nas espécies de *Campomanesia*, que são consideradas recalcitrantes (Araújo; Souza, 2018; Cosmo *et al.*, 2017; Periotto; Gualtieri, 2017). As espécies pimentoides possuem morfoanatomias semelhantes com elevadas reservas de lipídios e proteína, mas isto não parece ser o suficiente para evitar perdas de água, mas sim o tipo de tegumento. A testa glandulosa de *Campomanesia* não oferece capacidade de reter água no embrião, enquanto a testa óssea e operculada de *Psidium* evita que os teores de água cheguem a níveis críticos, mantendo-as viáveis. A testa óssea, portanto, pode ser um dos motivos que levaram as espécies de *Psidium* a serem amplamente dispersas e apresentarem alta capacidade de germinação em diferentes biomas, sendo, por exemplo, algumas *Psidium cattleianum* uma praga invasora no Havaí (Uowolo; Denslow, 2008)

As espécies de *Myrcia* também são consideradas recalcitrantes (Leonhardt; Calil; Fior, 2010), mas sua estratégia parece ser diferente das outras. O formato de plântulas com cotilédones verdes e foliáceos já presentes na semente madura, uma radícula bem desenvolvida com a presença de pelos absorventes na radícula, aliada a velocidades maiores de germinação, fornecem um mecanismo para um imediato início da fotossíntese com a capacidade de assimilação imediata, compensando a falta de reservas.

Tamanho da semente vs. número de sementes

A variação de tamanho de sementes em Myrteae é grande. Espécies de *Eugenia* podem chegar a ter sementes de 25 a 30 mm de diâmetro, enquanto as sementes pimentoides dificilmente passam de 5 mm. Essa variação pode estar relacionada a diferentes estratégias evolutivas de armazenamento e dispersão.

As espécies de Myrteae são componentes importantes na estrutura das mais variadas fisionomias vegetacionais nos neotrópicos, sendo presentes em ambientes de muita ou pouca disponibilidade solar e altas ou baixas taxas hídricas e pluviométricas. Três estratégias são comumente encontradas em sementes de espécies que conseguem ter sucesso germinativo em regiões de pouca luz: sementes grandes com muitas reservas; sementes pequenas com grandes reservas proteicas e sementes em que o embrião está em avançado estágio de desenvolvimento (Linkies *et al.*, 2010). Essas três estratégias são encontradas respectivamente em sementes eugenioides, pimentoides e mircioides.

O caminho adaptativo de sementes grandes é bastante custoso para as plantas, tanto pela quantidade de reserva investida na semente, quanto o tamanho limitar muitas vezes o número de sementes por fruto. O tamanho da semente também pode afetar a dispersão de frutos carnosos reduzindo o número de agentes dispersores possíveis. No caso dos mamíferos que são um dos maiores dispersores de sementes na floresta atlântica, principalmente macacos, o tamanho da semente acaba sendo um empecilho insignificante na sua dispersão (Gressler; Pizo; Morellato, 2006; Pizo, 2002). Entretanto, na Caatinga, no Cerrado e em alguns locais de floresta atlântica, a ornitocoria aparece como dominante e, nesses casos, sementes grandes só seriam dispersas por grandes aves (Andrade *et al.*, 2017). As sementes pequenas em Myrteae parece seguir um caminho de seleção compensatória, que devido a alta densidade energética de seus altos teores lipídicos, suas sementes podem ser mais leves e mais vantajosas na dispersão, além da quantidade de sementes por fruto serem potencialmente maiores.

Em geral, nas angiospermas existe uma correlação positiva entre o tamanho da semente e a presença de poliploidia (Linkies *et al.*, 2010). Espécies poliploides foram relatadas em vários gêneros de Myrteae, onde apesar de ocorrer poliploidia em *Eugenia*, as espécies com mais ocorrência e maior grau de

poliploidia estão em *Psidium* (Costa; Dornelas; Forni-Martins, 2008; Costa; Forni-Martins, 2007). Isso indica que a poliploidia pode ter sido vantajosa em outras características adaptativas, mas não a ponto de definir os embriões maiores em *Eugenia*.

Frequentemente são relatados altas taxas de aborto em sementes de diversos gêneros de Myrteae, na qual o número de sementes no fruto maduro é muito menor que o de óvulos no ovário (Lughadha; Proença, 1996; Staggemeier; Diniz-Filho; Morellato, 2010). Uma relação muito comum entre o número de óvulos e sementes maduras, embora haja muitas exceções, é que quanto maior o crescimento da semente em massa, menor é o número de óvulos que chegam na fase madura.

A resposta, pelo menos para o gênero *Eugenia*, pode estar em uma capacidade de regeneração dos embriões que foi muito bem relatada em (Amorim; Silva; Barbedo, 2020). Os embriões de *Eugenia* possuem a capacidade de manter a germinação viável mesmo quando grande parte da sua massa é removida, fornecendo vantagens contra predação e intempéries. Além disso, *Eugenia* apresenta uma capacidade singular de produzir novas raízes e plântulas a partir do retorno da capacidade meristemática em diferentes regiões do embrião. Entretanto, diferente de outras espécies, a produção de novas raízes é extremamente regulada e somente uma única raiz é produzida por vez. Se um embrião ainda não germinado sofre uma injúria no cotilédone, a radícula pode surgir daquele ponto e eixo embrionário é inibido de produzir a sua radícula.

Uma semente germinada cuja radícula morreu por falta de condições ideais pode gerar uma nova radícula diversas vezes até que a plântula possa se estabelecer. E assim, como no caso anterior, depois da raiz crescida, mecanismos de inibição mantem somente uma existindo, e caso essa raiz novamente morra, a inibição cessa e uma nova raiz surge. Esse ciclo ocorre indefinitivamente enquanto houver tecidos viáveis e reservas dentro da semente para tal. O controle de inibição pode estar relacionado com a quantidade de compostos fenólicos presentes principalmente nas camadas subepidérmicas observadas nos embriões. A capacidade de compostos fenólicos agirem como inibidores da germinação é conhecida, mas quando são oxidados por injúrias nos tecidos, perdem o efeito e uma nova raiz surge.

Quando há mais de uma semente por fruto em *Eugenia*, as suas massas tendem a ser menores, diminuindo a capacidade regenerativa. A estratégia evolutiva dessas espécies poderia ser investir em uma única semente com mais reservas que o necessário de uma única germinação, para garantir a capacidade regenerativa de novas raízes.

4.5 Relações filogenéticas e evolutivas dos embriões de Myrteae

Os resultados estatísticos de similaridade, a análise de estrutura dos dados e a reconstrução do estado ancestral de caracteres de embriões de Myrteae forneceram melhor suporte às divisões mais atuais dos tipos embrionários *sensu* Lucas que em relação ao tipo tripartido de Berg. Várias hipóteses evolutivas foram sugeridas nos últimos quase dois séculos para explicar como os gêneros desenvolveram embriões tão distintos e ao mesmo tempo tão conservados nos clados.

A ideia de uma sistemática que reflita a história natural do grupo não é recente e desde a expansão das ideias da teoria da evolução, os naturalistas passaram a tentar classificar hierarquicamente as espécies que tenham uma origem evolutiva em comum. Berg (1856-1858) utilizou o embrião como um dos caracteres mais marcantes ao classificar Myrtaceae em gêneros e grupos, mas esse uso levou Bentham (1865) se essa divisão com o embrião não seria artificial e arbitrária.

Para poder inferir como ocorreu a evolução de um caractere, é importante reconhecer qual era o seu estado ancestral no grupo para então poder traçar essa história. Berry (1915) sugeriu que o embrião com características mais ancestrais dentro de Myrteae seriam os de *Eugenia* e os de *Myrcia*, enquanto as espécies de fruto seco *Leptospermoideae* teriam características mais derivadas. As análises filogenéticas, tanto morfológicas e moleculares, inferem que a separação entre Myrteae e as tribos de fruto seco ocorreram há muito tempo, refutando a ideia de que uma poderia ser derivada da outra, pois ambas seguiram caminhos evolutivos separados, antes mesmo da grande diversificação de Myrteae (Macphail; Thornhill, 2016; Thornhill *et al.*, 2015).

Por outro lado, o entendimento de que os embriões eugenioides e mircioides apresentam características mais apomórficas foram amplamente

discutidas por McVaugh (1968) e Briggs e Johnson (1978). O consenso apesar de alto, esbarrava na comparação entre embriões “*Beans-like*”, cotilédones semelhantes a feijão ocorridos em *Plinia* e embriões eugenioides com massa homogênea e cotilédones fusionados, o qual mostrados na anatomia que não é bem assim. McVaugh achava que os embriões separados de *Plinia* eram derivados dos de *Eugenia*, pois este grupo tem ampla distribuição tropical no novo e no velho mundo e que as suas características surgiram antes da separação dos continentes, semelhante à linha de raciocínio de Berry.

Briggs e Johnson (1978) já argumentavam que o indiferenciado e fusionado embrião de *Eugenia* seria uma forma mais especializada, que poderia inclusive poderia ter surgido várias vezes dentro de *Eugenia*. A fusão parcial ou cotilédones totalmente livres é relatada ter surgido em *Eugenia* sect. *Pilotheicum* em uma análise filogenética em Faria (2014), e, como observamos nas espécies examinadas e em relatos na literatura, o grau de fusão é relativo até dentro de sementes de um mesmo fruto. O paralelismo ou convergência também foi proposto por Briggs e Johnson no surgimento dos cotilédones crassos em *Plinia* e aliados.

Dados filogenéticos sugerem que um grupo com *Plinia*, *Myrciaria*, *Eugenia* e outros gêneros eugenioides não são monofiléticos, aparecendo em pontos distantes na filogenia (Vasconcelos *et al.*, 2017). As observações morfoanatômicas e de reservas mostraram pouca diferença entre os tipos plinioides (*Plinia* e *Myrciaria*) e eugenioides (*Eugenia*), como as reservas de lipídio em *Myrciaria*, mas que essa seria mais uma característica do gênero que do clado das plinioides. Contudo, durante a reconstrução de caráter ancestral, observamos uma característica bem peculiar sobre a assimetria de cotilédones no embrião adulto, todos os gêneros de Pliniinae *sensu* Lucas (*Algrizea*, *Myrciaria*, *Plinia* e *Neomitranthes* D.Legrand) possuem registros bem documentados sobre a assimetria acentuada de seus cotilédones, excetuando-se *Siphoneugena* O.Berg em que não encontramos registros dessa característica. Apesar de *Eugenia* apresentar alguns poucos relatos de assimetria, nenhum foi descrito como tão acentuado como nas de Pliniinae, podendo se tratar de pequenas variações morfológicas ou mesmo devido as dificuldades de interpretação desse embrião.

A busca pelo embrião ancestral de Myrteae continuou em Landrum e Stevenson (1986) que sugeriram que ele seria semelhante ao embrião de *Ugni*

“*Ugni like*” ou embrião mirtoide que são arqueados, cilíndricos, com cotilédones com quase tão longos quanto o hipocótilo. Landrum e Stevenson também sugeriram que a força seletiva na evolução dos embriões seria em relação a quantidade de alimento armazenada, a qual encontramos uma correlação muito alta entre o tamanho do embrião e a reserva armazenada, assim como entre a reserva armazenada e o órgão de armazenamento, o que poderia fornecer suporte a essa observação dos autores.

