



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



UFMG

RAFAELLA CARDOSO RIBEIRO

MORFOLOGIA E ANATOMIA DE FRUTOS E SEMENTES
DE MELASTOMATACEAE JUSS.:
ABORDAGENS TAXONÔMICAS, FILOGENÉTICAS E
ECOFISIOLÓGICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Morfologia Vegetal

BELO HORIZONTE – MG
2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



UFMG

RAFAELLA CARDOSO RIBEIRO

MORFOLOGIA E ANATOMIA DE FRUTOS E SEMENTES
DE MELASTOMATACEAE JUSS.:
ABORDAGENS TAXONÔMICAS, FILOGENÉTICAS E
ECOFISIOLÓGICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Morfologia Vegetal

Orientadora: Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira
Universidade Federal de Minas Gerais

Coorientadores: Prof. Dr. Fernando Augusto de Oliveira e Silveira
Universidade Federal de Minas Gerais
Prof. Dr. Renato Goldenberg
Universidade Federal do Paraná

BELO HORIZONTE – MG

2016

043

Ribeiro, Rafaella Cardoso.

Morfologia e anatomia de frutos e sementes de Melastomataceae Juss. : abordagens taxonômicas, filogenéticas e ecofisiológicas [manuscrito] / Rafaella Cardoso Ribeiro. – 2016.

192 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientadora: Denise Maria Trombert de Oliveira. Coorientadores: Fernando Augusto de Oliveira e Silveira; Renato Goldenberg.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Botânica.

1. Melastomataceae - Teses. 2. Fruto - Teses. 3. Semente - Teses. 4. Morfologia vegetal - Teses. 5. Anatomia vegetal – Teses. 6. Dispersão - Teses. 7. Taxonomia vegetal - Teses. 8. Filogenia - Teses. 9. Botânica - Teses. I. Oliveira, Denise Maria Trombert de. II. Silveira, Fernando Augusto de Oliveira. III. Goldenberg, Renato. IV. Universidade Federal de Minas Gerais. Departamento de Botânica. V. Título.

CDU: 581



Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal
Universidade Federal de Minas Gerais
ICB - Departamento de Botânica

UFMG

Tese defendida e aprovada em 23 de fevereiro de 2016, pela Banca Examinadora constituída pelos professores:

Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira (UFMG)

Dra. Sandra Maria Carmello Guerreiro (Universidade Estadual de Campinas)

Dra. Rosana Romero (Universidade Federal de Uberlândia)

Dr. Leandro Cézarne de Souza Assis (UFMG)

Dr. Tadeu José de Abreu Guerra (UFMG)

"Podemos ter um grande talento e sermos estúpidos de sentimentos e moralmente imbecis. Por isso é mais importante educar o coração que fazer musculação na inteligência. Eu prefiro as inteligências que iluminam a vida, por mais modestas que sejam."

Rubem Alves

Dedico essa tese aos meus pais e irmãos, que estiveram ao meu lado em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

Foram muitas as dificuldades e desafios durante essa jornada que não cabe aqui destacar. Contudo, é com muito orgulho e gratidão que chego ao fim de mais uma etapa da minha vida. Foi um período que pude entender porque escolhi a Botânica e ser professora. Foram muitos fins de semanas e feriados de trabalho árduo, muita ajuda de estagiários, professores e amigos para que, enfim, concluísse esta tese. No entanto, foram muitos aprendizados, tanto pessoais quanto profissionais, até mesmo pelo desafio em fazer uma tese permeando praticamente todas as áreas da Botânica. Muitas são as pessoas e entidades que devo agradecer e já de antemão venho me desculpar caso eu esqueça de alguém ou alguma.

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer a Deus pela força e persistência que me dá todos os dias da minha vida.

À minha família que, com muito carinho e apoio, não mediu esforços para que eu chegasse até esta etapa de minha vida. Todos vocês foram fundamentais, mas preciso agradecer a alguns em especial. Primeiramente, gostaria de agradecer aos meus tios Austéria e Nivaldo, e aos primos Amanda e Vinícius, por deixarem eu fazer parte do seu núcleo familiar durante dois anos em que fui fazer meu Ensino Médio. Ao meu tio Pedrito, por ter investido em meu sonho em cursar Biologia em uma universidade pública, quando muitos acreditavam que uma pessoa do Vale do Jequitinhonha que estudou em escola pública no interior de Minas não teria capacidade em ser aprovada em uma universidade. E, quem diria em uma universidade PÚBLICA. Aos meus primos Marcella e Otto, pelas conversas e apoio nos meus primeiros anos em Belo Horizonte. Aos meus pais e irmãos, que mesmo em meio a tantas dificuldades financeiras, não desistiram do meu sonho. Ao meu bolotinha, meu sobrinho Davi, que mesmo não sabendo me deu tranquilidade para seguir em frente. Muito obrigada pelos vídeos e suas lindas gargalhadas.

À Capes, pela bolsa REUNI concedida durante o doutorado, e ao CNPq, pela bolsa de doutorado sanduíche no exterior.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFMG, pela oportunidade de realizar o doutorado.

Ao *New York Botanical Garden*, pela oportunidade de utilizar a sua infraestrutura, possibilitando o desenvolvimento de parte desta tese.

À minha orientadora, Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira, que com sua amizade, paciência em sua orientação e confiança, acreditou que eu seria capaz de desenvolver este trabalho. Muito obrigada, pelos grandes ensinamentos de amor à docência, a sempre ter grandes expectativas em relação a capacidade de aprendizagem e criatividade de seus alunos. Você é meu exemplo de professor comprometido com a aprendizagem efetiva, pois como você mesma diz "o erro expressa a lógica do aprendiz" e por isso devemos sempre refletir sobre a maneira como estamos ensinando. Muito obrigada pelo exemplo de ética profissional, nunca esquecerei dos seus ensinamentos.

Ao Prof. Dr. Fernando Augusto de Oliveira e Silveira, que foi mais que um coorientador, muito obrigada por sua amizade, compreensão, disposição e ideias fantásticas que ajudaram muito na conclusão deste trabalho e na minha formação como profissional e pessoa. Muito obrigada por sempre acreditar na minha capacidade e que eu poderia ir mais longe. Muito obrigada, por sempre questionar as minhas ideias, que juro muitas vezes me fez sentir a pessoa mais burra do mundo, mas agora sei que tudo que disse foi para que eu crescesse como pesquisadora.

Ao Prof. Dr. Renato Goldenberg, Dr. Fabián A. Michelangeli e Dr. Gilberto Ocampo, pela coorientação e ensinamentos sobre a sistemática de Melastomataceae.

Ao Prof. Dr. Leandro Cézanne de Souza Assis, que com suas fantásticas teorias e ideias, contribuiu muito para a minha formação como pesquisadora. Saiba que o tempo pode passar e nos distanciar, mais jamais esquecerei os seus ensinamentos.

Às professoras Dra. Rosana Romero e Dra. Sandra Maria Carmello Guerreiro, que desde o meu mestrado aceitaram o meu convite em participar da banca, contribuindo enormemente para os meus trabalhos. Muito obrigada por sempre estarem dispostas a me ajudar na minha formação profissional.

Ao Tadeu Guerra, Alberto Teixido e Letícia Souto por também terem aceitado o convite para participarem da minha banca.

Aos amigos do Laboratório de Anatomia Vegetal: Advanio, Alexandre, Ana Caroline, Anete, Bruno, Camila, Cibele, Cristiane Teixeira, Deborah, Francielle, Hellen, Maria Tereza, Nina, Poliana, Priscila, Renê, Sarah Reis, Thiago, Vinícius M., Vinícius K. e Wagner, que com suas brincadeiras e palavras de incentivo me ajudaram a ter força e perseverança para a conclusão deste trabalho.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Evolutiva de Plantas Tropicais (LEEPT), pelas conversas, discussões e aprendizagem.

Aos meus estagiários Agnello, Camila, Maria Leticia e Vinicius Moraes, que muito ajudaram para que eu pudesse fazer uma tese deste tamanho. Muito obrigada pela alegria em campo, mesmo perdendo experimentos, e pelas conversas de incentivo e de entretenimento. Muito obrigada, Agnello, pelos longos *scripts* do R.

Aos meus alunos dos cursos de Farmácia, Nutrição e Ciências Biológicas, que me mostraram que a educação é muito mais que conhecimento, mas sim um ato de amor, um olhar para o outro, um entendimento de humanidade, da história de vida de cada um, das limitações, mas também da persistência na busca pelo conhecimento. Porque ensinar não é privilegiar aqueles que tiveram acesso a uma educação de qualidade, mas sim trabalhar as habilidades e incentivar o processo de aprendizagem daqueles que, mesmo tendo dificuldades, são ávidos por aprenderem.

Aos meus queridos professores: Fernando Vale, Rosy Isaias e Luzia Modolo, que com dedicação à profissão, me fizeram apaixonar ainda mais pela anatomia e fisiologia vegetal. Muito obrigada pelas aulas fantásticas e pelo exemplo de professor dedicado à docência.

Ao prof. Élder, por me sugerir, durante as aulas de Anatomia Vegetal na graduação, que eu fosse monitora. Muito obrigada por me mostrar a beleza do ensino e por ser uma das minhas referências de profissional e pessoa. Saiba que nunca esquecerei das nossas conversas e da sua preocupação em me ajudar durante um momento complicado da minha vida.

Aos demais professores e alunos do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, pelo aprendizado.

As funcionárias da Secretaria de Pós-Graduação (Terezinha, Sônia e Denise), pelo carinho e por todo auxílio prestado durante o curso de doutorado.

Ao Prof. Dr. Marcos Eduardo Guerra Sobral, que durante nosso trabalho em Poços de Caldas, me apresentou as lindas Melastomataceae e, desde o mestrado, não consegui me separar delas.

A todos meus amigos que, com sua amizade, me ajudaram a ser uma pessoa melhor, em especial a Dehzinha (que foi mais que uma amiga), ao João Vitor pelos momentos de risadas, ao meu amigo espanhol (Albertito) pelas aulas de espanhol e conversas. A Anete, Isabella Martins e Leticia Souto, que com suas palavras doces me deram tranquilidade e sabedoria. A Leilane, Sarah e Elisa, pelos almoços e desabafos. Ao Raphael e sua família, por terem compartilhado comigo o sentido de família, minimizando a minha dor por estar longe da minha.

Ao Luiz Henrique, Francisco, Felipe Saiter, Welida e Paula Zama, pela convivência e ensinamentos durante meus nove meses em New York. Tempos difíceis, mas tempo que me permitiu o autoconhecimento.

Enfim, a todos que, direta ou indiretamente, ajudaram na elaboração deste trabalho, seja com conhecimento científico, seja com conhecimento de vida, meu muito obrigada.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO GERAL.....	3
Considerações gerais sobre Melastomataceae	3
Taxonomia da tribo Miconieae	3
Taxonomia da tribo Microlicieae	5
Dispersão de sementes em Melastomataceae	7
Espécies selecionadas para estudo	7
Objetivo Geral	8
REFERÊNCIAS GERAIS.....	8
CAPÍTULO I – Caracteres morfoanatômicos seminais: podem as sementes contar a história de Miconieae DC. (Melastomataceae)?	15
Resumo.....	17
Introdução.....	17
Material e métodos.....	19
<i>Espécies estudadas</i>	19
<i>Estudos anatômicos</i>	19
<i>Microscopia eletrônica de varredura</i>	20
<i>Análise dos dados</i>	20
Resultados.....	21
<i>Caracteres seminais gerais</i>	21
<i>Análise dos caracteres seminais</i>	21
<i>Análises filogenéticas</i>	24
Discussão.....	25
<i>Tendência dos caracteres morfoanatômicos de sementes e a delimitação de grupos</i>	26
<i>Caracteres homoplásticos em Miconieae</i>	27
<i>O uso de caracteres morfológicos</i>	28
<i>O apêndice em sementes de Miconieae</i>	28
Conclusão	30
Agradecimentos.....	30

Referências.....	31
Tabelas.....	38
Figuras.....	54
CAPÍTULO II – Uma visão crítica dos usos e equívocos de caracteres de sementes em taxonomia vegetal: exemplos em Melastomataceae Juss.	95
Resumo.....	97
Introdução.....	98
Material e métodos.....	100
Resultados e Discussão.....	102
<i>Tipos, forma das sementes e células superficiais</i>	103
<i>Apêndices, alas e ariloides</i>	104
<i>Características celulares do tegumento seminal</i>	106
<i>Prospecção de caracteres seminais</i>	107
Conclusão.....	111
Agradecimentos.....	112
Referências.....	113
Tabela.....	120
Figuras.....	128
CAPÍTULO III – Padrões de desenvolvimento de frutos e a delimitação genérica: o caso Microlicieae (Melastomataceae)	134
Resumo.....	136
Introdução.....	137
Material e métodos.....	139
<i>Espécies estudadas</i>	139
<i>Estudos anatômicos</i>	140
Resultados.....	141
Discussão.....	145
Agradecimentos.....	151
Referências.....	151
Tabelas.....	155
Figuras.....	162
CAPÍTULO IV – Does seed coat structure modulate gut passage effects on seed germination? Examples from Miconieae DC. (Melastomataceae)	169

Abstract.....	171
Introduction	171
Material and methods	173
<i>Study site and species</i>	173
<i>Gut-passage effects on germination</i>	174
<i>Germination inhibitors in the fruits</i>	175
<i>Statistical analysis</i>	175
<i>Anatomical studies and SEM</i>	176
Results.....	177
Discussion	178
Acknowledgements	180
References	181
Figures	186
CONSIDERAÇÕES FINAIS	191

RESUMO

A família Melastomataceae Juss. abrange cerca de 4.500 espécies distribuídas em, aproximadamente, 166 gêneros de ocorrência pantropical, sendo aproximadamente 70% neotropicais. Devido à grande variedade morfológica de frutos e sementes na família, estes são utilizados na identificação de diversos grupos. Entretanto, apesar da relevância de tais estruturas poucos são os estudos que abordam seus aspectos morfológicos, anatômicos e a forma de dispersão em espécies de Melastomataceae. Diante disto os objetivos desse trabalho foram caracterizar a morfologia e anatomia de frutos e sementes de Melastomataceae neotropicais, com ênfase em aspectos relacionados à filogenia (Capítulo I), taxonomia (Capítulo II e III) e ecologia da dispersão de sementes de frutos carnosos (Capítulo IV). Para tanto, foram coletadas, fixadas e submetidas às técnicas usuais de processamento de microscopia de luz e eletrônica de varredura, sementes maduras de 188 (Capítulo I) e 239 espécies (Capítulo II) ocorrentes no Neotrópico. Visando a discutir padrões de deiscência, realizaram-se estudos ontogenéticos em frutos de oito espécies de Microlicieae (Capítulo III), além de testes de germinação e análises em microscopia de luz e eletrônica de varredura do tegumento seminal em três espécies de Miconieae, após a passagem pelo tubo digestivo de passeriformes (Capítulo IV). Posteriormente, selecionaram-se os caracteres morfológicos e anatômicos de frutos e sementes que permitiram identificar clados e possivelmente espécies, além de caracterizar o tipo de dispersão de sementes e seus possíveis dispersores. Assim, os resultados deste trabalho representam importantes subsídios acerca da evolução das estratégias reprodutivas em Melastomataceae, os quais contribuirão para a sistemática e a taxonomia dos grupos na família, além de conterem informações úteis para a elaboração de estratégias para a conservação das espécies estudadas, algumas das quais se encontram ameaçadas de extinção.

