UNIVERDIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
Museu Nacional
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (botânica)

Anatomia floral de *Myrciaria glazioviana* (Kiaersk.) G. M. Barroso ex Sobral (Myrtaceae)

Nathane Berg Cardim

Orientadora: Prof[a]. Dr[a]. Lygia Santiago-Fernandes

Co-orientador: Prof. Dr. Rafael Ribeiro Pimentel

Rio de Janeiro

Junho-2023

UNIVERDIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
Museu Nacional
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (botânica)

Anatomia floral de *Myrciaria glazioviana* (Kiaersk.) G. M. Barroso ex Sobral (Myrtaceae)

Nathane Berg Cardim

Dissertação do programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Botânica, do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro/UFRJ.

Orientadora: Prof[a]. Dr[a]. Lygia Santiago-Fernandes

Co-orientador: Prof. Dr. Rafael Ribeiro Pimentel

Rio de Janeiro

Junho-2023

UNIVERDIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

Museu Nacional

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (botânica)

Aprovado por:

_____

Prof. Dr. Rafael Ribeiro Pimentel (UFRRJ)

_____

Profa. Dra. Heloisa Alves de Lima Carvalho (MN/UFRJ)

_____

Prof. Dr. Joecildo Francisco Rocha (UFRRJ)

Membros suplentes:

_____

Profa. Dra. Bárbara de Sá-Haiad (MN/UFRJ)

_____

Prof. Dr. Luiz Ricardo dos Santos Tozin (UFRRJ)

Rio de Janeiro

Junho-2023

Ficha catalográfica

CIP - Catalogação na Publicação

Ba

Berg Cardim, Nathane
Anatomia floral de Myrciaria glazioviana (Kiaersk.) G. M. Barroso ex Sobral (Myrtaceae) / Nathane Berg Cardim. -- Rio de Janeiro, 2022.
62 f.

Orientadora: Lygia Santiago-Fernandes.
Coorientadora: Rafael Ribeiro Pimentel.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), 2022.

1. Ciências biológicas. 2. Anatomia vegetal. 3. Anatomia reprodutiva. 4. Myrciaria. 5. Myrciaria glazioviana. I. Santiago-Fernandes, Lygia, orient. II. Ribeiro Pimentel, Rafael, coorient. III. Título.

Elaborado pelo Sistema de Geração Automática da UFRJ com os dados fornecidos pelo(a) autor(a), sob a responsabilidade de Miguel Romeu Amorim Neto - CRB-7/6283.

DEDICATÓRIA

A todas as pessoas que trabalham e lutam por uma ciência equitativa.

AGRADECIMENTO

Quero agradecer a Deus que me guiou para essa oportunidade de realizar um sonho.

Agradeço também ao programa de Pós-graduação pela oportunidade de realizar o trabalho, pelo ensinamento, aulas, material e espaço.

Aos meus orientadores Professora e Dra Lygia Dolores e Professor Dr Rafael Ribeiro Pimentel, que estão ao meu lado me orientando desde a iniciação, e apesar dos anos afastada me acolheram e trabalharam para a criação desse projeto e durante a pandemia foram compreensivos.

À minha filha Sophia por ser minha fonte inesgotável de felicidade e inspiração, por se tornar minha maior motivação para realizar meus sonhos, para quem quero me tornar um exemplo.

Aos meus pais Victor Romero e Viviane Berg por me apoiarem e incentivarem a minha busca por conhecimento na área em que me faz feliz, por serem os pilares da construção de todos os meus sonhos.

Ao meu namorado Filipe por me motivar e me acalmar nas horas de desânimo, por acreditar na minha capacidade e apoiar a finalização deste trabalho.

Às mulheres fortes da minha vida, Viviane Berg, Luciana Berg, Cássia Thais, Priscila Brandão, Ana Paula Andrade e Tatiane Cristine, por me ensinarem a força da resiliência e perseverança, e assim de forma consciente e inconsciente me manterem no caminho para a realização dos meus sonhos.

Aos meus amigos e companheiros de laboratório Christian Faria, Cecilia Bernado, Raylla Karine, Bruna Gino, Weverson e Marcelle Paes Barreto, que sempre fizeram do laboratório de anatomia vegetal o melhor lugar do mundo, onde aprendemos, sofremos e crescemos juntos.

Às minhas queridas aliadas de trabalho Julia Crespo e Brenda Mello, por dedicarem horas para construção deste trabalho, por serem sempre solícitas e interessadas.

RESUMO

A família Myrtaceae Juss. possui aproximadamente 130 gêneros e 6000 espécies com ampla distribuição nas regiões tropicais e temperadas quentes. É uma das famílias mais diversas da flora brasileira. Apesar da sua grande representatividade e importância econômica, há poucos trabalhos sobre a anatomia floral de seus representantes. Estudos anteriores sobre *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg, relatam desenvolvimento atípico dos grãos de pólen e dos óvulos que possivelmente estariam associados a adaptações ambientais. *Myrciaria glazioviana* (Kiaersk.) G.M. Barroso conhecida popularmente como "cabeludinha", apresenta flores brancas, pequenas, hermafroditas, autoférteis e dispostas em glomérulos axilares. O presente trabalho apresenta dados anatômicos e histoquímicos da flor de *M. glazioviana*, ocorrentes na floresta ombrófila, e os compara aos de *M. floribunda*, ocorrentes no ambiente de restinga a fim de auxiliar na compreensão de possíveis estratégias reprodutivas das espécies de Myrtaceae relacionadas aos diferentes ambientes. Botões e flores foram coletados, fixados e processados de acordo com as técnicas usuais em anatomia e histoquímica vegetal. As flores são brancas e hermafroditas, com cálice e corola tetrâmeros, conforme descrito para Myrtaceae. Os botões apresentaram-se totalmente recobertos por tricomas, os quais podem estar relacionados à proteção contra herbivoria e/ou dissecação. Cavidades secretoras de óleo estão presentes no pedúnculo, nas sépalas, nos ferofilos, nos profilos e no ápice do conectivo das anteras, onde podem auxiliar na atração dos polinizadores. O androceu é polistêmone, com anteras bitecas e dois lóculos. A formação da parede da antera é classificada como do tipo básico. O saco polínico desenvolveu-se de maneira típica, produzindo micrósporos aparentemente viáveis. O ovário é ínfero, bicarpelado, com dois óvulos por lóculos seguindo o padrão do grupo Plinia. A placentação é axial com óvulos anfítropos. A vascularização do ovário é feita por feixes que penetram o septo ovariano pelo ápice e seguem para os óvulos. Alguns óvulos se desenvolveram de forma atípica, apresentando anomalias como: células colapsadas, alteração nas células dos tegumentos, tegumentos total ou parcialmente separado do nucelo, células atípicas no nucelo, região do saco embrionário apresentando restos celulares, projeção das células do nucelo em direção ao saco embrionário e sacos embrionários com volume aumentado. Em análise comparativa, conclui-se que o desenvolvimento típico dos grãos de pólen de *M. glazioviana*, indica uma influência do ambiente na formação do androceu. Entretanto, anomalias encontradas nos óvulos, se assemelham a algumas descritas para *M. floribunda*, indicando que estas alterações não estão relacionadas a variáveis ambientais.

ABSTRACT

ABSTRACT

Myrtaceae Juss. encompass ca. 130 genera and 6000 species distributed in tropical and warm temperate regions. It is one of the most diverse families in the Brazilian flora. Despite its great representation and economic importance, there are few studies regarding their floral anatomy. Previous studies have reported the atypical development of pollen grains and ovules in *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg that could be associated with environmental adaptations. *Myrciaria glazioviana* (Kiaersk.) G.M. Barroso ex Sobral (popularly known as “cabeludinha”) presents white, small, bisexual, self-fertile flowers arranged in glomerular inflorescences. This study presents significant findings regarding the floral anatomy and histochemistry data of the *M. glazioviana*. We present a comparison between the studied species and *M. floribunda*, in order to understand the main reproductive strategies of Myrtaceae species. Buds and flowers were collected, fixed and processed according to the standard techniques in plant anatomy and histochemistry. The flowers were white and hermaphroditic, with tetramer calyx and corolla, as described for Myrtaceae. The buds were completely covered by trichomes, which may be related to protection against herbivory and/or dissection. Oil cavities were found in the peduncle, sepals, pherophiles, prophylls and on the anther connective, where they can help attract pollinators. The androcium is polystemonous composed by bithecal and tetrasporangiate anthers. Anther wall development corresponds to the basic type. The pollen sac development is normal, producing viable microspores. The ovary is inferior, bicarpellary with two ovules per locule following the pattern of the *Plinia* group; the placentation is axial with amphitropous ovules. The vascularization of the ovary is composed by bundles that penetrate in the septum at the apex and proceed to the ovules. We detected some abnormalities in ovules development, such as: collapsed cells, changes in integument cells, integuments totally or partially separated from the nucleus, atypical cells in the nucleus, embryonic sac region showing cell remains, projection of cells from the nucleus towards the embryo sac and embryo sac with increased volume. Noteworthy, these abnormalities here reported to *M. glazioviana* ovules are similar to those described for *M. floribunda*. This observation indicates that these alterations may be not related to environmental variables.

LISTA DE FIGURA

Figura 1 *Myrciaria glazioviana*:..... 20
Figura 2 Profilos e Ferofilos de *M. glazioviana*:..... 22
Figura 3 Hipanto de *M. glazioviana*:..... 24
Figura 4. Sépalas e pétalas de *M. glazioviana*:..... 26
Figura 5. Receptáculo de *M. glazioviana*:..... 28
Figura 6 Desenvolvimento da antera de *M. glazioviana* 30
Figura 7. Desenvolvimento da parede da antera. 31
Figura 8 Desenvolvimento do grão de pólen de *M. glazioviana*..... 32
Figura 9 Anatomia do androceu de *M. glazioviana* 34
Figura 10 Anatomia do gineceu 36
Figura 11 Anatomia do gineceu de *M. glazioviana*..... 37
Figura 12 Desenvolvimento dos óvulos 38
Figura 13 Desenvolvimento atípico de óvulos de flores em pré antese 40
Figura 14 .Desenvolvimento atípico de óvulo de flores em pré antese..... 41
Figura 15 Óvulos com saco embrionário atípico: 42
Figura 16 Tricomas.. 44
Figura 17 Desenvolvimento dos tricomas:..... 45
Figura 18 Testes histoquímicos nos tricomas:. 46
Figura 19 Cavidades secretoras:..... 48
Figura 20 Desenvolvimento das cavidades secretoras: 49
Figura 21 Teste histoquímico nas cavidades secretoras:..... 50

LISTA DE TABELA

Tabela 1. Informação de Voucher de dois indivíduos de *M. glazioviana* estudados 18

Tabela 2.Comparativo entre caracteres encontrados *M. glazioviana* e *M. floribunda* ……...58

Sumário

1-INTRODUÇÃO 13

2-METODOLOGIA 16

3-RESULTADOS 19

3.1-MORFOLOGIA EXTERNA 19

3.2-ANATOMIA 21

FEROFILO E PROFILO 21

HIPANTO 23

SÉPALA E PÉTALA 25

RECEPTÁCULO 27

ANDROCEU 29

Desenvolvimento do androceu 29

O androceu maduro 33

GINECEU 35

Desenvolvimento atípico dos óvulos 39

3.3 ESTRUTURAS SECRETORAS 43

Tricomas 43

Cavidades secretoras 47

4- DISCUSSÃO 51

ASPECTOS DA BIOLOGIA FLORAL 51

ANDROCEU 51

GINECEU 52

VARIAÇÕES NO DESENVOLVIMENTO DO GINECEU 53

ESTRUTURAS SECRETORAS 55

Tricomas 55

Cavidades secretoras 56

5-CONCLUSÃO 58

6-REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 60

1-INTRODUÇÃO

Myrtaceae Juss. apresenta distribuição pantropical, com aproximadamente 130 gêneros e 6.000 espécies com centros de diversidade na América tropical, Austrália e sudeste da Ásia (Wilson *et al*., 2001; Govaerts *et al.*, 2011; Christenhusz & Byng, 2016). As flores de Myrtaceae são uni- ou bissexuadas, diclamídeas com cálice imbricado e corola frequentemente caduca, actinomorfas, dialipétalas, tetrâmeras ou pentâmeras, com pétalas reduzidas ou ausentes, polistêmones, e o ovário é geralmente ínfero com fusão no hipanto em diferentes graus (Stevens, 2001; Wilson *et. al.*, 2005; Wilson, 2011; Lourenço & Barbosa, 2012).

As espécies de Myrtaceae ocorrentes no Brasil estão subordinadas à tribo Myrteae DC. (Souza *et al.*, 2007), representada por 51 gêneros e aproximadamente 2.500 espécies, distribuídas em diversos biomas como Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal (Sobral *et al.*, 2015). A tribo diferencia-se das demais 14 tribos da subfamília Myrtoideae (Wilson *et al.*, 2005) pela presença de frutos carnosos indeiscentes, sistema vascular transeptal e tricomas uni- ou multicelulares (Schmid, 1972; Wilson *et al.*, 2001). Espécies dessa tribo habitam diversos biomas como Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal (Sobral *et al.*, 2015). Diversas análises filogenéticas foram conduzidas para o entendimento das relações filogenéticas da tribo Myrteae (*e.g.*, Vasconcelos *et al*., 2007), estudos anatômicos e ontogenéticos têm sido pouco explorados.

No Brasil, o gênero Myrciaria O. Berg, membro do grupo *Plinia* (Lucas et al., 2007), está representado por cerca de 30 espécies (Romagnolo & Souza, 2004) caracterizadas por apresentar hipanto elevado, e botões e profilos conatos. Entre os escassos estudos relacionado à anatomia floral no gênero, destacam-se os realizados no Laboratório de Anatomia Reprodutiva do Museu Nacional/UFRJ, especialmente em *Myrciaria floribunda* (H. West ex Willd.) O. Berg. Nestes, foi

observado que as cavidades secretoras do hipanto têm origem na protoderme e no meristema fundamental, diferindo das demais espécies da tribo (Pimentel, 2013). Além disso, a espécie apresenta ovário semi-ínfero, com dois óvulos por lóculo; os feixes vasculares penetram o septo ovariano pela porção basal e dirigem-se de forma ascendente aos óvulos e a micrópila é formada por ambos os tegumentos (Pimentel, 2013).

Cássero (2018) classificou para *Myrciaria floribunda* o desenvolvimento dos óvulos como típico e atípico. Óvulos com desenvolvimento típico são caracterizados por apresentar células nucelares com citoplasma denso e vacuoma desenvolvido, e saco embrionário fértil. Óvulos com desenvolvimento atípico, por sua vez, caracterizam-se por apresentar alterações nas células que compõem o saco embrionário, como: aumento do volume celular, formação de pequenos vacúolos, perda da polarização e da densidade citoplasmática e hipertrofia nuclear (Cássero 2018); ou alterações no nucelo, como: proliferação de células nucelares em direção ao saco embrionário; ou a presença de ovuloides com células nucelares com grandes vacúolos (Spala 2013). Em alguns óvulos os sacos embrionários podem não se desenvolver, ou se desenvolver, mas apresentarem restos celulares (Cássero 2018). De acordo com Cássero (2018) e Spala (2013), o desenvolvimento atípico resulta em óvulos estéreis e, consequentemente, na baixa relação semente/fruto.

Alguns grãos de pólen em *M. floribunda* possuem formato irregular, com retração protoplasmática e perda de densidade citoplasmática; resultando no colapso destes (Cássero 2018). Cássero 2018 associa a ocorrência das variações no desenvolvimento dos óvulos e dos grãos de pólen ao ecossistema de restinga. Florestas ombrófilas densas e restingas diferem pela elevada temperatura e altas taxas de precipitação sem períodos de déficit hídrico nas florestas ombrófilas densas (Veloso et al., 1991), em contraste com o solo arenoso com altos níveis de salinidade e baixa disponibilidade hídrica das restingas (Araujo, 2000). As diferenças na

fitofisionomia entre os ecossistemas, somadas à associação das variações no desenvolvimento de óvulos e grãos de pólen em *M. floribunda* ao ecossistema de restinga, revelam a necessidade de estudos anatômicos em outras espécies de *Myrciaria* em florestas ombrófilas densas a fim de verificar se há a ocorrência destas variações em outras espécies do gênero, bem como avaliar a relação destas variações aos diferentes ecossistemas.

Myrciaria glazioviana (Kiaersk.) G.M. Barroso ex Sobral, popularmente conhecida como jabuticaba-amarela ou cabeludinha, apresenta hábito arbustivo a arbóreo atingindo até 3 metros de altura (Sobral 2006). Nativa do Rio de Janeiro e Minas Gerais, a espécie é cultivada da Bahia ao Rio Grande do Sul devido aos seus frutos comestíveis, além de ser utilizada na recuperação de áreas degradadas (Instituto Brasileiro de Floresta). O florescimento da espécie ocorre de abril a junho, sua frutificação ocorre de outubro a dezembro, embora eventualmente sua floração não resulte em fruto (Ide *et al.*, 2002; Caldas *et al*. 2020), o que pode estar associada à presença de óvulos e/ou grãos de pólen estéreis e sugere a possibilidade de ocorrência em *M. glazioviana* das variações descritas anteriormente por Cássero (2018) e Spala (2013) em *M. floribunda*.

Neste contexto, o presente trabalho objetivou, através da anatomia floral e de análises histoquímicas em *Myrciaria glazoviana* (Kiaersk.) G.M. Barroso ex Sobral ocorrente em floresta ombrófila densa, descrever a anatomia do eixo reprodutivo; investigar a ocorrência e origem das estruturas secretoras; investigar a ocorrência de óvulos com desenvolvimento atípico, com alterações no saco embrionário ou no nucelo; identificar a ocorrência de alterações nos grãos de pólen e comparar os dados obtidos àqueles descritos para *M. floribunda* ocorrente em ambiente de restinga, a fim de auxiliar na compreensão de possíveis estratégias reprodutivas que representam mecanismos de adaptação das espécies de *Myrciaria* a diferentes ambientes.