Embriões que não se encaixavam no sistema tripartido de Berg foram mais bem examinados e descritos neste mesmo período e se levantou a hipótese que poderiam ser morfologias intermediárias (Landrum, 1986; Proença *et al.*, 2006). A maioria das espécies com essa forma intermediária ou anômala ocorre com distribuições restritas, algumas vezes a ambientes incomuns como nos Andes (Vasconcelos *et al.*, 2017). Por essas características, pode se sugerir que talvez o desenvolvimento desses embriões tenha sido por caminhos evolutivos para a adaptação a esses ambientes em vez de formas intermediárias entre os embriões clássicos, mas qualquer hipótese mais embasada nessa linha de raciocínio exige um estudo mais detalhado.

O embrião mirtoide como o ancestral das Myrteae recebeu suporte filogenético e na reconstrução realizada por Lucas *et al.* (2007), na qual os gêneros mais basais na sua hipótese filogenética possuem embriões mirtoides. A reconstrução do estado ancestral que foi realizada neste trabalho também sugere que os caracteres associados ao tipo mirtoide sejam mais plesiomórficos dentro de Myrteae.

Assim, o embrião mirtoide parece possuir as características mais plesiomórficas de Myrteae. Na reconstrução dos estados ancestrais a distribuição desses caracteres aparece em gêneros da Australásia e em gêneros neotropicais. A partir desse estado ancestral, as linhagens de Myrteae parecem ter seguido três grandes tendências baseadas na forma e no que armazenam de reservas, modificando ao longo do tempo a sua morfoanatomia, correspondendo aos tipos tripartidos de Berg.

A primeira tendência foi o desenvolvimento de um embrião já quase na forma de plântula com cotilédones folhosos e clorofilados prontos para iniciar a germinação. A evolução em embriões mirtoides pode ter surgido por paralelismo em dois momentos, uma em *Myrceugenia* e a outra em *Myrcia*, a qual se tornou

um gênero mega diverso e monofilético com bom suporte nas inferências (Vasconcelos et al 2017). As características dos embriões de *Myrcia* e *Myrceugenia* não são encontradas em nenhuma outra espécie de Myrteaceae fora dos neotrópicos. Portanto, o embrião mircioide pode ser relatado como um caso de especialização do embrião que foi muito bem conservada dentro de Myrteae.

A segunda tendência parece ser a de manter embriões pequenos com grandes acúmulos de óleo e proteínas, em que algumas linhagens conservaram os caracteres plesiomórficos e em outra linhagem em embriões com características mais apomórficas que são os pimentoides. Os embriões pimentoides, em um primeiro momento parecem muito semelhantes aos mirtoides, mas possuem algumas características como a morfologia cíclica variando de circinada a coclear e cotilédones quase inconspícuos. Os embriões mirtoides costumam variar mais na relação do comprimento/eixo-cotilédone entre seus gêneros. Somente é relatado em algumas espécies de *Gossia* e *Rhodomyrtus* um embrião semelhante ao que acontece nos gêneros neotropicais *Campomanesia* e *Pimenta* com testa membranácea e hipocótilo enrolado (Snow et al., 2003, 2009). A curiosa semente de testa óssea e embrião coclear de *P. pseudocaryophyllus* teve características semelhantes e agrupamento muito robusto com *Psidium*, diferindo um pouco das outras espécies de *Pimenta* da América Central. Em um estudo de filogenômica para Myrtales, *P. pseudocaryophyllus* aparece em um outro clado, perto de espécies mirtoides como *Myrtus* e *Calycolpus*, longe de *Pimenta dioica* (L.) Merr. e *Psidium* (Maurin et al., 2021).

Os tipos pimentoides estão dentro de um clado que seria monofilético, exceto pelas espécies de *Psidium*, os quais se agruparam perto de *Myrrhinium* Schott e *Mosiera*. Entretanto, na circunscrição de Myrteae por Lucas et al (2019), esse clado com *Psidium* e aliados foi mantido na subtribo Pimentoideae, devido a sua semelhança morfológica e aparecerem constantemente agrupados em outras filogenias (Lucas et al., 2007).

A terceira tendência evolutiva são a de embriões crassos, radícula pouco desenvolvida com acúmulo intenso de amido em seus cotilédones. As análises multivariadas de estruturação de dados por MCA, apontam que esse pode ter sido o principal fator de diversificação dos embriões nas linhagens de Myrteae. Entretanto, essas características parecem ter surgido em duas linhagens diferentes em momentos distintos, indicando que possa ter ocorrido um

paralelismo entre as subfamílias Pliniinae e Eugeniinae. Embriões com cotilédones crassos, no entanto, não são exclusivos de Myrteae, ocorrendo em outra subtribo de frutos carnosos que é Syzygieae.

As análises de agrupamento e de reconstrução do estado ancestral, forneceram um embasamento de que o caminho percorrido na evolução dos embriões seguiu na trilha da história natural de Myrteae, embora algumas vezes tenha saído do caminho. Entretanto, é importante destacar que os caracteres dos embriões dos gêneros que não foram examinados neste trabalho, foram retirados da literatura, muitas vezes com informações vagas e ambíguas. Além do extenso problema de descrições de espécies em gêneros equivocados. Novas descrições mais detalhadas e com enfoque em novos caracteres, como abordamos neste trabalho, podem alterar a visão tipológica que é aceita atualmente.

4.6 Embriões de Myrteae e perspectivas futuras.

Os embriões de Myrteae analisados apresentam diversas semelhanças, mas também diferenças quando analisamos sob ótica do sistema tripartido de Berg.

Os gêneros eugenioides *Eugenia*, *Myrciaria* e *Plinia* possuem semelhança pela relação de comprimento e proporção dos cotilédones eixos, em que os cotilédones são crassos e armazenam grandes quantidades de amido. O seu eixo embrionário é frequentemente indiferenciado e a morfologia do que realmente se refere a cotilédones e posição do eixo embrionário ainda necessita de estudos ontogenéticos para entender o que acontece entre *Plinia*, *Myrciaria* e *Eugenia*. Ademais, *Myrciaria* mostrou armazenar reservas de óleo em suas sementes, na qual poderia ser mais uma característica que poderia diferenciar de *Eugenia* e *Plinia*, entretanto uma maior amostragem é necessária. De uma forma geral, as espécies apresentam altas taxas de cavidades secretoras e acentuada presença de conteúdo fenólico em suas células. Drusas são comuns e podem ser encontradas nos tecidos parenquimáticos de diversas regiões

As espécies de *Myrcia* parecem ter seguido um caminho evolutivo único com seu cotilédone foliáceo verde e eixo embrionário bem desenvolvido, além de reservas balanceadas em qualidade e quantidade. Entretanto, a variação do embrião parece ser maior que o registrado na literatura, mas estudos com

novas espécies devem ser realizados. Cavidades secretoras ocorrem tanto nos cotilédones quanto no eixo embrionário.

As espécies pimentoides são semelhantes em estrutura do embrião e tipo de reservas. A diferença entre embrião espiralado e curvados tem ideias antagonistas quanto a sua origem, se derivadas de um componente genético ou um conjunto de fatores sinérgicos envolvendo as reservas e os tecidos não-embrionários da semente. A espécie *Pimenta pseudocaryophyllus* apresenta características muito semelhantes nas sementes em relação às espécies de *Psidium*, e devido a sua distribuição disjunta e as características seminais diferentes das outras espécies de *Pimenta*, estudos são necessários para entender o caminho evolutivo que essa espécie percorreu.

Esperamos que com este trabalho, seja renovada a perspectiva da importância do estudo da morfoanatomia e das reservas dos embriões, tanto para o entendimento da origem da diversidade e história natural, quanto para a conservação desta família tão fascinante que é Myrtaceae.

5 Conclusão

- Os embriões de Myrteae diferem na morfoanatomia e na composição de reservas quando comparado entre espécies de gêneros diferentes, mas é comum serem semelhantes nas espécies dos próprios gêneros.
- Os embriões de *Eugenia* possuem cotilédones que apresentam diferentes graus de fusão nas bordas dos cotilédones, entretanto em nenhuma das espécies analisadas foi observada fusão total. Sendo sempre possível observar uma separação na região entre os dois cotilédones.
- Os embriões de *Plinia* e *Myrciaria* não apresentaram fusão total, mas sim uma possível assimetria do crescimento dos cotilédones, em que *Myrciaria* um único cotilédone pode corresponder a quase totalidade do embrião.
- O eixo embrionário em espécies com embrião eugenioides ou plinioide nem sempre é visível morfológicamente, mas é possível encontrar anatomicamente pelo início da separação dos cotilédones ou confluência de feixes vasculares.
- Os embriões eugenioides e plinioides dos gêneros neotropicais diferem dos embriões de Syzygiae que apresentam uma característica de haver um cotilédone desenvolvido, porém coberto com os cotilédones crassos.

- Embriões grandes com cotilédones crassos (*Eugenia*, *Plinia* e *Myrciaria*) armazenam amido como principal fonte de reserva de carbono nos cotilédones, enquanto os lipídios correspondem ao conteúdo lipofílico nas cavidades secretoras.
- A espécie *Myrciaria dubia* foi exceção e apresentou lipídios de armazenamento nos cotilédones, mas em menor quantidade que amido.
- Os embriões mircioides possuem diferentes comprimentos de eixo embrionário e variados padrões de dobramento dos cotilédones no embrião.
- As reservas dos embriões mircioides são bem distribuídas entre amido, lipídio e proteínas, em que amido e proteínas estão distribuídos em todo corpo do embrião e lipídios restritos aos cotilédones.
- Os embriões pimentoides e possuem morfologias diferentes baseadas principalmente no número de voltas que o hipocótilo faz, porém, a composição de reservas é semelhante.
- Os embriões de *Campomanesia* foram os únicos entre os pimentoides e mirtoídes que apresentaram amido no eixo.
- Os embriões de *Psidium* e *Pimenta* apresentaram composições e localizações de reservas de lipídio e proteína semelhantes, em que se torna difícil distinguir na morfoanatomia, sendo as voltas de *Pimenta* a diferença marcante.
- Os embriões de Myrteae podem ter sofrido pressão seletiva durante a evolução de acordo com o tipo de reserva armazenado e as adaptações para dispersão. Embriões grandes armazenam amido e possuem poucas sementes por fruto, enquanto embriões pequenos armazenam amido e proteína enquanto podem ter de poucas a várias sementes.
- O tipo de reserva e a morfologia do embrião parece ter seguido o caminho evolutivo para a resistência a dessecação.
- Os embriões eugenioides/plinioides são grandes e toleram a dessecação por armazenar muita reserva que dificulta a perda de água. Inclusive utilizando as reservas para gerarem novos eixos embrionários caso os primeiros sofram danos ou ressecamento.
- Os embriões pequenos pimentoides tem baixa resistência a de perda de água como em *Campomanesia*. Enquanto embriões de *Psidium* possuem resistência

a perda de água com o desenvolvimento de tegumentos ósseos e opérculos que dificultam a perda de água.