Palavras-chave: Melastomataceae, fruto, semente, morfologia, anatomia, dispersão, taxonomia, sistemática, filogenia.

ABSTRACT

Melastomataceae Juss. includes circa 4,500 species in approximately 166 genera of pantropical occurrence, about 70% in the Neotropics. Due to the great variety of fruit and seed morphology in the family, they are used for identifying different groups. However, despite the great relevance of these structures, few studies approaches morphology, anatomy and dispersion in Melastomataceae species. Therefore, the objectives of this study were to characterize the morphology and anatomy of fruits and seeds of Neotropical Melastomataceae, emphasizing aspects related to phylogeny (Chapter I), taxonomy (Chapter II and III) and ecology of the seed dispersion in fleshy fruits (Chapter IV). For this, we collected, fixed and submitted to specific protocols for light and scanning electron microscopy the mature seeds of 188 (Chapter I) and 239 species (Chapter II) occurring in the Neotropics. Aiming to discuss dehiscence patterns, we evaluated fruit ontogeny in eight species of Microlicieae (Chapter III), as well as we performed germination tests and analysis in light and scanning electron microscopy of the seed coats of three species of Miconieae after passing through the digestive tract of passerines (Chapter IV). Subsequently, morphological and anatomical characters of fruits and seeds were selected, allowing identifying clades and possibly species, and characterize the type of seed dispersal and possible dispersers. Thus, the results of this study represent important information about the evolution of reproductive strategies in Melastomataceae, which will contribute to the systematics and taxonomy of certain groups in the family. In addition, this thesis contains useful information for developing strategies for the conservation of the studied species, some of which are endangered.

Key words: Melastomataceae, fruit, seed, morphology, anatomy, dispersion, taxonomy, systematics, phylogeny.

INTRODUÇÃO GERAL

Considerações gerais sobre Melastomataceae

A família Melastomataceae é composta por cerca de 4.500 espécies distribuídas em, aproximadamente, 170 gêneros (Renner 1993, Clausing e Renner 2001); de ocorrência pantropical, apresenta cerca de 70% dos táxons descritos no neotrópico (Wurdack 1993). Segundo Clausing e Renner (2001), a família forma um grupo monofilético, apoiado morfológicamente pela venação acródroma das folhas, sendo, aparentemente, o maior clado de Angiospermas que é diferenciado por esse tipo de venação. Além desta, as principais características são as flores geralmente actinomorfas, perigíneas ou epigíneas, com hipanto em forma de taça, em cujo ápice se individualizam as sépalas, as pétalas e os estames, com anteras poricidas e conectivos espessados e/ou frequentemente prolongados. Segundo a última classificação, Melastomataceae divide-se em duas subfamílias: Kibessioideae Naudin e Melastomatoideae Naudin (Renner 1993). A subfamília Kibessioideae apresenta apenas uma tribo, Kibessieae Krasser, e tem ocorrência restrita ao continente asiático. Melastomatoideae compreende oito tribos: Astronieae Triana, Rhexieae DC., Sonerileae Triana, Blakeae Hook., Melastomeae DC., Merianieae Triana, Miconieae DC. e Microlicieae Triana, sendo as três últimas de ocorrência restrita à América do Sul e as outras cinco tribos ocorrentes tanto na América do Sul quanto na Ásia, África e Madagascar (Renner 1993). No entanto, análises recentes propuseram a criação de mais duas tribos, Henrietteae (Penneys et al. 2010) e Cyphostyleae (Michelangeli et al. 2011), além de mudanças na circunscrição de outras, como em Microlicieae (Fritsch et al. 2004), Miconieae (Michelangeli et al. 2004, Goldenberg et al. 2008, Amorim et al. 2009), Blakeae (Penneys e Judd 2011), Merianieae (Goldenberg et al. 2012), Melastomeae (Michelangeli et al. 2013), e Rhexieae (Michelangeli et al. 2013), demonstrando a necessidade de rever as delimitações das tribos, já que a evolução de caracteres morfológicos na família é bastante diversa (Clausing e Renner 2001, Fritsch et al. 2004, Michelangeli et al. 2004, Penneys et al. 2010, Goldenberg et al. 2012, Michelangeli et al. 2013).

Taxonomia da tribo Miconieae

Miconieae é a tribo que abrange o maior número de representantes, com cerca de 1.800 espécies agrupadas em 18 gêneros ((Michelangeli *et al.* 2008). A tribo é caracterizada por

formar fruto carnosos, ovário parcial a totalmente ínfero e conectivo com ausência de apêndices ou com pequenos apêndices ventro-basais (Cogniaux 1891, Renner 1993, Goldenberg et al. 2008).

Análises filogenéticas recentes demonstram o monofiletismo da tribo (Michelangeli et al. 2004, 2008, Goldenberg et al. 2008), mas ressaltaram a grande dificuldade nas delimitações intergenéricas, observada desde o século XIX (De Candolle 1828, Naudin 1849-1853, Triana 1871, Gleason 1929, Renner 1993, Clausen e Renner 2001, Renner et al. 2001). Tradicionalmente, os quatro grandes gêneros, *Miconia* Ruiz & Pav., *Leandra* Raddi, *Clidemia* D. Don e *Ossaea* DC., foram segregados com base em dois caracteres: posição da inflorescência (terminais para *Miconia* e *Leandra*, axilares para *Clidemia* e *Ossaea*) e o ápice da pétala (arredondado para *Miconia* e *Clidemia* e aguda para *Leandra* e *Ossaea*), todavia tais características são, muitas vezes, difíceis de se delimitar e propensas a reversões e paralelismos. Aliado a isso, o grande número de espécies nos gêneros contribui para a enorme dificuldade na delimitação dos mesmos (Wurdack 1980, Judd 1986, 1989, Judd e Skeeve 1991, Michelangeli et al. 2004). Assim, outros caracteres, como os de sementes, são necessários para esclarecer a circunscrição de determinados clados (Goldenberg et al. 2008).

As sementes possuem grande importância na taxonomia de diversos grupos de Melastomataceae (Corner 1976). Esta importância se deve, principalmente, à grande variação morfológica interespecífica apresentada por esta estrutura na família (Corner 1976). Contudo, estudos com sementes de Melastomataceae são escassos e os existentes, em sua maioria, referem-se apenas à morfologia, incluindo aspectos que têm contribuído para a caracterização das tribos Microlicieae, Tibouchineae (atualmente transferida para Melastomeae Bartl.), Merianieae, Bertolonieae Triana, Rhexieae (Whiffin e Tomb 1972) e para a delimitação de gêneros, como os trabalhos de Don (1823), De Candolle (1828), Naudin (1849-1853), Parisca (1972), Renner (1990), Groenendijk et al. (1996), Bécquer-Granados et al. (2008), Ocampo e Almeda (2013) e Ocampo et al. (2014); tem sido relevante também para a organização de grupos, como algumas seções de *Leandra* (Cogniaux 1891, Martin e Michelangeli 2009), *Pterolepis* (DC). Miq. (Renner 1994), e para a definição de sinapomorfias em *Tococa* Aubl., em que ocorre um tipo de ornamentação da testa que é típico do gênero (Michelangeli 2000).

Baumgratz (1983-1985), analisando a morfologia de sementes de cerca de 220 espécies de Melastomataceae brasileiras, listou diversas características, como: a existência frequente de

dois tipos de sementes abortadas, sendo uma do tipo atrofiada e outra morfologicamente bem formada, mas com ausência de embrião. Os dois tegumentos seminiais estão presentes, e na maioria das vezes, a testa é coriácea e o tégmen, membranáceo. A rafe é geralmente expandida na face ventral, de forma variada com relação ao tipo de semente e o funículo é curto, quando evidente. As sementes são exalbuminosas, de formato variado, e podem apresentar embrião indiferenciado (maioria dos gêneros), ou também embrião diferenciado.

Segundo Corner (1976), as sementes de Melastomataceae possuem de 0,3 a 8mm de comprimento, são exalbuminosas e exariladas, com poucos gêneros apresentando espessamento da rafe; a testa é multiplicativa apenas em sementes maiores e o tégmen não é multiplicativo, sendo colapsado ou persistente exclusivamente no endostômio. Tais análises foram realizadas em sementes de espécies de *Blakea* L., *Bertolonia* Raddi, *Tibouchina* Aubl., *Mouriri* Juss., *Memecylon* L. e *Osbeckia* L. (Corner 1976), e constatadas também a partir de análises ontogenéticas em sementes de *Miconia albicans* (Sw.) Triana (Cortez e Carmello-Guerreiro 2008). Entretanto, trabalhos anatômicos com sementes de espécies de Miconieae e tribos relacionadas são inexistentes, apesar da relevância das características seminiais na sistemática de alguns grupos da tribo.

Taxonomia da tribo Microlicieae

Microlicieae é o oitavo maior clado de Melastomataceae (Clausing e Renner 2001). De acordo com a classificação de Triana (1871), a tribo era composta por 17 gêneros. Posteriormente, Cogniaux (1891) restringiu-a a 15 gêneros. Ambas as classificações consideraram a morfologia dos estames, número de pétalas, número de lóculos do ovário e deiscência do fruto para a delimitação genérica. Baseando-se em características do conectivo, sementes, ovário e o hábito, Renner (1993) circunscreveu a tribo em 11 gêneros. Entretanto, os problemas taxonômicos em Microlicieae permaneceram e estudos baseados em análises moleculares de cloroplastos e análises morfológicas demonstram que a tribo era monofilética, sendo composta por seis gêneros e compreendendo de 275-300 espécies (Fritsch et al. 2004). Destes seis gêneros, quatro (*Lavoisiera* DC., *Stenodon* Naudin, *Trembleya* DC., *Chaetostoma* DC.) são endêmicos do território brasileiro, enquanto *Microlicia* D. Don e *Rhynchanthera* DC. possuem distribuição mais ampla, com poucas espécies ocorrendo em outros países da América do Sul. Apesar da exclusão dos gêneros *Eriocnema* Naudin, *Castratella* Naudin, *Bucquetia* DC.,

Lithobium Bongard e *Cambessedesia* DC. (Fritsch et al. 2004), antes pertencentes a Microlicieae, as relações intergenéricas da tribo ainda não foram satisfatoriamente solucionadas.

Segundo Almeda e Martins (2001), há estreita relação entre *Microlicia*, *Trembleya* e *Lavoisiera*. Contudo, as espécies de *Microlicia* possuem flores tipicamente pentâmeras, com ovário súpero e cápsulas de deiscência longitudinal e basípeta. *Lavoisiera* apresenta flores pentâmeras a octâmeras e frutos capsulares de deiscência acrópeta (Almeda e Martins 2001) ou basípeta (Cogniaux 1891). Esses dois gêneros são os que possuem o maior número de espécies na tribo, *Microlicia* apresentando 126 (Romero e Woodgyer 2016) e *Lavoisiera* com 32 (Baumgratz et al. 2015). *Trembleya* é reconhecido como o gênero mais similar, do ponto de vista morfológico, ao ancestral dos gêneros brasileiros de Microlicieae (Almeda e Martins 2001). A relação entre *Trembleya* e *Microlicia* é devida, dentre outras características, à presença de frutos com o mesmo sentido de deiscência (basípeta) (Almeda e Martins 2001). No entanto, as espécies dos dois gêneros são diferenciadas pelo primeiro apresentar flores pentâmeras bracteoladas, dispostas em dicásios perfeitos ou reduzidos (Martins 1997). Todavia, tais características não apoiam a distinção genérica entre *Microlicia* e *Trembleya*, e mais estudos são necessários para circunscrevê-los, diferentemente de *Lavoisiera* que é considerado um gênero natural (Almeda e Martins 2001).

As relações entre *Chaetostoma* e *Microlicia* foram resolvidas por meio da combinação de diversas características, como folhas carenadas a subcarenadas, imbricadas, coroa de tricomas no ápice externo do hipanto, anteras tetrasporangiadas, frutos que crescem longitudinalmente acima do hipanto e sementes reniformes com testa reticulada (Koschnitzke e Martins 2006). *Stenodon*, outro gênero da tribo, é definido pela presença de flores pentâmeras a octâmeras, com doze a dezesseis estames, anteras lineares-subuladas, poricidas, com rostro curto, cápsula com deiscência longitudinal e basípeta (Cogniaux 1883). Esse gênero possui apenas duas espécies, de ocorrência restrita ao estado de Goiás. *Rhynchantera* é o gênero irmão de todas as outras Microlicieae (Fritsch et al. 2004) e os seus principais problemas taxonômicos são infragenéricos (Renner 1990).

Dispersão de sementes em Melastomataceae

Em Melastomataceae, os modos de dispersão de sementes são bastante diversos (veja Snow 1981, Loiselle e Blake 1999, Stiles e Rosselli 1993, Clausing et al. 2000, Pizo e Morellato 2002, Silveira et al. 2013). Na família, existem seis tipos de frutos (Clausing et al. 2000), sendo que, na região Neotropical, ocorrem apenas dois tipos: baga e cápsula. Os frutos do tipo baga são indeiscentes, carnosos, pequenos, ricos em água e açúcares, e servem de alimento para vertebrados e invertebrados, contribuindo em grande parte para a dieta de aves de menor porte, roedores, marsupiais, répteis e formigas (Snow 1965, 1981, Loiselle e Blake 1999, Stiles e Rosselli 1993, Silveira et al. 2013). Miconieae é a uma das tribos de Melastomataceae que possui frutos do tipo baga e são consumidos por diversos grupos de animais, especialmente aves (Snow 1965, Levey 1990, Poulin et al. 1999, Manhães et al. 2003, Maruyama et al. 2013). A produção sequencial desses frutos foi observada em diversas vegetações florestais na América do Sul e pode ser resultado da competição interespecífica por agentes dispersores (Snow 1965, Poulin et al. 1999, Kessler-Rios e Kattan 2012) do tipo generalista (Silveira et al. 2013). Os benefícios para essas plantas, derivados da frugivoria, vão além da remoção das sementes, pois a manipulação de frutos e o local de deposição são fatores que também interferem na germinação e estabelecimento de novos indivíduos (Schupp et al. 2010). Para Miconieae, os efeitos da passagem pelo tubo digestivo de aves são bastante complexos, variando desde negativo (Alves et al. 2008), nulo (Gomes et al. 2008, Silveira et al. 2012) até positivo (Ellison et al. 1993, Silveira et al. 2012). No entanto, as causas de tais diferenças permanecem desconhecidas.

Espécies selecionadas para estudo

Para o presente trabalho, foram selecionadas espécies de Melastomataceae, sendo oito de Bertolonieae, duas de Blakeeae, duas de Cyphostyleae, três de Henrietteae, doze de Melastomeae, doze de Merianieae, sete de *Merianthera* e aliados, 188 de Miconieae, dezessete de Microlicieae, uma espécie de *Lithobium* e uma de Rhexieae, as quais serão referidas nos capítulos apresentados a seguir.

Objetivo Geral

Considerando que os frutos e sementes de espécies de Melastomataceae são frequentemente utilizados para distinção de tribos e espécies, e que os agentes dispersores e a morfologia dos frutos e sementes é bastante variável na família, o objetivo geral deste trabalho foi caracterizar a morfologia e anatomia de frutos e sementes de Melastomataceae neotropicais, com ênfase em caracteres relacionados à taxonomia, filogenia e ecofisiológico da dispersão de sementes de frutos carnosos. Foram enfatizados os caracteres morfológicos e anatômicos de frutos e sementes, que permitam identificar tribos, gêneros e, possivelmente, espécies, além da caracterização do tipo de dispersão e possíveis agentes dispersores de sementes.