2-METODOLOGIA

O material utilizado foi proveniente de indivíduos oriundos de população natural do Parque Natural Municipal do Curió e população cultivada no Horto da UFRRJ. O processamento seguiu as seguintes etapas: as amostras foram fixadas em solução de formaldeído 4% + glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 0,05 M, pH 7,2 (Gahan, 1984), submetidas à baixa pressão, desidratadas em série etílica, emblocadas em Historesin® (Leica) e seccionadas com navalha de vidro em micrótomo rotativo Leica, modelo RM2255. Secções seriadas de 3µm de espessura foram coradas com Azul de Toluidina O 0,05% (Feder & O'Brien, 1968). As observações, fotografias e respectivas mensurações foram realizadas em microscópio ótico Olympus BX-41 com sistema de captura composto por câmera Imaging source e software Image-Pro Insight. As imagens foram editadas no software Adobe® Photoshop® 7.0 e as pranchas montadas utilizando o Corel DRAW® 12.

Para identificar as diferentes classes de compostos químicos presentes nas células, foram utilizadas secções de material recém-coletado e/ou estocados em álcool 70%, as quais foram tratadas com Sudan IV (Johansen, 1940) para lipídios em geral, cloreto férrico 10% (Johansen, 1940) para detectar compostos fenólicos, Vermelho de Rutênio 0,02% para substâncias pécticas (Kraus & Arduin, 1997), Xylidine Ponceau (Amaral et al. 2001) para proteínas; Lugol para amido (Johansen, 1940), Ácido periódico/Reagente de Schiff (PAS) para polissacarídeos neutros (Amaral *et al.*, 2001) e floroglucinol para lignina (Sass, 1951). Foram aplicados tratamentos controle para os testes histoquímicos de acordo com a indicação dos respectivos autores acima citados.

Para observação de calose, o material foi corado com Azul de Anilina (0,1%) em K_2HPO_4, 0,15 M (Martin, 1959), mantido sob refrigeração por cerca de duas horas e observado sob luz UV, em microscópio de fluorescência Olympus BX-51.com sistema de captura composto por câmera Qcolor 5 e software Image-Pro Express.

O material testemunho foi depositado no Herbário do Museu Nacional (R) (*N. Berg 1 e N. Berg 2*) (Tabela 1).

Devido às contradições que envolvem a definição de hipanto de um modo geral, e mais especificamente em Myrtaceae, optamos por utilizar, para as descrições, a interpretação de Dahlgren & Thorne (1984) e Simpson (2010).

Tabela 1. Tombamento

Tombado por	accession	Barcode	barcode extra	Family	Genus	sp1
Nathane Berg Cardim	234453	R010052968	R010052970; R010052969	Myrtaceae	*Myrciaria*	*Myrciaria glazioviana*
Nathane Berg Cardim	234454	R010052908	R010052999; R010053000	Myrtaceae	*Myrciaria*	*Myrciaria glazioviana*

3-RESULTADOS

3.1-MORFOLOGIA EXTERNA

Os indivíduos possuem hábito arbustivo a arbóreo (Fig. 1A). As inflorescências são racemosas glomerulares, de origem axilar e apresentam de 5 a 7 botões florais (Fig. 1B). Os botões florais são protegidos por ferofilos (Fig. 1C) e profilos (Fig. 1C). Os ferofilos são de coloração esverdeada, com muitos tricomas. Os profilos em pré-antese são esverdeados, apresentando coloração escura após a queda do perianto. As flores são hermafroditas (Fig. 1D). As sépalas são verdes e as pétalas são brancas. Durante a antese cálice e corola não se abrem totalmente e são caducos após a antese. O hipanto se apresenta como um prolongamento oriundo do receptáculo, no qual estão inseridas sépalas e pétalas. Os estames são numerosos, longos (Fig. 1D) de coloração branca e se desprendem no final da antese. O gineceu apresenta estilete longo, inserido na região central do ápice do receptáculo e ovário ínfero.

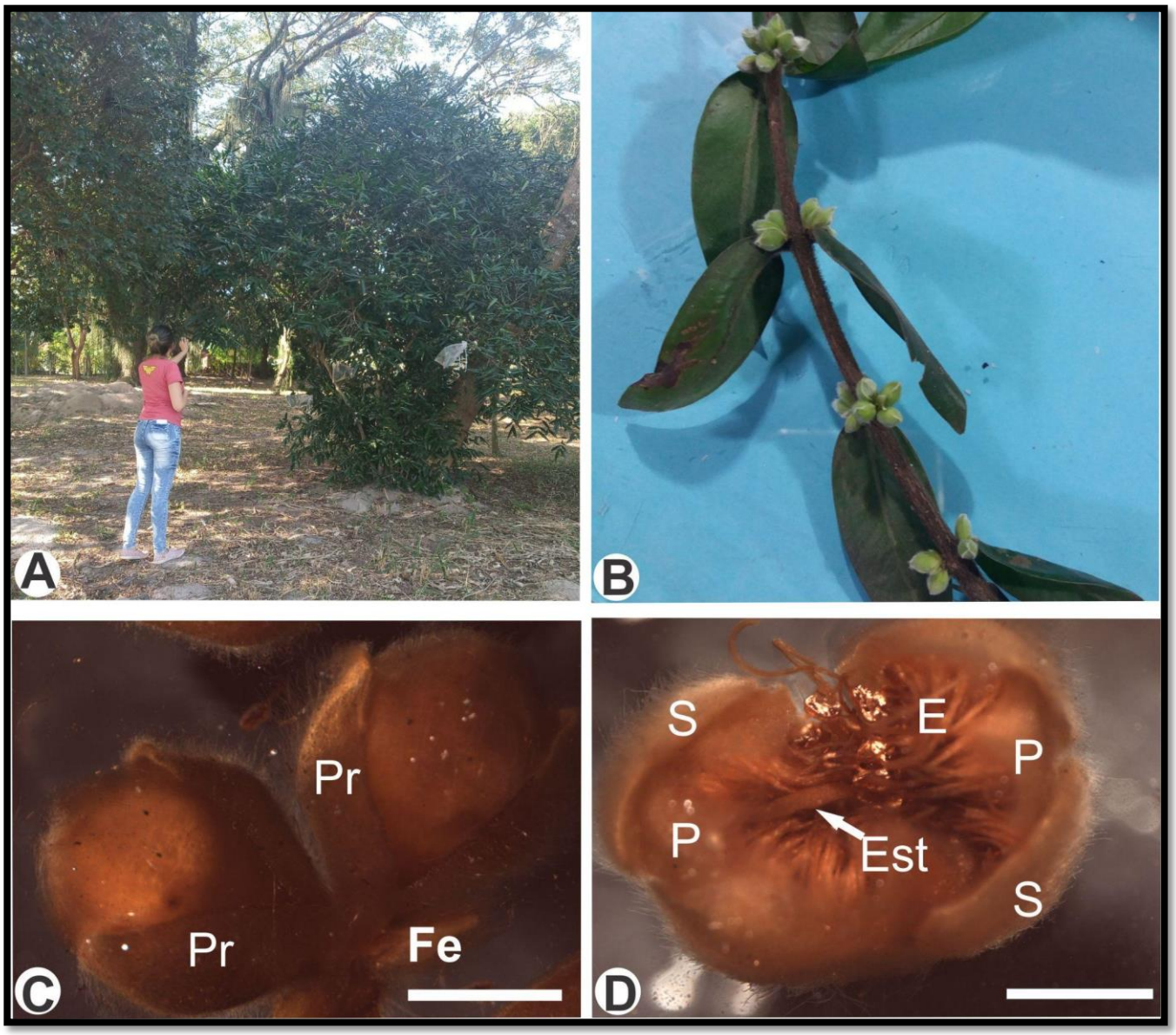

Figura 1 *Myrciaria glazioviana*: A. Individuo em seu hábito, no Jardim Botânico da UFRRJ; B. Ramo com inflorescência glomerular axilar; C. Botões em microscópio estereoscópio D. Flor em pré-antese em microscópio estereoscópio. Abreviaturas: E= estames; Est.= estilete; Fe= ferofilo; P= pétala, Pr= profilo e S= sépala. Barras: C = 3mm; D = 1mm

3.2-ANATOMIA

FEROFILO E PROFILO

Ferofilos e profilos estão inseridos, respectivamente, na base da inflorescência e do receptáculo, ambos são longos e delgados (Fig. 2A), com o profilo cobrindo todo o botão floral nos estádios iniciais de desenvolvimento (Fig. 1C). Ferofilos e profilos apresentam epiderme com tricomas tectores (Figs, 2A-D), células fundamentais vacuoladas, de formato retangular, pequenas em relação às do mesofilo (Figs 2C-D), com parede celular primária delgada de natureza pectocelulósica. O mesofilo apresenta de 10 a 15 estratos de células (Fig. 2A) de formato irregular na base, e dois a três estratos de célula no ápice, neste tecido podem ser encontradas cavidades secretoras (Figs. 2A, D-E) e feixes vasculares (Figs. 2A-B, D-E). Profilos e ferofilos são hipoestomáticos (Fig. 2C). Nos estratos subepidérmicos, nestes órgãos, apresentam idioblastos de oxalato de cálcio do tipo drusas (Fig. 2E).

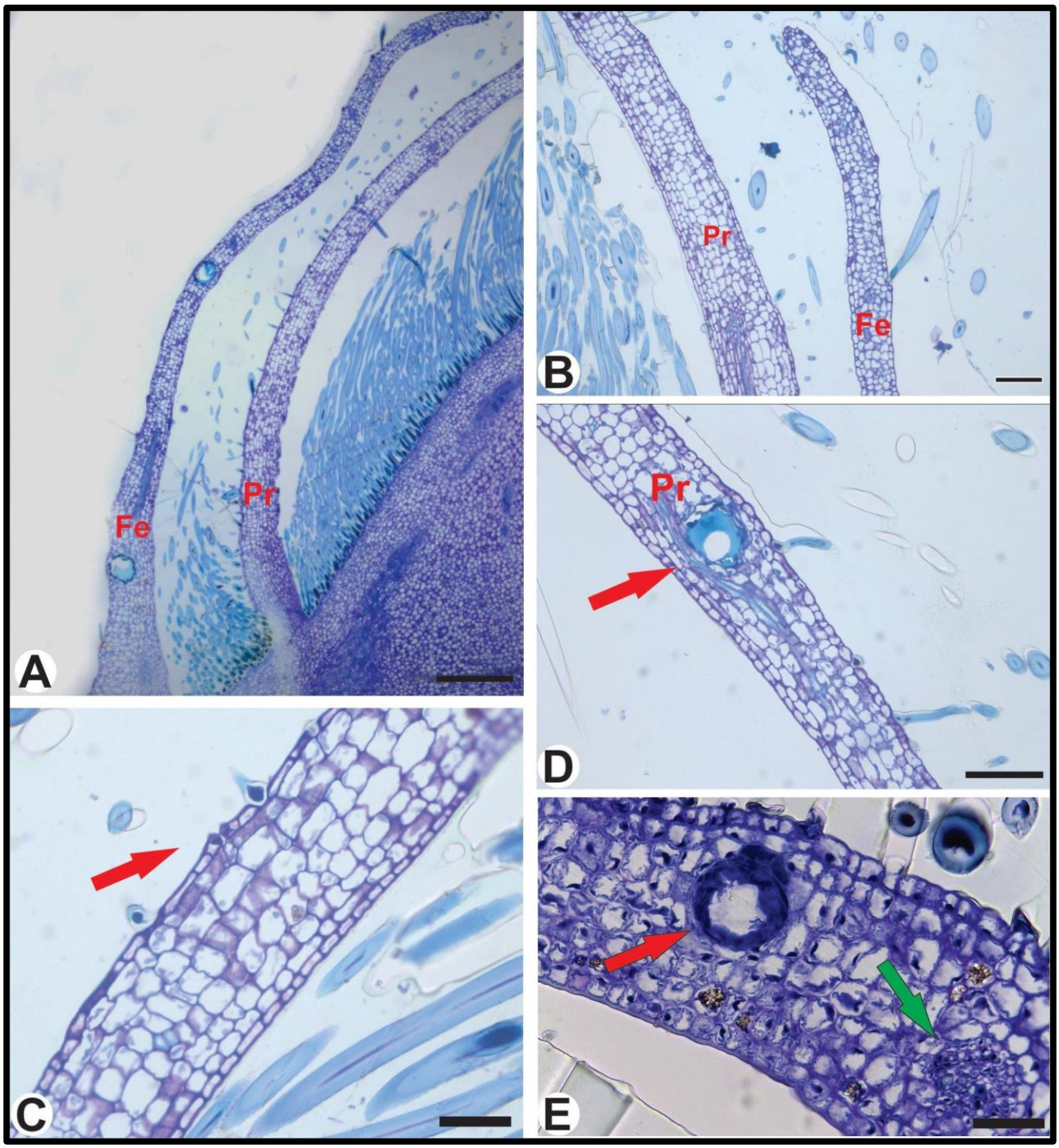

Figura 2 Profilos e Ferofilos de *M. glazioviana*: Secções longitudinais (A-D) e transversal (E) A-Base dos profilos e ferofilos; B- Terço mediano do profilo e ápice do ferofilo com tricomas; C- Profilo com estômatos (seta vermelha); D- Profilo em com cavidade secretora (seta vermelha); E- Ferofilo com cavidade secretora (seta vermelha) e tecido vascular (seta verde). Abreviações: Fe-ferofilo e Pr-Profilo. Barras: A = 250µm; B e D =100µm; C e E = 50µm

HIPANTO

O hipanto é um prolongamento do receptáculo, no qual as sépalas, as pétalas e os filetes estão inseridos (Figs. 3A-B). A epiderme é unisseriada, composta de pequenas células vacuoladas na maturidade e de formato irregular (Fig. 3C) e numerosos tricomas na face abaxial (Figs. 3A-E). O mesofilo é constituído de células irregulares de diferentes tamanhos, arranjadas em aproximadamente 25 estratos celulares (Fig. 3C) apresentando alguns idioblastos drusíferos e vascularizado por quatro feixes condutores principais (Fig. 3E).

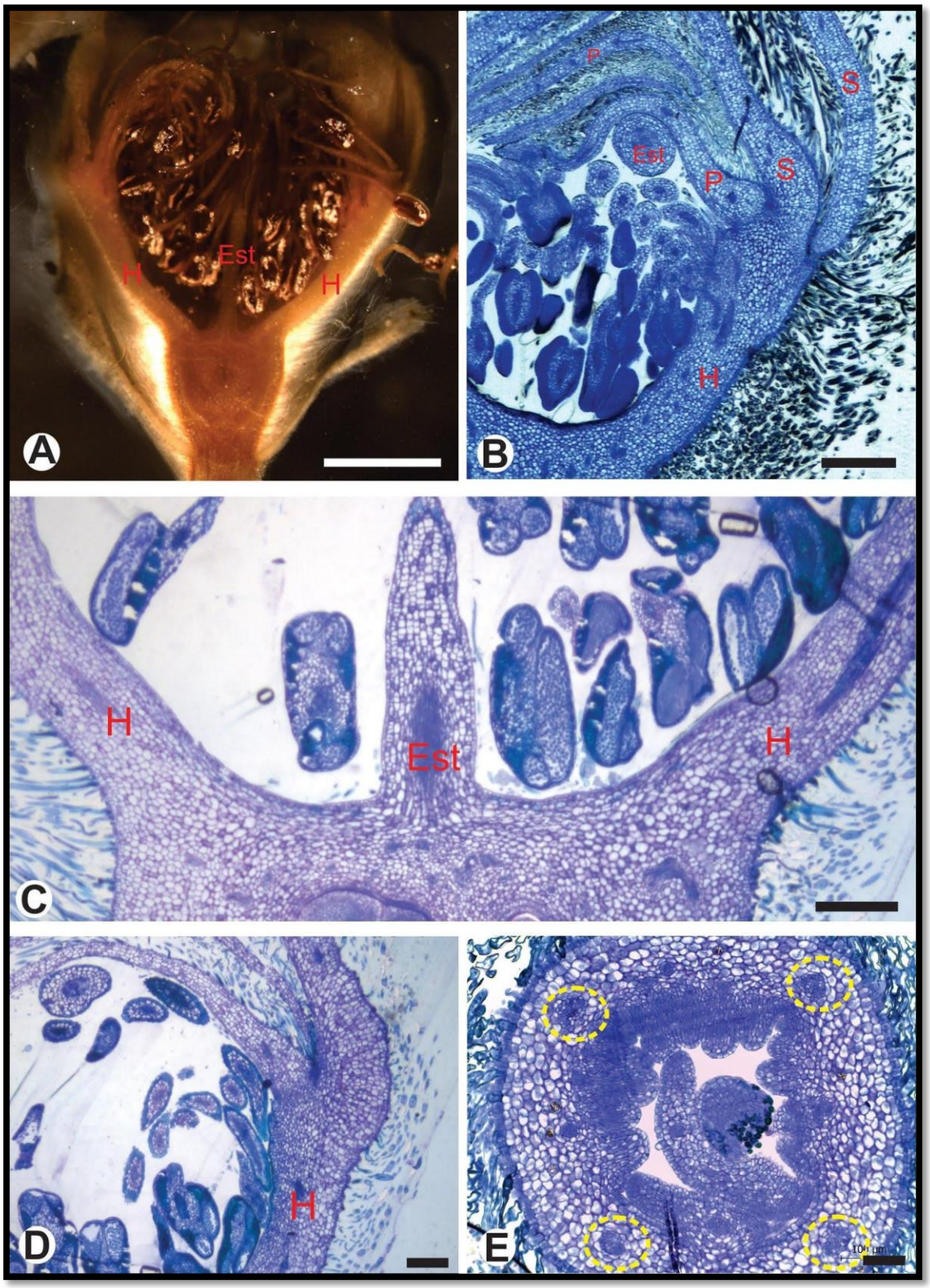

Figura 3 Hipanto de *M. glazioviana*: Secção longitudinal (A-D) e transversal (E) A- Estereomicrografia do botão; B- Botão mostrando sépala, pétala, hipanto e estilete; C- Região de inserção do hipanto; D- Hipanto com a região de inserção das pétalas, sépalas e estames; E- Hipanto com detalhe em amarelo dos feixes vasculares. Abreviações: Est- estilete, H- hipanto, P- pétala e S- sépala. Barras:A = 2mm; B e E =100µm; C e D = 250µm

SÉPALA E PÉTALA

As sépalas e pétalas estão inseridas no ápice do hipanto, com sépalas dispostas externamente às pétalas (Figs. 4A-B). As sépalas apresentam epiderme com células fundamentais pequenas, justapostas, de formato retangular ou papiloso, e parede de natureza pectocelulósica (Figs. 4C-D), nelas, são observados estômatos na face abaxial e tricomas tectores em ambas as faces (Fig. 4A-D). O mesofilo das sépalas apresenta cerca de 10 estratos de células parenquimáticas na base (Figs 4B e D) e um ou dois estratos no ápice (Fig. 4C), cavidades secretoras (Fig. 4C) e vascularização por feixes colaterais.