- Embriões maduro mircioides já estão em formato de plântulas e com tecido fotossintético ativo, permitindo um rápido estabelecimento. A restrição dessas espécies a ambientes mais sombreados ou úmidos pode indicar que as sementes também possuem baixa resistência a perda de água.
- A reconstrução do caráter ancestral sugere que o embrião ancestral de Myrteae seja pequeno, mais parecido com o mirtoide. Um embrião pequeno, cotilédones minúsculos, eixo embrionário grande que armazena bastante lipídio e proteína.
- A partir do embrião ancestral semelhante ao mirtoide, a evolução do embrião parece ter seguido três caminhos principais de tipo morfológico e reserva em que algumas especializações podem ter surgido em alguns clados. É possível que vários casos de paralelismo na evolução de embriões dentro de Myrteae possam ter ocorrido.
- O primeiro caminho foi o de armazenar amido no cotilédone em grandes quantidades que parece ter surgido duas vezes tanto no clado *Eugeniinae*, quanto no clado *Pliniinae*, sendo este último mais comuns cotilédones assimétricos. O embrião rico em amido surgiu também em outra tribo, *Syzygiae*.
- O segundo caminho foi o da especialização em embriões semelhantes a plântulas que ocorreu no clado *Myrciinae*, mas também em um único gênero, *Myrceogenia*, no clado *Blepharocalycinae*.
- O terceiro caminho foi a manutenção de embriões mirtoides com estados de caracteres mais plesiomórficos, ocorrendo em diversos clados ao longo da árvore desde espécies neotropicais, mediterrâneo, africanas até as da australasia.
- Uma especialização do terceiro caminho pode ter ocorrido para embriões pimentoides como *Campomanesia* e *Pimenta*, principalmente devido ao número de voltas do embrião e a variação de tipos de tegumentos.
- A espécie *Pimenta pseudocaryophyllus* apresenta distribuição disjunta de todas as outras espécies de *Pimenta*, além de conter características muito semelhantes a *Psidium*. É necessário mais estudo com outras espécies de pimenta para entender melhor as particularidades dos embriões pimentoides.

- Os embriões anômalos/intermediários correspondem a espécies de gêneros de distribuição restrita ou de áreas mais isoladas, indicando que parece tratar se de especializações pontuais ao invés de serem tratados como intermediários entre os tipos principais.

REFERÊNCIAS

- AGUIRRE, M.; KIEGLE, E.; LEO, G.; EZQUER, I. Carbohydrate reserves and seed development: an overview. **Plant Reproduction**, v. 31, n. 3, p. 263–290, 2018. DOI 10.1007/s00497-018-0336-3.
- AMORIM, I. P.; SILVA, J. P. N.; BARBEDO, C. J. As sementes de *Eugenia spp.* (Myrtaceae) e seus novos conceitos sobre propagação. **Hoehnea**, v. 47, p. e292020, 2020. DOI 10.1590/2236-8906-29/2020.
- AMSHOFF, G. J. H. Myrtaceae. *In*: PULLE, A. (Org.). **Flora of Suriname (Netherlands Guyana)**. 1951. v. 3, p. 56–158.
- ANDRADE, A. C. S. Aspectos fisiológicos em sementes recalcitrantes de grumixama (*Eugenia brasiliensis* Lam.). **Informativo ABRATES**, v. 5, n. 2, p. 173, 1995.
- ANDRADE, E. M. De; AQUINO, D. Do N.; CHAVES, L. C. G.; LOPES, F. B. Caatinga, The Largest Tropical Dry Forest Region in South America. p. 281–302, 2017. DOI 10.1007/978-3-319-68339-3_10.
- ANDRADE, R. N. B.; FERREIRA, A. G. Germinação e armazenamento de sementes de uvaia (*Eugenia pyriformis* Camb.) – Myrtaceae. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 22, n. 2, p. 118–125, 2000. DOI 10.17801/0101-3122/rbs.v22n2p118-125.
- ANDRIOTIS, V. M. E.; SMITH, S. B.; ROSS, J. D. Phytic acid mobilization is an early response to chilling of the embryonic axes from dormant oilseed of hazel (*Corylus avellana*). **Journal of Experimental Botany**, v. 56, n. 412, p. 537–545, 2005. DOI 10.1093/jxb/eri032.
- ANGELES-NÚÑEZ, J. G.; TIESSEN, A. *Arabidopsis* sucrose synthase 2 and 3 modulate metabolic homeostasis and direct carbon towards starch synthesis in developing seeds. **Planta**, v. 232, n. 3, p. 701–718, 2010. DOI 10.1007/s00425-010-1207-9.
- ARAÚJO, E. F. L.; SOUZA, E. R. B. Fenologia e reprodução de *Campomanesia adamantium* (Cambess.) O. Berg (Myrtaceae). **Scientific Electronic Archives**, v. 11, n. 2, p. 166–175, 2018.
- BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L.; ICHASO, C. L. F. **Frutos e Sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: UFV, 1999.
- BAUD, S.; DUBREUCQ, B.; MIQUEL, M.; ROCHAT, C.; LEPINIEC, L. Storage Reserve Accumulation in *Arabidopsis*: Metabolic and Developmental Control of Seed Filling. **The Arabidopsis Book**, v. 6, p. e0113, 2008. DOI 10.1199/tab.0113.
- BENTHAM, G. Myrtaceae. *In*: BENTHAM, G.; HOOKER, J. D. (Org.). **Genera Plantarum**. London: Reeve & Co, 1865. v. 1, p. 690–725.

BENTHAM, G. Notes on Myrtaceae. **The Journal of Linnean Society, Botany**, v. 10, p. 101–166, 1868.

BERG, O. C. Myrtaceae Centroamericanae. **Linnaea**, v. 27, p. 1–472, 1856.

BERG, O. C. Myrtaceae. *In*: MARTIUS, C. F. P. De (Org.). **Flora Brasiliensis, enumeratio plantarum in Brasilia hactenus detectarum : quas suis aliorumque botanicorum studiis descriptas et methodo naturali digestas partim icone illustratas**. Flora Brasiliensis. Munich: R. Oldenbourg, 1857. v. 14, pt. 2.

BERG, O. C. (1857-1858) Mantissa prima ad revisionem Myrtacearum Americae. **Linnaea**, v. 29, p. 207–264, 1858.

BORDIGNON, M. V. **Análise morfo-fisiológica em sementes de *Eugenia uniflora* L. e *Campomanesia xanthocarpa* Berg (Myrtaceae)**. Tese (Doutorado Biologia Celular e Estrutural), Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 2000.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, n. 1–2, p. 248–254, 1976. DOI 10.1016/0003-2697(76)90527-3.

BURRET, M. Myrtaceen-Studien. **Notizblatt des Königl. botanischen Gartens und Museums zu Berlin**, v. 15, n. 3, p. 479–550, 1941. DOI 10.2307/3995084.

CANDOLLE, A. P. De. Myrtaceae. *In*: SAINT-VINCENT, B. De (Org.). **Dictionnaire classique d'histoire naturelle**. Paris: Rey et Gravier, Libraries-Editeurs e Baudouin Frèrer, Libraries-Editeurs, Imprimeurs de la société D'Histoire Naturelle, 1827. v. 11.

CANDOLLE, A. P. De. **Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis**. Paris: Treuttel and Würtz, 1828. v. 3

CANHOTO, J. M.; MESQUITA, J. F.; CRUZ, G. S. Ultrastructural changes in cotyledons of pineapple guava (Myrtaceae) during somatic embryogenesis. **Annals of Botany**, v. 78, n. 4, p. 513–521, 1996. DOI 10.1006/anbo.1996.0149.

CARVALHO, L. R. De; SILVA, E. A. A. Da; DAVIDE, A. C. Classificação de sementes florestais quanto ao comportamento no armazenamento. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 28, n. 2, p. 15–25, 2006. DOI 10.1590/s0101-31222006000200003.

COIMBRA, S.; SALEMA, R. *Amaranthus hypochondriacus*: Seed Structure and Localization of Seed Reserves. **Annals of Botany**, v. 74, n. 4, p. 373–379, 1994. DOI 10.1006/anbo.1994.1130.

CORNER, E. J. H. **The seeds of Dicotyledons**. Cambridge: Cambridge University Press, 1976. v. 1

CORREIA, S. M.; CANHOTO, J. M. Characterization of somatic embryo attached structures in *Feijoa sellowiana* Berg. (Myrtaceae). **Protoplasma**, v. 242, n. 1–4, p. 95–107, 2010. DOI 10.1007/s00709-010-0130-z.

COSMO, N. L.; GOGOSZ, A. M.; REGO, S. S.; NOGUEIRA, A. C.; KUNIYOSHI, Y. S. Morfologia de fruto, semente e plântula, e germinação de sementes de *Myrceugenia euosma* (O. Berg) D. Legrand (Myrtaceae). **Floresta**, v. 47, n. 4, p. 479–488, 2017. DOI 10.5380/ufv.47i4.46933.

COSTA, I. R. Da; DORNELAS, M. C.; FORNI-MARTINS, E. R. Nuclear genome size variation in fleshy-fruited Neotropical Myrtaceae. **Plant Systematics and Evolution**, v. 276, n. 3–4, p. 209–217, 2008. DOI 10.1007/s00606-008-0088-x.

COSTA, I. R. Da; FORNI-MARTINS, E. R. Karyotype analysis in South American species of Myrtaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 155, n. 4, p. 571–580, 2007. DOI 10.1111/j.1095-8339.2007.00704.x.

DAHLGREN, R.; THORNE, R. F. The Order Myrtales: Circumscription, Variation, and Relationships. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 71, n. 3, p. 633, 1984. DOI 10.2307/2399158.

DALLWITZ, M. J. A general system for coding taxonomic descriptions. **TAXON**, v. 29, n. 1, p. 41–46, 1980. DOI 10.2307/1219595.

DIAS, R. A. R.; OLIVEIRA, L. M.; ROCHA, E. C. Composição química e mobilização de reservas em sementes de *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae). **Evidência - Ciência e Biotecnologia**, v. 18, n. 2, p. 199–212, 2018. DOI 10.18593/eba.v18i2.19635.

DREYWOOD, R. Qualitative Test for Carbohydrate Material. **Industrial & Engineering Chemistry Analytical Edition**, v. 18, n. 8, p. 499–499, 1946. DOI 10.1021/i560156a015.

EL-ANANY, A. M. Nutritional composition, antinutritional factors, bioactive compounds and antioxidant activity of guava seeds (*Psidium* Myrtaceae) as affected by roasting processes. **Journal of Food Science and Technology**, v. 52, n. 4, p. 2175–2183, 2015. DOI 10.1007/s13197-013-1242-1.

FARIA, J. E. Q. De; PROENÇA, C. E. B. *Eugenia pyrifer* (Myrtaceae), a new species from the cerrado vegetation of Goiás, Brazil. **Kew Bulletin**, v. 67, n. 2, p. 245–249, 2012. DOI 10.1007/s12225-012-9344-x.

FARIA-JUNIOR. **Revisão taxonômica e filogenia de *Eugenia* sect. *Pilothecium*(Kiaersk.) D.legrand (Myrtaceae)**. Tese. Universidade de Brasília., 2014.

FEDER, N.; O'BRIEN, T. P. Plant microtechnique: Some principles and new methods. **American Journal of Botany**, v. 55, n. 1, p. 123–142, 1968. DOI 10.1002/j.1537-2197.1968.tb06952.x.

FERREIRA, S. A. Do N.; GENTIL, D. F. De O. Armazenamento de sementes de camu-camu (*Myrciaria dubia*) com diferentes graus de umidade e temperaturas. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 25, n. 3, p. 440–442, 2003. DOI 10.1590/s0100-29452003000300020.

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2024. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: abr. 2024.

FRANCO, A. C.; MELO, R. B. De; FERREIRA, C. S.; WILLIAMS, T. C. R. Anemochorous and zoochorous seeds of trees from the Brazilian savannas differ in fatty acid content and composition. **AoB PLANTS**, v. 15, n. 4, p. plad042, 2023. DOI 10.1093/aobpla/plad042.

GAERTNER, J. **Fructibus et seminibus Plantarum**. Stuttgart: 1788.

GALAN, A. T. O. F. **Estudos de Órgãos Reprodutivos do Grupo *Plinia* (Myrtaceae)**. Tese (Doutorado em Biologia das Interações Orgânicas, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Maringá., 2018.

GENTIL, D. F. De O.; FERREIRA, S. A. Do N. Viabilidade e superação da dormência em sementes de Araçá-boi (*Eugenia stipitata* ssp. *sororia*). **Acta Amazonica**, v. 29, n. 1, p. 21–21, 1999. DOI 10.1590/1809-43921999291031.