O objetivo geral foi abordado em objetivos específicos constantes dos quatro capítulos nos quais esta tese está organizada, a saber:

Capítulo I – Caracteres morfoanatômicos seminais: podem as sementes contar a história de Miconieae DC. (Melastomataceae)?;

Capítulo II – Uma visão crítica dos usos e equívocos de caracteres de sementes em taxonomia vegetal: exemplos em Melastomataceae Juss.;

Capítulo III – Padrões de desenvolvimento de frutos e a delimitação genérica: o caso Microlicieae (Melastomataceae);

Capítulo IV – Does seed coat structure modulate gut passage effects on seed germination? Examples from Miconieae DC. (Melastomataceae);

Referências bibliográficas

- Almeda F, Martins AB. 2001. New combinations and new names in some Brazilian Microlicieae (Melastomataceae), with notes on the delimitation of *Lavoisiera*, *Microlicia*, and *Trembleya*. *Novon* 11: 1–7.
- Alves MAS, Ritter PD, Antonini RD, Almeida EM. 2008. Two thrush species as dispersers of *Miconia prasina* (Sw.) DC. (Melastomataceae): an experimental approach. *Brazilian Journal of Biology* 68: 631–637.

- Amorim AM, Goldenberg R, Michelangeli FA. 2009. A new species of *Physeterostemon* (Melastomataceae) from Bahia, Brazil, with notes on the phylogeny of the genus. *Systematic Botany* 34: 324–329.
- Baumgratz JFA. 1983-1985. Morfologia dos frutos e sementes de Melastomatáceas brasileiras. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 27: 113–155.
- Baumgratz JFA, Martins AB, Rodrigues KF. 2015. *Lavoisiera* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB9492>>. Acesso em: 14 Jan. 2016
- Bécquer-Granados ER, Neubig KM, Judd WS, Michelangeli FA, Abbott JR, Penneys DS. 2008. Preliminary molecular phylogenetic studies in *Pachyanthus* (Miconieae, Melastomataceae). *Botanical Review* 74: 37–52.
- Clausing G, Meyer K, Renner SS. 2000. Correlations among fruit traits and evolution of different fruit within the Melastomataceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 303–326.
- Clausing G, Renner SS. 2001. Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* 88: 486–498.
- Cogniaux CA. 1891. Melastomataceae. In: *Monographiae phanerogamarum* (De Candolle, A., De Candolle, C., eds.). Paris. 1–1256.
- Cogniaux CA. 1883. Melastomataceae. In: Martius CFP, Eichler AG, Urban I, eds. *Flora brasiliensis*. Lipsiea: Frid. Fleischer, 1–434.
- Corner EJH. 1976. *The seeds of dicotyledons*. University Press. Cambridge.
- Cortez P, Carmello-Guerreiro SM. 2008. Ontogeny and structure of the pericarp and the seed coat of *Miconia albicans* (Sw.) Triana (Melastomataceae) from “cerrado”, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 71–79.
- De Candolle ALPP. 1828. Melastomataceae. In: De Candolle ALPP (ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* Vol. 3. Treuttel et Würtz, Paris.

- Don D. (1823) An illustration of the natural family of plants called Melastomataceae. *Memoirs of the Wernerian Natural History Society* 4: 276–329.
- Ellison AM, Denslow AM, Loiselle BA, Brenes DM. 1993. Seed and seedling ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74: 1737–1749.
- Fritsch PW, Almeda F, Renner SS, Martins, AB, Cruz, BC. 2004. Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *American Journal of Botany* 91: 1105–1114.
- Gleason HA. 1929. Studies of the flora of northern South America XII. Cyphostyleae – a new tribe of Melastomataceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 56: 97–100.
- Goldenberg R, Penneys DS, Almeda F, Judd WS, Michelangeli, FA. 2008. Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *International Journal of Plant Sciences* 169: 963–979.
- Goldenberg R, Fraga CN, Fontana AP, Nicolas AN, Michelangeli FA. 2012. Taxonomy and phylogeny of *Merianthera* (Melastomataceae). *Taxon* 61: 1040–1056.
- Gomes VSM, Correia MCR, Lima HA, Alves MAS. 2008. Potential role of frugivorous birds (Passeriformes) on seed dispersal of six plant species of a restinga habitat, southeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical* 56: 205–216.
- Groenendijk JP, Bouman F, Cleef AM. 1996. An exploratory study on seed morphology of *Miconia* Ruiz and Pavon (Melastomataceae), with taxonomic and ecological implications. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 323–344.
- Judd WS. 1986. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). I. Variation in inflorescence position. *Brittonia* 38: 150–161.
- Judd WS. 1989. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae) III. Cladistic analysis of axillary-flowered taxa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 476–495.

- Judd WS, Skean JDJ. 1991. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). IV. Generic realignments among terminal-flowered taxa. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 36: 25–84.
- Kessler-Rios MM, Kattan GH. 2012. Fruits of Melastomataceae: phenology in Andean forest and role as food sources for birds. *Journal of Tropical Ecology* 28: 11–21.
- Koschnitzke C, Martins AB. 2006. Revisão taxonômica de *Chaetostoma* DC. (Melastomataceae, Microlicaceae). *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 64: 95–119.
- Levey DJ. 1990. Habitat-dependent fruiting behavior of an understory tree, *Miconia centrodesma*, and tropical tree fall gaps as keystone habitats for frugivores in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 6: 409–420.
- Loiselle BA, Blake JG. 1999. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80: 330–336.
- Manhães MA, Assis LCS, Castro RM. 2003. Frugivoria e dispersão de sementes de *Miconia urophylla* (Melastomataceae) por aves em um fragmento de Mata Atlântica secundária em Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. *Ararajuba* 11: 173–180.
- Martin CV, Michelangeli FA. 2009. Comparative seed morphology of *Leandra* (Miconieae, Melastomataceae). *Brittonia* 61: 175–188.
- Martins E. 1997. Revisão taxonômica do gênero *Tremblyea* DC. (Melastomataceae). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Maruyama PK, Borges MR, Silva PA, Burns KC, Melo C. 2013. Avian frugivory in *Miconia* (Melastomataceae): contrasting fruiting times promote habitat complementarity between savanna and palm swamp. *Journal of Tropical Ecology* 29: 99–109.
- Michelangeli FA, Penneys DS, Giza J, Soltis D, Hils MH, Skean JD. 2004. A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* 53: 279–290.

- Michelangeli FA, Guimarães PJF, Penneys DS, Almeda F, Kriebel R. 2013. Phylogenetic relationships and distribution of New World Melastomeae (Melastomataceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 38–60.
- Michelangeli FA, Nicolas AN, Morales-Puentes ME, David H. 2011. Phylogenetic relationships of *Allomaieta*, *Alloneuron*, *Cyphostyla*, and *Wurdastom* (Melastomataceae) and the resurrection of the tribe Cyphostyleae. *International Journal of Plant Sciences* 172: 1165–1178.
- Michelangeli FA. 2000. A cladistic analysis of the genus *Tococa* (Melastomataceae) based on morphological data. *Systematic Botany* 25: 211–234.
- Michelangeli FA, Judd WS, Penneys DS, Skean JDJ, Bécquer-Granados ER, Goldenberg R, Martin CV. 2008. Multiple events of dispersal and radiation of the tribe Miconieae (Melastomataceae) in the Caribbean. *Botanical Review* 74: 53–77.
- Naudin CV. 1849-1853. *Melastomacearum Monographicae Descriptionis*. Victor Masson, Paris.
- Ocampo G, Almeda F. 2013. Seed diversity in the Miconieae (Melastomataceae): morphological characterization and phenetic relationships. *Phytotaxa* 80: 1–129.
- Ocampo G, Almeda F, Michelangeli FA. 2014. Seed diversity in the Tribe Miconieae (Melastomataceae): taxonomic, systematic, and evolutionary implications. *Plos One* 9: 1–12.
- Parisca L. 1972. Morfología y anatomía de las semillas de la familia Melastomataceae (I). *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29: 633–640.
- Penneys DS, Judd WS. 2011. Phylogenetics and morphology in the Blakeeae (Melastomataceae). *International Journal of Plant Sciences* 172: 78–106.
- Penneys DS, Michelangeli FA, Judd WS, Almeda F. 2010. Henrietteae (Melastomataceae): a new Neotropical berry-fruited tribe. *Systematic Botany* 35: 783–800.

- Pizo MA, Morellato LPC. 2002. A new rain-operated seed dispersal mechanism in *Bertolonia mosenii* (Melastomataceae), a Neotropical rainforest herb. *American Journal of Botany* 89: 169–171.
- Poulin B, Wright SJ, Lefebvre G, Calderón O. 1999. Interspecific synchrony and asynchrony in the fruiting phenologies of congeneric bird-dispersed plants in Panamá. *Journal of Tropical Ecology* 15: 213–227.
- Renner SS, Clausing G, Meyer K. 2001. Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. *American Journal of Botany* 88: 1290–1300.
- Renner SS. 1990. A revision of *Rhynchanthera* (Melastomataceae). *Nordic Journal of Botany* 9: 601–630.
- Renner SS. 1993. Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* 13: 519–540.
- Renner SS. 1994. A revision of *Pterolepis* (Melastomataceae: Melastomeae). *Nordic Journal Botany* 14: 73–104.
- Romero, R., Woodgyer, E. 2016. *Microlicia* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB9782>>. Acesso em: 18 Jan. 2016
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333–353.
- Silveira FAO, Mafia PO, Lemos-Filho JP, Fernandes, GW. 2012. Species-specific outcomes of avian gut passage on germination of Melastomataceae seeds. *Plant Ecology and Evolution* 145: 350–355.
- Silveira FAO, Fernandes GW, Lemos-Filho JP. 2013. Seed and seedling ecophysiology of neotropical Melastomataceae: implications for conservation and restoration of savannas and rain forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 99: 82–99.

- Snow DW. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical Forest. *Oikos* 15: 274–281.
- Snow DW. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1–14.
- Stiles FG, Rosseli L. 1993. Consumption of fruits of the Melastomataceae by birds: how diffuse is coevolution? *Vegetatio* 107/108: 57–73.
- Triana J. 1871. Les Melastomacées. *Transactions of the Linnean Society of London* 28: 1–188.
- Whiffin T, Tomb S. 1972. The systematic significance of seed morphology in the Neotropical capsular-fruited Melastomataceae. *American Journal of Botany* 59: 411–422.
- Wurdack JJ, Renner SS, Morley T. 1993. Melastomataceae. In: Gorts van Rijn ARA (ed.) *Flora of the Guianas* vol. 13. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Wurdack JJ. 1980. Melastomataceae. In: Harling G, Sparre B (eds.) *Flora of Ecuador*, No. 13. University of Goteborg, Swedish Natural Science Research Council, Stockholm.

Capítulo I

(preparado segundo as normas do periódico

Phytotaxa)



Caracteres morfoanatômicos seminais: podem as sementes contar a história de Miconieae DC. (Melastomataceae)?

RAFAELLA CARDOSO RIBEIRO¹, GILBERTO OCAMPO², FABIÁN ARMANDO MICHELANGELI³, RENATO GOLDENBERG⁴, DENISE MARIA TROMBERT OLIVEIRA⁵

¹ *Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil*

² *Departamento de Biología, Centro de Ciencias Básicas, Universidad Autónoma de Aguascalientes, Avenida Universidad 940, Ciudad Universitaria, 20131, Aguascalientes, México*

³ *Institute of Systematic Botany, The New York Botanical Garden, New York, EUA*

⁴ *Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil*

⁵ *Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antonio Carlos, 6627, Pampulha, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil*

Corresponding author; dmtoliveira@icb.ufmg.br

Resumo

Miconieae DC. é a tribo que possui o maior número de representantes, com cerca de 1.800 espécies e aproximadamente 18 gêneros. De acordo com análises filogenéticas recentes, a tribo é monofilética, mas há dificuldade nas delimitações intergenéricas. Devido às características morfológicas peculiares das sementes na tribo, estas têm sido utilizadas para a classificação e identificação das espécies. Considerando a complexidade das relações entre gêneros de Miconieae, os objetivos deste trabalho foram caracterizar a estrutura seminal de espécies de Miconieae e grupos relacionados, bem como discutir sobre a evolução e o valor sistemático dos caracteres seminais, a partir de uma abordagem filogenética. Para tanto, sementes maduras de 187 espécies foram coletadas, fixadas e preparadas para microscopia de luz e eletrônica de varredura. Foram selecionados 34 caracteres, que permitiram dividir o clado Miconieae em 31 grupos e recuperar, a partir do mapeamento dos caracteres, nove dos 14 grupos reconhecidos pelas análises moleculares recentes. Os caracteres anatômicos e morfológicos mais relevantes para diferenciar as espécies são apresentados pelo tegumento seminal. Os nossos resultados sugerem que as sementes são úteis para a taxonomia de alguns grupos, como "*Tococa* tricomas", *Leandra* + *Ossaea* e *Miconia* II. Entretanto, até o momento não é possível reconhecer uma sinapomorfia seminal constante em Miconieae, em função das diversas derivações de caracteres no grupo. Nosso estudo apresenta hipóteses não discutidas previamente na literatura de Melastomataceae, com base em relevante e inédito número de caracteres, que lançam luz sobre a complexa e intrigante sistemática de Miconieae.

Palavras-chave: anatomia, filogenia, morfologia, envoltório seminal.

Introdução

Melastomataceae Juss. é composta por cerca de 170 gêneros e 4.500 espécies (Renner 1993, Clausen & Renner 2001) distribuídas principalmente em áreas tropicais e subtropicais (Wurdack *et al.* 1993, Almeida 2003). A última classificação da família reconheceu duas subfamílias: Kibessioideae Naudin e Melastomatoideae Naudin (Clausen & Renner 2001). Miconieae, uma das tribos de Melastomataceae, pertence a Melastomatoideae e abrange o maior número de representantes, com cerca de 1.800 espécies agrupadas em aproximadamente 18 gêneros restritos

ao Novo Mundo (Michelangeli *et al.* 2008). A tribo é caracterizada por formar frutos carnosos, ovários parcial a totalmente íferos e conectivos com ausência de apêndices ou com pequenos apêndices ventro-basais (Cogniaux 1891, Renner 1993, Goldenberg *et al.* 2008).

De acordo com análises filogenéticas recentes, a tribo é monofilética (Michelangeli *et al.* 2004, 2008, Goldenberg *et al.* 2008). Apesar disso, há dificuldade nas delimitações intergenéricas (De Candolle 1828, Naudin 1849-1853, Triana 1871, Renner 1993, Gleason 1929, Clausen & Renner 2001, Renner *et al.* 2001). Tradicionalmente, os quatro grandes gêneros, *Miconia*, *Leandra*, *Clidemia* e *Ossaea*, foram segregados com base em dois caracteres: posição da inflorescência (terminais para *Miconia* e *Leandra*, axilares para *Clidemia* e *Ossaea*) e o ápice da pétala (arredondado para *Miconia* e *Clidemia* e aguda para *Leandra* e *Ossaea*), características muitas vezes difíceis de se delimitar e propensas a reversões e paralelismos (Macbride 1941, Judd 1986, Judd & Skee 1991). Aliado a isto, a grande diversidade de espécies nos gêneros de Miconieae, historicamente, contribuiu para enorme dificuldade na separação dos gêneros (Wurdack 1980, Judd 1986, 1989, Judd & Skee 1991, Michelangeli *et al.* 2004). Como já destacado por Goldenberg *et al.* (2008), outros caracteres como os de sementes são necessários para esclarecer a circunscrição de determinados clados.