As pétalas apresentam células fundamentais pequenas de formato retangular ou papiloso (Fig. 4E), com parede pectocelolósica, estômatos na face abaxial (Fig. 4E) e tricomas tectores em ambas as faces do órgão (Figs. 4A, B e D). O mesofilo das pétalas é constituído por aproximadamente seis estratos de células parenquimáticas na base (Figs. 4A-B), que vão reduzindo, em número, até um estrato no ápice (Fig. 4D) e é vascularizada por feixes colaterais (Fig. 4F).

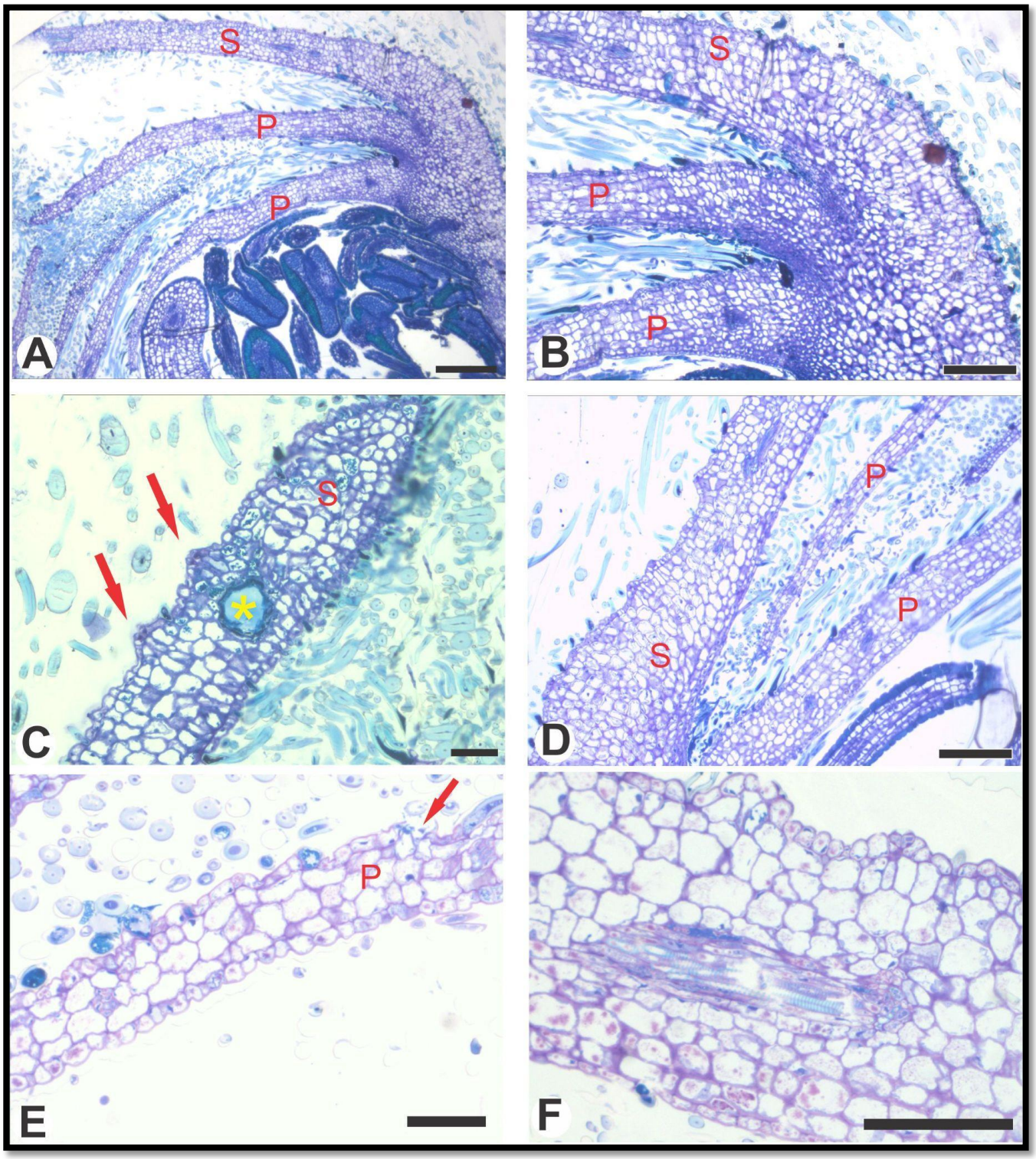

Figura 4. Sépalas e pétalas de *M. glazioviana*: Secções longitudinais (A-D, F) e transversal (E). A-B-Terço basal de sépala e pétalas; C-Ápice da sépala com estômatos na face abaxial (setas) e cavidade secretora com lúmen contendo secreção (asterisco); D- Base da sépala e ápice da pétala evidenciando tricomas tectores; E- Terço médio da pétala com estômatos (seta); F- Sépala com vascularização colateral. Abreviações: P- pétalas e S- sépalas. Barras: A = 200µm; B, D e F = 100µm; C e E = 50µm

RECEPTÁCULO

O receptáculo, em secção longitudinal, possui forma de funil (Fig. 5A). A epiderme é constituída por células fundamentais pequenas de paredes pectocelulósicas, citoplasma denso e núcleo proeminente ocupando posição central (Fig. 5C). Tricomas tectores unicelulares com a base arredondada e ápice filiforme encontram-se distribuídos de forma adensada (Fig. 5B). Na região parenquimática do receptáculo as células possuem vacúolo bem desenvolvido e maiores em relação às que compõem o estrato subepidérmico. À medida que se aproximam do ovário estas células são menores, com citoplasma denso. Na região central do receptáculo está inserido o ovário. Ao redor do ovário são observados quatro feixes vasculares de maior calibre (Fig 5C). Na região do ovário, notam-se feixes vasculares que saem do receptáculo, penetram pelo ápice do ovário e atravessam o septo ovariano até o ponto de inserção dos óvulos (Fig. 5A).

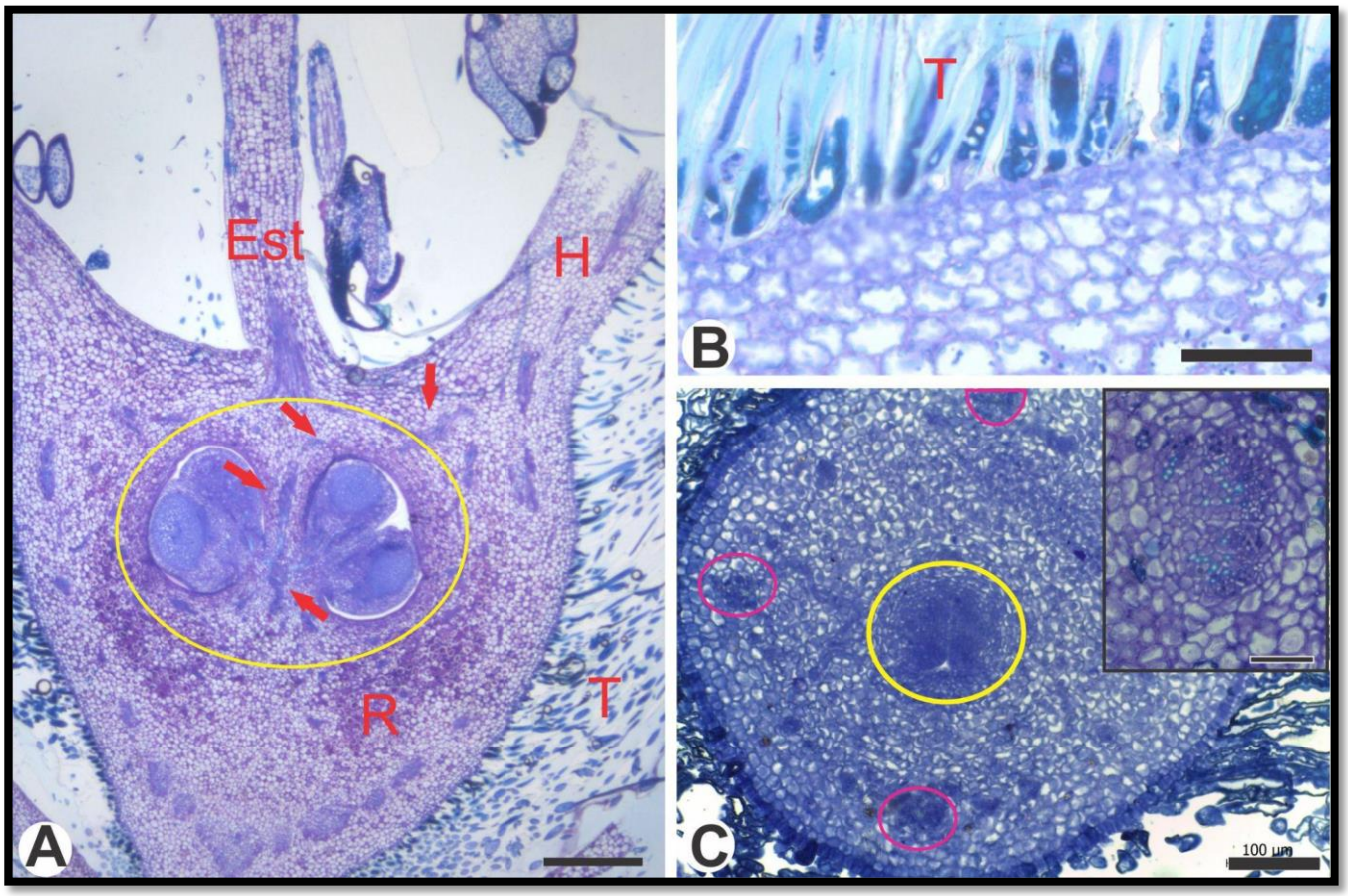

Figura 5. Receptáculo de *M. glazioviana*: Secção longitudinal (A-B) e transversal (C) ; A.Botão em pré-antese com ovário (círculo amarelo) e feixes vasculares (setas); B. Epiderme do receptáculo com presença de tricomas; C. Ápice do ovário (círculo amarelo) e na periferia do receptáculo há feixes de maior calibre (círculo rosa) e detalhe de um dos feixes. Barras: A = 250µm; B e C = 50µm. Abreviaturas: Est.- estilete, H- hipanto, R- receptáculo e T- tricomas

ANDROCEU

Desenvolvimento do androceu

Nas anteras no início do desenvolvimento destacam-se três a cinco camadas celulares em secção transversal, muito semelhantes em aparência, com células retangulares de citoplasma denso, núcleo evidente e pouco vacuoladas. Essas três camadas contornam um aglomerado de células menores, desorganizadas e com citoplasma denso (Fig. 6A). A protoderme apresenta células com citoplasma denso e núcleo evidente (Fig. 6B). Seguindo o desenvolvimento, observa-se internamente à protoderme, um grupo de células de citoplasma denso na região que dará origem às camadas internas da parede da antera e ao tecido esporogênico. Nestas células a divisão celular ocorre em diferentes planos (Figs. 6B-C). Ainda nesta fase, células parenquimáticas se diferenciam na região do conectivo (Fig. 6C). O tecido esporogênico é formado de células de formato irregular com núcleo bem evidente e citoplasma denso (Figs. 6D-F). A camada parietal primária (Fig. 7A) inicialmente sofre uma primeira divisão periclinal originando dois estratos celulares denominadas como camadas parietais secundárias (Figs. 7B-C), que se dividem periclinalmente formando quatro camadas de células. As mais externas originam o endotécio e a camada média mais externa, as mais internas originam a camada média interna e o tapete (Figs. 7D- E). Ao longo do desenvolvimento, as células da epiderme e das camadas médias distendem-se, podendo ficar imperceptível a presença de diferentes camadas (Fig. 7F). As células do endotécio aumentam de tamanho e os vacúolos acumulam conteúdo fenólico (Figs. 8A-C). As células do tapete sofrem degradação no estádio de micrósporo livre (Figs. 8B-F). Nos estágios mais avançados foi observado o tapete em degradação (Figs. 8E-F), micrósporos com o núcleo bem evidente e retração protoplasmática (Fig. 8E) e grãos de pólen bicelulares (Fig. 8F).

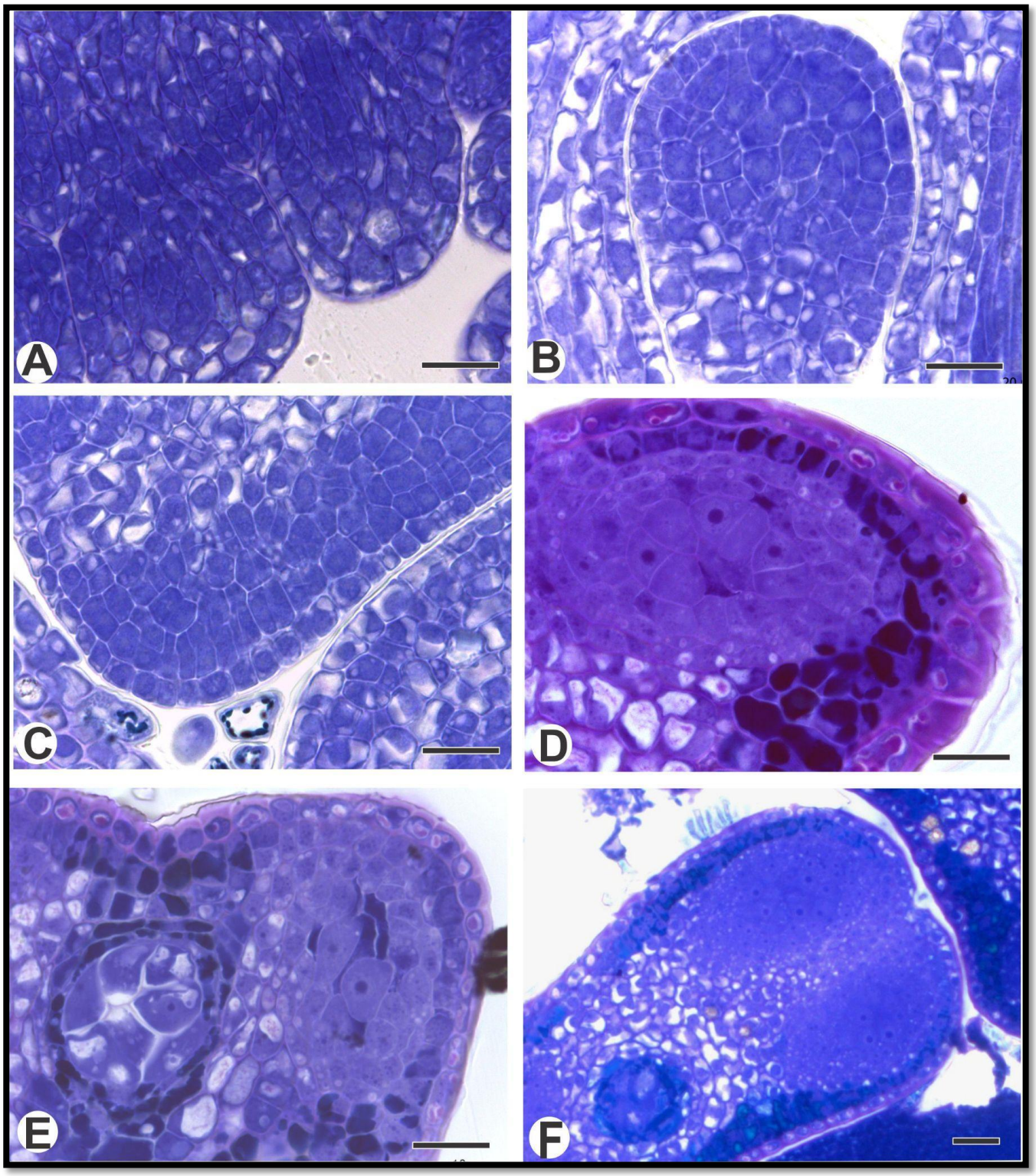

Figura 6 Desenvolvimento da antera de *M. glazioviana* em seções transversais. A. Anteras no início do desenvolvimento; B. Protoderme da antera com as células com núcleo evidente e densas; C. Diferenciação da parede da antera; D-F. Diferenciação entre a parede da antera e tecido esporogênico. Barras: A-C, E, F = 10µm; D = 50µm.

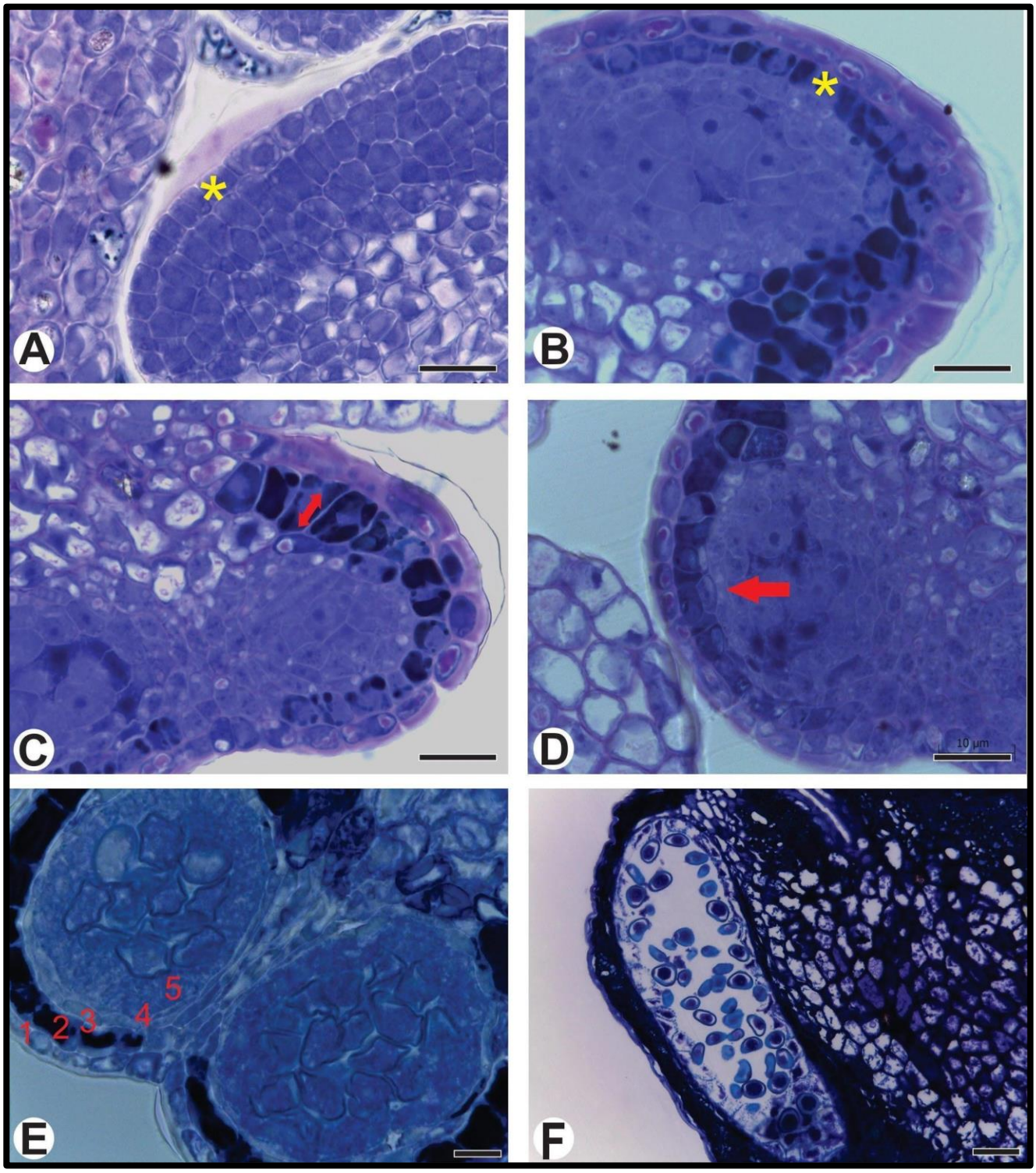

Figura 7. Desenvolvimento da parede da antera. Secções transversais (A-E) e longitudinal (F): A- Protoderme (asterisco); B- Camada parietal primária (asterisco); C- Alongamento celular na camada parietal primária; D- Divisão da célula da camada parietal para a formação das camadas-médias; E- Composição da parede da antera 1. Epiderme, 2. Endotécio, 3. Camada média externa, 4. Camada média interna e 5. Tapete; F- Tapete em estágio avançado de degeneração. Barras: A-D = 10µm; E-F = 25µm.