GEORGE-DON. **A general history of the dichlamydeous plants: comprising complete descriptions of the different orders, [...] natural system**. London: J.G. and F. Rivington, 1832. v. 2

GOMES, J. P.; OLIVEIRA, L. M.; SALDANHA, A. P.; MANFREDI, S.; FERREIRA, P. Classificação fisiológica quanto à tolerância à dessecação, armazenamento e secagem de sementes de goiaba serrana. **Floresta e Ambiente**, v. 20, n. 2, p. 207–215, 2013. DOI 10.4322/loram.2013.018.

GOWER, J. C. A general coefficient of similarity and some of its properties. **Biometrics**, v. 27, n. 4, p. 857, 1971. DOI 10.2307/2528823.

GRAHAM, I. A. Seed storage oil mobilization. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p. 115–142, 2008. DOI 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092938.

GRESSLER, E.; PIZO, M. A.; MORELLATO, L. P. C. Polinização e dispersão de sementes em Myrtaceae do Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 29, n. 4, p. 509–530, 2006. DOI 10.1590/s0100-84042006000400002.

GRISEBACH, A. H. R. **Flora of the British West Indian Islands**. London: Lovell Reeve & Co., 1864.

GURGEL, J. T. A.; SOUBIHE-SOBRINHO, J. Poliembrionia em mirtáceas frutíferas. **Bragantia**, v. 11, n. 4–6, p. 141–163, 1951. DOI 10.1590/s0006-87051951000200006.

HALEEM-KHAN, A. A.; NASEEM; VARDHINI, B. V. Evaluation of nutraceuticals in fruit extracts of *Psidium guajava* L. Singapore: Springer Singapore, 2016. p. 81–89.

HALMER, P.; BEWLEY, J. D.; THORPE, T. A. Degradation of the endosperm cell walls of *Lactuca sativa* L., cv. Grand Rapids. **Planta**, v. 139, n. 1, p. 1–8, 1978. DOI 10.1007/bf00390802.

HUANG, A. H. C. Oil bodies and oleosins in seeds. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 43, n. 1, p. 177–200, 1992. DOI 10.1146/annurev.pp.43.060192.001141.

JOHNSON, L. A. S.; BRIGGS, B. G. Myrtales and Myrtaceae - A phylogenetic analysis. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 700–756, 1984. DOI 10.2307/2399159.

JOHNSON, R. A.; WICHERN, D. W. **Applied multivariate correspondence analysis**. Upper Saddle River: Pearson Prentice Hall, 2007.

JUSTO, C. F.; ALVARENGA, A. A. De; ALVES, E.; GUIMARÃES, R. M.; STRASSBURG, R. C. Efeito da secagem, do armazenamento e da germinação sobre a micromorfologia de sementes de *Eugenia pyriformis* Camb. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 539–551, 2007a. DOI 10.1590/s0102-33062007000300004.

JUSTO, C. F.; ALVARENGA, A. A.; NERY, F. C.; FILHO, N. D. Composição química, curva de embebição e efeito da temperatura sobre a germinação de sementes de *Eugenia pyriformis* Camb. (Myrtaceae). **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. S2, p. 510–512, 2007b.

KAUSEL, E. Beitrag zur systematik der Myrtaceen. **Arkiv För Botanik**, v. 3, n. 15, p. 491–516, 1956.

KAUSEL, E. Lista de las mirtáceas y leptospermáceas argentinas. **Lilloa**, v. 32, p. 323–368, 1966.

KAWASAKI, M. L.; HOLST, B. K. New species and a new combination in Myrtaceae from northeastern South America. **Brittonia**, v. 46, n. 2, p. 137–143, 1994. DOI 10.2307/2807155.

KERMODE, A. R. Plant storage products (carbohydrates, oils and proteins) *In: eLS*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2013.

KIAERSKOU, H. Enumeratio Myrtacearum brasiliensium quas collegiunt Glaziou, Lund, Mendonça, Raben, Reinhardt, Schenck, Warming Aliique. *In: WARMING, E. (Org.). Symbolarum ad Floram Brasiliae Centralis Cognoscendam*. Haunia-Copenhagen: Instituti Carlsbergici apu, 1893. v. 39, p. 1–200.

KITAJIMA, K. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. **Functional Ecology**, v. 6, n. 5, p. 582–589, 1992.

KRISHNAN, H. B.; KIM, S.; PEREIRA, A. E.; JURKEVICH, A.; HIBBARD, B. E. *Adenantha pavonina*, a potential plant-based protein resource: Seed protein composition and immunohistochemical localization of trypsin inhibitors. **Food Chemistry: X**, v. 13, p. 100253, 2022. DOI 10.1016/j.fochx.2022.100253.

KUNTH, C. S. **Nova genera et species plantarum**. Paris: Librariae Graeco-Latino-Germanico, 1823. v. 6

LACEY, E. P.; SMITH, S.; CASE, A. L. Parental effects on seed mass: seed coat but not embryo/endosperm effects. **American Journal of Botany**, v. 84, n. 11, p. 1617–1620, 1997. DOI 10.2307/2446624.

LANDRUM, L. R. *Campomanesia*, *Pimenta*, *Blepharocalyx*, *Legrandia*, *Acca*, *Myrrhinium*, and *Luma* (Myrtaceae). **Flora Neotropica**, v. 45, p. 1–178, 1986.

LANDRUM, L. R. *Chamguava*: A new genus of Myrtaceae (Myrtinae) from mesoamerica. **Systematic Botany**, v. 16, n. 1, p. 21, 1991. DOI 10.2307/2418970.

LANDRUM, L. R. *Mosiera* (Myrtaceae) in México and Mesoamerica. **Novon**, v. 2, n. 1, p. 26–29, 1992.

LANDRUM, L. R. The genus *Psidium* (Myrtaceae) in Bolivia and Paraguay. **Canotia**, v. 18, p. 1–88, 2022.

LANDRUM, L. R.; GRIFO, F. T. *Myrcianthes* (Myrtaceae) in Chile. **Brittonia**, v. 40, n. 3, p. 290, 1988. DOI 10.2307/2807476.

LANDRUM, L. R.; SHARP, W. P. Seed coat characters of some American Myrtinae (Myrtaceae): *Psidium* and Related Genera. **Systematic Botany**, v. 14, n. 3, p. 370–376, 1989. DOI 10.2307/2418927.

LANDRUM, L. R.; STEVENSON, D. Variability of embryos in subtribe Myrtinae (Myrtaceae). **Systematic Botany**, v. 11, n. 1, p. 155–162, 1986. DOI 10.2307/2418954.

LEGRAND, D. Las Mirtáceas del Uruguay. **Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo**, v. 4, n. 11, 1936.

LEGRAND, D. Sobre *Pilotheceium* (Kiaersk.) Kaus. **Bradea**, v. 2, n. 8, 1975.

LEONHARDT, C.; CALIL, A. C.; FIOR, C. S. Germinação de sementes de *Myrcia glabra* (O. Berg) D. Legrand e *Myrcia palustris* DC. – Myrtaceae armazenadas em câmara fria. **Iheringia, Série Botânica**, v. 65, n. 1, p. 25–34, 2010.

LINKIES, A.; GRAEBER, K.; KNIGHT, C.; LEUBNER-METZGER, G. The evolution of seeds. **New Phytologist**, v. 186, n. 4, p. 817–831, 2010. DOI 10.1111/j.1469-8137.2010.03249.x.

LUCAS, E. J.; BÜNGER, M. O. Myrtaceae in the Atlantic forest: their role as a 'model' group. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2165–2180, 2015. DOI 10.1007/s10531-015-0992-7.

LUCAS, E. J.; HARRIS, S. A.; MAZINE, F. F.; BELSHAM, S. R.; LUGHADHA, E. M. N.; 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. DOI 10.2307/25065906.

LUCAS, E. J.; HOLST, B.; SOBRAL, M.; MAZINE, F. F.; LUGHADHA, E. M. N.; PROENÇA, C. E. B.; COSTA, I. R. Da; VASCONCELOS, T. N. C. A New Subtribal Classification of Tribe Myrteae (Myrtaceae). **Systematic Botany**, v. 44, n. 3, p. 560–569, 2019. DOI 10.1600/036364419x15620113920608.

LUCAS, E. J.; MATSUMOTO, K.; HARRIS, S. A.; LUGHADHA, E. M. N.; BENARDINI, B.; CHASE, M. W. Phylogenetics, morphology, and evolution of the large genus *Myrcia s.l.* (Myrtaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 172, n. 7, p. 915–934, 2011. DOI 10.1086/660913.

LUGHADHA, E. M. N.; LUCAS, E. J.; SOBRAL, M.; WOODGYER, E. M. A new species and a replacement name in *Myrcia* (*Gomidesia*; Myrtaceae) from north-eastern Brazil. **Kew Bulletin**, v. 67, n. 1, p. 19–24, 2012. DOI 10.1007/s12225-012-9332-1.

LUGHADHA, E. M. N.; LUCAS, E. J.; WOODGYER, E. M. Additions to *Myrcia s.l.* from Eastern Brazil — taxonomic and nomenclatural novelties in *Myrcia s.l.* (Myrtaceae). **Kew Bulletin**, v. 67, n. 2, p. 235–243, 2012. DOI 10.1007/s12225-012-9350-z.

LUGHADHA, E. N.; PROENÇA, C. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 83, n. 4, p. 480, 1996. DOI 10.2307/2399990.

MACHADO, N. C. **A anatomia da semente corrobora as análises moleculares em Myrteae (Myrtaceae)?** Dissertação (Mestrado em Biologia das Interações Orgânicas), Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Maringá., 2014.

MACNEILL, G. J.; MEHRPOUYAN, S.; MINOW, M. A. A.; PATTERSON, J. A.; TETLOW, I. J.; EMES, M. J. Starch as a source, starch as a sink: the bifunctional role of starch in carbon allocation. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 16, p. 4433–4453, 2017. DOI 10.1093/jxb/erx291.

MACPHAIL, M.; THORNHILL, A. H. How old are the eucalypts? A review of the microfossil and phylogenetic evidence. **Australian Journal of Botany**, v. 64, n. 8, p. 579, 2016. DOI 10.1071/bt16124.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. ver. 3.81.** 2023.

MAINIERI, D.; MORANDINI, F.; MAÎTREJEAN, M.; SACCANI, A.; PEDRAZZINI, E.; ALESSANDRO, V. Protein body formation in the endoplasmic reticulum as an evolution of storage protein sorting to vacuoles: insights from maize γ -zein. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, p. 331, 2014. DOI 10.3389/fpls.2014.00331.

MAURIN, O.; ANEST, A.; BELLOT, S.; BIFFIN, E.; BREWER, G.; CHARLES-DOMINIQUE, T.; COWAN, R. S.; DODSWORTH, S.; EPITAWALAGE, N.; GALLEGU, B.; GIARETTA, A.; GOLDENBERG, R.; GONÇALVES, D. J. P.; GRAHAM, S.; HOCH, P.; MAZINE, F.; LOW, Y. W.; MCGINNIE, C.; MICHELANGELI, F. A.; MORRIS, S.; PENNEYS, D. S.; ESCOBAR, O. A. P.; PILLON, Y.; POKORNY, L.; SHIMIZU, G.; STAGGEMEIER, V. G.; THORNHILL, A. H.; TOMLINSON, K. W.; TURNER, I. M.; VASCONCELOS, T.; WILSON, P. G.; ZUNTINI, A. R.; BAKER, W. J.; FOREST, F.; LUCAS, E. A nuclear phylogenomic study of the angiosperm order Myrtales, exploring the potential and limitations of the universal Angiosperms 353 probe set. **American Journal of Botany**, v. 108, n. 7, p. 1087–1111, 2021. DOI 10.1002/ajb2.1699.