As sementes têm sido utilizadas para o entendimento de muitos grupos naturais de angiospermas (veja Cameron & Chase 1998; Zhang *et al.* 2005). Em Melastomataceae, a morfologia de sementes tem sido utilizada em diversos trabalhos, como na delimitação de certas tribos (Whiffin & Tomb 1972), de gêneros como *Rhynchanthera* DC. (Renner 1990), *Tococa* Aubl (Michelangeli 2000, 2005), *Charianthus* (Penneys & Judd 2005), *Pachyanthus* (Bécquer-Granados *et al.* 2008), de alguns grupos de *Leandra* (Cogniaux 1891, Martin & Michelangeli 2009) e de *Calycogonium* (Bécquer *et al.* 2014). A morfologia seminal tem se revelado promissora também em estudos filogenéticos na tribo Miconieae, pois define algumas sinapomorfias de determinados clados (Groenendijk *et al.* 1996, Martin *et al.* 2008, Martin & Michelangeli 2009). Entretanto, segundo Ocampo & Almeda (2013) e Ocampo *et al.* (2014), o número de espécies analisadas nestes trabalhos é insuficiente para tirar conclusões acerca da tribo como um todo. Aliado a isso, a grande variação morfológica observada nessas sementes muitas vezes dificulta as análises comparativas das mesmas.

Portanto, considerando a importância das sementes para a delimitação de gêneros da tribo Miconieae e os diversos problemas taxonômicos e filogenéticos não solucionados apenas

com características moleculares (Michelangeli *et al.* 2004, 2008, Goldenberg *et al.* 2008) e morfológicas florais (Martin & Michelangeli 2009), os objetivos deste trabalho foram caracterizar a estrutura seminal de espécies de Miconieae e grupos relacionados, bem como discutir sobre a evolução e o valor sistemático dos caracteres seminais, a partir de uma abordagem filogenética.

Material e métodos

Espécies estudadas

O critério utilizado para a seleção das espécies foi a posição filogenética de acordo com Michelangeli *et al.* (2004, 2008) e Goldenberg *et al.* (2008). Foram selecionadas 179 espécies de Miconieae, oito espécies de Merianieae e uma da tribo Henrietteae, estas como grupo externo (Tabela 1). As sementes foram coletadas no Brasil, em campo e as exsiccatas depositadas no herbário BHCB. Além disso, as amostras foram coletadas de materiais dos herbários New York Botanical Garden (NY), California Academy of Sciences (CAS) e Universidade Federal do Paraná (UPCB).

Estudos anatômicos

As sementes foram removidas de frutos maduros e fixadas em formaldeído-ácido acético-álcool etílico 50% 1:1:18 v/v (Johansen 1940) por 48 horas, sendo passadas a vácuo. As sementes coletadas foram mantidas a temperatura de 60°C por 4 horas na solução de Franklin e, posteriormente, lavadas com água destilada para a retirada total da solução (Ribeiro & Oliveira 2014). Após esse procedimento, as sementes foram desidratadas em gradiente etílico (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 95%). Quando necessário, as sementes foram conservadas em etanol 70%. Em seguida, foram incluídas em (2-hidroxi-etil)-metacrilato (Leica®), com a inclusão processada a frio, para retardar a polimerização (Paiva *et al.* 2011, modificado).

Foram realizados cortes em micrótopo rotativo (Zeiss Hyrax M40), com espessura de 8 µm, obtendo-se séries transversais e longitudinais. Os cortes foram corados com azul de toluidina 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964, modificado) e montados com Entellan®.

Após a análise do laminário em microscopia de luz, os resultados foram documentados por meio de fotografias digitais, utilizando fotomicroscópio Zeiss (Axioplan), câmera digital

Nixon DXM1200c operada com o software Nikon ACT-1c. As escalas foram preparadas de modo convencional. Elaborou-se, para cada espécie, uma imagem contendo secção longitudinal mediana e uma com detalhe do tegumento seminal na antirrafe. A partir das imagens gerais das sementes foram elaborados diagramas dos embriões. As descrições de estruturas seminais foram baseadas em Corner (1976), Martin (1946) e Werker (1997).

Testes histoquímicos foram realizados em material fixado e incluído, com o intuito de evidenciar algumas substâncias pela aplicação de: cloreto férrico adicionado a carbonato de sódio (Johansen 1940), para verificar a ocorrência de compostos fenólicos; vermelho de rutênio, para a constatação de polissacarídeos diversos (Jensen 1962) e ácido tânico a 5% acrescido de cloreto férrico a 2% para detecção de mucilagem (Pizzolato & Lillie 1973).

Microscopia eletrônica de varredura

Para a observação da micromorfologia das sementes, o material foi mantido em estufa a 60°C, por 24 horas, para completar sua desidratação. Visto que as sementes apresentam diferentes padrões no tegumento (Ribeiro 2012, Ocampo & Almeda 2013), as mesmas foram coladas sobre suporte metálico em vista frontal, ventral e lateral, utilizando-se fita de carbono. Em seguida, o material foi metalizado com ouro em aparelho Balzers SCD050. As amostras de 35 espécies foram analisadas em microscópio eletrônico de varredura Quanta 200 (Fei Company), produzindo-se imagens digitais; para as demais 153 espécies, foram obtidas imagens disponibilizadas no site <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. A nomenclatura seguiu, para os caracteres da superfície seminal, as descrições de Ocampo e Almeda (2013).

Análise dos dados

Para as análises cladísticas, os dados morfoanatômicos foram codificados em uma matriz com caracteres binários e multiestados, todos não-ordenados, utilizando o programa TNT1.1 (Tree Analysis Using New Technology; Goloboff *et al.* 2008). A busca pelas árvores mais parcimoniosas baseou-se nos seguintes parâmetros: busca tradicional, 10.000 árvores retidas na memória, 1.000 réplicas, com *tree bisection-reconnection* (TBR), salvando 1.000 árvores por réplica. O suporte de Bremer (SB) também foi calculado. As árvores foram enraizadas em *Bellucia grossularioides* (L.) Triana (Henrietteae), cuja escolha baseou-se em análises filogenéticas, que a posicionam como grupo irmão dos clados Merianieae e Miconieae

(Goldenberg *et al.* 2012). São apresentados os cladogramas de consenso estrito e maioria, elaborados a partir dos dados morfoanatômicos, assim como o de consenso estrito, elaborado com os dados moleculares. A otimização dos caracteres morfoanatômicos foi feita no programa Mesquite (Maddison & Maddison 2009). Além disso, a matriz de caracteres seminais de 157 espécies, selecionadas no presente trabalho, foi analisada sob parcimônia no programa Mesquite, com intuito de detectar a recuperação de clados observados em análises moleculares recentes. As outras 31 espécies foram excluídas da análise porque não se encontram presentes na árvore filogenética mais recente (Michelangeli *et al.*, dados não publicados).

Resultados

Caracteres seminais gerais

A estrutura geral das sementes das 187 espécies estudadas pode ser observada nas Fig. 1–7. Nas Fig. 8–14, é apresentada a anatomia das sementes; seguem-se detalhes do tegumento seminal de todas as espécies (Fig. 15–20) e diagramas ilustrativos dos embriões (Fig. 21–24).

Análises dos caracteres seminais

A partir das análises em microscopia eletrônica de varredura (Figs. 1–7) e de luz (Figs. 8–24), foram estabelecidos 34 caracteres (Figs. 25–27) para as análises filogenéticas, pois, em nossas análises, os 37 caracteres seminais apresentados por Ocampo & Almeda (2013) foram rearranjados em dez caracteres. Apenas o caráter forma da semente foi desconsiderado em nossas análises, já que a grande variação (veja Figs. 1-7) do mesmo limita o reconhecimento de padrões.

Dentre os 34 caracteres, 14 foram dados morfológicos (caracteres 1–14, Figs. 25A–S, 26A–C) e 20 anatômicos (caracteres 15–34, Figs. 26D–M, 27A–L). Os caracteres levaram em consideração aspectos gerais da semente (caracteres 1, 15, 28), o tegumento seminal (caracteres 2–11, 19–27), a ocorrência de excrescências e apêndices superficiais (caracteres 12–14, 16–18) e o embrião (caracteres 29–34), como detalhado a seguir:

Caráter 1 – Ocorrência de endosperma: (0) ausente (Fig. 26I); (1) presente (Fig. 26K).

Caráter 2 – Arranjo geral das células, vistas na superfície tegumentar: (0) padrão não alinhado (Fig. 25B); (1) padrão alinhado (Fig. 25A).

Caráter 3 – Superfície da face periclinal externa da parede de cada célula do tegumento seminal: (0) côncava (Fig. 25E); (1) convexa (Fig. 25C); (2) plana (Fig. 25D).

Caráter 4 – Se convexa: (0) papilosa (Fig. 25F); (1) em domo (Fig. 25C); (2) tuberculada (Fig. 25H); (3) verrucosa (Fig. 25G); (-) não aplicável.

Caráter 5 – Contorno das faces anticlinais das paredes celulares, vistas na superfície tegumentar: (0) sinuoso (Fig. 25I); (1) irregularmente curvado (Fig. 25J); (2) reto (Fig. 25K).

Caráter 6 – Projeção superficial externa da semente, independente do contorno celular: (0) ausente (Fig. 25E); (1) presente (Fig. 25B). Pode ocorrer variação superficial no tegumento seminal, em que conjuntos de células são elevados ou rebaixados.

Caráter 7 – Se presente, projeção superficial: (0) côncava (Fig. 25M); (1) convexa (Fig. 25L); (-) não aplicável.

Caráter 8 – Ornamentação na parede periclinal externa: (0) ausente (Fig. 25D); (1) presente (Fig. 25N).

Caráter 9 – Se presente, tipo de ornamentação: (0) foraminada (Fig. 25N); (1) pontoadada (Fig. 25O); (2) estriada (Fig. 25P); (-) não aplicável.

Caráter 10 – Células da zona rafeal diferentes do restante da superfície seminal: (0) ausente (Fig. 25Q); (1) presente (Fig. 25R).

Caráter 11 – Projeção das células que limitam a zona rafeal: (0) ausente (Fig. 25Q); (1) presente (Fig. 25S). Células do tegumento seminal próximas à região rafeal se elevam e delimitam esta região, separando-a do restante da semente.

Caráter 12 – Apêndice com células diferenciadas, vistas na superfície seminal: (0) ausente (Fig. 26B); (1) presente (Fig. 26A). Em sementes de algumas espécies, o apêndice possui células tegumentares que se diferenciam do restante da semente.

Caráter 13 – Projeção do lobo radicular: (0) ausente (Fig. 25Q); (1) presente (Fig. 25S). Em sementes de algumas espécies, ocorre a elevação da região em que se encontra a micrópila, compondo o lobo radicular.

Caráter 14 – Excrescência carnosa: (0) ausente (Fig. 26D); (1) presente.

Caráter 15 – Tipo da semente: (0) anacampilótropa (Fig. 26D); (1) ortocampilótropa. Para determinar o tipo de semente, considera-se a extensão da rafe, além da posição relativa da micrópila, da calaza e do hilo.

Caráter 16 – Apêndice: (0) ausente (Fig. 26E); (1) presente (Fig. 26F). Considerou-se como apêndice toda projeção multicelular que ocorre nas regiões da calaza, rafe, micrópila.

Caráter 17 – Extensão do apêndice: (0) completo (Fig. 26F); (1) incompleto (Fig. 26G); (-) não aplicável. Este caráter refere-se à extensão do apêndice, ou seja, apêndice completo é observado ao longo da calaza-rafe-micrópila e incompleto apenas em parte dessa região, isto é, na calaza-rafe ou na rafe-micrópila.

Caráter 18 – Apêndice incompleto: (0) calaza-rafe (Fig. 26G); (1) rafe-micrópila (Fig. 26J); (-) não aplicável.

Caráter 19 – Compostos fenólicos no apêndice: (0) ausente (Fig. 26H); (1) presente (Fig. 26I); (-) não aplicável.

Caráter 20 – Parênquima tegumentar: (0) ausente (Fig. 26K); (1) presente (Fig. 26J).

Caráter 21 – Número de camadas celulares da epiderme tegumentar: (0) uniestratificada (Fig. 26L); (1) multiestratificada.

Caráter 22 – Padrão de alinhamento entre as camadas tegumentares: (0) alinhado (Fig. 26L); (1) não alinhado (Fig. 26M); (-) não aplicável.

Caráter 23 – Alinhamento das células na epiderme tegumentar: (0) ereto (Fig. 26L); (1) oblíquo (Fig. 26M).

Caráter 24 – Impregnação de compostos fenólicos na parede celular de células tegumentares: (0) ausente; (1) presente (Fig. 27B).

Caráter 25 – Compostos fenólicos no lúmen de células tegumentares: (0) ausente (Fig. 27A); (1) presentes (Fig. 27B).

Caráter 26 – Ocorrência de cristais de oxalato de cálcio em células tegumentares: (0) ausente (Fig. 27A); (1) presente (Fig. 27C).

Caráter 27 – Local de ocorrência dos cristais de oxalato de cálcio: (0) zona rafeal (Fig. 27C); (1) zona antirrafeal (Fig. 27D); (2) zona rafeal e antirrafeal (Fig. 27D); (-) não aplicável.

Caráter 28 – Hipóstase: (0) ausente; (1) presente (Fig. 27C).

Caráter 29 – Forma do embrião: (0) cilíndrico curvo (Fig. 27E); (1) cilíndrico reto (Fig. 27F); (2) ovalado (Fig. 27G).

Caráter 30 – Sinuosidade lateral no eixo embrionário: (0) ausente (Fig. 27G); (1) presente (Fig. 27H). Considerou-se como sinuosidade a presença de invaginação ou protuberância lateral no eixo embrionário.

Caráter 31 – Forma do eixo embrionário: (0) cilíndrico reto (Fig. 27I); (1) cilíndrico curvo (Fig. 27J).

Caráter 32 – Sinuosidade lateral nos cotilédones: (0) ausente (Fig. 27G); (1) presente (Fig. 27L).

Caráter 33 – Inclinação dos cotilédones em relação ao nó cotiledonar: (0) oblíqua (27I); (1) reta (Fig. 27K).

Caráter 34 – Direção da inclinação: (0) zona antirrafeal (Fig. 27K); (1) zona rafeal (Fig. 27L); (-) não aplicável.

Avaliados os 34 caracteres, verificou-se que quatro foram constantes, 30 foram informativos para a parcimônia (Tabela 2). Os caracteres informativos representaram 91% do total de caracteres. Os caracteres constantes foram mantidos nas análises para fornecer uma descrição detalhada da morfologia das sementes.

Análises filogenéticas

Foram obtidas cem árvores igualmente parcimoniosas utilizando os dados morfoanatômicos de sementes, das quais o consenso estrito e de maioria são apresentados na Fig. 28. A árvore de consenso estrito revelou a existência de 31 grupos (Fig. 28A). Já a árvore de maioria revelou um grande grupo subdividido em dois grupos, sendo um com 36 espécies e o outro com 143 espécies. Esse último grupo mostrou-se subdividido em 13 grupos (Fig. 28B). Nenhum dos grupos observados possui caracteres exclusivos, ou seja, todos os caracteres analisados são homoplásticos. Dos 34 caracteres morfoanatômicos mapeados na árvore filogenética, dez permitiram a recuperação de nove dos 14 grupos reconhecidos pelas análises moleculares (Fig. 29). Desses dez caracteres, três foram morfológicos e sete anatômicos. Os clados com maior número de caracteres que permitiram a recuperação dos mesmos foram *Tococa* (cinco caracteres), seguido de *Leandra* + *Ossaea* (quatro), *Miconia* II (três), *Mecranium* + *Anaectocalyx* + aliados e *Miconia* I (dois), *Leandra* + *Pleiochiton*, Caribbean, *Ossaea* p.p. e *Clidemia* (um). Apesar disso, deve ser referido que nenhum dos caracteres aqui listados é exclusivo dos clados observados nas análises moleculares.