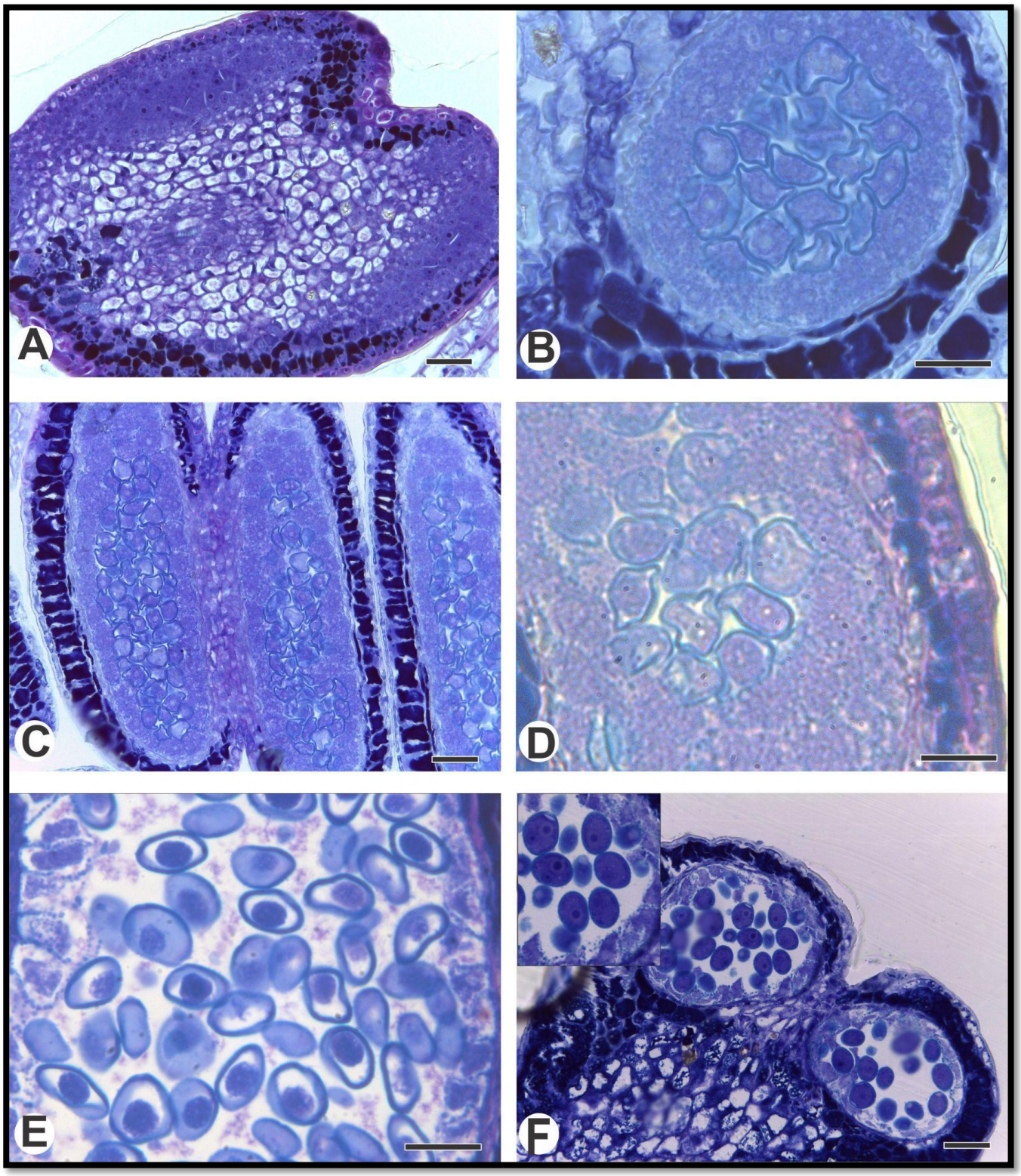

Figura 8 Desenvolvimento do grão de pólen de *M. glazioviana*. Secções longitudinais (A-C, D) e transversais (B, E-F). A- Tecido esporogênico, formado por um aglomerado de células de citoplasma denso; B-D- Degeneração do tapete no estádio de micrósporo livre. E- Micrósporo livre com retração protoplasmática; F- Grãos de pólen bicelulares. Barras: A, C, E = 25µm; B, D = 10µm; F = 50µm.

O androceu maduro

Na maturidade, o androceu é formado por muitos estames (Fig. 9A), circundando o estilete. Os estames estão inseridos ao longo do hipanto até o ponto onde há a inserção das sépalas e pétalas. As anteras são bitecas, tetrasporangiadas (Figs. 9A-B) e com uma cavidade secretora no ápice do conectivo. A parede das anteras, quando totalmente desenvolvida, é constituída por uma epiderme unisseriada, um endotécio com espessamento em “U”, duas camadas médias que circundam as lojas da antera e um tapete secretor. O endotécio é formado por células com paredes lignificadas, ricas em conteúdo fenólico (Fig. 9C). Há idioblasto de drusas de oxalato de cálcio no parênquima da antera e do filete (Fig. 9B-D)

O filete alongado possui uma epiderme com células papilosas com conteúdo fenólico e parede celular de pectocelulósica, as células do parênquima são vacuoladas e de formatos e dimensões variados, maiores próximas à epiderme e menores próxima ao feixe vascular central, rico em floema, mas com xilema inconspícuo (Fig. 9D).

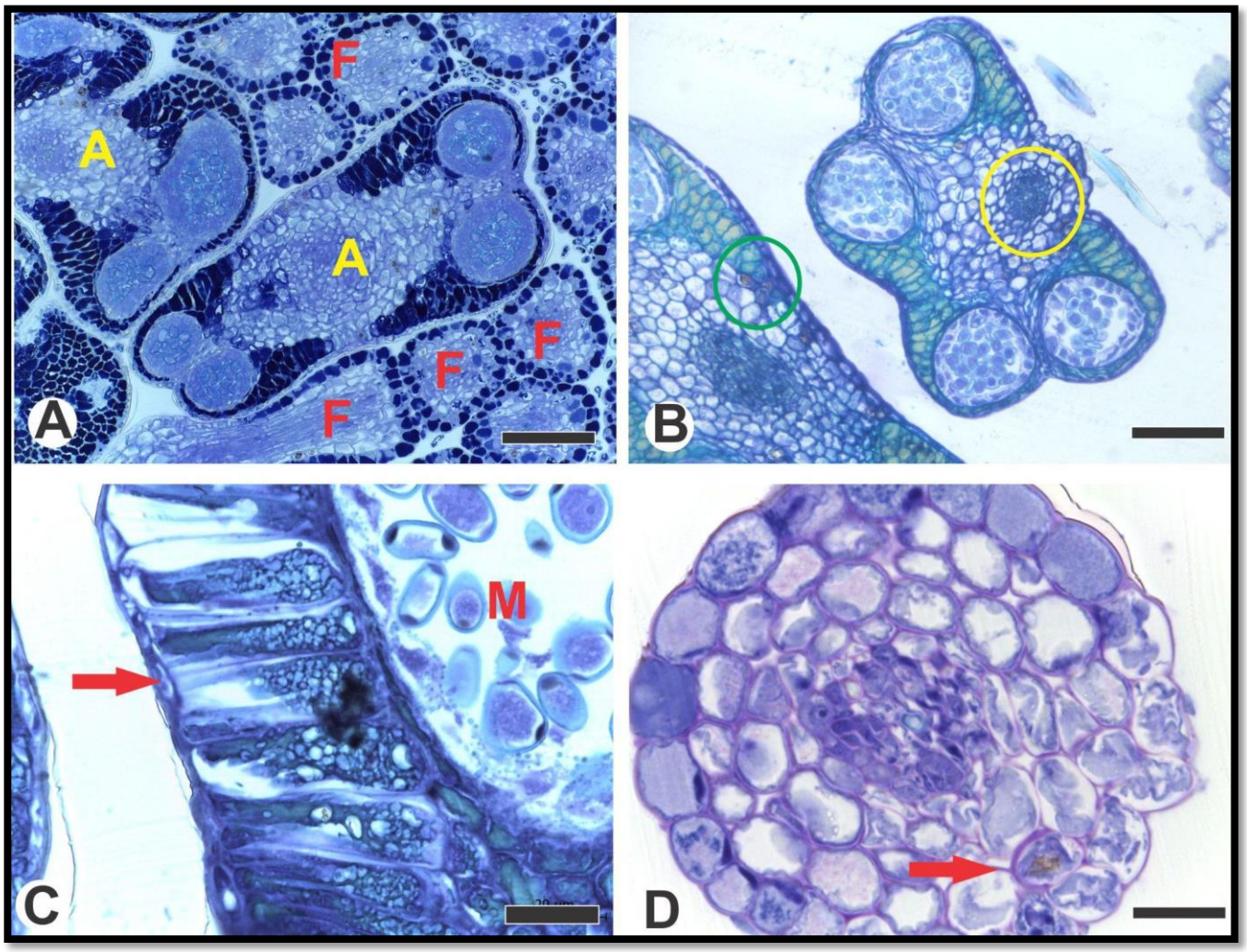

Figura 9 Anatomia do androceu de *M. glazioviana* em secções transversais: A. Antera; B. Antera, círculo amarelo evidenciando a região do conectivo, círculo em verde destaca cristal do tipo drusa; C. Espessamento em "U" do endotécio (seta), loja da antera com micrósporos; D. Filete formado por células epidérmicas papilosas, seta para drusa; Abreviações: A- antera, F- filete e M- micrósporos. Barras: A e B = 50µm; C e D = 10µm.

GINECEU

O gineceu é sincárpico, com ovário ínfero, bilocular e placentação axial (Figs. 10A-B). O ovário possui predominantemente dois óvulos anfitropos por lóculo (Figs. 10A, C-D). A vascularização do ovário é receptacular, onde os feixes oriundos do receptáculo, atravessam o septo ovariano (Figs. 11A-C), seguem em direção ao ponto de inserção dos óvulos na placenta, e dirigem-se para o funículo (Figs. 10 C-D e 11B). Embora o gineceu seja sincárpico, é possível observar, nos estágios iniciais de desenvolvimento do estilete, o ápice livre dos dois carpelos que formam o gineceu (Fig 11D). Nesta fase estes ápices possuem células com vacuoma pouco desenvolvido, com citoplasma denso e núcleos conspícuos. O estilete possui a epiderme com células vacuoladas com citoplasma denso, e formato retangular. O mesofilo é formado por células isodiamétricas, justapostas e vacuoladas, com tecido transmissor ocupando posição central, formado de células frouxas com idioblastos de conteúdo fenólico, e quatro feixes vasculares dispostos à margem do tecido transmissor (Fig. 11C, E). As células que compõem o estigma são papilosas, com citoplasma denso (Fig. 11F).

Desenvolvimento dos óvulos

Inicialmente, os óvulos são compostos de nucelo com células com citoplasma denso e parede celular delgada, de maiores dimensões na epiderme nucelar, e menores nos demais estratos (Fig. 12A). Os tegumentos externo e interno são compostos, respectivamente, por três e duas camadas de células vacuoladas, com núcleos centralizados (Figs. 12B-C). Nos óvulos em pré-antese, foi possível registrar saco embrionário com presença de sinérgides, oosfera, e núcleo polar (Figs. 12 D-F).

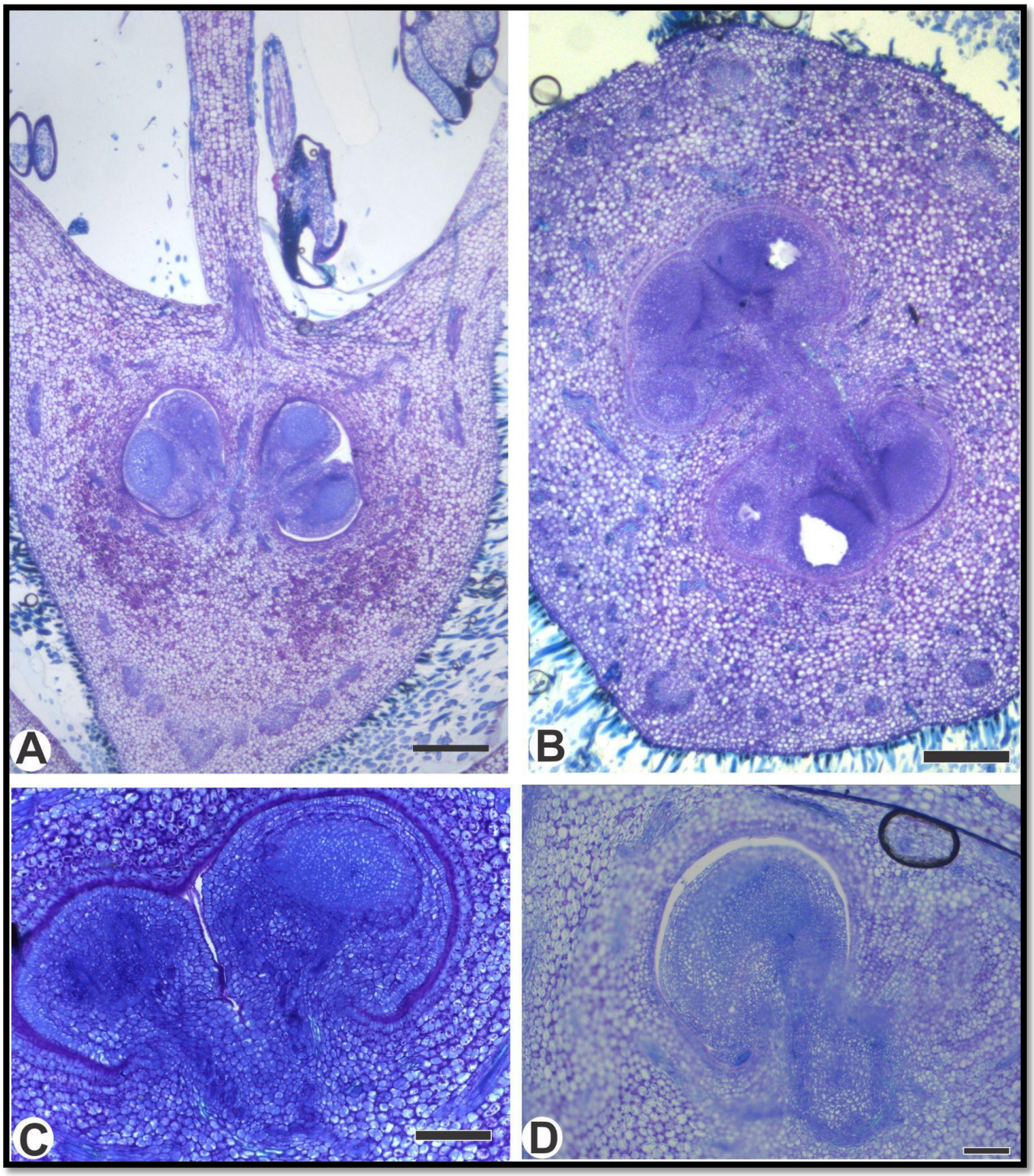

Figura 10 Anatomia do gineceu em secções transversais (B, C) e longitudinais (A, D): A. Inserção do ovário ínfero no receptáculo; B. Ovário com dois lóculos; C. Vascularização do óvulo; D. Óvulo anfitrotopo, com o nucelo sofrendo uma curvatura. Barras: A-B = 250µm; C = 50µm; D = 100µm.