MAZINE, F. F.; BÜNGER, M. De O.; FARIA, J. E. Q. De; LUCAS, E.; SOUZA, V. C. Sections in *Eugenia* (Myrteae, Myrtaceae): nomenclatural notes and a key. **Phytotaxa**, v. 289, n. 3, p. 225–236, 2016. DOI 10.11646/phytotaxa.289.3.2.

MAZINE, F. F.; FARIA, J. E. Q.; GIARETTA, A.; VASCONCELOS, T.; FOREST, F.; LUCAS, E. Phylogeny and biogeography of the hyper-diverse genus *Eugenia* (Myrtaceae: Myrteae), with emphasis on *E.* sect. *Umbellatae*, the most unmanageable clade. **TAXON**, v. 67, n. 4, p. 752–769, 2018. DOI 10.12705/674.5.

MCCREADY, R. M.; GUGGOLZ, J.; SILVIERA, V.; OWENS, H. S. Determination of starch and amylose in Vegetables. **Analytical Chemistry**, v. 22, n. 9, p. 1156–1158, 1950. DOI 10.1021/ac60045a016.

MCILVAINE, T. A buffer solution for colorimetric comparison. **Journal of Biological Chemistry**, v. 49, n. 1, p. 183–186, 1921.

MCVAUGH, R. Myrtaceae. In: HOWARD, R. A. (Org.). **Flora of the Lesser Antilles: Leeward and Windward Islands**. Arnold Arboretum. Jamaica Plain, Massachusetts: 1974. v. 5, p. 463–432.

MCVAUGH, R. Tropical American Myrtaceae: Notes on generic concepts and descriptions of previously unrecognized species. **Fieldiana: Botany**, v. 29, n. 3, 1956.

MCVAUGH, R. Tropical American Myrtaceae II: Notes on generic concepts and descriptions of previously unrecognized species. **Fieldiana: Botany**, v. 29, n. 8, 1963.

MCVAUGH, R. The Genera of American Myrtaceae: An interim report. **Taxon**, v. 17, n. 4, p. 354–418, 1968.

MELLO, J. I. De O.; BARBEDO, C. J.; SALATINO, A.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. De C. L. Reserve carbohydrates and lipids from the seeds of four tropical tree

species with different sensitivity to desiccation. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 53, n. 4, p. 889–899, 2010. DOI 10.1590/s1516-89132010000400019.

MELO, Z. L. De O. **Alterações fisiológicas e bioquímicas durante a germinação de sementes de espécies da flora amazonica**. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas-Botânica) INPA/UFAM. Universidade Federal do Amazonas, 2005.

MENDES, A. M. D. S.; MENDONÇA, M. S. D. Anatomical and histochemical analysis of mature seeds of *Eugenia stipitatas* ssp. *sororia* Mc Vaugh (araçá-boi) -Myrtaceae. **Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 10, p. 77510–77522, 2020. DOI 10.34117/bjdv6n10-251.

MOREIRA-CONEGLIAN, I. R. **Morfologia e ontogênese do pericarpo e semente de *Eugenia punicifolia* (H. B. & K.) DC., *Myrcia bella* Camb. e *Campomanesia pubescens* (DC.) Berg (Myrtaceae)**. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 2007.

MOREIRA-CONEGLIAN, I. R. **Morfoanatomia de ovário, pericarpo e semente de sete espécies de Myrteae DC. (Myrtaceae)**. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas - Botânica), Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista, 2011.

MORRIS, J. K. A Formaldehyde-Glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. **The Journal of Cell Biology**, Abstracts of Papers Presented at the Fifth Annual Meeting: The American Society for Cell Biology, v. 27, n. 2, p. 1A-149A, 1965.

MURRAY-SMITH, C.; BRUMMITT, N. A.; OLIVEIRA-FILHO, A. T.; BACHMAN, S.; MOAT, J.; NIC-LUGHADHA, E. M.; LUCAS, E. J. Plant diversity hotspots in the atlantic coastal forests of Brazil. **Conservation Biology**, v. 23, n. 1, p. 151–163, 2009. DOI 10.1111/j.1523-1739.2008.01075.x.

NIEDENZU, F. Myrtaceae. *In*: ENGLER, A.; PRANTL, K. (Org.). **Die Natürlichen Pflanzenfamilien**. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1893. v. 3.

O'BRIEN, T. P.; MCCULLY, M. E. **The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods**. Melbourne: Termarcarphi Pty. Ltd., 1981.

PARRA-O, C. New taxa of *Calypttranthes* (Myrtaceae) from Colombia. **Novon**, v. 14, n. 2, p. 210–215, 2004. DOI 10.5962/bhl.title.744.

PEARSE, A. E. **Histochemistry theoretical and applied**. J. Churchil Ltd, 1972. v. 2

PELLISSARI, F.; JOSÉ, A. C.; FONTES, M. A. L.; MATOS, A. C. B.; PEREIRA, W. V. S.; FARIA, J. M. R. A probabilistic model for tropical tree seed desiccation tolerance and storage classification. **New Forests**, v. 49, n. 1, p. 143–158, 2018. DOI 10.1007/s11056-017-9610-8.

PERIOTTO, F.; GUALTIERI, S. C. J. Germinação e desenvolvimento inicial de *Campomanesia pubescens* (DC.) O. Berg (Myrtaceae) em diferentes substratos. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 3, p. 743–752, 2017. DOI 10.5902/1980509828607.

PERON, M. V. O gênero *Myrcia* DC. coletado no município de Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil. **Daphne**, v. 4, n. 2, p. 8–28, 1994.

PESCADOR, R.; KERBAUY, G. B.; KRAUS, J. E.; FERREIRA, W. De M.; GUERRA, M. P.; FIGUEIREDO-RIBEIRO, R. De C. L. Changes in soluble carbohydrates and starch amounts during somatic and zygotic embryogenesis of *Acca sellowiana* (Myrtaceae). **In Vitro Cellular & Developmental Biology - Plant**, v. 44, n. 4, p. 289, 2008. DOI 10.1007/s11627-008-9118-1.

PESCADOR, R.; KERBAUY, G. B.; STRASSBURG, R. C.; KRAUS, J. E. Structural aspects of the zygotic embryogenesis of *Acca sellowiana* (O. Berg) Burret (Myrtaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, n. 1, p. 136–144, 2009. DOI 10.1590/s0102-33062009000100017.

PILLON, Y.; LUCAS, E.; JOHANSEN, J. B.; SAKISHIMA, T.; HALL, B.; GEIB, S. M.; STACY, E. A. An Expanded *Metrosideros* (Myrtaceae) to include *Carpolepis* and *Tepualia* based on nuclear genes. **Systematic Botany**, v. 40, n. 3, p. 782–790, 2015. DOI 10.1600/036364415x689249.

PIZO, M. A. **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.** Third International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal, São Pedro, Brazil, 6-11 August 2000. p. 129–143, 2002. DOI 10.1079/9780851995250.0129.

PROENÇA, C. E. B.; LUGHADHA, E. M. N.; LUCAS, E. J.; WOODGYER, E. M. *Algrizea* (Myrteae, Myrtaceae): A new genus from the highlands of Brazil. **Systematic Botany**, v. 31, n. 2, p. 320–326, 2006. DOI 10.1600/036364406777585874.

PROENÇA, C. E. B.; SOARES-SILVA, L. H.; SILVA, P. Í. T.; FANK-DE-CARVALHO, S. M. Two new endemic species of Myrtaceae and an anatomical novelty from the Highlands of Brazil. **Kew Bulletin**, v. 65, n. 3, p. 463–468, 2010. DOI 10.1007/s12225-010-9221-4.

RAMOS, Z. A. The genus *Plinia* (Myrtaceae) in Cuba. **Willdenowia**, v. 44, n. 2, p. 269–277, 2014. DOI 10.3372/wi.44.44209.

RIBEIRO, J. P. O.; SILVA, C. J. Da. Ontogenia das cavidades secretoras de onze espécies de Myrtaceae. **Revista Fitos**, v. 15, n. 3, p. 346–353, 2021. DOI 10.32712/2446-4775.2021.1103.

RIBEIRO, O. D.; NASCIMENTO, W. M. O. Do; CRUZ, F. J. R.; GURGEL, E. S. C. Seed anatomy and histochemistry of *Myrciaria dubia* (Kunth) McVaugh, an Amazonian Myrtaceae. **Flora**, v. 280, p. 151847, 2021. DOI 10.1016/j.flora.2021.151847.

RIBEIRO, V. K. **Análises das reservas de sementes de espécies arbóreas da restinga do município de Ipojuca-PE**. Dissertação (Mestrado em Biologia Celular e Estrutural), Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 2006.

SAGOT, P. Catalogue des plantes phanérogames et cryptogames vasculaires de la Guyane française (suite). **Annales des Sciences Naturelles, Sixième série, Botanique**, v. 11, n. 3, p. 134–180, 1880.

SBAIS, P. G. **Ontogênese seminal de espécies do grupo *Eugenia* (Myrtaceae, Myrteae)**. Dissertação (Mestrado em Biologia das Interações Orgânicas), Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Maringá, 2016.

SBAIS, P. G.; MACHADO, N. C.; VALDEMARIN, K. S.; THADEO, M.; MAZINE, F. F.; MOURÃO, K. S. M. The anatomy of the seed-coat includes diagnostic characters in the subtribe Eugeniinae (Myrteae, Myrtaceae). **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 981884, 2022. DOI 10.3389/fpls.2022.981884.

SCALON, S. De P. Q.; NEVES, E. M. Da S.; MASETO, T. E.; PEREIRA, Z. V. Sensibilidade à dessecação e ao armazenamento em sementes de *Eugenia pyriformis* Cambess. (uvaia). **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 34, n. 1, p. 269–276, 2012. DOI 10.1590/s0100-29452012000100036.

SCHMID, R. A Resolution of the *Eugenia-Syzygium* Controversy (Myrtaceae). **American Journal of Botany**, v. 59, n. 4, p. 423–436, 1972. DOI 10.1002/j.1537-2197.1972.tb10113.x.

SILVA, C. V.; BILIA, D. A. C.; MALUF, A. M.; BARBEDO, C. J. Fracionamento e germinação de sementes de uvaia (*Eugenia pyriformis* Cambess. - Myrtaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, n. 2, p. 213–221, 2003. DOI 10.1590/s0100-84042003000200009.

SILVEIRA, R. M.; MENEZES, F. H.; LIMA, I. G.; CARVALHO, A. F. F. U.; BÜNGER, M. De O.; COSTA, I. R. Da. Essential oil constituents as the chemosystematic markers in *Eugenia* L. (Myrtaceae): An evolutionary perspective. **South African Journal of Botany**, v. 160, p. 309–318, 2023. DOI 10.1016/j.sajb.2023.07.015.

SNOW, N. Three new species of *Rhodomyrtus* (DC.) Rchb. (Myrtaceae) from Papua New Guinea. **Austrobaileya**, v. 7, n. 4, p. 691–706, 2008.

SNOW, N. Studies of Malagasy *Eugenia* (Myrtaceae) II: Four new species, including one eaten by black lemurs on Nosy Be. **Systematic Botany**, v. 36, n. 3, p. 677–689, 2011. DOI 10.1600/036364411x583646.

SNOW, N.; GUYMER, G. P.; SAWVEL, G. Systematics of *Austromyrtus*, *Lenwebbia*, and the Australian Species of *Gossia* (Myrtaceae). **Systematic Botany Monographs**, v. 65, p. 1, 2003. DOI 10.2307/25027907.