O caráter 3 (superfície da face periclinal externa da parede de cada célula do tegumento seminal, Fig. 30) recuperou os clados *Miconia* I (superfície convexa), *Leandra* + *Ossaea* (superfície convexa) e *Tococa* (superfície convexa). O caráter 4, aplicado apenas às superfícies convexas (Fig. 31), recuperou os clados *Leandra* + *Ossaea* (em domo), *Mecranium* +

Anaectocalyx + aliados (tuberculada) e "*Tococa* tricomas" (papilosa). O caráter 12 (apêndice rafeal com células diferenciadas do restante da semente, vistas na superfície seminal, Fig. 32) recuperou o clado *Miconia* II (presença de células diferentes). O caráter 16 (ocorrência de apêndice, Fig. 33) é um caráter ancestral, que foi perdido em algumas espécies de Merianieae e Miconieae. O caráter 17 (extensão do apêndice, Fig. 34) recuperou os clados *Miconia* II, *Leandra* + *Ossaea* e "*Tococa* tricomas". O caráter 18 (apêndice incompleto, Fig. 35) recuperou o grupo externo Merianeae e o clado *Tococa*. O caráter 26 (ocorrência de cristais de oxalato de cálcio, Fig. 36) foi perdido em algumas espécies, mas está presente em todos os representantes dos clados *Miconia* II, *Leandra* + *Ossaea*, *Leandra* + *Pleiochiton*, Caribbean e *Mecranium* + *Anaectocalyx* + aliados. O caráter 27 (local de ocorrência de cristais de oxalato de cálcio, Fig. 37) recuperou os clados *Ossaea* p.p., *Clidemia* e *Tococa* (cristais apenas na zona rafeal). O caráter 29 (forma do embrião, Fig. 38) recuperou o clado *Miconia* I (forma cilíndrica reta). O caráter 30 (sinuosidade lateral no eixo embrionário, Fig. 39) recuperou os clados *Miconia* I e *Miconia* II.

Foram observadas algumas tendências: 1) do apêndice com células diferenciadas, vistas na superfície seminal para não diferenciadas (caráter 12); 2) do apêndice incompleto na rafe-micrópila para incompleto na calaza-rafe (caráter 18); 3) da ausência de compostos fenólicos no apêndice para a presença (caráter 19, Fig. 40); 4) do embrião cilíndrico reto para cilíndrico curvo (caráter 29).

Discussão

Os resultados mostraram que, apesar de diversos trabalhos confirmarem a significativa variação morfológica das sementes na tribo Miconieae (ver Groenendijk *et al.* 1996, Martin *et al.* 2008, Martin & Michelangeli, 2009), os caracteres seminais são altamente homoplásticos e sua informação para circunscrever gêneros e clados em Miconieae é bastante limitada, como também reconhecido por Ocampo *et al.* (2014). No entanto, o presente estudo apresenta um conjunto de caracteres inéditos relativos à morfoanatomia das sementes de Miconieae (superfície da parede periclinal externa de cada célula do tegumento seminal, contorno das paredes anticlinais das células tegumentares, presença e extensão do apêndice, forma do embrião e várias outras características anatômicas das sementes). Além disso, deve ser destacado que informações sobre

caracteres anatômicos de cerca de 10% das 1800 espécies de Miconieae não se encontram relatadas em nenhum trabalho prévio com a tribo.

Tendência dos caracteres morfoanatômicos de sementes e a delimitação de grupos

A tendência observada em alguns caracteres do apêndice (de células diferenciadas, vistas na superfície seminal para não diferenciadas; de apêndice incompleto na rafe-micrópila para incompleto na calaza-rafe; da ausência de compostos fenólicos no apêndice para a presença) e do embrião (de cilíndrico reto para cilíndrico curvo) demonstram que os caracteres seminais possuem sinal filogenético. Todavia, é notório que ocorrem reversões desses caracteres nos grupos. É importante enfatizar que esses caracteres não podem ser avaliados apenas utilizando imagens de sementes vistas em microscopia eletrônica de varredura, são necessárias secções longitudinais medianas das sementes para reconhecer tais características.

Nenhum dos grupos observados na análise molecular foi recuperado pela análise com dados morfológicos e anatômicos na árvore de consenso estrito. Apenas as relações entre as espécies irmãs *Pachyanthus neglectus* e *P. mayarensis* (clado Caribbean) e *Miconia pepericarpa* e *M. chartacea* (clado *Miconia* IV) foram sustentadas por 25 e 24 caracteres, respectivamente. É importante destacar que, desses caracteres, cerca de 64% foram obtidos a partir das análises anatômicas. Além dessas relações foram recuperadas aquelas entre espécies pertencentes a alguns clados como *Mecranium* + *Anaectocalyx* + aliados (*Miconia nitidissima* e *M. ulmarioides*), "*Tococa* tricomas" (*Tococa caudata* e *T. subciliata*), *Leandra* + *Ossaea* (*Ossaea quadrisulca* e *O. petiolaris*).

O clado *Tococa* é bem apoiado pela presença de espécies basais não-mirmecófilas, de domácias em espécies derivadas (Michelangeli 2000), de sementes com superfície convexa papilosa, extensão do apêndice incompleta e presença de cristais de oxalato de cálcio apenas na zona rafeal. Todavia, segundo Michelangeli (2000), trata-se de um gênero não monofilético. Em *Leandra* + *Ossaea*, as características como presença de tricomas simples (não-glandular ou glandulares), flores dispostas em um padrão helicoidal, sementes ovoides com células alinhadas e paredes periclinais em domo são típicas dos seus membros, exceto em *Ossaea capillaris*, que tem parede periclinal convexa (Ocampo & Almeda 2014). Além dessas características, foram observadas, no presente estudo, ocorrência de cristais de oxalato de cálcio no tegumento seminal e extensão do apêndice incompleta. O clado *Pleiochiton* + *Leandra* pode ser reconhecido pelo

hábito epifítico, raízes com reserva de água, sementes com células alinhadas, presença de pétalas papilosas (Reginato *et al.* 2013), sementes com microrrelevo pontoado, zona rafeal ampliada (ver Ocampo *et al.* 2014) e ocorrência de cristais de oxalato de cálcio no tegumento seminal (presente estudo). Entretanto, nenhum caráter morfoanatômico de semente, analisado no presente estudo, é exclusivo de nenhum dos grupos, o que confirma que são homoplásticos.

Caracteres homoplásticos em Miconieae

Além dos caracteres seminais, outros caracteres reprodutivos observados em espécies de Miconieae, como o número de camadas celulares do tegumento externo do óvulo, a ocorrência de cristais de oxalato de cálcio nas anteras (Caetano 2015) e apomixia (Sobrevila & Arroyo 1982, Renner 1989, Ramirez & Brito 1990, Borges 1991, Dent-Acosta & Breckon 1991, Goldenberg 1994, Saraiva *et al.* 1996, Melo *et al.* 1999, Goldenberg & Shepherd 1998, Goldenberg & Varassin 2001, Santos *et al.* 2012, Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2011), também são homoplásticos. Grande parte das espécies de Miconieae possui três camadas celulares do tegumento externo do óvulo (Caetano 2015). Posteriormente, em alguns clados, houve o surgimento de uma nova condição, formando-se mais de três camadas celulares (Caetano 2015). Comparando-se os dados de óvulo do trabalho referido previamente com o nosso estudo, observa-se que todas as espécies que apresentam mais de uma camada de células no tegumento do óvulo passam a apresentar apenas uma camada de células no tegumento seminal (veja caráter 23).

Ainda de acordo com Caetano (2015), as espécies *Axinaea grandifolia*, *Charianthus alpinus*, *Miconia fallax*, *M. laevigata*, *M. latecrenata* e *M. chamissois* não possuem cristais de oxalato de cálcio na antera, todavia observamos aqui a presença desses cristais no tegumento seminal. O contrário foi observado para *Clidemia urceolata*, *Ossaea macrophylla* e *Tococa guianensis*, espécies em que Caetano (2015) observou a presença de cristais na antera, e nosso estudo indica a ausência no tegumento seminal. Não é de se estranhar a ausência de correlação direta entre a ocorrência de cristais em anteras e em tegumentos seminais, visto que as funções de cristais de oxalato de cálcio nas anteras são bastante diversas daquelas nos tegumentos. Em anteras, a presença de cristais tem sido associada à quebra de ligações entre paredes celulares, levando à deiscência e à exposição do pólen, visto que o sequestro de cálcio na formação dos cristais enfraquece a parede celular (Horner & Wagner 1980, Coté 2009).

Diferentemente das anteras, Werker (1997) destacou que, nas sementes, os cristais ocorrem comumente em tegumentos, são menos frequentes em embriões e raros no endosperma. Segundo a autora, as funções dos cristais nas sementes permanecem obscuras, mas sugere-se que eles atuem como reserva de resíduos metabólicos e, mais provavelmente, como reserva transitória de cálcio, entre outros papéis mais específicos de determinados grupos de plantas.

A apomixia, nesta tribo, surgiu em diferentes linhagens como em algumas espécies de *Conostegia* s.l. (Santos *et al.* 2012), *Mecranium*, *Anaectocalyx* e aliados (Sobrevila & Arroyo 1982, Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2011), *Miconia* IV + *Ossaea* (Renner 1989, Borges 1991, Goldenberg & Shepherd 1998, Goldenberg & Varassin 2001), *Miconia* V (Renner 1989, Dent-Acosta & Breckon 1991, Goldenberg 1994, Saraiva *et al.* 1996, Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2011), *Clidemia* (Sobrevila & Arroyo 1982, Renner 1989, Ramirez & Brito 1990, Melo *et al.* 1999, Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2011) e *Leandra* s.s.+*Pleiochiton* (Renner 1989, Goldenberg & Shepherd 1998, Goldenberg & Varassin 2001).

O uso de caracteres morfológicos

A forma da semente é um caráter tradicionalmente utilizado em diversos trabalhos de Melastomataceae (Don 1823, De Candolle 1828, Parisca 1972, Baumgratz 1985, Groenendijk *et al.* 1996, Martin & Michelangeli 2009), no entanto, esta pode variar drasticamente entre sementes do mesmo fruto, o que dificulta bastante a delimitação de padrões. Tais variações de forma em uma mesma espécie pode ser explicada pela compressão das sementes vizinhas (Ocampo & Almeda 2013) ou mesmo do próprio pericarpo (Werker 1997).

Diferentemente dos dados morfológicos, os caracteres anatômicos de sementes analisados nesse estudo não são polimórficos. De acordo com Farris (1966) e Kluge & Farris (1969), a inclusão de dados polimórficos em análises filogenéticas não é confiável para estimar as relações evolutivas nos grupos. Isso enfatiza a importância de caracteres anatômicos seminais serem empregados na taxonomia desse grupo.

O apêndice em sementes de Miconieae

Outro caráter frequentemente utilizado em trabalhos com sementes, mas de difícil reconhecimento, é a ocorrência de apêndice. Este caráter tem sido aplicado a partir de diferentes

conceitos, como o proposto por Sousa & Zárate (1988) e Harris & Harris (2001), em que o apêndice é entendido como uma parte complementar ou secundária ligada a uma estrutura principal. Há o conceito de Martin & Michelangeli (2009) que, estudando sementes de *Leandra*, definiram apêndice como “uma membrana extra do lado do anti-hilo da semente de orientação lateral ventral/rafe”. Há ainda o conceito adotado por Ocampo & Almeda (2013), que explicita que o apêndice é “uma forma visível da extensão ventral do corpo da semente (com grau variável de inclinação em relação à zona rafeal), localizado no lado calazal, com tamanho $\geq 20\%$ do comprimento da semente”. Todavia, o que foi observado com os dados anatômicos deste trabalho é que o apêndice, na verdade, é uma expansão de camadas celulares da região entre calaza-rafe-micropila. Em muitos casos, como apresentado no presente estudo (compare os caracteres 12 e 16), não é possível reconhecer a ocorrência do apêndice somente com imagens de microscopia eletrônica de varredura, o que enfatiza a necessidade e relevância dos dados anatômicos para a correta identificação desta estrutura, e também para a elucidação da sua evolução e função. Embora a função do apêndice ainda não seja compreendida, acredita-se que o mesmo pode constituir um elaiossomo e promover a mirmecocoria (Groenendijk *et al.* 1996). O apêndice pode, ainda, facilitar a germinação das sementes pela possível ocorrência de perfurações (Martin & Michelangeli 2009) ou, eventualmente, servir como um dispositivo para a hidrocoria, permitindo a flutuação das sementes em ambientes úmidos (Ocampo & Almeda 2013). A hipótese defendida por Groenendijk *et al.* (1996) não parece procedente, pois o apêndice não possui reserva de lipídios. A hipótese de Martin & Michelangeli (2009) também não é consistente, pois o apêndice é revestido pelo mesmo tipo de camada celular, espessada e impregnada por lignina e compostos fenólicos, que o restante do tegumento, inclusive a região micropilar e, sendo assim, teria a mesma resistência à perfuração. Além disso, a ruptura do tegumento para a protrusão da raiz primária durante a germinação ocorre na região do lobo radicular (Ribeiro *et al.*, 2015). A hipótese de Ocampo & Almeda (2013) parece ser a mais plausível para uma das funções do apêndice, já que a presença de compostos fenólicos nessa região poderia auxiliar na hidrocoria por impedir a entrada de água e com isso reduzir o peso específico da semente em água, tornando-a flutuante e impedindo-a de afundar (Werker 1997). Todavia, trabalhos de flutuabilidade com estas sementes são necessários para que se possa aceitar ou refutar esta hipótese.

Conclusão

O presente estudo apresenta dados referentes a caracteres seminais inéditos e que se revelaram significativos para a sistemática da tribo, principalmente em clados menores, como "*Tococa tricomata*" (Ocampo *et al.* 2014), que nesse estudo foi o clado com o maior número de caracteres informativos. Deve-se destacar, ainda, que o estudo da morfoanatomia seminal, como apresentado neste trabalho, é capaz de reconhecer caracteres ambíguos (por exemplo, apêndice), evitando equívocos na seleção de caracteres para a taxonomia de Melastomataceae.

Os resultados apresentados no presente estudo corroboram, em parte, o observado nas análises moleculares recentes em que não foi possível delimitar os grandes gêneros da tribo (veja Michelangeli *et al.* 2004, 2008, Goldenberg *et al.* 2008). A dificuldade em reconhecer gêneros monofiléticos em Miconieae pode ser explicada pela alta taxa de hibridização em que os conflitos de genealogia de genes podem não gerar este agrupamento (veja Reginato & Michelangeli 2016). Nestas circunstâncias, a filtragem de dados e verificação de modelos de construção de árvores em estudos com diferentes genes é de extrema importância para a obtenção de uma hipótese mais precisa (veja Reginato & Michelangeli 2016) de delimitação genérica em Miconieae, para que assim possamos analisar as árvores moleculares e morfológicas separadamente e posteriormente combiná-las identificando a concordância ou discordância de sinal filogenético (Assis & Rieppel 2011). Portanto, os estudos com caracteres seminais devem ser intensificados, afim de obtermos informações que nos auxiliem no entendimento das relações filogenéticas e das pressões seletivas que conduziram a diversificação das sementes em Miconieae e em Melastomataceae.