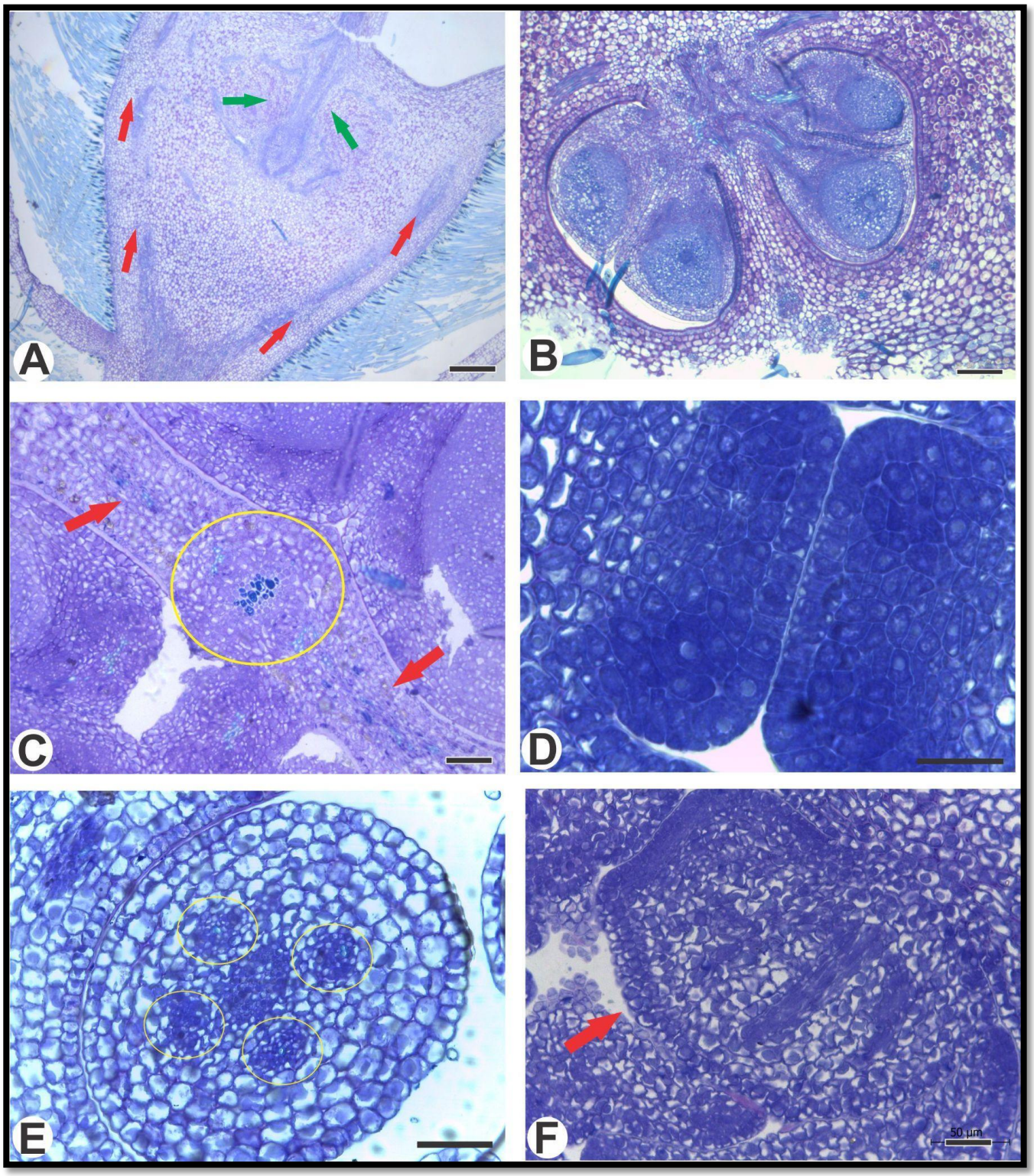

Figura 11 Anatomia do gineceu de *M. glazioviana* em secção longitudinal (A, B e F) e transversal (C, D e E): A. Receptáculo com vascularização em direção ao hipanto marcada por setas vermelhas, vascularização em direção ao ovário marcada com setas verdes; B. Região do ovário com a vascularização dos óvulos; C. Septo ovariano, com destaque em amarelo para o tecido transmissor e feixes condutores atravessando o septo longitudinalmente (setas vermelhas); D. Região distal do estilete jovem mostrando ápice dos carpelos separados; E. Estilete com destaque em amarelo para os feixes vasculares e ao centro o tecido transmissor; F. Estigma em desenvolvimento, evidenciando as papilas. Barras: A = 100m; B-F = 25m.

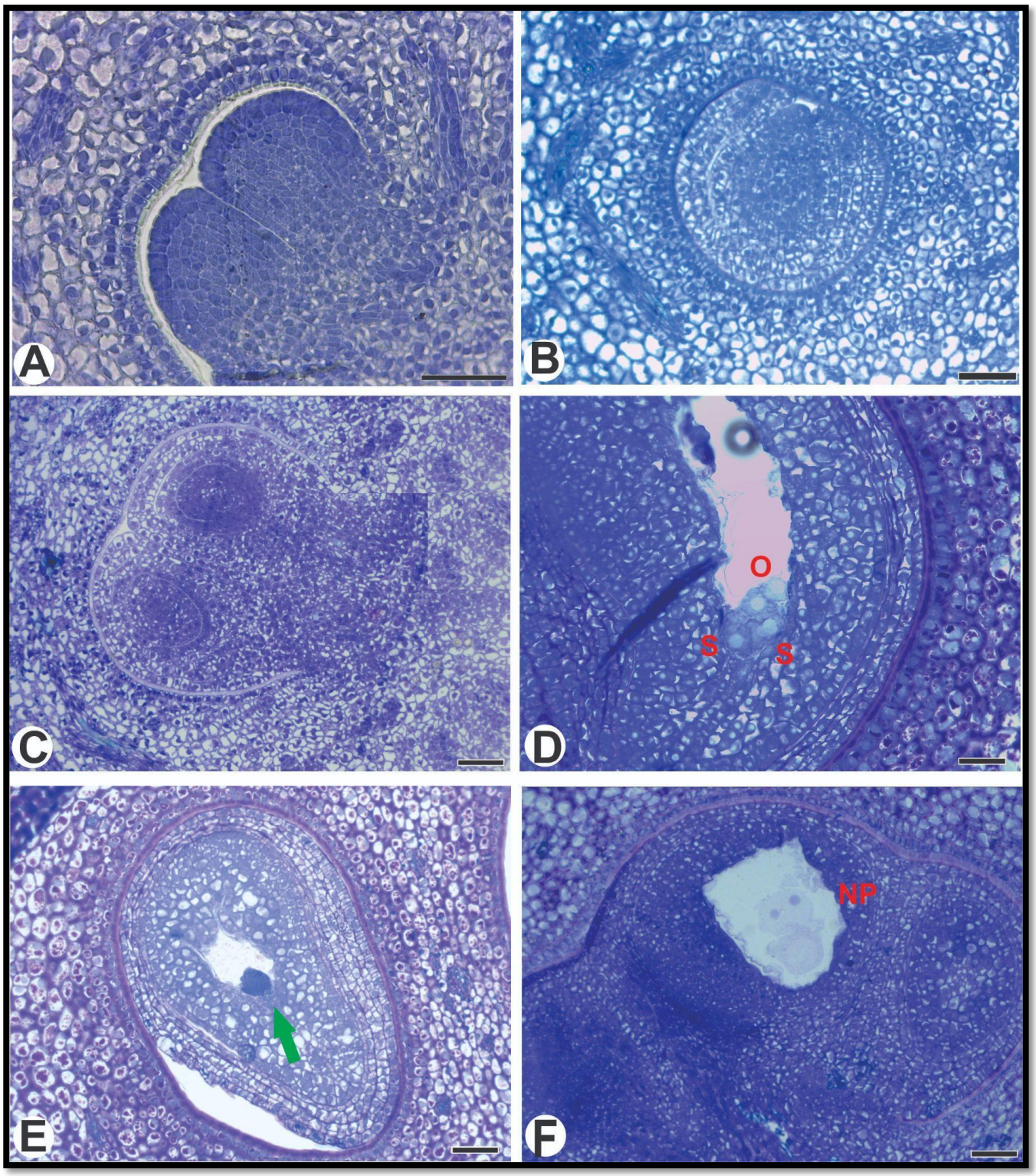

Figura 12 Desenvolvimento dos óvulos em secção longitudinal (A, C-E), transversal (B) e oblíqua (F): A- Primórdio de óvulo; B- Óvulo jovem com os tegumentos em desenvolvimento; C- Óvulo com tegumento todo desenvolvido; D. Saco embrionário com sinérgíides, oosfera e célula média; E-.Óvulo com sinérgide evidente, seta verde em destaque; F- Óvulo com núcleos polares. Barras: A = 50µm; B,C, E e F = 100µm.

Desenvolvimento atípico dos óvulos

Foi observado um desenvolvimento atípico nos óvulos de algumas flores em pré-antese. Em alguns óvulos, as células parenquimáticas dos tegumentos externo e interno colapsam e somente a epiderme externa do tegumento externo mantém sua integridade (Figs. 13A-C). Nestes óvulos as células do nucelo encontram-se colapsadas com paredes celulares espessadas, algumas destas apresentam grandes vacúolos ocupando quase todo volume celular com acúmulo de substâncias (Figs. 13A, D-E). A presença de sacos embrionários não foi observada (Fig. 13F), mas uma massa de células disformes, com tamanho aumentado e aparência vacuolada (Figs. 14A-F). Em outros óvulos, os tegumentos estão destacados (Fig. 15A), e o saco embrionário não apresenta células distinguíveis, sendo formado por restos celulares (Figs. 15B-F).

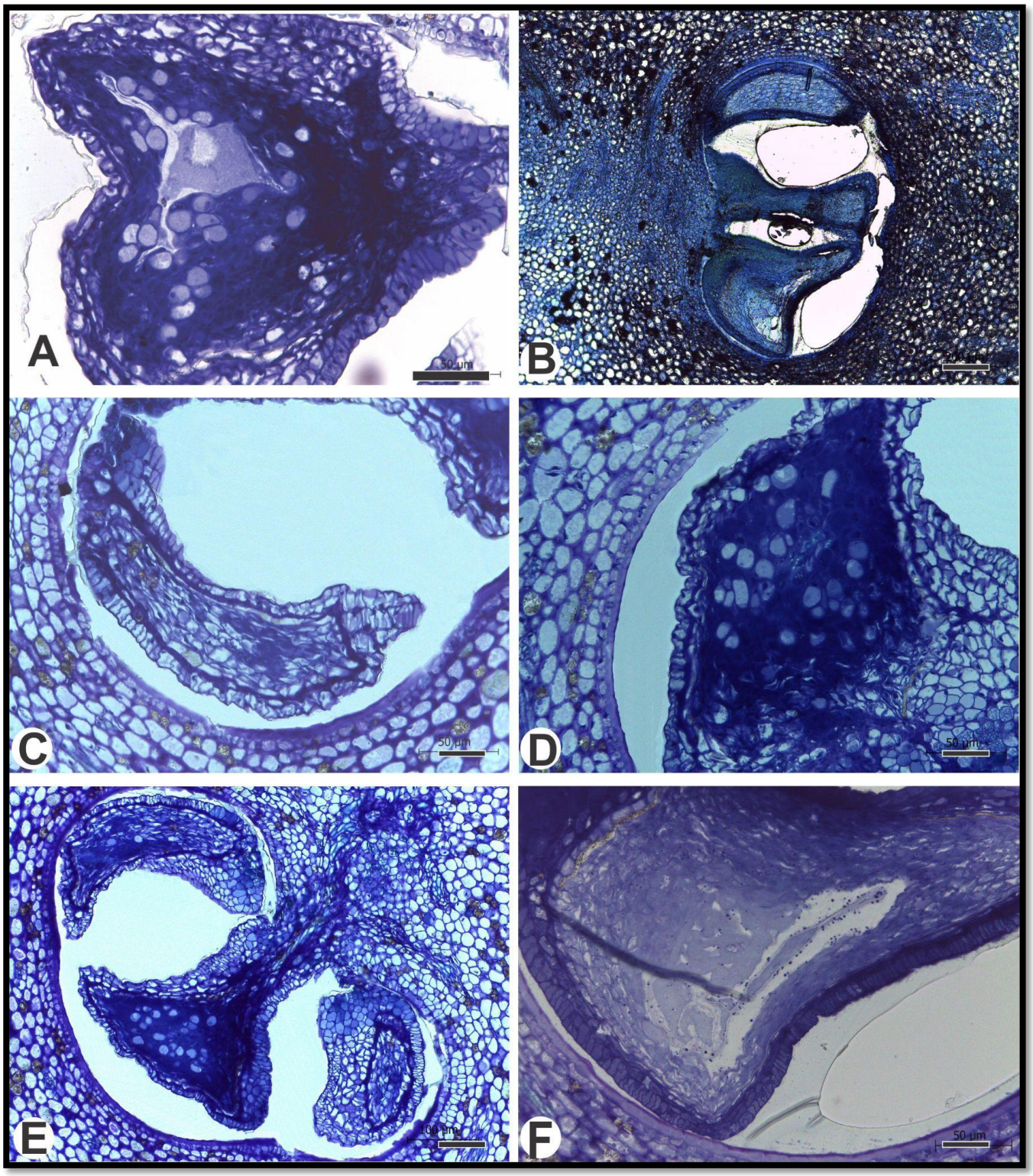

Figura 13 Desenvolvimento atípico de óvulos de flores em pré antese em secção longitudinal do ovário. A. Óvulo disforme, com células nucelares vacuoladas e sinuosas, e tegumento interno estreito; B- Lóculo do ovário com óvulos disformes; C- Óvulo com formato irregular e tegumento interno colapsados; D e E- Óvulos disformes com células do nucelo vacuoladas e as camadas do tegumento interno colapsadas se estreitando; F- Óvulo sem saco embrionário e células do nucelo colapsadas. Barras: A, C-D, F = 25µm, B = 100µm, E = 50µm

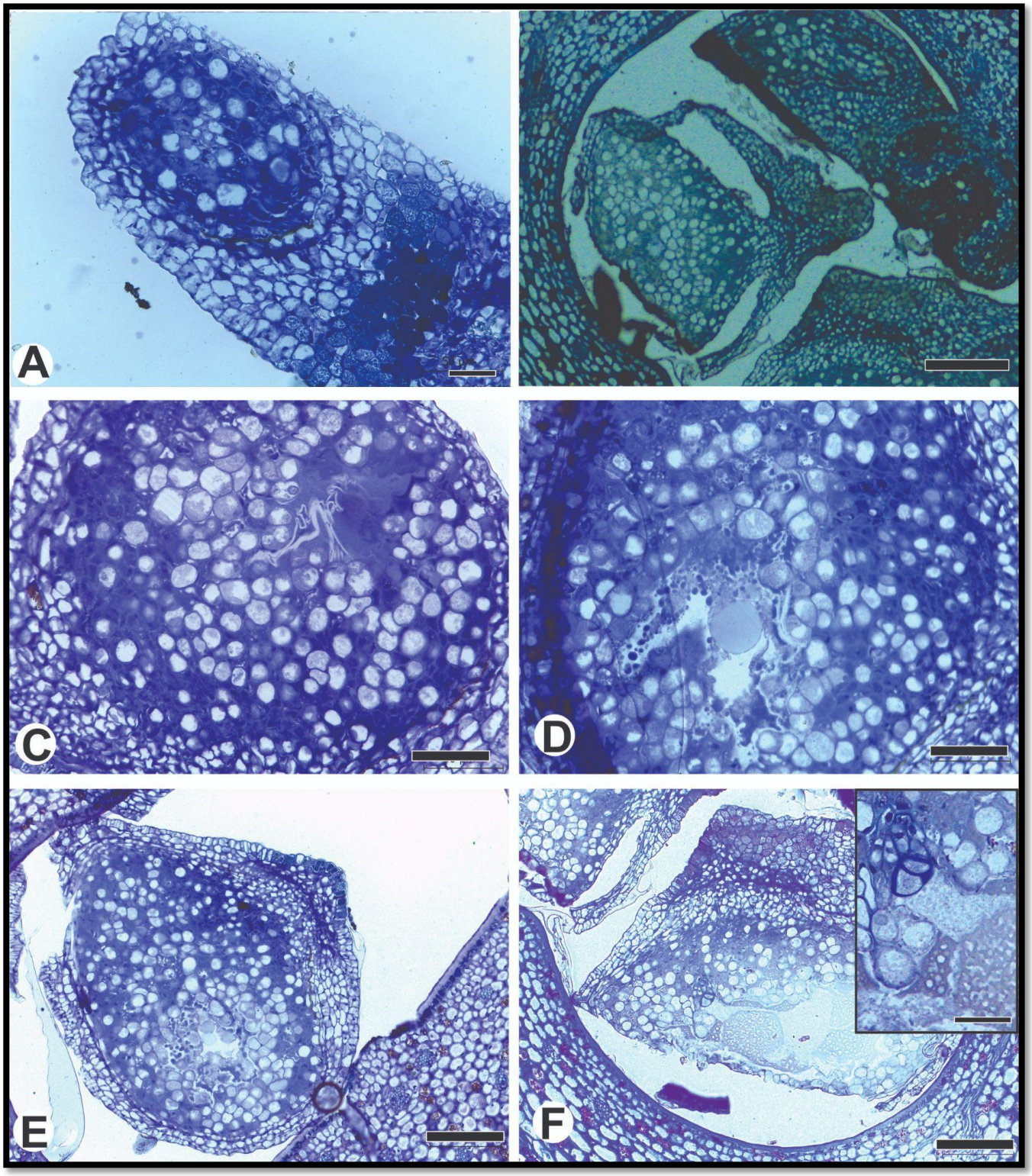

Figura 14 .Desenvolvimento atípico de óvulo de flores em pré antese em secção longitudinal do ovário. A- Óvulos com células do tegumento externo e do nucelo vacuoladas; B- Óvulo disforme, com tegumento separado do nucelo; C-E- Nucelo com grande quantidade de células vacuoladas e saco embrionário com conteúdo; F- Detalhe da região do aparato oosférico. Barras: A, C-D, F = 25µm, B = 100µm, E = 50µm.