SNOW, N.; RABENANTOANDRO, J.; RANDRIATAFIKA, F.; RABEHEVITRA, D.; RAZAFIMAMONJY, N. D.; CABLE, S. Studies of Malagasy *Eugenia* (Myrtaceae)—III:

Seven new species of high conservation concern from the eastern littoral forests. **Phytotaxa**, v. 48, n. 1, p. 39–60, 2012. DOI 10.11646/phytotaxa.48.1.7.

SOBRAL, M. Sinopsis de las especies reconocidas del género *Paramyrciaria* Kausel (Myrtaceae). **Candollea**, v. 46, 1991.

SOBRAL, M. Duas espécies e seis combinações novas em *Plinia* (Myrtaceae) do Brasil. **Hoehnea**, v. 21, p. 199–205, 1994.

SOBRAL, M. A new name and three new combinations in Brazilian Myrtaceae. **Novon**, v. 16, n. 1, p. 136–137, 2006a. DOI 10.3417/1055-3177(2006)16[136:annatn]2.0.co;2.

SOBRAL, M. A new name and three new combinations in Brazilian Myrtaceae. **Novon**, v. 16, n. 1, p. 136–137, 2006b. DOI 10.5962/bhl.title.744.

SOBRAL, M. Uma nova espécie e duas novas combinações em Myrtaceae do Brasil. **Lundiana**, v. 9, n. 2, p. 107–110, 2008. DOI 10.35699/2675-5327.2008.23815.

SOBRAL, M. Eight new atlantic rainforest species and nomenclatural notes in Brazilian Myrtaceae. **Phytotaxa**, v. 135, n. 1, p. 43–61, 2013. DOI 10.11646/phytotaxa.135.1.6.

SOBRAL, M.; FARIA, J. E. Q.; COUTINHO, K. Five new Brazilian species of *Eugenia* (Myrtaceae). **Phytotaxa**, v. 347, n. 1, p. 59–70, 2018. DOI 10.11646/phytotaxa.347.1.3.

SOKOLOFF, D. D.; REMIZOWA, M. V.; TIMONIN, A. C.; OSKOLSKI, A. A.; NURALIEV, M. S. Types of organ fusion in angiosperm flowers (with examples from Chloranthaceae, Araliaceae and monocots). **Biologia Serbica**, v. 40, n. 1, p. 16–46, 2018. DOI 10.5281/zenodo.1406316. Disponível em: <https://doi.org/10.5281/zenodo.1406316>

SOUZA, R. P. De; VÁLIO, I. F. M. Seed size, seed germination, and seedling survival of Brazilian Tropical tree species differing in successional status. **Biotropica**, v. 33, n. 3, p. 447–457, 2001.

SOUZA-NETO, J. D. D.; SANTOS, E. K. D.; LUCAS, E.; VETÖ, N. M.; BARRIENTOS-DIAZ, O.; STAGGEMEIER, V. G.; VASCONCELOS, T.; TURCHETTO-ZOLET, A. C. Advances and perspectives on the evolutionary history and diversification of Neotropical Myrteae (Myrtaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 199, n. 1, p. 173–195, 2022. DOI 10.1093/botlinnean/boab095.

STAGGEMEIER, V. G.; DINIZ-FILHO, J. A. F.; MORELLATO, L. P. C. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). **Journal of Ecology**, v. 98, n. 6, p. 1409–1421, 2010. DOI 10.1111/j.1365-2745.2010.01717.x.

- STAMATAKIS, A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. **Bioinformatics**, v. 30, n. 9, p. 1312–1313, 2014. DOI 10.1093/bioinformatics/btu033.
- STEIN, O.; AVIN-WITTENBERG, T.; KRAHNERT, I.; ZEMACH, H.; BOGOL, V.; DARON, O.; ALONI, R.; FERNIE, A. R.; GRANOT, D. *Arabidopsis* Fructokinases Are Important for Seed Oil Accumulation and Vascular Development. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 2047, 2017. DOI 10.3389/fpls.2016.02047.
- STRASSBURG, R. C. **Estrutura e origem da semente e embrião em espécies de Myrtaceae da Serra do Cipó – MG**. Tese. Universidade de São Paulo, 2004.
- SUBRAMANIAN, S.; BARRY, A. N.; PIERIS, S.; SAYRE, R. T. Comparative energetics and kinetics of autotrophic lipid and starch metabolism in chlorophytic microalgae: implications for biomass and biofuel production. **Biotechnology for Biofuels**, v. 6, n. 1, p. 150, 2013. DOI 10.1186/1754-6834-6-150.
- TETLOW, I. J. Starch biosynthesis in developing seeds. **Seed Science Research**, v. 21, n. 1, p. 5–32, 2011. DOI 10.1017/s0960258510000292.
- THORNHILL, A. H.; HO, S. Y. W.; KÜLHEIM, C.; CRISP, M. D. Interpreting the modern distribution of Myrtaceae using a dated molecular phylogeny. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 93, p. 29–43, 2015. DOI 10.1016/j.ympev.2015.07.007.
- UCHÔA-THOMAZ, A. M. A.; SOUSA, E. C.; CARIOCA, J. O. B.; MORAIS, S. M. D.; LIMA, A. D.; MARTINS, C. G.; ALEXANDRINO, C. D.; FERREIRA, P. A. T.; RODRIGUES, A. L. M.; RODRIGUES, S. P. Chemical composition, fatty acid profile and bioactive compounds of guava seeds (*Psidium guajava* L.). **Food Science and Technology**, v. 34, n. 3, p. 485–492, 2014.
- UOWOLO, A. L.; DENSLOW, J. S. Characteristics of the *Psidium cattleianum* (Myrtaceae) Seed Bank in Hawaiian Lowland Wet Forests1. **Pacific Science**, v. 62, n. 1, p. 129–135, 2008. DOI 10.2984/1534-6188(2008)62[129:cotpcm]2.0.co;2.
- URBAN, I. Additamenta ad cognitionem florum Indiae occidentalis. Particula II. **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**, v. 19, n. 586, p. 562–681, 1895. DOI 10.1038/023263a0.
- URBAN, I. Plantae Haitiensis novae vel rariores IV. a cl. E. L. Ekman 1924-26 lectae. **Arkiv for Botanik**, v. 21, 1928.
- URBAN, I. Plantae Haitienses et Domingenses novae vel rariores V. a. cl. E. L. Ekman 1924-27 lectae. Mit 4 Tafeln. v. 22, 1929.
- URBAN, I. Plantae Haitienses et Domingenses novae vel rariores X. a cl. E. L. Ekman 1924-1930 lectae. Mit 3 Tafeln. **Arkiv for Botanik**, v. 24, 1932.
- VASCONCELOS, T. N. C.; PROENÇA, C. E. B.; AHMAD, B.; AGUILAR, D. S.; AGUILAR, R.; AMORIM, B. S.; CAMPBELL, K.; COSTA, I. R.; DE-CARVALHO, P.

S.; FARIA, J. E. Q.; GIARETTA, A.; KOOIJ, P. W.; LIMA, D. F.; MAZINE, F. F.; PEGUERO, B.; PRENNER, G.; SANTOS, M. F.; SOEWARTO, J.; WINGLER, A.; LUCAS, E. J. Myrteae phylogeny, calibration, biogeography and diversification patterns: Increased understanding in the most species rich tribe of Myrtaceae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 109, p. 113–137, 2017. DOI 10.1016/j.ympev.2017.01.002.

VIDAL, B. C. Dichroism in collagen bundles stained with Xylidine-Ponceau 2R. **Annales d'Histochimie**, v. 15, n. 4, p. 289–296, 1970.

WALTERS, C. Orthodoxy, recalcitrance and in-between: describing variation in seed storage characteristics using threshold responses to water loss. **Planta**, v. 242, n. 2, p. 397–406, 2015. DOI 10.1007/s00425-015-2312-6.

WALTERS, C.; BERJAK, P.; PAMMENTER, N.; KENNEDY, K.; RAVEN, P. Preservation of Recalcitrant Seeds. **Science**, v. 339, n. 6122, p. 915–916, 2013. DOI 10.1126/science.1230935.

WILSON, K. A. A taxonomic study of the Genus *Eugenia* (Myrtaceae) in Hawaii. **Pacific Science**, v. 11, 1957.

WILSON, P. G. Myrtaceae. *In*: KUBITZKI, K. (Org.). **The Families and Genera of Vascular Plants: Volume X; Flowering Plants. Eudicots. Sapindales, Curcubitales, Myrtaceae**. The Families and Genera of Vascular Plants. London New York: Springer-Verlag, 2011. v. 10, p. 212–271.

WYK, A. E. Van; BOTHA, R. The genus *Eugenia* (Myrtaceae) in southern Africa: Ontogeny and taxonomic value of the seed. **Journal of South African Botany**, v. 3, n. 1, p. 63–80, 1984. DOI 10.1016/s0022-4618(16)30083-3.

YEMM, E. W.; WILLIS, A. J. The estimation of carbohydrates in plant extracts by anthrone. **Biochemical Journal**, v. 57, n. 3, p. 508–514, 1954. DOI 10.1042/bj0570508.

APÊNDICE A – DESCRIÇÃO DOS EMBRIÕES PELO DELTA

Character List

- #1. Clado/
 1. Blepharocalycinae/
 2. Decasperminae/
 3. Eugeniinae/
 4. Luminae/
 5. Myrciinae/
 6. Myrtinae/
 7. Pliniinae/
 8. Pimentinae/
 9. Ugninae/
 10. Incerto/
 11. Externo carnosos/
 12. Externo seco/
 #2. Embrião <proporção eixo cotilédono>/
 1. cotilédonos ocupam quase toda semente/
 2. cotilédonos maiores que o eixo embrionário/
 3. cotilédonos mesmo tamanho que o eixo/
 4. eixo embrionário maior que os cotilédonos/
 5. eixo embrionário ocupa quase toda a semente/
 #3. Embrião <Tamanho>/
 1. pequeno/
 2. médio/
 3. grande/
 #4. Embrião <alinhamento>/
 1. reto/
 2. curvo/
 #5. Embrião <formato>/
 1. crasso globoso a elipsoide/
 2. arqueado uncinado/
 3. crasso falciforme/
 4. arqueado forma de C/
 5. cíclico subspiral/
 6. cíclico circinado/
 7. cíclico coclear/
 8. conduplicado/
 #6. Embrião <presença de clorofila>/
 1. clorofilado/
 2. não clorofilados/
 3. pigmentado/
 4. branco ou amarelado/
 #7. Embrião <drusas>
 /
 1. drusas podem estar presentes/
 2. ausente/
 #8. Embrião <fenólicos>/
 1. compostos fenólicos podem estar presentes/
 2. compostos fenólicos ausentes/
 #9. Embrião <Cavidades secretoras>
 /
 1. cavidades secretoras podem estar presentes/
 2. cavidades secretoras ausentes/
 #10. Embrião <reserva primária>/
 1. reserva primária de amido/
 2. reserva primária de proteína/
 3. reserva primária de lipídio/
 4. reservas balanceadas/
 #11. Embrião <reserva secundária>/
 1. reserva secundária de amido/
 2. reserva secundária de lipídio/
 3. reserva secundária de proteína/
 4. reservas balanceadas/
 5. reserva secundária insignificante/
 #12. Cotilédonos <tamanho>/
 1. pequenos/
 2. médios/
 3. grandes/
 #13. Cotilédonos <espessura>/
 1. membráceos/
 2. foliáceos/
 3. crassos/
 #14. Cotilédonos <simetria>
 /
 1. simétricos/
 2. assimétricos/
 #15. Cotilédonos <alinhamentos>
 /
 1. retos/
 2. arqueados uncinados/
 3. cocleados/
 4. flexíveis convergentes/
 5. volutos contortuplicados/
 6. voluto quilhados/
 7. lobado/
 #16. Cotilédonos <ápices>/
 1. contíguos (faces adaxiais)/
 2. opostos (faces abaxiais)/
 3. colaterais (margens)/
 4. verticiladas (próximos na base e opostos no ápice)/
 #17. Cotilédonos <posição em relação ao eixo>
 /
 1. retos contínuos ao eixo/
 2. curvos incumbentes/
 3. curvos acumbentes/
 4. transversais oblíquos/
 #18. Cotilédonos <fusão>
 /
 1. livres/
 2. parcialmente fusionados/
 3. completamente fusionados/
 #19. Cotilédonos <grãos de amido>
 /
 1. ausência de grãos de amido/
 2. presença escassa de grãos de amido/
 3. presença abundante de grãos de amido/
 #20. Cotilédonos <granulos proteicos>/
 1. ausência de granulos proteicos/