Agradecimentos

À CAPES e CNPq, pela bolsa de doutorado concedida a R.C. Ribeiro e ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa de D.M.T. Oliveira e R. Goldenberg. Ao New York Botanical Garden, pelo apoio concedido durante o período de doutorado sanduíche da primeira autora. Ao Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal de Minas Gerais pelo auxílio na obtenção das imagens de microscopia eletrônica de varredura. Ao Fernando Augusto de Oliveira e Silveira e Clesnan Mendes Rodrigues, pelo inestimável auxílio na coleta de sementes.

Referências

- Almeda, F. (2003) Melastomataceae, Princess Flowers. *In*: Goodman, S. & Benstead, J (Eds.) *The Natural History of Madagascar*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 375–379.
- Almeda, F. & Chuang, T.I. (1992) Chromosome numbers and their systematic significance in some Mexican Melastomataceae. *Systematic Botany* 17: 583–593.
<http://dx.doi.org/10.2307/2419728>
- Assis, L.C.S. & Rieppel, O. (2011) Are monophyly and synapomorphy the same or different? Revisiting the role of morphology in phylogenetic. *Cladistics* 27: 94–102.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00317.x>
- Bécquer, E.R., Michelangeli, F.A. & Borsch, T. (2014) Comparative seed morphology of the Antillean genus *Calycogonium* (Melastomataceae: Miconieae) as a source of characters to untangle its complex taxonomy. *Phytotaxa* 166: 241–258.
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.166.4.1>
- Baumgratz, J.F.A. (1985) Morfologia dos frutos e sementes de Melastomatáceas brasileiras. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 27: 113–155.
- Bécquer-Granados, E.R., Neubig, K.M., Judd, W.S., Michelangeli, F.A., Abbott, J.R. & Penneys, D.S. (2008) Preliminary molecular phylogenetic studies in *Pachyanthus* (Miconieae, Melastomataceae). *Botanical Review* 74: 37–52.
<http://dx.doi.org/10.1007/s12229-008-9010-z>
- Borges, H.B.N. (1991) *Biologia reprodutiva de quatro espécies de Melastomataceae*. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil, 115 pp.
- Caetano, A.P.S. (2015) *Contribuição da embriologia na sistemática e na elucidação da apomixia em Melastomataceae Juss.*. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, Brasil, 243 pp.
- Caetano, A.P.S, Teixeira, S.P., Forni-Martins, E.R. & Carmello-Guerreiro, S.M. (2013) Pollen insights into apomictic and sexual *Miconia* (Miconieae, Melastomataceae). *International Journal of Plant Sciences* 174:760–768.
<http://dx.doi.org/10.1086/669927>
- Cameron, K.M. & Chase, M.W. (1998) Seed morphology of the vanilloid orchids. *Lindleyana* 13: 148–169.

- Clausing, G. & Renner, S.S. (2001) Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* 88: 486–498.
<http://dx.doi.org/10.2307/2657114>
- Cogniaux, C.A. (1891) Melastomataceae. In: De Candolle, A. & De Candolle, C. (Eds.) *Monographiae phanerogamarum*. G. Masson, Paris, pp.1–1256.
- Corner, E.J.H. (1976) *The seeds of dicotyledons*. Cambridge University Press, Cambridge, 311 pp.
- Coté, G.G. (2009) Diversity and distribution of idioblasts producing calcium oxalate crystals in *Dieffenbachia seguine* (Araceae). *American Journal of Botany* 96: 1245–1254.
<http://dx.doi.org/10.3732/ajb.0800276>
- De Candolle, A.L.P.P. (1828) Melastomataceae. In: De Candolle, A.L.P.P. (ed.) *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 3. Treuttel et Würtz, Paris, pp. 99–202.
- Dent-Acosta, S.R. & Breckon, G.J. (1991) *Reproductive biology of six species of Melastomataceae in western Puerto Rico*. First International Melastomataceae Symposium, Smithsonian Institution, Washington. 234 pp.
- Don, D. (1823) An illustration of the natural family of plants called Melastomataceae. *Memoirs of the Wernerian Natural History Society* 4: 276–329.
- Farris, J.S. (1966) Estimation of conservatism of characters by constancy within biological populations. *Evolution* 20: 587–591.
- Gleason, H.A. (1929) Studies of the flora of northern South America XII. Cyphostyleae – a new tribe of Melastomataceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 56: 97–100.
- Goldenberg, R. & Shepherd, G.J. (1998) Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in "cerrado" vegetation. *Plant Systematics and Evolution* 211: 13–29.
- Goldenberg, R. & Varassin, I.G. (2001) Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiá, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 283–288.
<http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042001000300006>
- Goldenberg, R. (1994) Estudos sobre a biologia reprodutiva de espécies de Melastomataceae de Cerrado em Itirapina, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 102 pp.

- Goldenberg, R., Fraga, C.N., Fontana, A.P., Nicolas, A.N. & Michelangeli, F.A. (2012) Taxonomy and phylogeny of *Merianthera* (Melastomataceae). *Taxon* 61: 1040–1056.
- Goldenberg, R., Penneys, D.S., Almeda, F., Judd, W.S. & Michelangeli, F.A. (2008) Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *International Journal of Plant Sciences* 169: 963–979.
<http://dx.doi.org/10.1086/589697>
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Groenendijk, J.P., Bouman, F. & Cleef, A.M. (1996) An exploratory study on seed morphology of *Miconia* Ruiz and Pavon (Melastomataceae), with taxonomic and ecological implications. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 323–344.
- Harris, J.G. & Harris, M.W. (2001) *Plant identification terminology, an illustrated glossary*. Spring Lake Publishing, Spring Lake, Utah, 206 pp.
- Horner, H.T.Jr. & Wagner, B.L. (1980) The association of druse crystals with the developing stomium of *Capsicum annuum* (Solanaceae) anthers. *American Journal of Botany* 67: 1347–1360.
- Jensen, W.A. (1962) *Botanical histochemistry: principle and practice*. W.H. Freeman, San Francisco, 408 pp.
- Johansen, D.A. (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book, New York, 523 pp.
- Judd, W.S. & Skee, J.D.J. (1991) Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). IV. Generic realignments among terminal-flowered taxa. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 36: 25–84.
- Judd, W.S. (1986) Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). I. Variation in inflorescence position. *Brittonia* 38: 150–161.
- Judd, W.S. (1989) Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae) III. Cladistic analysis of axillary-flowered taxa. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 476–495.
- Kluge, A.G. & Farris, J.S. (1969) Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Biology* 18: 1–32.
- Macbride, J.F. (1941) *Flora of Peru*. Field Museum of Natural History, Chicago. 276 pp.

- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2009) *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, version 2.75*. [computer program]. Published by the authors. Available from: <http://mesquiteproject.org> (accessed: 5 May 2015).
- Martin, A.C. (1946) The comparative internal morphology of seeds. *American Midland Naturalist* 36: 513–660.
- Martin, C.V. & Michelangeli, F.A. (2009) Comparative seed morphology of *Leandra* (Miconieae, Melastomataceae). *Brittonia* 61: 175–188.
<http://dx.doi.org/10.1007/s12228-008-9060-x>
- Martin, C.V., Little, D., Goldenberg, R. & Michelangeli, F.A. (2008) A preliminary phylogenetic analysis of the polyphyletic genus *Leandra* (Miconieae, Melastomataceae). *Cladistics* 24: 315–327.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2007.00185.x>
- Melo, G.F., Machado, I.C. & Luceño, M. (1999) Reproducción de tres especies de *Clidemia* (Melastomataceae) en Brasil. *Revista de Biología Tropical* 47: 359–363.
- Mendoza-Cifuentes, H. & Fernández-Alonso, J.L.. (2011) Análisis cladístico de *Centronia* (Merianieae, Melastomataceae) con base en caracteres morfológicos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 35: 431–450.
- Michelangeli, F.A. (2000) A cladistic analysis of the genus *Tococa* (Melastomataceae) based on morphological data. *Systematic Botany* 25: 211–234.
<http://dx.doi.org/10.2307/2666640>
- Michelangeli, F.A. (2005) *Tococa* (Melastomataceae). *Flora Neotropica Monographs* 98:1–114.
- Michelangeli, F.A., Judd, W.S., Penneys, D.S., Skean, J.D.J., Bécquer-Granados, E.R., Goldenberg, R. & Martin, C.V. (2008) Multiple events of dispersal and radiation of the tribe Miconieae (Melastomataceae) in the Caribbean. *Botanical Review* 74: 53–77.
<http://dx.doi.org/10.1007/s12229-008-9004-x>
- Michelangeli, F.A., Penneys, D.S., Giza, J., Soltis, D., Hils, M.H. & Skean, J.D. (2004) A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* 53: 279–290.
- Naudin, C.V. (1849-1853) *Melastomacearum Monographicae Descriptionis*. Victor Masson, Paris, 720 pp.

- O'Brien, T.P., Feder, N. & McCully, M.E. (1964) Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368–373.
- OCampo, G. & Almeda, F. (2013) Seed diversity in the Miconieae (Melastomataceae): morphological characterization and phenetic relationships. *Phytotaxa* 80: 1–129.
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.80.1.1>
- Ocampo, G. & Almeda, F. (2014) A new species of *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae) from the eastern slope of the Peruvian Andes. *Phytotaxa* 163: 166–172.
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.163.3.3>
- OCampo, G., Almeda, F. & Michelangeli, F.A. (2014) Seed diversity in the Tribe Miconieae (Melastomataceae): taxonomic, systematic, and evolutionary implications. *Plos One* 9: 1–12.
<http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0100561>
- Paiva, E.A.S., Pinho, S.Z. & Oliveira, D.M.T. (2011) Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: Chiarini-Garcia, H. & Melo, R.C.N. (Eds.) *Light microscopy: methods and protocols*. Springer/Humana Press, New York. pp. 37–49.
http://dx.doi.org/10.1007/978-1-60761-950-5_3
- Parisca, L. (1972) Morfología y anatomía de las semillas de la familia Melastomataceae (I). *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29: 633–640.
- Penneys, D. & Judd, W. (2005) A systematic revision and cladistic analysis of *Charianthus* (Melastomataceae) using morphological and molecular characters. *Systematic Botany* 30: 559–584.
- Pizzolato, T.D. & Lillie, R.D. (1973) Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins. *The Journal of Histochemistry and Cytochemistry* 21: 56–64.
- Ramirez, N. & Brito, Y. (1990) Reproductive biology of a tropical palm swamp community in the Venezuelan Llanos. *American Journal of Botany* 77: 1260–1271.
- Reginato, M. & Michelangeli, F.A. (2016) Untangling the phylogeny of *Leandra s.str.* (Melastomataceae, Miconieae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 96: 17–32.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2015.11.015>
- Reginato, M., Baumgratz, J.F.A. & Goldenberg, R. (2013) A taxonomic revision of *Pleiochiton* (Melastomataceae, Miconieae). *Brittonia* 65: 16–41.
<http://dx.doi.org/10.1007/s12228-012-9258-9>

- Renner, S.S. (1989) A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 496–518.
- Renner, S.S. (1990) A revision of *Rhynchanthera* (Melastomataceae). *Nordic Journal of Botany* 9: 601–630.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1756-1051.1990.tb00551.x>
- Renner, S.S. (1993) Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* 13: 519–540.
<http://dx.doi.org/10.1111/j.1756-1051.1993.tb00096.x>
- Renner, S.S., Clausen, G. & Meyer, K. (2001) Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. *American Journal of Botany* 88: 1290–1300.
<http://dx.doi.org/10.2307/3558340>
- Ribeiro, R.C. & Oliveira, D.M.T. (2014) Small and hard seeds: a practical and inexpensive method to improve embedding techniques for light microscopy. *Acta Botanica Brasilica* 28:624–630.
<http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062014abb3654>
- Ribeiro, R.C., Oliveira, D.M.T., Silveira, F.A.O. (2015). A new seed coat water-impermeability mechanism in *Chaetostoma armatum* (Melastomataceae): evolutionary and biogeographical implications of physiophysical dormancy. *Seed Science Research* 25: 194–202.
<http://dx.doi.org/10.1017/S0960258515000070>
- Ribeiro, R.C. (2012) *Morfoanatomia de sementes de Microlicieae Triana (Melastomataceae): abordagem cladística e ecofisiológica*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 111 pp.
- Santos, A.P.M.S., Fracasso, C.M., Santos, M.L., Romero, R., Sazima, M. & Oliveira, P.E. (2012) Reproductive biology and species geographical distribution in the Melastomataceae: a survey based on New World taxa. *Annals of Botany* 110: 667–679.
<http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcs125>
- Saraiva, L.C., Cesar, O. & Monteiro, R. (1996) Breeding systems of shrubs and trees of a Brazilian Savanna. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39: 751–763.

- Sobrevila, C. & Arroyo, M.T.K. (1982) Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* 140: 19–37.
- Sousa, M. & Zárate, S. (1988) *Flora Mesoamericana, glosario para Spermatophyta, español-inglés*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 88 pp.
- Triana, J.J. (1871) Les Melastomacées. *Transactions of the Linnean Society of London* 28: 1–188.
- Werker, E. (1997) *Seed anatomy*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 424 pp.
- Whiffin, T. & Tomb, A. S. (1972) The systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited Melastomataceae. *American Journal of Botany* 59: 411–422.
- Wurdack, J.J. (1980) Melastomataceae. In: Harling, G. & Sparre, B. (Eds.) *Flora of Ecuador*. University of Goteborg, Swedish Natural Science Research Council, Stockholm, pp. 1–406.
- Wurdack, J.J., Renner, S.S. & Morley, T. (1993). Melastomataceae. In: Gorts van Rijn A.R.A. (Ed.) *Flora of the Guianas*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books. pp. 1–425.
- Zhang, Z.H., Yang, D.Z., Lu, A.M. & Knapp, S. (2005) Seed morphology of the tribe Hyoscyameae (Solanaceae). *Taxon* 54:71–83.
<http://dx.doi.org/10.2307/25065303>

Tabelas

Tabela 1. Lista de espécies de Melastomataceae coletadas e examinadas neste trabalho. Espécies pertencentes ao grupo externo, em asterisco.

Espécies	Coletor	Herbário
1* <i>Adelobotrys barbata</i> Triana	Aymard s.n.	NY
2* <i>Adelobotrys permixta</i> Wurdack	Redden 20022	NY
3. <i>Anaectocalyx bracteosa</i> Triana	Dorr 7563	CAS
4* <i>Axinaea costaricensis</i> Cogn.	Dorr 7330	NY
5* <i>Axinaea grandifolia</i> (Naudin) Triana	Ruiz-Tenan 14871	NY
6* <i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	Da Silva 71172	NY
7. <i>Calycogonium calycopteris</i> (Rich) Urb	Barlett s.n.	NY
8. <i>Calycogonium glabratum</i> (Sw.) DC.	Michelangeli 1478	CAS
9. <i>Calycogonium hispidulum</i> Cogn.	Garcia s.n.	NY
10. <i>Calycogonium rhamnoideum</i> Naudin	Mejia s.n.	NY
11. <i>Charianthus alpinus</i> (Sw.) R.A. Howard	Wilbur 7788	CAS
12. <i>Charianthus dominicensis</i> Penneys & Judd	Wilbur 8080	CAS
13. <i>Clidemia allardii</i> Wurdack	Mordes s.n.	NY
14. <i>Clidemia biserrata</i> DC.	Silveira 8	BHCB
15. <i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D. Don	Nee 39700	CAS
16. <i>Clidemia caudata</i> Wurdack	Restrepo 520	NY
17. <i>Clidemia costaricensis</i> Cogn. & Gleason	Pittiei 1719	NY
18. <i>Clidemia dentata</i> Pav. ex D. Don	Watson 22	NY
19. <i>Clidemia domingensis</i> Cogn.	Liogier 13185	NY
20. <i>Clidemia epiphytica</i> (Triana) Cogn.	Vargas 5617	NY
21. <i>Clidemia fendleri</i> Cogn.	Liesner 8331	NY
22. <i>Clidemia fraterna</i> Gleason	Knapp 1572	CAS
23. <i>Clidemia garciabarrigae</i> Wurdack	Valdespino 596	CAS
24. <i>Clidemia globuliflora</i> (Cogn.) L.O. Williams	Burger 6761	NY
25. <i>Clidemia gracilis</i> Pittier	Acevedo-Rodriguez 6779	CAS
26. <i>Clidemia heptamera</i> Wurdack	Steyermark 89403	NY

Continuação da TABELA 1.