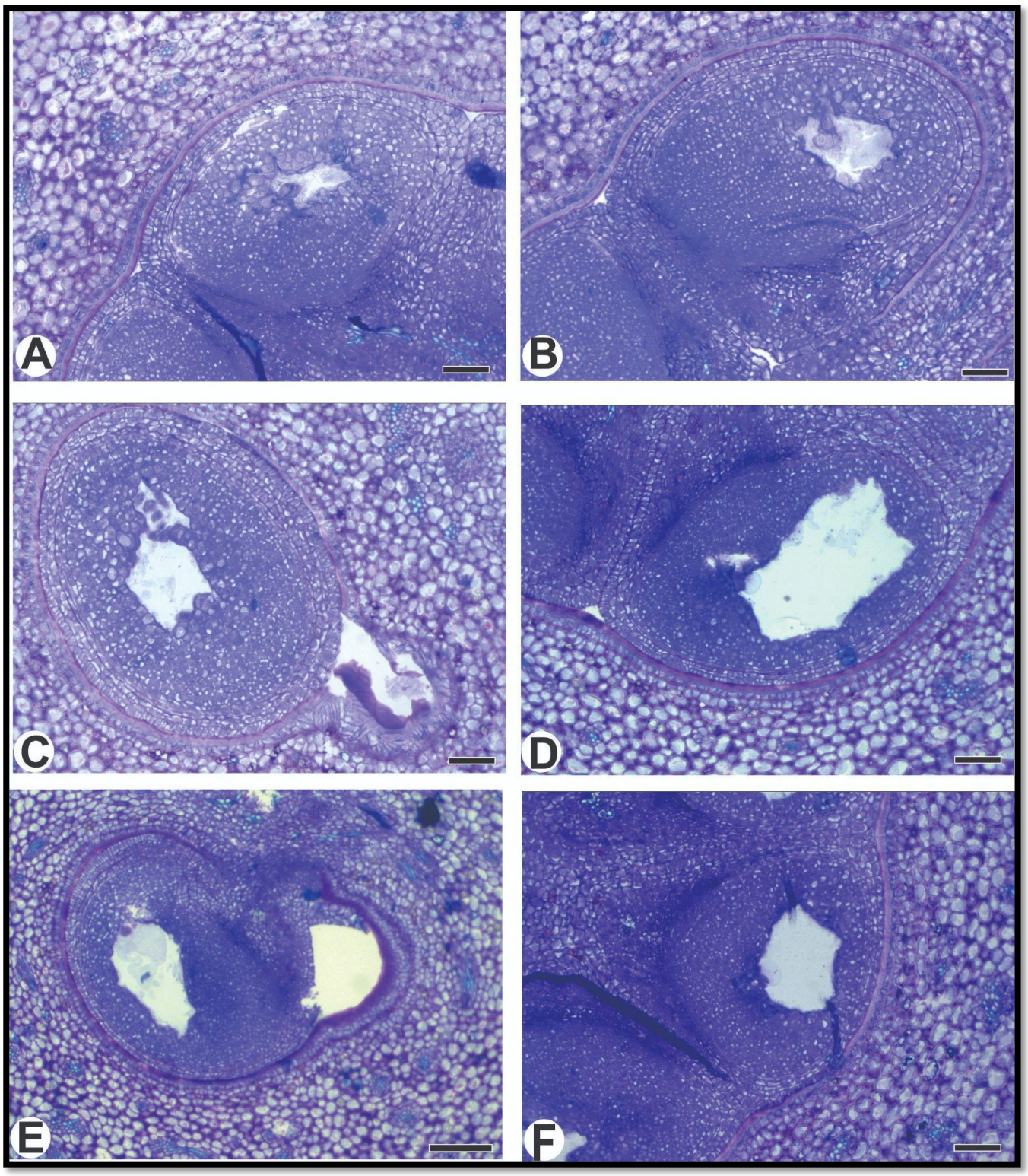

Figura 15 Óvulos com saco embrionário atípico: A- òvulo com área de separação entre o tegumento interno e o nucelo; B-C- Células do nucelo proliferando em direção ao saco embrionário; D-F- òvulos com saco embrionário de volume aumentado; Barras:D e F= 25µm; A-C e E = 50µm

3.3 ESTRUTURAS SECRETORAS

Tricomas

Myrciaria glazioviana apresenta tricomas em grande parte das suas estruturas florais e em diversos estádios de desenvolvimento como: profilos; receptáculo (Figs. 16A-B), no hipanto, junto às anteras (Fig. 16C); no cálice e na corola com maior abundância na face abaxial; embora sejam também encontrados na face adaxial (Fig. 16D).

Os tricomas são do tipo tectores, unicelulares com parede primária espessada (Figs. 16E-F). Tais tricomas são originados através de diferenciação de células protodermérmicas (Fig. 17A), estas células aumentam de volume, tornando-se visivelmente maiores em relação às demais células epidérmicas e o núcleo ocupa a posição basal (Fig. 17B). Já nesta fase, há o acúmulo de conteúdo fenólico (Fig. 17C). Na maturidade (Fig. 17D), a base é mais larga e o protoplasto se estreita em direção ao ápice. (Fig.16E). As análises histoquímicas mostraram que as paredes dos tricomas possuem substâncias pecticas e não são lignificadas (Figs. 18B-C), e a base marca para substâncias lipídicas (Fig. 18E). No protoplasto dos tricomas há polissacarídeos (Figs. 18A-B) e substâncias fenólicas (Figs. 18 D e E).

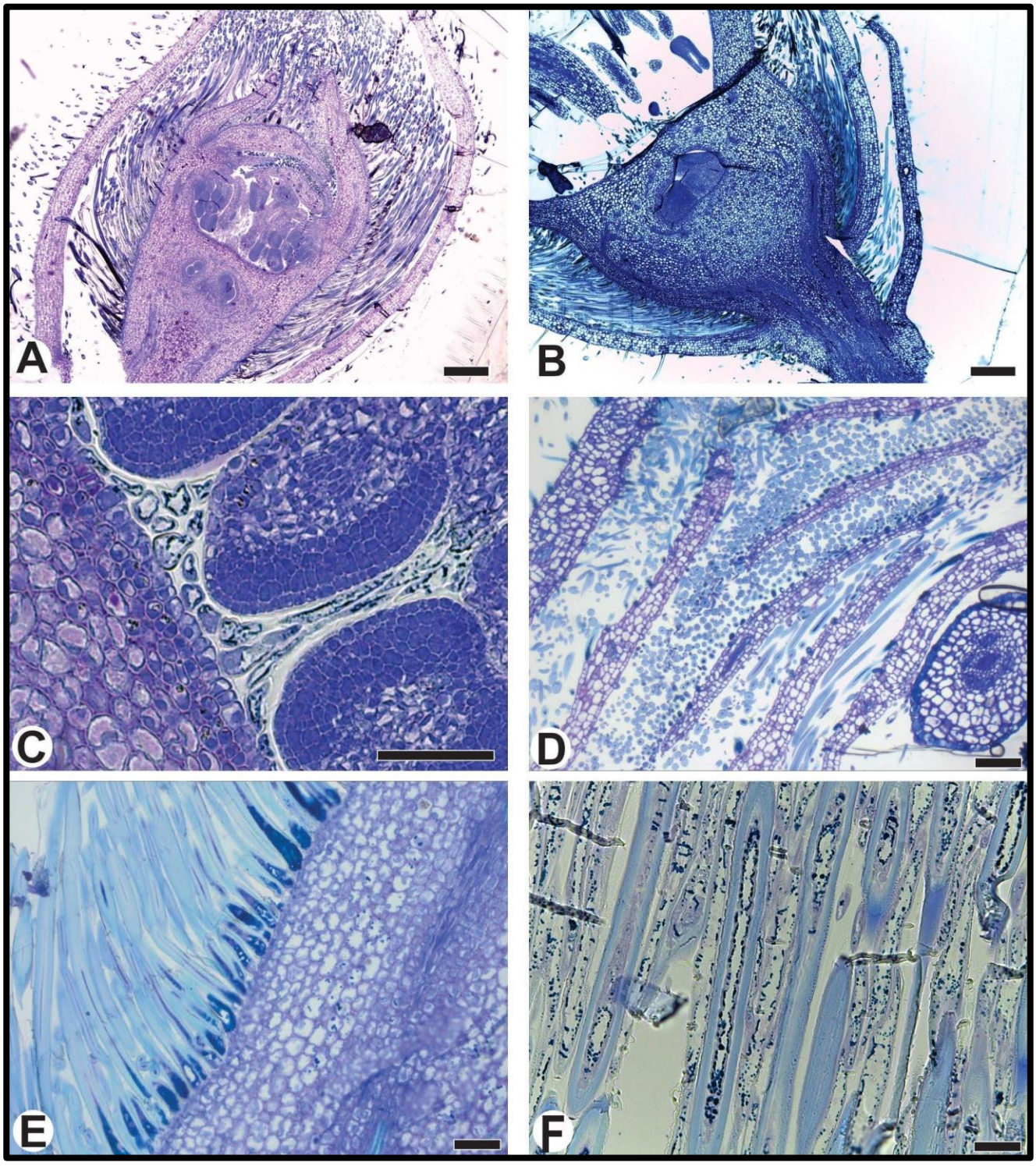

Figura 16 Tricomas. Secções longitudinais (A-C, E-F) e transversal (D). A-B- Tricomas presente em toda a estrutura floral; C- Hipanto, próximo aos estames; D- Pétalas e sépalas; E- Receptáculo; F- Região mediana dos tricomas. Barras: A-B = 100µm; C-E = 50µm; F = 25µm**.**

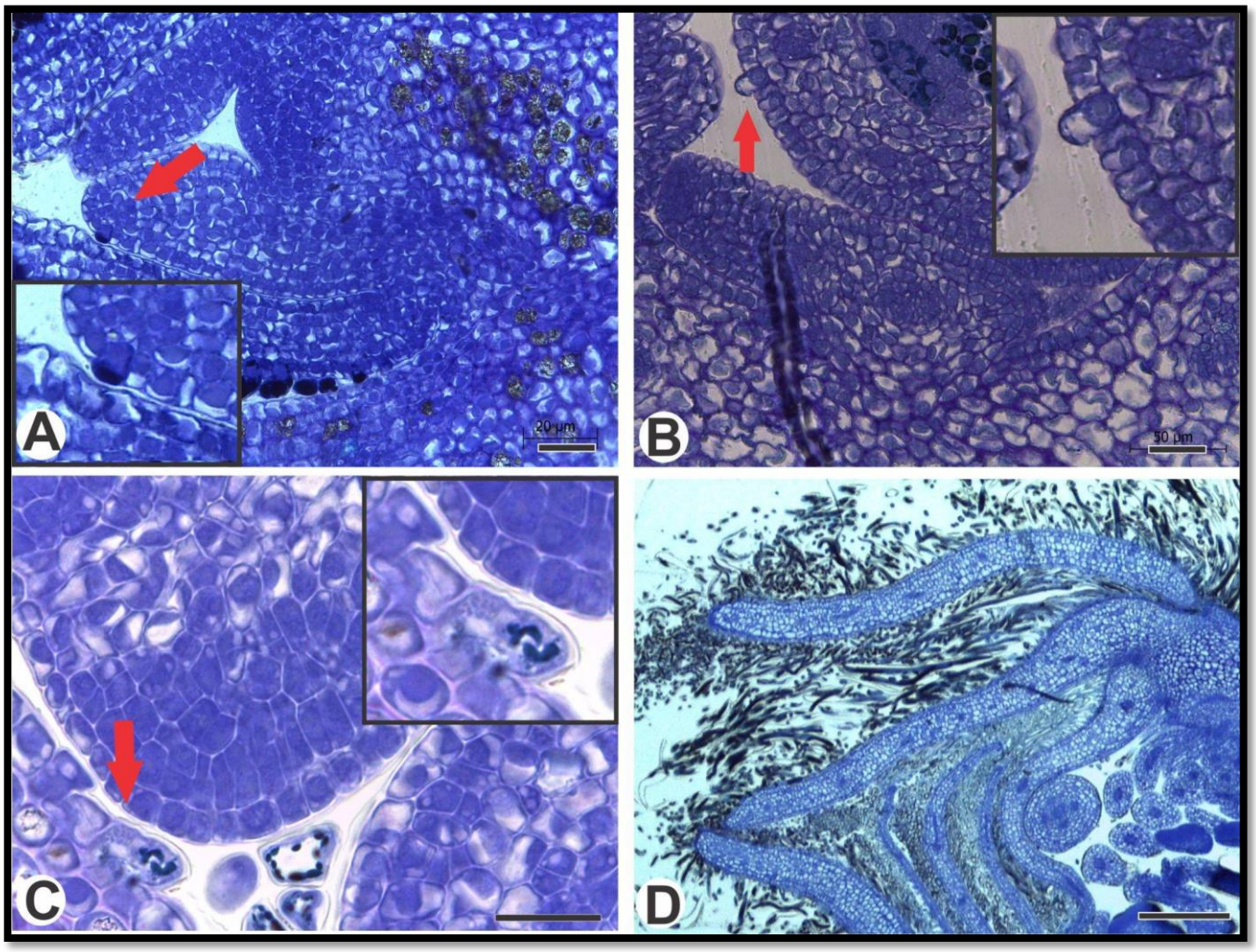

Figura 17 Desenvolvimento dos tricomas: Secções longitudinais (A-D). A- Célula protodérmica iniciando diferenciação do tricoma; B-C- Alongamento do tricoma; D- Tricoma maduro recobrindo grande parte da estrutura floral. Barras:A-B = 50m; C = 25µm; D= 100µm.

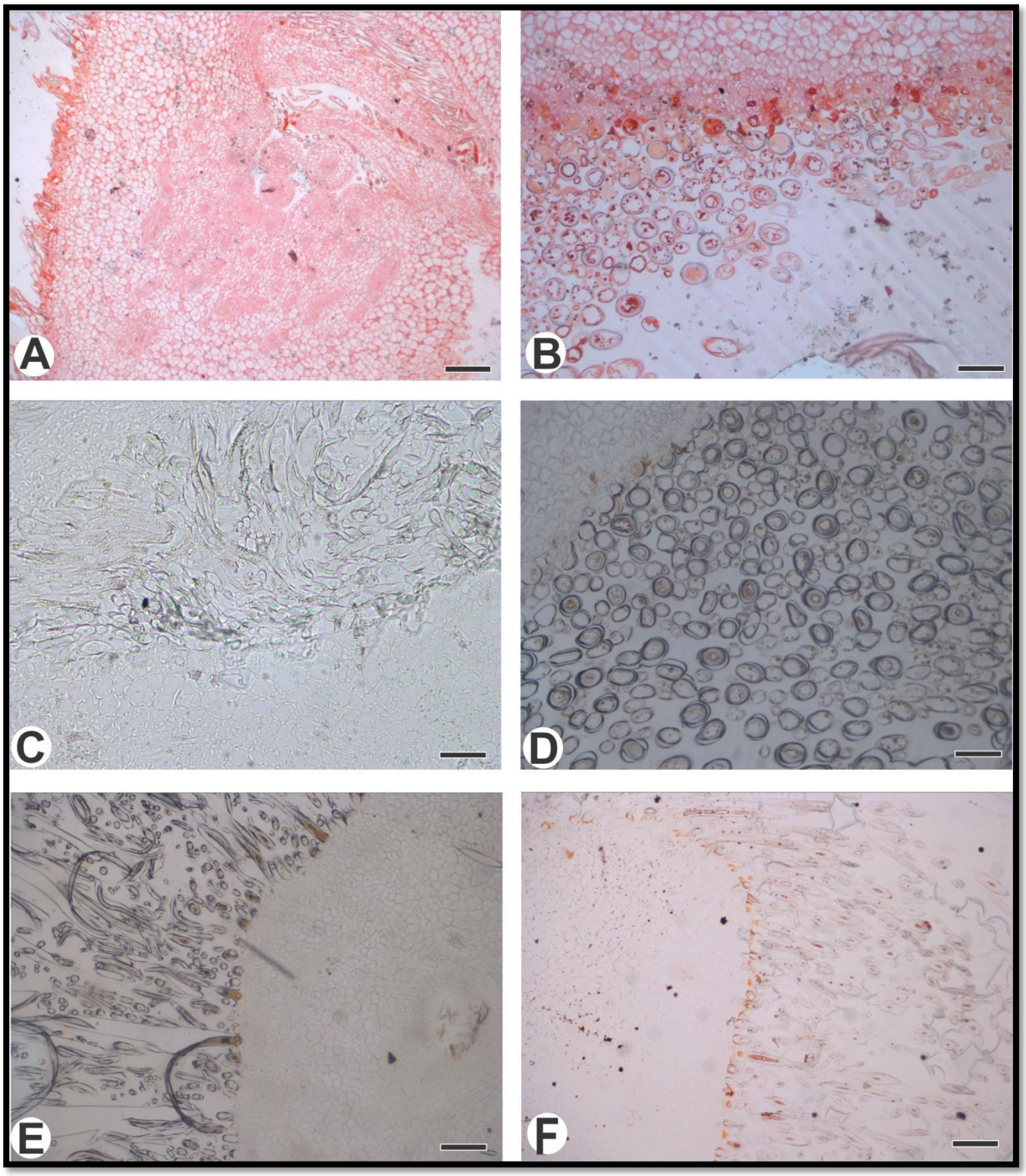

Figura 18 Testes histoquímicos nos tricomas: A-B. Reação ao teste com vermelho de rutênio apontando substancias pécticas nas paredes dos tricomas, coloração vermelho vivo; C-Reação com floroglucinol mostrando uma parede não lignificada; D-E. Dicromato de potássio reagindo na base dos tricomas com uma coloração amarronzada marcando substancias fenólicas; F. Reação do teste com sudan IV apontando lipídios nos tricomas. Barras: A, E-F = 100 µm; B-D = 50µm.

Cavidades secretoras

As cavidades secretoras foram encontradas na base do pedúnculo (Fig. 19A), sépalas (Fig. 19B), ferofilos, profilos (Fig. 19C) e no ápice do conectivo da antera (Fig. 19D). A formação de tais cavidades, se dá de forma esquizolisígena. As células iniciais que formam as cavidades sofrem afastamento do centro em direção à periferia dando início a formação do lume (Figs. 20 A-D). Durante o processo de aumento do lume algumas células sofrem lise (Figs. 20 D-E). Na fase secretora as cavidades são constituídas por um a dois estratos de epitélio secretor, com células alongadas periclinalmente, com conteúdo denso e o resto das células que sofreram lise, parece fazer parte da composição da secreção (Fig. 20E).

Não foi possível encontrar as células precursoras das cavidades, entretanto, cavidades ainda em formação são vistas no mesofilo ao lado de cavidades já formadas (Fig. 20F), fornecendo indícios de que, pelo menos algumas cavidades, têm origem em células parenquimáticas e que a produção de tais estruturas ocorre em diferentes momentos durante o desenvolvimento das peças florais

Os testes histoquímicos detectaram a presença de lipídios no lume (Fig. 21A), polissacarídeos ácidos na bainha e no epitélio secretor. O epitélio secretor também apresentou substâncias fenólicas, proteínas (Fig. 21B) e polissacarídeos neutros.