2. presença escassa de granulos proteicos/
3. presença abundante de granulos proteicos/
#21. Cotiledones <corpos lipidicos>
/
1. ausencia de corpos lipidicos/
2. presença escassa de corpos lipidicos/
3. presença abundante de corpos lipidicos/
#22. Eixo <tamanho>/
1. difuso/
2. destacado/
3. alongado/
#23. Eixo <alinhamento>
/
1. reto crasso/
2. arqueado falciforme/
3. arqueado uncionado/
4. ciclico circinado/
5. ciclico coclear/
6. conduplicado/
#24. Eixo <hipocotilo-radicular>/
1. puntiforme/
2. conico/
3. cilindrico/
4. filiforme/
5. fusiforme/
6. abaulado/
7. capitato/
8. constricto longitudinalmente/
#25. Eixo <posicao relativa ao cotiledone>/
1. direto aos cotiledones/
2. inclinado aos cotiledones/
3. reflexo aos cotiledones/
4. involuto aos cotiledones/
#26. Eixo <posicao em relacao ao apice da semente>/
1. apice radicular supero/
2. apice radicular infero/
3. apice radicular centripeto/
4. apide radicular centrifugo/
5. apice radicular vago ou incerto/
#27. Eixo <coifa>/
1. coifa indiferenciada/
2. presença de primordio da coifa/
3. presença de coifa desenvolvida/
#28. Eixo <graos de amido>/
1. ausencia de graos de amido/
2. presença escassa de graos de amido/
3. presença abundante de graos de amido/
#29. Eixo <Graos proteicos>/
1. ausencia de graos proteicos/
2. presença escassa de graos proteicos/
3. presente abundante de graos proteicos/
#30. Eixo <Corpos lipidicos>/
1. ausente/
2. corpos lipidicos presentes escassamente/
3. presente corpos lipidicos abundantemente/
#31. Testa/
1. membranosa/
2. cartilaginosa/
3. espessa/

4. ossea/

Descriptions

Blepharocalycinae *Blepharocalyx*

Clado Blepharocalycinae. Embriao eixo embrionario ocupa quase toda a semente. Embriao curvo. Embriao arqueado uncinado. Embriao clorofilado. Embriao cavidades secretoras podem estar presentes. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones verticiladas (proximos na base e opostos no apice). Cotiledones retos continuos ao eixo. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo ciclico circinado. Eixo cilindrico. Eixo direto aos cotiledones. Eixo apide radicular centrifugo. Eixo ausente. Testa membranosa.

Decasperminae *Archirhodomertus*

Clado Decasperminae. Embriao eixo embrionario ocupa quase toda a semente. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones membranaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Testa ossea.

Decasperminae *Austromertus*

Clado Decasperminae. Embriao cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Embriao cavidades secretoras ausentes. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo direto aos cotiledones. Testa ossea.

Decasperminae *Decaspermum*

Clado Decasperminae. Embriao eixo embrionario maior que os cotiledones. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Embriao

cavidades secretoras ausentes. Embrião reserva primária de amido. Cotilédones pequenos. Cotilédones membranáceos. Cotilédones simétricos. Cotilédones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado unccionado. Eixo cilíndrico. Eixo reflexo aos cotilédones.

Decasperminae *Gossia*

Clado Decasperminae. Embrião eixo embrionário ocupa quase toda a semente. Embrião curvo. Embrião cíclico circinado. Embrião cavidades secretoras podem estar presentes. Embrião reserva primária de amido. Cotilédones pequenos. Cotilédones membranáceos. Cotilédones simétricos. Cotilédones livres. Eixo alongado. Eixo cíclico circinado. Eixo cilíndrico. Eixo reflexo aos cotilédones.

Decasperminae *Kanakomyrtus*

Clado Decasperminae. Embrião eixo embrionário ocupa quase toda a semente. Embrião curvo. Embrião arqueado forma de C. Cotilédones pequenos. Cotilédones simétricos. Cotilédones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado unccionado. Testa ossea.

Decasperminae *Octamyrtus*

Clado Decasperminae. Embrião eixo embrionário ocupa quase toda a semente. Embrião curvo. Embrião arqueado forma de C. Cotilédones pequenos. Cotilédones membranáceos. Cotilédones simétricos. Cotilédones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado unccionado. Eixo cilíndrico.

Decasperminae *Pilidiostigma*

Clado Decasperminae. Embrião eixo embrionário ocupa quase toda a semente. Embrião curvo. Embrião arqueado uncinado. Embrião cavidades secretoras podem estar presentes. Embrião reserva primária de amido. Cotilédones pequenos. Cotilédones membranáceos. Cotilédones retos. Cotilédones retos contínuos ao eixo. Cotilédones livres. Eixo arqueado unccionado. Eixo cilíndrico. Testa membranácea.

Decasperminae *Rhodamnia*

Clado Decasperminae. Embrião eixo embrionário ocupa quase toda a semente. Embrião curvo. Embrião arqueado forma de C. Embrião

cavidades secretoras ausentes. Cotilédones pequenos. Cotilédones membranáceos. Cotilédones simétricos. Cotilédones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado unccionado. Eixo cilíndrico.

Decasperminae *Rhodomyrtus*

Clado Decasperminae. Embrião eixo embrionário ocupa quase toda a semente. Embrião curvo. Embrião arqueado forma de C. Embrião cavidades secretoras podem estar presentes. Cotilédones pequenos. Cotilédones membranáceos. Cotilédones livres. Eixo alongado. Eixo cíclico circinado. Eixo cilíndrico. Testa membranácea.

Decasperminae *Uromyrtus*

Clado Decasperminae. Embrião eixo embrionário ocupa quase toda a semente. Embrião curvo. Embrião cíclico subespiral. Embrião cavidades secretoras ausentes. Cotilédones pequenos. Cotilédones membranáceos. Cotilédones simétricos. Cotilédones arqueados unccionados. Cotilédones retos contínuos ao eixo. Cotilédones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado unccionado. Eixo cilíndrico.

Eugeniinae *Eugenia*

Clado Eugeniinae. Embrião cotilédones ocupam quase toda semente. Embrião grande. Embrião reto. Embrião crasso globoso a elipsoide. Embrião clorofilado. Embrião drusas podem estar presentes. Embrião compostos fenólicos podem estar presentes. Embrião cavidades secretoras podem estar presentes. Embrião reserva primária de amido. Embrião reserva secundária insignificante. Cotilédones grandes. Cotilédones crassos. Cotilédones simétricos. Cotilédones retos. Cotilédones contíguos (faces adaxiais). Cotilédones retos contínuos ao eixo. Cotilédones parcialmente fusionados. Cotilédones presença abundante de grãos de amido. Cotilédones presença escassa de grãos proteicos. Cotilédones ausência de corpos lipídicos. Eixo difuso. Eixo reto crasso. Eixo puntiforme. Eixo direto aos cotilédones. Eixo ápice radicular infero. Eixo coifa indiferenciada. Eixo presença escassa de grãos de amido. Eixo presença escassa de grãos proteicos. Eixo ausente. Testa espessa.

Eugeniinae *Pseudoanmomis*

Clado Eugeniinae. Embrião cotiledones ocupam quase toda semente. Embrião grande. Embrião reto. Embrião crasso globoso a elipsoide. Cotiledones grandes. Cotiledones crassos. Cotiledones simétricos. Cotiledones retos. Cotiledones contíguos (faces adaxiais). Cotiledones retos contínuos ao eixo. Cotiledones parcialmente fusionados. Eixo difuso. Eixo reto crasso. Eixo direto aos cotiledones. Eixo ápice radicular infero.

Luminae *Luma*

Clado Luminae. Embrião cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embrião pequeno. Embrião curvo. Embrião arqueado forma de C. Cotiledones grandes. Cotiledones foliáceos. Cotiledones simétricos. Cotiledones retos. Cotiledones contíguos (faces adaxiais). Cotiledones curvos incumbentes. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilíndrico.

Luminae *Myrceugenia*

Clado Luminae. Embrião cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embrião curvo. Embrião conduplicado. Embrião clorofilado. Embrião cavidades secretoras podem estar presentes. Embrião reserva primária de amido. Cotiledones médios. Cotiledones foliáceos. Cotiledones simétricos. Cotiledones volutos contortuplicados. Cotiledones livres. Cotiledones presença abundante de grãos de amido. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilíndrico. Eixo inclinado aos cotiledones.

Luminae *Nothomyrcia*

Clado Luminae. Embrião cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embrião curvo. Embrião conduplicado. Embrião clorofilado. Cotiledones médios. Cotiledones foliáceos. Cotiledones simétricos. Cotiledones volutos contortuplicados. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilíndrico. Eixo inclinado aos cotiledones.

Luminae *Temu*

Clado Luminae. Embrião eixo embrionário ocupa quase toda a semente. Embrião curvo. Embrião arqueado forma de C. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranceos. Cotiledones

simétricos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilíndrico. Eixo reflexo aos cotiledones. Testa membranceosa.

Myrciinae *Myrcia*

Clado Myrciinae. Embrião cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embrião pequeno. Embrião curvo. Embrião conduplicado. Embrião clorofilado. Embrião drusas podem estar presentes. Embrião compostos fenólicos podem estar presentes. Embrião cavidades secretoras podem estar presentes. Embrião reserva primária de amido. Embrião reserva secundária de lipídio. Cotiledones médios. Cotiledones foliáceos. Cotiledones simétricos. Cotiledones volutos contortuplicados. Cotiledones colaterais (margens). Cotiledones livres. Cotiledones presença abundante de grãos de amido. Cotiledones presença escassa de grânulos proteicos. Cotiledones presença abundante de corpos lipídicos. Eixo alongado. Eixo conduplicado. Eixo constricto longitudinalmente. Eixo involuto aos cotiledones. Eixo presença de coifa desenvolvida. Eixo presença abundante de grãos de amido. Eixo presença escassa de grãos proteicos. Eixo ausente. Testa membranceosa.

Myrtinae *Accara*

Clado Myrtinae. Embrião eixo embrionário maior que os cotiledones. Embrião pequeno. Embrião curvo. Embrião arqueado forma de C. Embrião reserva primária de lipídio. Cotiledones pequenos. Cotiledones foliáceos. Cotiledones simétricos. Cotiledones retos. Cotiledones curvos incumbentes. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilíndrico. Eixo direto aos cotiledones. Testa óssea.