Espécies	Coletor	Herbário
28. <i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	Silveira 9	BHCB
29. <i>Clidemia involucrata</i> DC.	Lindeman s.n.	NY
30. <i>Clidemia japurensis</i> DC.	Clarke 7804	NY
31. <i>Clidemia monantha</i> L.O. Williams	Antonio 1718	CAS
32. <i>Clidemia pustulata</i> DC.	Clarke 6496	CAS
33. <i>Clidemia reitziana</i> Cogn. & Gleason	Hammel 8880	US
34. <i>Clidemia setosa</i> (Triana) Gleason	Ranker 1935	NY
35. <i>Clidemia umbellata</i> (Mill.) L.O. Williams	Burch 2495	CAS
36. <i>Clidemia urceolata</i> DC.	Silveira 10	BHCB
37. <i>Conostegia lasiopoda</i> Benth.	Croat 68155	CAS
38. <i>Conostegia montana</i> (Sw.) D. Don ex DC.	Almeda 3958	UPCB
39. <i>Conostegia oerstediana</i> O. Berg ex Triana	Cowan 4526	CAS
40. <i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex. DC.	Miller 2945	CAS
41*. <i>Dolichoura spiritusanctensis</i> Brade	Labiak 4029	NY
42. <i>Eriocnema fulva</i> Naudin	Borsali	BHCB
43*. <i>Graffenrieda limbata</i> Triana	Goldenberg 998	UPCB
44*. <i>Graffenrieda micrantha</i> (Gleason) L.O. Williams	Rodriguez 8140	NY
45*. <i>Graffenrieda moritziana</i> Triana	Edwards 208	NY
46. <i>Killipia quadrangularis</i> Gleason	Grimes 2526	NY
47. <i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	Silveira 11	BHCB
48. <i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	Silveira 12	BHCB
49. <i>Leandra barbinervis</i> Cham. ex Triana	Goldenberg 734	NY
50. <i>Leandra bergiana</i> Cogn.	Borges 642	NY
51. <i>Leandra carassana</i> (DC.) Cogn.	Lindeman 2379	NY
52. <i>Leandra clidemioides</i> (Naudin) Wurdack	Carvalho 6119	NY
53. <i>Leandra coriacea</i> Cogn.	Silveira 13	BHCB
54. <i>Leandra dichotoma</i> (Pav. ex D. Don) Cogn.	Knapp 1736	CAS

Continuação da TABELA 1.

Espécies	Coletor	Herbário
55. <i>Leandra divaricata</i> (Naudin) Cogn.	Clarke 2504	CAS
56. <i>Leandra glandulifera</i> (Triana) Cogn.	Poole 2006	NY
57. <i>Leandra granatensis</i> Gleason	Mendieta 9-34	CAS
58. <i>Leandra melastomoides</i> Raddi	Silveira 14	BHCB
59. <i>Leandra mexicana</i> (Naudin) Cogn.	Nee 46915	CAS
60. <i>Leandra nianga</i> (DC.) Cogn.	Landrum	NY
61. <i>Leandra oligochaeta</i> Cogn.	Silveira	BHCB
62. <i>Leandra reversa</i> (DC.) Cogn.	Hatschbach 55280	CAS
63. <i>Leandra salicina</i> Ser. ex DC.	Silveira 16	BHCB
64. <i>Leandra strigilliflora</i> Naudin	Goldenberg 917	NY
65*. <i>Macrocentrum fasciculatum</i> (DC.) Triana	Boom s.n.	NY
66*. <i>Macrocentrum minus</i> Gleason	Pipoly 10663	NY
67. <i>Maieta guianensis</i> Aubl.	Rickson B-49-85	CAS
68. <i>Maieta poeppigii</i> Mart. ex Cogn.	Henkel 2167	CAS
69. <i>Mecranium haemanthum</i> Triana ex Cogn.	Shafer 8423	NY
70. <i>Mecranium ovatum</i> Cogn.	Judd 5184	CAS
71*. <i>Meriania sclerophylla</i> (Naudin) Triana	Clarke 921	NY
72*. <i>Meriania tomentosa</i> (Cogn.) Wurdack	Gentry 44722	NY
73*. <i>Meriania urceolata</i> Triana	Huber s.n.	NY
74. <i>Miconia aeruginosa</i> Naudin	Penneys 1902	NY
75. <i>Miconia affinis</i> DC.	Chagala 732	NY
76. <i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	Silveira 17	BHCB
77. <i>Miconia alborufescens</i> Naudin	Silveira 18	BHCB
78. <i>Miconia aliquantula</i> Wurdack	Hahn 3605	CAS
79. <i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	Carballo 1133	CAS
80. <i>Miconia astroplocama</i> Donn. Sm.	Brandbyge 31987	CAS
81. <i>Miconia bracteolata</i> (Bonpl.) DC.	Camp E-4176	NY

Continuação da TABELA 1.

Espécies	Coletor	Herbário
82. <i>Miconia brevitheca</i> Gleason	Haber 829	CAS
83. <i>Miconia bullata</i> (Turcz.) Triana	Madsen	NY
84. <i>Miconia cabucu</i> Hoehne	Dusen 17341	NY
85. <i>Miconia calvescens</i> DC.	Willians 1956	NY
86. <i>Miconia centrodesma</i> Naudin	Allen 15226	CAS
87. <i>Miconia chamissois</i> Naudin	Silveira 19	BHCB
88. <i>Miconia chartacea</i> Triana	Alvarenga 243	CAS
89. <i>Miconia chionophila</i> Naud.	Ollgard s.n.	NY
90. <i>Miconia ciliata</i> (Rich.) DC.	Maguine 23105	NY
91. <i>Miconia cipoensis</i> R. Goldenb.	Silveira 20	BHCB
92. <i>Miconia coriacea</i> (Sw.) DC.	La Guadalupe 2252	NY
93. <i>Miconia corallina</i> Spring	Silveira 21	BHCB
94. <i>Miconia corymbiformis</i> Cogn.	Ortiz 307	CAS
95. <i>Miconia costaricensis</i> Cogn	Hahn 634	CAS
96. <i>Miconia crocata</i> Almeda	Almeda 6388	CAS
97. <i>Miconia crocea</i> (Desr.) Naudin	Harling 23467	CAS
98. <i>Miconia cuspidata</i> Mart. ex Naudin	Silveira 22	BHCB
99. <i>Miconia denticulata</i> Naudin	Valencia 2342	CAS
100. <i>Miconia dielsiana</i> Urb.	Judd 8217	NY
101. <i>Miconia discolor</i> DC.	Duarte 1975	NY
102. <i>Miconia dolichorrhyncha</i> Naudin	Shepherd 309	CAS
103. <i>Miconia duckei</i> Cogn.	Rimachi 11362	NY
104. <i>Miconia elegans</i> Cogn.	Silveira 23	BHCB
105. <i>Miconia ernstii</i> Wurdack	Lloyd 911	NY
106. <i>Miconia fallax</i> DC.	Romero 781	HUFU
107. <i>Miconia ferruginata</i> DC.	Silveira 24	BHCB
108. <i>Miconia foveolata</i> Cogn.	Howard 16624	CAS

Continuação da TABELA 1.

Espécies	Coletor	Herbário
109. <i>Miconia friedmaniorum</i> Almeda & Umaña	Herrera 1465	CAS
110. <i>Miconia furfuracea</i> (Vahl) Griseb.	Wilbur 8191	NY
111. <i>Miconia globuliflora</i> (Rich.) Cogn.	Andrews 3-64	NY
112. <i>Miconia gratissima</i> Benth. ex Triana	Arroyo 748	CAS
113. <i>Miconia hemenostigma</i> Naudin	Breedlove 59904	CAS
114. <i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	Silveira 25	BHCB
115. <i>Miconia irwinii</i> Wurdack	Semir s.n.	NY
116. <i>Miconia jahnii</i> Pittier	Ruiz-Terán 1684	CAS
117. <i>Miconia labiakiana</i> Goldenb. & C.V. Martin	Fontana 3033	UPCB
118. <i>Miconia lacera</i> (Bonpl.) Naudin	Pineda 184	CAS
119. <i>Miconia laevigata</i> (L.) DC.	Luna 4	NY
120. <i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	Barros 1913	NY
121. <i>Miconia lateriflora</i> Cogn.	Sytsma 1986	NY
122. <i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	Silveira 26	BHCB
123. <i>Miconia longispicata</i> Triana	Cid1429	CAS
124. <i>Miconia loreyoides</i> Triana	Zak 1280	CAS
125. <i>Miconia marginata</i> Triana	Henkel 4523	CAS
126. <i>Miconia matthaei</i> Naudin	Hammel 25640	NY
127. <i>Miconia megalantha</i> Gl.	Laurance 456	NY
128. <i>Miconia meridensis</i> Triana	Michelangeli 654	NY
129. <i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L.O. Williams	Wilbur 8190	CAS
130. <i>Miconia molybdea</i> Naud var. <i>titanea</i> (Naud) Cogn.	Nee 35837	NY
131. <i>Miconia multispicata</i> Naudin	Davidson 8861	NY
132. <i>Miconia nitidissima</i> Cogn.	Michelangeli 821	NY
133. <i>Miconia pachyphylla</i> Cogn.	Little Jr. 21621	NY
134. <i>Miconia paradoxa</i> (Mart. ex DC.) Triana	Almeda 9652	CAS
135. <i>Miconia pepericarpa</i> Mart. ex DC.	Silveira 27	BHCB

Continuação da TABELA 1.

Espécies	Coletor	Herbário
136. <i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Davidse 35603	CAS
137. <i>Miconia procumbens</i> (Gleason) Wurdack	Hammel 16388	CAS
138. <i>Miconia pseudonervosa</i> Cogn.	Rodrigues 43	HUFU
139. <i>Miconia radulaefolia</i> (Benth.) Naudin	Amaral 566	NY
140. <i>Miconia resimoides</i> Cogn.	Steyermak s.n.	NY
141. <i>Miconia rigida</i> (Sw.) Triana	Forrest Shreer s.n.	NY
142. <i>Miconia rimalis</i> Naudin	Amorim 2151	NY
143. <i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	Silveira 28	BHCB
144. <i>Miconia rugosa</i> Triana	Hoffman 2988	NY
145. <i>Miconia rupticalyx</i> Wurdack	Soloman 9555	NY
146. <i>Miconia sellowiana</i> Naudin	Azebedo 357	CAS
147. <i>Miconia septentrionalis</i> Judd & R.S. Beaman	Jiménez 1853	FLAS
148. <i>Miconia serrulata</i> (DC.) Naudin	Fernández 249	CAS
149. <i>Miconia sessilifolia</i> Naudin	Kessler 4255	CAS
150. <i>Miconia stenostachya</i> DC.	King 8308	CAS
151. <i>Miconia superba</i> Ule	Michelangeli 452	NY
152. <i>Miconia ternatifolia</i> Triana	Belsharu 3403	NY
153. <i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	Silveira 29	BHCB
154. <i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D. Don ex DC.	Carvalho 366	CAS
155. <i>Miconia tonduzii</i> Cogn.	Lumer 1348	NY
156. <i>Miconia triplinervis</i> Ruiz & Pav.	Contreras 7899	CAS
157. <i>Miconia tuberculata</i> (Naudin) Triana	Breteler 4107	NY
158. <i>Miconia ulmarioides</i> Naudin	Michelangeli 663	NY
159. <i>Necramium gigantophyllum</i> Britton	W.G.F. 11953	NY
160. <i>Ossaea brenesii</i> Standl.	Hamilton 2661	CAS
161. <i>Ossaea capillaris</i> (D. Don) Cogn.	Holm-Nielsen 20514	CAS
162. <i>Ossaea congestiflora</i> Cogn.	Rodrigues 64	HUFU

Continuação da TABELA 1.

Espécies	Coletor	Herbário
163. <i>Ossaea macrophylla</i> (Benth.) Cogn.	Rueda 8682	CAS
164. <i>Ossaea micrantha</i> (Sw.) Macfad ex. Cogn.	Watson 20	NY
165. <i>Ossaea muricata</i> (Griseb) C. Wright	Shafer s.n.	NY
166. <i>Ossaea pauciflora</i> (Naudin) Urb.	Michelangeli 2276	NY
167. <i>Ossaea petiolaris</i> (Naudin) Triana	Solomon 7529	NY
168. <i>Ossaea quadrisulca</i> (Naudin) Wurdack	Kriebel 3913	NY
169. <i>Ossaea robusta</i> (Triana) Cogn.	Sytsma 2210	CAS
170. <i>Pachyanthus angustifolius</i> Griseb	Britton s.n.	NY
171. <i>Pachyanthus lundellianus</i> (L.O. Williams) Judd & Skean	Espinal 164	CAS
172. <i>Pachyanthus mayarensis</i> Urb.	Ekman s.n.	NY
173. <i>Pachyanthus neglectus</i> Borhidi	Michelangeli 1516	NY
174. <i>Physeterostemon fiaschii</i> R. Goldenberg & Amorim	Amorim 4816	NY
175. <i>Pleiochiton blepharodes</i> Reginato, Goldenberg e Baumgratz	Paixao, s.n.	NY
176. <i>Clidemia scalpta</i> (Vent.) F. S. Axelrod	Judd 6821	NY
177. <i>Tetrazygia angustifolia</i> (Sw.) DC.	Beard s.n.	NY
178. <i>Tetrazygia bicolor</i> (Mill.) Cogn.	Michelangeli 2209	NY
179. <i>Tetrazygia urbaniana</i> (Cogn.) Croizat ex Mosc.	Judd 5113	CAS
180. <i>Tococa caquetana</i> Sprague	Cerón 2340	CAS
181. <i>Tococa caudata</i> Markgr.	McDaniel 20493	NY
182. <i>Tococa cordata</i> O. Berg ex. Triana	Magine s.n.	NY
183. <i>Tococa guianensis</i> Aubl.	Rabelo 3719	CAS
184. <i>Tococa nitens</i> (Benth.) Triana	Kral 72037	CAS
185. <i>Tococa quadrialata</i> (Naudin) J.F. Macbr.	Díaz 698	CAS
186. <i>Tococa spadiceflora</i> Triana	Callejas 2708	CAS
187. <i>Tococa subciliata</i> (DC.) Triana	Prance 20675	NY

Tabela 2. Lista de caracteres morfológicos e anatômicos de sementes maduras de Melastomataceae (C = caráter constante; I = caráter informativo; IN = caráter não informativo).