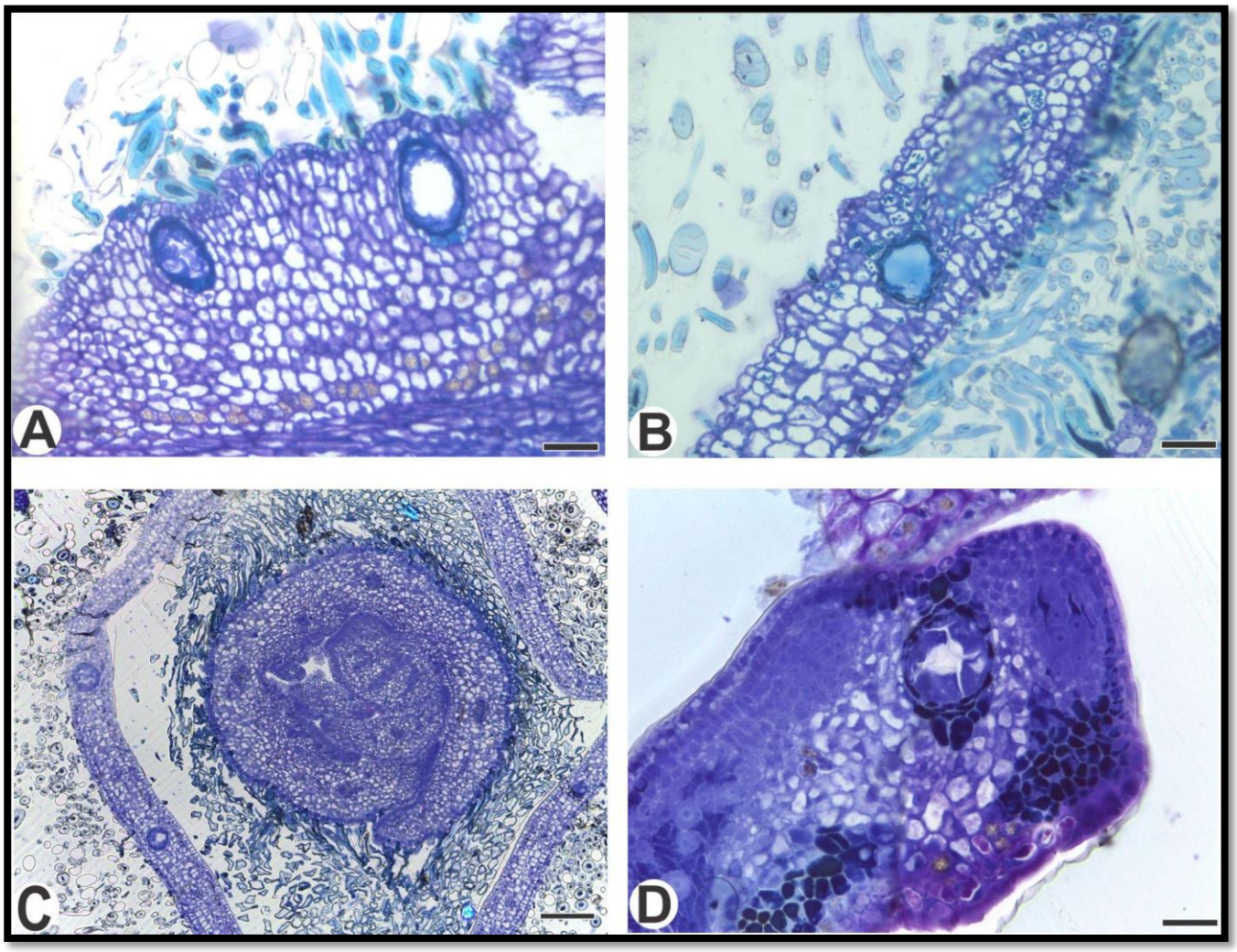

Figura 19 Cavidades secretoras: Secções longitudinal (A) e transversais (B-D). A- Cavidades secretoras madura na base do botão floral; B- Ápice da sépala com uma cavidade secretora com conteúdo no lumen. C- Profilos; D- Antera com cavidade secretora em desenvolvimento, com células se afastando em direção a periferia, no centro . Barras: A,B = 50µm; C = 10µm; D= 25µm

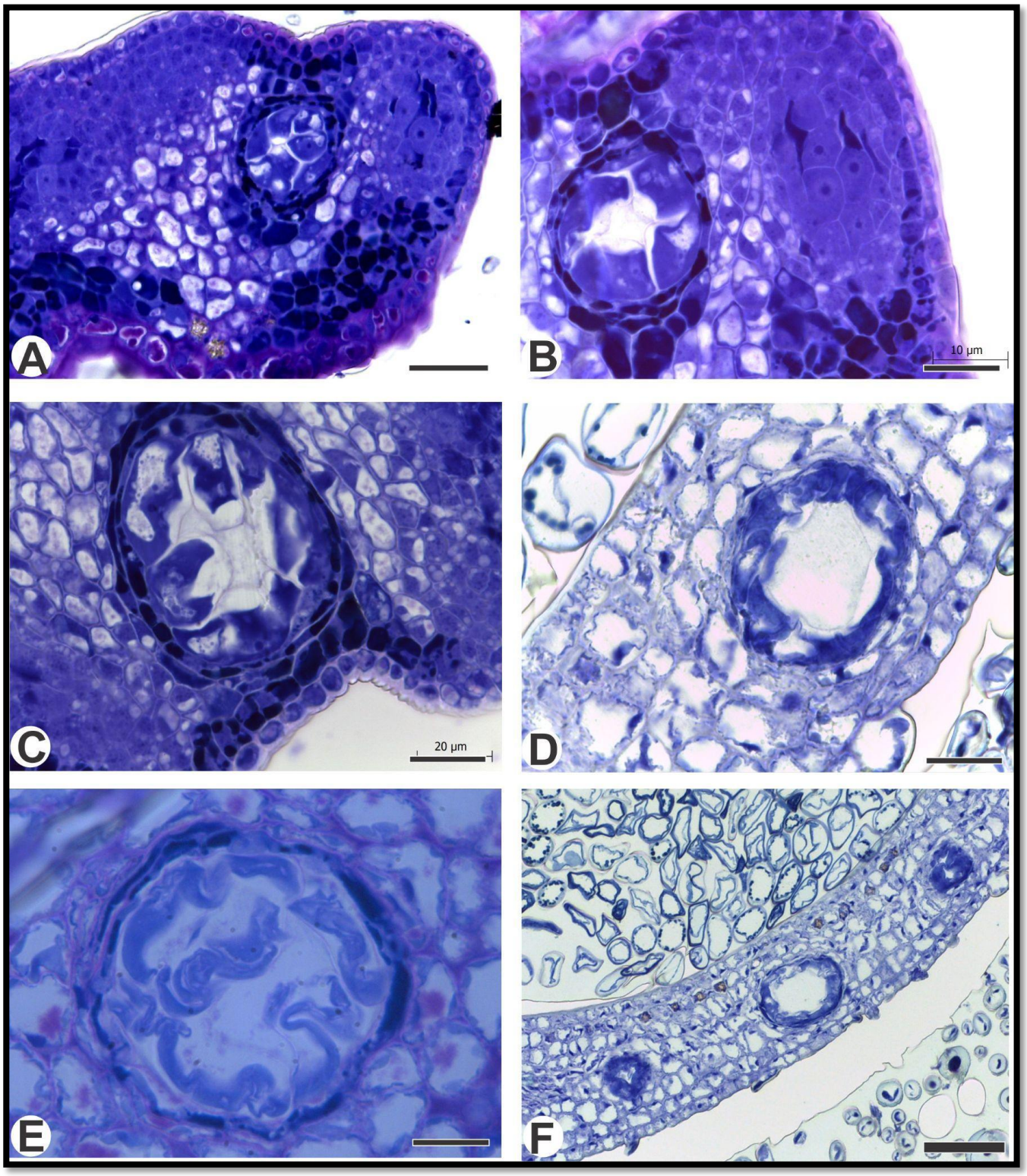

Figura 20 Desenvolvimento das cavidades secretoras: Secções transversais (A-F). A-Início do desenvolvimento do lumen; B-D- Afastamento das células precursoras de cavidade em direção à periferia; E- Célula em estágio secretor com restos celulares compondo a secreção; F- Cavidade desenvolvida, ladeada por duas cavidades em início de desenvolvimento.
Barras: A- E = 10µm; F= 25µm

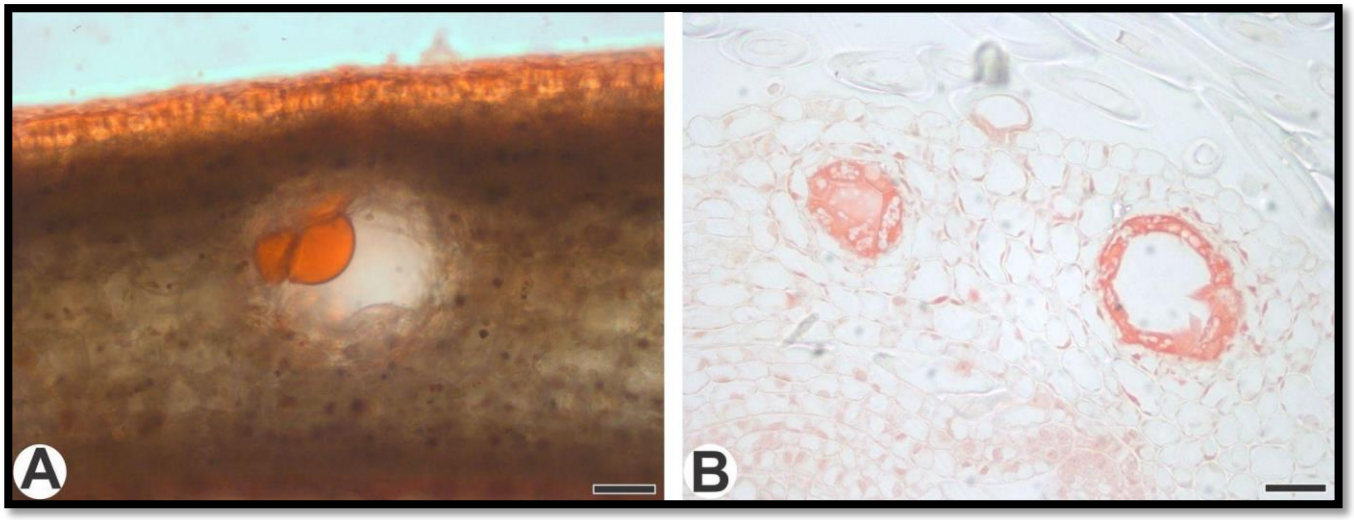

Figura 21 Teste histoquímico nas cavidades secretoras: Secções transversais (A-B). A- Conteúdo lipídico reagindo com Sudan III dentro do lúmen da cavidade com uma coloração alaranjada; B- Proteína reagindo com Xylidine Ponceau nas bainhas das cavidades com uma coloração rosada. Barras: A-B= 25µm.

4- DISCUSSÃO

ASPECTOS DA BIOLOGIA FLORAL

No primeiro ano de observação dos indivíduos e coleta foi bem escassa a quantidade de flores devido à baixa taxa de pluviosidade naquele ano. Já no segundo e último ano de coleta, obtivemos uma boa floração, porém, apesar da floração seguir a estratégia "Big-bang" (Proença & Gibbs, 1994), também documentada em *Myrciaria floribunda*, a formação de frutos foi escassa.

Em *M. glazioviana*, o cálice e a corola são caducos e os estames se desprendem muito rapidamente, sendo este o motivo pelo qual observamos poucas flores maduras íntegras nos indivíduos. Proença & Gibbs (1994) relatam que o gênero *Myrciaria* possui espécies com período de floração que duram um dia ou menos. Maués & Couturier (2002), analisando a espécie *M. dubia* (Kunth) McVaugh, notaram que as flores duram apenas um dia e o estigma fica receptivo logo no início da antese. Spala (2013), em seus estudos com *Myrciaria floribunda*, observou um tempo curto de antese e Romagnolo & Souza (2006) observou o mesmo padrão com flores do gênero *Eugenia*. De acordo com os dados da literatura, a queda das anteras e corola indicam o final da antese.

ANDROCEU

Davis (1966) definiu a formação da parede da antera em quatro tipos: dicotiledôneo, monocotiledôneo, básico e reduzido. Dahlgren (1991) caracteriza o tipo dicotiledôneo para Myrtaceae, onde a camada externa da camada parietal secundária origina o endotécio e a interna por divisões periclinais origina uma camada média e o tapete. Entretanto, a formação da parede da antera em *M.*

glazioviana tem origem com a divisão periclinal da camada parietal secundária externa formando o endotécio e a camada média externa, enquanto a camada parietal secundária interna divide-se da mesma forma e origina a camada média interna e o tapete. Este desenvolvimento caracteriza o tipo básico, o mesmo descrito por Cassero (2018) para *M. floribunda.*

Em *M. glazioviana* o microesporângio desenvolveu-se de maneira típica, produzindo micrósporos aparentemente viáveis. Cassero (2018) relata para *M. floribunda,* grãos de pólen de formato irregular, com retração protoplasmática e colapsados ou hipertrofiados, podendo haver anteras com lojas com total ausência de grãos de pólen. A autora atribui estas anomalias ao ambiente restritivo das restingas. Lojas sem grãos de pólen viáveis em espécies de Myrteae também foram descritas para *Eugenia uniflora* (Lopes, 2008) e *Eugenia neonitida* (Pimentel, 2010).

GINECEU

Myrciaria glazioviana apresenta gineceu bilocular, ovário ínfero com placentação axial, vascularização receptacular, e dois óvulos bitegmos e anfítropos por lóculo.

Comparativamente, o ovário de *M. floribunda* é descrito como semi-ínfero (Spala, 2013; Pimentel *et al*, 2014; Cássero, 2018) e Cássero (2018) descreve a vascularização do ovário de *M. floribunda* como um anel de feixes que penetram o septo ovariano por baixo e seguem até a placenta. A vascularização do gineceu é tradicionalmente utilizada para inferir a origem do ovário ínfero (Kaplan 1967, Soltis & Hufford, 2002). Entretanto, análises feitas para as espécies sul-americanas de Myrtaceae, evidenciam que a vascularização do gineceu pode não estar relacionada à origem do ovário ínfero neste grupo, já que, espécies taxonomicamente próximas, apresentam a vascularização do gineceu tanto apendicular como receptacular (Pimentel *et. al.*, 2014). A

comparação entre *M. glazioviana*, com vascularização receptacular e *M. floribunda*, com vascularização apendicular, corrobora esta interpretação de Pimentel *et. al.* (2014).

A presença de dois óvulos anfítropos, bitegmos por lóculo, já foi descrita para a tribo Myrteae (Lucas, 2007; Spala, 2013; Pimentel *et. al*.,2014; Cassero, 2018). Lucas (2007) e Pimentel et. al. (2014) reportaram dois óvulos por lóculo para espécies do grupo *Plinia*. Entretanto Spala (2013) descreve uma variação de dois a quatro óvulos por lóculo em *M. floribunda* e Cássero (2018) afirma que este número pode chegar a seis. Embora a presença de óvulos anfítropos não seja muito relatada em Myrtaceae, Wik & Botha (1984) relatam que os óvulos campilótropos em espécies de *Eugenia* podem se tornar anfitrópos através do aumento ou aparecimento de um funículo, mesmo que curto, em óvulos aparentemente sésseis e pela rápida proliferação de células na região dorsal, dando, mais tarde, às sementes dessa espécie um formato rineforme. Quanto ao número de tegumentos, só existem relatos de espécies de Myrtaceae unitegumentadas no gênero exótico *Syzygium* (Biffin *et. al.*,2006; Pimentel *et. al*.,2014) e em *Eugenia uniflora* (Lopes, 2008).

VARIAÇÕES NO DESENVOLVIMENTO DO GINECEU

A presença de óvulos atípicos foi observada em *M. glazioviana*, como óvulos com: células colapsadas alterando o formato do óvulo, alteração nas células dos tegumentos, tegumento total ou parcialmente separado do nucelo, células do nucelo com vacuoma desenvolvido e citoplasma denso, região do saco embrionário apresentando restos celulares, projeção das células do nucelo em direção ao saco embrionário e sacos embrionários com volume aumentado. A presença de óvulos com células do nucelo desorganizadas e tegumento interno colapsado foi observada em *Psidium cattleianum*

(Souza-Pérez & Speroni, 2017) e a presença de óvulos com saco embrionário aparentemente degenerado e com a proliferação de células nucelares em direção ao saco embrionário foi observada em *M. floribunda* (Cassero, 2018). Cassero (2018) relaciona a presença destas alterações no desenvolvimento ao ambiente de restinga, caracterizado por apresentar baixa umidade, causando estresse aos indivíduos. Entretanto, a população de *M. glazioviana* analisada é ocorrente de floresta ombrófila densa, caracterizada por apresentar altas taxas de precipitação, sem déficit hídrico (Veloso et al., 1991). Spala (2013) observou que alguns óvulos atípicos de *M. floribunda* apresentam sacos embrionários extranumerários, ovulóides caracterizados por apresentar células do nucelo com vacúolos grandes e núcleo evidente, ou com saco embrionário degenerado. Além destes óvulos atípicos, foram observados óvulos com proliferação de células nucelares em direção ao saco embrionário denominadas de células precursoras de embriões adventícios e associadas à apomixia esporofítica (Spala, 2013). No entanto, apesar de alguns óvulos de *M. glazioviana* apresentarem projeções de células do nucelo em direção ao saco embrionário, análises complementares são necessárias para avaliar a hipótese de formação de embrião a partir destas células nucelares e de apomixia na espécie.

De forma especulativa, podemos sugerir a hipótese de que a grande quantidade de sacos embrionários com desenvolvimento atípico, pode estar relacionada com as observações de campo, inicialmente discutidas, onde foi relatada a baixa formação de frutos no ano de coleta da maior parte dos botões.

ESTRUTURAS SECRETORAS

Tricomas

Em botões e flores de *M. glazioviana* são encontrados tricomas associados, ferofilos e profilos, e nos verticilos protetores florais, sépalas e pétalas. Estes tricomas são tectores, unicelulares, não ramificados, longos e filiformes. A bibliografia tradicional descreve os tricomas tectores como não glandulares (não secretores). Entretanto Tozin,et al. (2016) consideram tais tricomas como estruturas secretoras por serem possuírem um metabolismo intenso e interagirem diretamente com o ambiente. Tricomas semelhantes foram descritos por Cassero (2018) para *M floribunda.* Os tricomas se apresentam de diversas formas e, segundo Metcalfe & Chalk (1979), em Myrtaceae os tricomas geralmente são unicelulares e não ramificados, estes dados são para estudos com folhas, exceto para alguns gêneros que apresentam tricomas pluricelulares (Gomes *et. al.*, 2009).