Myrtinae *Calycolpus*

Clado Myrtinae. Embrião eixo embrionário maior que os cotiledones. Embrião pequeno. Embrião curvo. Embrião arqueado forma de C. Embrião branco ou amarelado. Embrião reserva primária de lipídio. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranceos. Cotiledones simétricos. Cotiledones retos. Cotiledones contíguos (faces adaxiais). Cotiledones retos contínuos ao eixo. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo

arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo direto aos cotiledones. Testa ossea.

Myrtinae *Chamguava*

Clado Myrtinae. Embriao eixo embrionario ocupa quase toda a semente. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Embriao branco ou amarelado. Embriao cavidades secretoras podem estar presentes. Embriao reserva primaria de amido. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo reflexo aos cotiledones. Testa membranosa.

Myrtinae *Myrtus*

Clado Myrtinae. Embriao cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embriao curvo. Embriao arqueado uncinado. Embriao reserva primaria de lipidio. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo direto aos cotiledones. Testa ossea.

Pliniinae *Algrizea*

Clado Pliniinae. Embriao cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Embriao clorofilado. Embriao cavidades secretoras podem estar presentes. Cotiledones grandes. Cotiledones foliaceos. Cotiledones assimetricos. Cotiledones voluto quilhados. Cotiledones curvos acumbentes. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo involuto aos cotiledones. Testa membranosa.

Pliniinae *Myrciaria*

Clado Pliniinae. Embriao cotiledones ocupam quase toda semente. Embriao grande. Embriao reto. Embriao crasso globoso a elipsoide. Embriao drusas podem estar presentes. Embriao compostos fenolicos podem estar presentes. Embriao cavidades secretoras podem estar presentes. Embriao reserva primaria de amido. Embriao reserva secundaria de lipidio. Cotiledones grandes. Cotiledones crassos. Cotiledones

assimetricos. Cotiledones retos. Cotiledones contiguos (faces adaxiais). Cotiledones transversais obliquos. Cotiledones parcialmente fusionados. Cotiledones presenca abundante de graos de amido. Cotiledones presenca escassa de granulos proteicos. Cotiledones presenca abundante de corpos lipidicos. Eixo difuso. Eixo reto crasso. Eixo puntiforme. Eixo direto aos cotiledones. Eixo apice radicular vago ou incerto. Eixo coifa indiferenciada. Eixo presenca escassa de graos de amido. Eixo presenca escassa de graos proteicos. Eixo ausente. Testa membranosa.

Pliniinae *Neomitranthes*

Clado Pliniinae. Embriao cotiledones ocupam quase toda semente. Embriao grande. Embriao reto. Embriao crasso globoso a elipsoide. Cotiledones grandes. Cotiledones crassos. Cotiledones assimetricos. Cotiledones retos. Cotiledones contiguos (faces adaxiais). Cotiledones livres. Eixo difuso. Eixo reto crasso. Eixo puntiforme.

Pliniinae *Plinia*

Clado Pliniinae. Embriao cotiledones ocupam quase toda semente. Embriao grande. Embriao reto. Embriao crasso globoso a elipsoide. Embriao drusas podem estar presentes. Embriao compostos fenolicos podem estar presentes. Embriao cavidades secretoras podem estar presentes. Embriao reserva primaria de amido. Embriao reserva secundaria insignificante. Cotiledones grandes. Cotiledones crassos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones contiguos (faces adaxiais). Cotiledones retos continuos ao eixo. Cotiledones livres. Cotiledones presenca abundante de graos de amido. Cotiledones presenca escassa de granulos proteicos. Cotiledones presenca escassa de corpos lipidicos. Eixo difuso. Eixo reto crasso. Eixo puntiforme. Eixo direto aos cotiledones. Eixo apice radicular infero. Eixo presenca de primordio da coifa. Eixo presenca escassa de graos de amido. Eixo presenca escassa de graos proteicos. Eixo ausente. Testa membranosa.

Pliniinae *Siphoneugena*

Clado Pliniinae. Embriao cotiledones ocupam quase toda semente. Embriao grande. Embriao reto. Embriao crasso globoso a elipsoide. Embriao cavidades secretoras podem estar presentes. Cotiledones grandes. Cotiledones crassos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones contiguos (faces adaxiais). Cotiledones retos continuos ao eixo. Cotiledones livres. Eixo destacado. Eixo reto crasso. Eixo puntiforme. Eixo direto aos cotiledones. Eixo apice radicular infero. Testa membranosa.

Pimentinae *Acca*

Clado Pimentinae. Embriao eixo embrionario maior que os cotiledones. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones medios. Cotiledones foliaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico.

Pimentinae *Campomanesia*

Clado Pimentinae. Embriao eixo embrionario ocupa quase toda a semente. Embriao medio. Embriao curvo. Embriao ciclico circinado. Embriao branco ou amarelado. Embriao drusas podem estar presentes. Embriao compostos fenolicos podem estar presentes. Embriao cavidades secretoras podem estar presentes. Embriao reserva primaria de lipidio. Embriao reserva secundaria de proteina. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones verticiladas (proximos na base e opostos no apice). Cotiledones curvos incumbentes. Cotiledones livres. Cotiledones ausencia de graos de amido. Cotiledones presenca abundante de granulos proteicos. Cotiledones presenca abundante de corpos lipidicos. Eixo alongado. Eixo ciclico circinado. Eixo cilindrico. Eixo reflexo aos cotiledones. Eixo apide radicular centrifugo. Eixo presenca de coifa desenvolvida. Eixo ausencia de graos de amido. Eixo presente abundante de graos proteicos. Eixo presente corpos lipidicos abundantemente. Testa membranosa.

Pimentinae *Curitiba*

Clado Pimentinae. Embriao eixo embrionario maior que os cotiledones. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo reflexo aos cotiledones. Eixo apice radicular infero. Testa ossea.

Pimentinae *Feijoa*

Clado Pimentinae. Embriao cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones pequenos. Cotiledones foliaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones arqueados uncionados. Cotiledones retos continuos ao eixo. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico.

Pimentinae *Legrandia*

Clado Pimentinae. Embriao eixo embrionario ocupa quase toda a semente. Embriao medio. Embriao reto. Embriao crasso falciforme. Cotiledones pequenos. Cotiledones foliaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones contiguos (faces adaxiais). Cotiledones retos continuos ao eixo. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo reto crasso. Eixo abaulado. Eixo direto aos cotiledones. Eixo apice radicular infero. Testa membranosa.

Pimentinae *Mosiera*

Clado Pimentinae. Embriao eixo embrionario ocupa quase toda a semente. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Embriao reserva primaria de lipidio. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo reflexo aos cotiledones. Testa ossea.

Pimentinae *Myrrhinium*

Clado Pimentinae. Embriao eixo embrionario maior que os cotiledones. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Embriao branco ou amarelado. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo

arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Testa ossea.

Pimentinae *Pimenta*

Clado Pimentinae. Embriao eixo embrionario ocupa quase toda a semente. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao ciclico coclear. Embriao branco ou amarelado. Embriao

ausente. Embriao compostos fenolicos ausentes. Embriao

cavidades secretoras ausentes. Embriao reserva primaria de lipidio. Embriao reserva secundaria de proteina. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones

simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones verticiladas (proximos na base e opostos no apice). Cotiledones

curvos acumbentes. Cotiledones livres. Cotiledones

ausencia de graos de amido. Cotiledones presenca abundante de granulos proteicos. Cotiledones

presenca abundante de corpos lipidicos. Eixo alongado. Eixo

ciclico coclear. Eixo cilindrico. Eixo reflexo aos cotiledones. Eixo apide radicular centrifugo. Eixo presenca de primordio da coifa. Eixo ausencia de graos de amido. Eixo presente abundante de graos proteicos. Eixo presente corpos lipidicos abundantemente. Testa membranosa.

Pimentinae *Psidium*

Clado Pimentinae. Embriao eixo embrionario ocupa quase toda a semente. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Embriao branco ou amarelado. Embriao

ausente. Embriao compostos fenolicos ausentes. Embriao

cavidades secretoras ausentes. Embriao reserva primaria de lipidio. Embriao reserva secundaria de proteina. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones

simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones colaterais (margens). Cotiledones

curvos acumbentes. Cotiledones livres. Cotiledones

ausencia de graos de amido. Cotiledones presenca abundante de granulos proteicos. Cotiledones

presenca abundante de corpos lipidicos. Eixo alongado. Eixo

arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo reflexo aos cotiledones. Eixo apice radicular infero. Eixo presenca de primordio da coifa. Eixo ausencia de graos de amido. Eixo presente abundante de graos proteicos. Eixo presente corpos lipidicos abundantemente. Testa ossea.

Ugninae *Lenwebbia*

Clado Ugninae. Embriao eixo embrionario maior que os cotiledones. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Embriao

cavidades secretoras podem estar presentes. Embriao reserva primaria de amido. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones

simetricos. Cotiledones

retos. Cotiledones

livres. Eixo alongado. Eixo

arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo reflexo aos cotiledones.

Ugninae *Lophomyrtus*

Clado Ugninae. Embriao cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones membranaceos. Cotiledones

simetricos. Cotiledones

retos. Cotiledones

retos continuos ao eixo. Cotiledones

livres. Eixo alongado. Eixo

arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo direto aos cotiledones.

Ugninae *Myrteola*

Clado Pimentinae. Embriao cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones

simetricos. Cotiledones

retos. Cotiledones

livres. Eixo alongado. Eixo

arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo direto aos cotiledones. Testa ossea.

Ugninae *Neomyrtus*

Clado Ugninae. Embriao cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones

simetricos. Cotiledones

livres. Eixo alongado. Eixo

arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo direto aos cotiledones.

Ugninae *Ugni*

Clado Ugninae. Embriao eixo embrionario maior que os cotiledones. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones

simetricos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo direto aos cotiledones. Testa ossea.

Incerto Mistartrum

Clado Incerto. Embriao cotiledones mesmo tamanho que o eixo. Embriao pequeno. Embriao curvo. Eixo direto aos cotiledones.

Incerto Amormyrtella

Incerto Amomyrtus

Clado Incerto. Embriao eixo embrionario maior que os cotiledones. Embriao pequeno. Embriao curvo. Embriao arqueado forma de C. Cotiledones pequenos. Cotiledones membranaceos. Cotiledones simetricos. Cotiledones retos. Cotiledones livres. Eixo alongado. Eixo arqueado uncionado. Eixo cilindrico. Eixo reflexo aos cotiledones.

Outgroup Syzygium

Clado Externo carnosos. Embriao cotiledones maiores que o eixo embrionario. Embriao grande. Embriao reto. Embriao crasso globoso a elipsoide. Embriao clorofilado. Embriao

drusas podem estar presentes. Embriao compostos fenolicos podem estar presentes. Embriao

cavidades secretoras podem estar presentes. Embriao reserva primaria de amido. Embriao reserva secundaria insignificante. Cotiledones grandes. Cotiledones crassos. Cotiledones

assimetricos. Cotiledones lobado. Cotiledones contiguos (faces adaxiais). Cotiledones

parcialmente fusionados. Cotiledones presenca abundante de graos de amido. Cotiledones presenca escassa de granulos proteicos. Cotiledones

ausencia de corpos lipidicos. Eixo alongado. Eixo

reto crasso. Eixo fusiforme. Eixo inclinado aos cotiledones. Eixo apice radicular infero. Eixo presenca de coifa desenvolvida. Eixo presenca

abundante de graos de amido. Eixo presenca escassa de graos proteicos. Eixo ausente. Testa espessa.

APÊNDICE B – RECONSTRUÇÃO DOS CARACTERES ANCESTRAIS DE EMBRIÕES DE MYRTEAE