De acordo com Larcher (2001) os tricomas são importantes estruturas responsáveis por manter uma alta taxa de vapor d'água ao redor das folhas. Sendo assim está diretamente relacionado com a economia de água das plantas pela manutenção da temperatura por refletir os raios solares. A distribuição dos tricomas em folhas e caules é vista por Werker (2000) como uma possível barreira mecânica que protege os órgãos contra altas temperaturas e luminosidade, entre outros.

Tricomas em flores são relatados para espécies das famílias Fabaceae (Casanova *et. al.*, 2020), Malvaceae (Tan J. *et. al.* 2016), Aristolochiaceae (Oelschlagel *et. al*. 2009) Myrtaceae (Ciccarelli *et al*., 2008). Tan (2016) associa a presença de tricomas tectores em flores de algodão, *Gossypium hirsutum*, a conformação de pétalas jovens. Esses tricomas formam um emaranhado mecânico que auxilia na ancoragem de um dos lados da borda da pétala gerando assim um lado assimétrico. Oelschlagel (2009) encontrou tricomas no perianto, que estão diretamente ligados à reprodução. Esses

são tricomas aprisionadores, que prendem o inseto no tubo floral para que este trabalhe na polinização. Ciccarelli *et al*., (2008) relatam que em *Myrtus communis* os tricomas estão presentes na base do estilete, ápice do ovário, formando um anel. Estes também são unicelulares e reagem de forma intensa ao reagente PAS. Os autores acreditam que a função dessa estrutura em *M. communis* seja de proteção genérica do ovário (Ciccarelli *et al*., 2008).

Conforme exposto, tradicionalmente são atribuídas funções de proteção mecânica para os tricomas tectores. Entretanto, Tozin *et al.* (2016) demonstram que tais tricomas podem participar de interações químicas com o ambiente complementando o trabalho dos tricomas glandulares. Os tricomas tectores encontrados na flor de *M. glazioviana* apresentam protoplasma contendo polissacarídeos e substâncias fenólicas além de impregnação de lipídios na base da parede celular. Isso pode indicar que, além da proteção mecânica contra possível predação e desidratação, estas estruturas podem estar envolvidas na proteção química dos botões durante seu desenvolvimento.

Cavidades secretoras

A presença de cavidades secretoras é sinapomorfia para a família Myrtaceae (Gomes et al. 2009) e pode auxiliar na compreensão filogenética da tribo Myrteae (Martos *et. al.* 2017). *M. glaziovana* apresenta cavidades secretoras na base do pedúnculo, profilos, ferofilos, sépalas e anteras. Em *M. floribunda,* além destas estruturas, a presença de cavidades secretoras foi observada também nas pétalas, filetes e estiletes (Cássero, 2018). Quanto à origem de tais cavidades, Cássero (2018) descreve para *M. floribunda,* origem a partir de células parenquimáticas. Apesar de não ter sido possível encontrar as células precursoras das cavidades em *M. glaziovana,* foram encontrados indícios de que, pelo menos algumas cavidades, têm origem da desdiferenciação de células parenquimáticas em diferentes momentos do desenvolvimento das flores.

Quando o desenvolvimento das cavidades ocorre pela desintegração de células do epitélio, estas são classificadas como lisígenas; quando o desenvolvimento se dá pelo afastamento das células do epitélio são denominadas esquizógenas e, quando o desenvolvimento se dá por ambos os processos são denominadas esquizolisígenas (Fahn, 1979, 1988). As análises do desenvolvimento mostraram que as cavidades secretoras de *M. glazioviana* têm origem esquizolisígena, origem também descrita para doze outras espécies de Myrtaceae (Ciccarelli *et al*., 2008; Ribeiro e Silva 2021). Entretanto, o processo de formação das cavidades secretoras não é consenso entre os pesquisadores. Turner (1999) defende que o processo de formação de cavidades que envolve lise pode referir-se a artefatos de preparação.

As anteras de *M. glazioviana* possuem cavidades secretoras no ápice do conectivo. As cavidades secretoras presentes nas anteras de *Myrtus communis* não apresentam ruptura, e o óleo essencial acumulado no lúmen pode ser liberado após a flexão mecânica do polinizador na antera (Ciccarelli *et al*., 2008). Luckow & Grimes (1997) listaram quatro hipóteses, formuladas por diversos autores, para a função da cavidade secretora presente nas anteras de Mimosoideae (Fabaceae): 1) Recompensa alimentar, o inseto poliniza a flor enquanto se alimentam das glândulas presentes na antera; 2) As cavidades secretam uma substância pegajosa que gruda os grãos de pólen aos corpos dos visitantes florais; 3) Proteção contra herbívoraos, as cavidades formam, no ápice do botão floral, uma massa que protege as anteras e os ovários em desenvolvimento. Neste caso as cavidades são frequentemente caducas na antese, sugerindo que desempenharam sua função antes da antese; 4) Atração de polinizadores, nesta hipótese as cavidades secretam óleos essenciais e a antera atuariam como um osmóforo. Estudos de Fidalgo & Kleinert (2009) e Pimentel (2013), assumem que as cavidades presentes no ápice das anteras da tribo Myrteae são osmóforos, interpretação que está ligada mais à função que à estrutura. Novos estudos com foco em tais estruturas, são necessários para que se possa atribuir esta interpretação às cavidades do conectivo de *M. glazioviana*.

5-CONCLUSÃO

Os dados obtidos neste trabalho permitiram a comparação das características encontradas em *M. glazioviana*, ocorrente no Parque Natural Municipal do Curió, àquelas descritas por Cássero (2018), para *M. floribunda* ocorrente em ambiente de restinga.

Tabela 2. Comparativo entre *M. glazioviana* e *M. floribunda*

	M. glazioviana	*M. floribunda*
Ambiente	Floresta ombrófila	Restinga
Desenvolvimento da parede da antera	Tipo básico	Tipo básico
Posição do gineceu	Ínfero	Semi-ínfero
Vascularização do ovário	Os óvulos recebem os feixes que descem pela parte superior do ovário e atravessam o septo ovariano	Os óvulos recebem vascularização pela região de inferior do ovário
Alterações no desenvolvimento do androceu	Desenvolvimento normal	- Epiderme colapsada; - Algumas lojas apresentaram micrósporos colapsados, resultando na ausência de grão de pólen; - Grãos de pólen de formato irregular
Alterações no desenvolvimento do gineceu	- Células colapsadass alterando a forma do óvulo; - Alteração nas células dos tegumentos; - Tegumento total ou parcialmente separado do nucelo; - Células atípicas no nucelo; - Região do saco embrionário apresentando restos celulares - Projeção das células do nucelo em direção ao saco embrionário; - Sacos embrionários com volume aumentado.	- Aumento do volume celular do aparato oosferico; - Hipertrofia nuclear nas células do megagametófito; - Proliferação das células do nucelo em direção ao megagametófito;
Origem das cavidades	Parênquima *	Parênquima

secretoras		
Formação do lume das cavidades	Esquizolisígeno	Esquizógeno

* dados parciais

M. glazioviana e *M. floribunda* compartilham alguns caracteres que, de um modo geral, são comuns às espécies de Myrtaceae, tais como: presença tricomas tectores unicelulares e cavidades secretoras, e alguns caracteres que são exceção dentro da família, como a formação da parede da antera do tipo básico. Caracteres com estados diferentes nestas espécies são: a posição e vascularização do ovário e o processo de formação do lume das cavidades. O androceu de *M. glazioviana* teve um desenvolvimento normal, diferindo das anomalias registradas para *M. floribunda*. Esta comparação pode indicar uma possível influência do ambiente no desenvolvimento dos óvulos. Entretanto, são necessários estudos ultraestruturais que corroborem as observações registradas. Por outro lado, merece destaque o grande número de alterações observadas no desenvolvimento do gineceu de ambas as espécies, o que parece indicar que estas alterações não são respostas adaptativas ao ambiente. Desta forma, com base na análise dos dados apresentados e naqueles encontrados na bibliografia, as alterações no desenvolvimento do gineceu podem ser uma característica comum aos representantes de Myrtaceae, independente do ambiente.

6-REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Amaral, L.I.V.; Pereira, M.F. & Cortelazzo, A.L. 2001. Formação das substâncias de reserva durante o desenvolvimento de sementes de urucum (*Bixa orellana* L. – Bixaceae). Acta Botanica Brasilica **15:** 125-132.

Araujo, D.S.D. 2000. Análise florística e filogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Biffin, E., Craven, L. A., Crisp, M. D., & Gadek, P. A. (2006). Molecular systematics of Syzygium and allied genera (Myrtaceae): evidence from the chloroplast genome. *Taxon*, *55*(1), 79-94.

Caldas, D.K.D.; Baumgratz, J.F.A. & Souza M.C. 2020. Flora do estado do Rio de Janeiro: *Myrciaria*, *Neomitranthes* e *Siphoneugena* (Myrtaceae). Rodriguésia **71:** 1-31.

Casanova, J.M. 2020. Floral morphology and development in *Tachigali* (Caesalpinioideae, Leguminosae), a predominantly rainforest tree genus with contrasting flower architectures. Plant Systematics and Evolution 306: 17.

Cássero, L.Z. 2018. Desenvolvimento floral com ênfase nas variações nos óvulos e no pólen de *Myrciaria floribunda* (Myrtaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Ciccarelli, D., Garbari, F. & Pagni, A.M. 2008. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): Secretory structures, unicellular papillae, and their ecological role. Flora, 203(1): 85-93.

Christenhusz, M.J., & Byng, J.W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. Phytotaxa, 261(3): 201-217.

Dahlgren, G. 1991. Steps toward a natural system of the dicotyledons: embryological characters. Aliso 13: 107-165.

Dahlgren R, Thorne RF. 1984. The Order Myrtales: Circumscription, Variation, and Relationships. Annals of the Missouri Botanical Garden, 71 (3): 633-699

Davis, G.L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. New York, Wiley.

Fahn, A. 1979. Secretory Tissues in Plants. Academy Press, London.

Fahn, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. New Phytologist 108: 229-257.

Feder N. & O'Brien TP. 1968. Plant microtecnnique: some principles and new methods. American Journal of Botany **55(1):** 123-143.

Gahan, P.B. 1984. Plant histochemistry and cytochemistry: an introduction. London: Academic, 301p.

Gomes, S. M., Somavilla, N. S. D. N., Gomes-Bezerra, K. M., Miranda, S. D. C. D., Carvalho, P. S., & Graciano-Ribeiro, D. (2009). Leaf anatomy of Myrtaceae species: contributions to the taxonomy and phylogeny. Acta Botanica Brasilica, 23(1), 224-238.

Govaerts, R.; Sobral, M.; Ashton, P.; Barrie, F.; Holst, B.K.; Landrum, L.L.; Matsumoto, K.; Mazine, F.; Nic Lughadha, E.; Proenca, C.; Soares-Silva, L.H.; Wilson, P.G. & Lucas, E.,

2011. World Checklist of Myrtaceae. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Disponível em: <http://apps.kew.org/wcsp/myrtaceae/ accessed>. Acesso em 21 nov.

Ide, C.D.; Vierira, A.; Martelleto, L.A.P. Phenology of Eugenia fruit species in Macaé-RJ. Pesquisa Agropecuaria & desenvolvimento sustentavel. Rev. Cientifica, V. 1, Nª 1, dezembro de 2002.

Instituto brasileiro de Floresta-Especies nativas brasileiras-cabeludinha consultado em 18/07/2021: http://www.ibflorestas.org.br/lista-de-especies-nativas/473-cabeludinha.html?lang=pt

Johansen, D.A. 1940. Plant Microtechnique. New York: MacGraw-Hill Company Book.

Kaplan D.R. 1967. Floral Morphology, Organogenesis and Interpretation of the Inferior Ovary in *Dawningia Bacigalupii*. American Journal of Botany **54 (10):** 1274-1290.

Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica, Edur.

Larcher, W. 2001. Ecofisiologia vegetal. São Carlos: Rima, 2001. 531p.

Lopes BC. 2008. Desenvolvimento floral e estudo palinológico de *Eugenia uniflora* L. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Lourenço, A.R.L. & Barbosa, M.R.V. 2012. Myrtaceae em restingas no limite norte de distribuição da Mata Atlântica, Brasil. Rodriguésia **63(2)**: 373-393.

Lucas, E.J.; Harris, S.A.; Mazine, F.F.; Belsham, S.R.; Lughadha, E.M.; Telford, A.; Gasson, P.E. & Chase, M.W. 2007. Suprageneric phylogenetics of *Myrteae*, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). Taxon **56(4)**: 1105-1128.

Luckow, M. & Grimes, J., 1997. A survey of anther glands in the Mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. American Journal of Botany 84: 285–297.

Martin, F.W. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. Stain Technology **34**: 125-128.

Maués, M.M. & Couturier, G. 2002. Biologia floral e fenologia reprodutiva do camu-camu (*Myrciaria dubia* (H.B.K.) McVaugh, Myrtaceae) no Estado Pará, Brasil.Rev. bras. Bot. vol.25 no.4 São Paulo

Martos L.' Galan A. T. O. F., Souza L. A., Káthia Socorro Mathias Mourão K. S. M. 2017 The flower anatomy of five species of Myrteae and its contribution to the taxonomy of Myrtaceae

Metcalfe, C. R.; Chalk, L. Anatomy of the dicotyledons: Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Oxford, Clarendon Press. 1950.

Oelschlägel, B.; Gorb, S.; Wanke, S. & Neinhuis, C. 2009. Structure and biomechanics of trapping flower trichomes and their role in the pollination biology of Aristolochia plants (Aristolochiaceae). new phitologist 184: 988–1002

Pimentel, R.R. 2010. Anatomia e desenvolvimento da flor de Eugenia neonitida Sobral (MYRTACEAE). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Pimentel, R.R. 2013. Prospecção da diversidade do gineceu e das estruturas secretoras associadas em *Myrteae* (Myrtaceae): inferências sobre a evolução de caracteres. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Pimentel, R.R.; Barreira, N. P.; Spala, D.P.; Cardim, N.B.; Souza, M.C.; Sá-Haiad, B. & Santiago-Fernandes, L. D. R. 2014. Development and evolution of the gynoecium in Myrteae (Myrtaceae). Australian Journal of Botany **62(4**): 335-346.

PROENÇA, C.E.B. & GIBBS, P.E. 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. New Phytologist 126: 343-354.

Ribeiro, J. P. O., & da Silva, C. J. (2021). Ontogenia das cavidades secretoras de onze espécies de Myrtaceae. *Revista Fitos*, *15*(3), 346-353.

Romagnolo, M.B. & Souza, M.C. 2004. Os gêneros *Calycorectes* O. Berg, *Hexachlamys* O. Berg, *Myrcianthes* O. Berg, *Myrciaria* O. Berg e *Plinia* L. (Myrtaceae) na planície alagável do alto rio Paraná, Brasil. Acta Botanica Brasilica **18(3)**: 613-627.

Romagnolo, M.B.; Souza, M.C. 2006. O gênero Eugenia L. (Myrtaceae) na planície do Alto Paraná, Estados de Mato Grosso do Sul e Paraná, Brasil. Acta Botanica Brasilica, v.20, p.529-548.

Sass JE. 1951. Botanical microtechinique. The Iwoa State College Press, Iwoa.

Schmid, R. (1972). A resolution of the Eugenia–Syzygium controversy (Myrtaceae). *American Journal of Botany*, *59*(4), 423-436.

Simpson M.G. 2010. Plant Systematics. Second edition. Elsevier Academy Press. Amsterdam**.**

Sobral, M. 2006. A New Name and Three New Combinations in Brazilian Myrtaceae Vol. 16, No. 1, pp. 136-137

Sobral, M.,Proença, C.,Souza, M.,Mazine, F.,Lucas, E. 2015. Myrtaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponivel em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB171>.

Soltis D.E., Hufford L. 2002. Ovary position diversity in saxifragaceae: clarifying the homology of epigyny. International Journal of Plant Sciences **163 (2)**:277-293.

Souza, M.C.; Morim, M.P.; Conde, M.M.S. & Menezes, L.F.T. 2007. Subtribo *Myrciinae* O. Berg (Myrtaceae) na Restinga da Marambaia, RJ, Brasil. Acta Botanica Brasilica. **21(1)**: 49-63.

Souza-Pérez, M. & Speroni, G. 2017. New apomictic pathway in Myrtaceae inferred from *Psidium cattleyanum* female gametophyte ontogeny. Flora 234: 34-40.

Spala, D.P. 2013. Biologia reprodutiva e ontogenia de semente e de fruto de *Myrciaria floribunda* (H. West ex Wild) O. Berg (Myrtaceae). Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Stevens, P.F. (2001 em diante). Angiosperm Phylogeny Website. versão 9 de Junho de 2008. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/. último acesso em 05 de Junho de 2021.

Tan J.; Walford, S.; Dennis, E. S. & Llewellyn, D. 2016. Trichomes control flower bud shape by linking together young petals. Nature Plants 2: 16093.

Tozin, L.R.S; Silva, S.C.M & Rodrigues T.M. 2016. Non-glandular trichomes in Lamiaceae and Verbenaceae species: morphological and histochemical features indicate more than physical protection, New Zealand Journal of Botany, **54:4**, 446-457

Turner G. 1999. A brief history of the lysigenous gland hypothesis. Botanical Review **65:** 76-88.

Vasconcelos, T.N.; Proença, C.E.; Ahmad, B.; Aguilar, D.S.; Aguilar, R.; Amorim, B.S.; Campbell, K.; Costa, I.R.; De-Carvalho, P.S.; Faria, J.E. and Giaretta, A. 2017. Myrteae phylogeny, calibration, biogeography and diversification patterns: increased understanding in the most species rich tribe of Myrtaceae. Molecular phylogenetics and evolution **109**: 113-137.

Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação Brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

Werker, E. 2000. Trichomes diversity and development. Advances in Botanical Research 31: 1-35.

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

Wilson, P.G. 2011. Myrtaceae *in*: Kubitzki K. *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 10 Flowering Plants Eudicots, 212-271.

Wilson, P.G.; O'Brien, M.M.; Heslewood, M.M. & Quinn, C.J. 2005. Relationships within Myrtaceae sensu lato based on a matK phylogeny. Plant Systematics and Evolution **251(1)**: 3-19.

Wyk, A.E. van & Botha, R. 1984. The genus *Eugenia* (Myrtaceae) in southern Africa: Ontogeny and taxonomic value of the seed. H.G.W.J. Schweickerdt Herbarium, Department of Botany, University of Pretoria, Pretoria.