Espécies	Caracteres																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
1. <i>Adelobotrys barbata</i> Triana	0	0	0	-	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
2. <i>Adelobotrys permixta</i> Wurdack	0	0	0	-	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	-
3. <i>Anaectocalyx bracteosa</i> Triana	1	0	0	-	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	-
4. <i>Axinaea costaricensis</i> Cogn.	0	0	2	-	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	-
5. <i>Axinaea grandifolia</i> (Naudin) Triana	0	0	1	2	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
6. <i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	0	0	1	2	1	0	-	0	-	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	1	
7. <i>Calycogonium calycopteris</i> (Rich) Urb	0	0	0	-	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	1	2	0	1	0	0	0	0	1	-
8. <i>Calycogonium glabratum</i> (Sw.) DC.	0	0	1	1	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
9. <i>Calycogonium hispidulum</i> Cogn.	0	0	2	-	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	1	-	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
10. <i>Calycogonium rhamnoideum</i> Naudin	1	0	2	-	1	0	0	0	-	1	?	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	-
11. <i>Charianthus alpinus</i> (Sw.) R.A. Howard	1	0	0	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
12. <i>Charianthus dominicensis</i> Penneys & Judd	1	0	1	2	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	-
13. <i>Clidemia allardii</i> Wurdack	1	0	1	2	0	0	-	-	-	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
14. <i>Clidemia biserrata</i> DC.	0	1	1	1	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
15. <i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D. Don	0	1	1	1	0	0	-	1	2	1	?	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
16. <i>Clidemia caudata</i> Wurdack	0	0	1	1	0	0	-	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
17. <i>Clidemia costaricensis</i> Cogn. & Gleason	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	1	0	0	0	0
18. <i>Clidemia dentata</i> Pav. ex D. Don	0	0	0	-	1	1	0	1	2	1	1	-	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	-	
19. <i>Clidemia domingensis</i> Cogn.	1	0	0	-	1	1	0	0	-	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	-	
20. <i>Clidemia epiphytica</i> (Triana) Cogn.	0	0	1	1	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	-	?	1	0	0	0	0	1	-
21. <i>Clidemia fendleri</i> Cogn.	0	0	2	-	0	1	0	0	-	1	0	1	1	0	0	1	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
22. <i>Clidemia fraterna</i> Gleason	0	1	1	3	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	1	-
23. <i>Clidemia garciabarrigae</i> Wurdack	1	1	1	2	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	-
24. <i>Clidemia globuliflora</i> (Cogn.) L.O. Williams	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	-
25. <i>Clidemia gracilis</i> Pittier	0	0	1	1	1	0	-	0	-	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	-

Tabela 2. Continuação. Lista de caracteres morfológicos e anatômicos de sementes maduras de Melastomataceae (C = caráter constante; I = caráter informativo; IN = caráter não informativo).

Espécies	Caracteres																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
26. <i>Clidemia heptamera</i> Wurdack	0	?	?	-	1	0	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	-	1	0	0	0	1	1	1	?	-	0	1	0	0	0	1	-	
27. <i>Clidemia heterophylla</i> (Desr.) Gleason	1	0	1	1	1	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
28. <i>Clidemia hirta</i> (L.) D. Don	0	0	2	-	0	1	0	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	-	
29. <i>Clidemia involucreta</i> DC.	0	0	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
30. <i>Clidemia japurensis</i> DC.	0	0	1	2	2	0	-	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	1	-	
31. <i>Clidemia monantha</i> L.O. Williams	0	0	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
32. <i>Clidemia pustulata</i> DC.	0	0	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	-	
33. <i>Clidemia reitziana</i> Cogn. & Gleason	0	1	1	1	1	0	-	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	-	?	0	1	0	1	0	0	
34. <i>Clidemia setosa</i> (Triana) Gleason	0	?	2	-	1	0	-	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	-	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	0	0	0	1	-	
35. <i>Clidemia umbellata</i> (Mill.) L.O. Williams	0	0	1	1	1	0	-	0	-	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1	-	
36. <i>Clidemia urceolata</i> DC.	0	0	1	2	0	0	-	1	2	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-	
37. <i>Conostegia lasiopoda</i> Benth.	0	1	1	1	0	0	-	1	2	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	-	
38. <i>Conostegia montana</i> (Sw.) D. Don ex DC.	0	0	1	3	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	1	0	0	0	1	-	
39. <i>Conostegia oerstediana</i> O. Berg ex Triana	0	0	2	0	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
40. <i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.	1	0	1	2	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	-	
41. <i>Dolichoura spiritusanctensis</i> Brade	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
42. <i>Eriocnema fulva</i> Naudin	0	1	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	0	-	0	1	0	0	0	1	-	
43. <i>Graffenrieda limbata</i> Triana	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	-	1	2	0	0	0	1	-	
44. <i>Graffenrieda micrantha</i> (Gleason) L.O. Williams	0	0	1	3	1	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	0	-	0	1	1	0	0	1	-	
45. <i>Graffenrieda moritziana</i> Triana	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	1	1	0	0	0	1	-	
46. <i>Killipia quadrangularis</i> Gleason	1	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	1	0	0	0	1	-
47. <i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	-	
48. <i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
49. <i>Leandra barbinervis</i> Cham. ex Triana	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	0	0	0	1	-	
50. <i>Leandra bergiana</i> Cogn.	0	0	1	2	2	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	-
51. <i>Leandra carassana</i> (DC.) Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-

Tabela 2. Continuação. Lista de caracteres morfológicos e anatômicos de sementes maduras de Melastomataceae (C = caráter constante; I = caráter informativo; IN = caráter não informativo).

Espécies	Caracteres																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
52. <i>Leandra clidemioides</i> (Naudin) Wurdack	0	1	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
53. <i>Leandra coriacea</i> Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	-
54. <i>Leandra dichotoma</i> (Pav. ex D. Don) Cogn.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
55. <i>Leandra divaricata</i> (Naudin) Cogn.	0	1	1	1	0	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
56. <i>Leandra glandulifera</i> (Triana) Cogn.	0	1	1	1	0	0	-	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	-	
57. <i>Leandra granatensis</i> Gleason	0	0	1	1	2	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
58. <i>Leandra melastomoides</i> Raddi	0	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
59. <i>Leandra mexicana</i> (Naudin) Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	0	-
60. <i>Leandra nianga</i> (DC.) Cogn.	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	-	
61. <i>Leandra oligochaeta</i> Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
62. <i>Leandra reversa</i> (DC.) Cogn.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	0	0	1	1	1	1	2	?	1	0	0	0	1	-
63. <i>Leandra salicina</i> Ser. ex DC.	0	1	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	-
64. <i>Leandra strigilliflora</i> Naudin	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	2	0	0	0	1	-	
65. <i>Macrocentrum fasciculatum</i> (DC.) Triana	0	1	1	1	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	0	1	-
66. <i>Macrocentrum minus</i> Gleason	0	1	1	3	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	-
67. <i>Maieta guianensis</i> Aubl.	0	1	1	0	0	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	-	
68. <i>Maieta poeppigii</i> Mart. ex Cogn.	0	0	2	-	0	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	1	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
69. <i>Mecranium haemanthum</i> Triana ex Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
70. <i>Mecranium ovatum</i> Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
71. <i>Meriania sclerophylla</i> (Naudin) Triana	0	0	1	1	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
72. <i>Meriania tomentosa</i> (Cogn.) Wurdack	1	0	1	2	1	0	-	0	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	-	
73. <i>Meriania urceolata</i> Triana	1	0	1	2	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	?	1	0	0	0	1	-	
74. <i>Miconia aeruginosa</i> Naudin	1	0	1	2	2	0	-	0	-	?	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	?	1	0	0	0	1	-	
75. <i>Miconia affinis</i> DC.	0	0	1	2	0	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
76. <i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	1
77. <i>Miconia alborufescens</i> Naudin	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	1	0	0	1	

Tabela 2. Continuação. Lista de caracteres morfológicos e anatômicos de sementes maduras de Melastomataceae (C = caráter constante; I = caráter informativo; IN = caráter não informativo).

Espécies	Caracteres																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
78. <i>Miconia aliquantula</i> Wurdack	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	1	1	1	0	0	-	1	0	1	1	1	0	1	
79. <i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
80. <i>Miconia astroplocama</i> Donn. Sm.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	1	0	0	0	
81. <i>Miconia bracteolata</i> (Bonpl.) DC.	1	0	1	2	2	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	?	1	0	0	0	1	-	
82. <i>Miconia brevitheca</i> Gleason	0	0	1	1	0	0	-	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-	
83. <i>Miconia bullata</i> (Turcz.) Triana	0	0	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	
84. <i>Miconia cabucu</i> Hoehne	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	1	-	
85. <i>Miconia calvescens</i> DC.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	-	?	0	1	0	0	0	0	
86. <i>Miconia centrodesma</i> Naudin	0	0	0	-	0	1	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-	
87. <i>Miconia chamissois</i> Naudin	0	0	1	1	1	0	-	0	-	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	-	
88. <i>Miconia chartacea</i> Triana	0	0	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	-	
89. <i>Miconia chionophila</i> Naud.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	0	0	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	1	1	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1	
90. <i>Miconia ciliata</i> (Rich.) DC.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	0	-	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	-	
91. <i>Miconia cipoensis</i> R. Goldenb.	0	0	2	-	0	1	0	1	2	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	1	-	
92. <i>Miconia coriacea</i> (Sw.) DC.	0	0	2	-	0	1	0	1	2	1	0	0	1	0	0	0	0	-	-	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	1	
93. <i>Miconia corallina</i> Spring	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	
94. <i>Miconia corymbiformis</i> Cogn.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	0	0	0	0	0	1	0	-	-	0	0	1	1	1	1	1	2	?	1	0	0	0	1	-	
95. <i>Miconia costaricensis</i> Cogn	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	
96. <i>Miconia crocata</i> Almeda	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	
97. <i>Miconia crocea</i> (Desr.) Naudin	0	?	1	2	?	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1		0	0	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	1	-	
98. <i>Miconia cuspidata</i> Mart. ex Naudin	0	0	0	-	1	0	-	0	-	0	0	-	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	1	2	1	2	0	0	0	1	-	
99. <i>Miconia denticulata</i> Naudin	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	
100. <i>Miconia dielsiana</i> Urb.	1	0	2	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	-
101. <i>Miconia discolor</i> DC.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
102. <i>Miconia dolichorrhyncha</i> Naudin	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	1	
103. <i>Miconia duckei</i> Cogn.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	-	0	0	1	1	0	0	0

Tabela 2. Continuação. Lista de caracteres morfológicos e anatômicos de sementes maduras de Melastomataceae (C = caráter constante; I = caráter informativo; IN = caráter não informativo).

Espécies	Caracteres																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
104. <i>Miconia elegans</i> Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	0	-	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	-
105. <i>Miconia ernstii</i> Wurdack	0	0	1	2	2	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0
106. <i>Miconia fallax</i> DC.	1	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	1	1	0	1
107. <i>Miconia ferruginata</i> DC.	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	0	0	1
108. <i>Miconia foveolata</i> Cogn.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
109. <i>Miconia friedmaniorum</i> Almeda & Umaña	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
110. <i>Miconia furturacea</i> (Vahl) Griseb.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	-
111. <i>Miconia globuliflora</i> (Rich.) Cogn.	0	0	1	3	0	1	0	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	-	0	1	0	0	0	1	-
112. <i>Miconia gratissima</i> Benth. ex Triana	0	0	2	-	1	1	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	?	-	?	2	0	0	0	1	-
113. <i>Miconia hemenostigma</i> Naudin	0	0	2	-	1	1	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	-
114. <i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	2	?	0	0	0	0	0	1
115. <i>Miconia irwinii</i> Wurdack	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	-
116. <i>Miconia jahnii</i> Pittier	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	1	0	-	?	0	1	1	0	0	0
117. <i>Miconia labiakiana</i> Goldenb. & C.V. Martin	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
118. <i>Miconia lacera</i> (Bonpl.) Naudin	0	1	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	1	0	-	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1
119. <i>Miconia laevigata</i> (L.) DC.	0	0	2	-	0	1	0	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
120. <i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	0	0	2	-	0	1	0	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	0	0	0	1	-
121. <i>Miconia lateriflora</i> Cogn.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	0
122. <i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	0	0	2	-	0	1	0	1	2	1	0	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	0	0	1	1	0	-	1	2	1	0	0	1	-
123. <i>Miconia longispicata</i> Triana	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0
124. <i>Miconia loreyoides</i> Triana	0	0	1	2	?	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
125. <i>Miconia marginata</i> Triana	0	0	2	-	0	0	-	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	-
126. <i>Miconia matthaei</i> Naudin	0	?	?	-	?	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	-	?	1	0	0	0	1	-
127. <i>Miconia megalantha</i> Gl.	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	-
128. <i>Miconia meridensis</i> Triana	0	0	2	-	1	0	-	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
129. <i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L.O. Williams	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	-	0	0	0	0	-	-	-	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	-

Tabela 2. Continuação. Lista de caracteres morfológicos e anatômicos de sementes maduras de Melastomataceae (C = caráter constante; I = caráter informativo; IN = caráter não informativo).

Espécies	Caracteres																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
130. <i>Miconia molybdea</i> Naud var. <i>titanea</i> (Naud) Cogn.	0	0	2	-	0	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	2	?	1	0	0	0	1	-
131. <i>Miconia multispicata</i> Naudin	0	0	2	-	0	1	1	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	2	?	1	0	0	0	1	-
132. <i>Miconia nitidissima</i> Cogn.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
133. <i>Miconia pachyphylla</i> Cogn.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	-
134. <i>Miconia paradoxa</i> (Mart. ex DC.) Triana	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	-	
135. <i>Miconia pepericarpa</i> Mart. ex DC.	0	0	2	-	1	0	-	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	0	0	0	1	-
136. <i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	0	1	-	0	0	0	0	-	-	-	1	0	0	1	1	0	0	-	?	1	0	1	0	0	1	-
137. <i>Miconia procumbens</i> (Gleason) Wurdack	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	1	-
138. <i>Miconia pseudonervosa</i> Cogn.	0	?	?	-	?	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	-	
139. <i>Miconia radulaefolia</i> (Benth.) Naudin	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	1	-	
140. <i>Miconia resimoides</i> Cogn.	0	0	1	2	?	0	-	0	-	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	
141. <i>Miconia rigida</i> (Sw.) Triana	0	?	?	-	?	1	1	1	1	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	0	0	1	0	1	2	?	2	0	0	0	1	-	
142. <i>Miconia rimalis</i> Naudin	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
143. <i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	0	0	1	1	0	0
144. <i>Miconia rugosa</i> Triana	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	1	1	0	1	
145. <i>Miconia rupticalyx</i> Wurdack	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	1	1	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	-
146. <i>Miconia sellowiana</i> Naudin	0	1	2	-	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
147. <i>Miconia septentrionalis</i> Judd & R.S. Beaman	1	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	1	1	1	1	1	0	-	1	0	0	1	0	0	1
148. <i>Miconia serrulata</i> (DC.) Naudin	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	-	1	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1
149. <i>Miconia sessilifolia</i> Naudin	0	0	1	2	1	1	1	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	1	1	0	1
150. <i>Miconia stenostachya</i> DC.	0	0	1	1	0	0	-	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	1	-
151. <i>Miconia superba</i> Ule	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	0	0	0	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	1	-
152. <i>Miconia ternatfolia</i> Triana	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
153. <i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0	1
154. <i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D. Don ex DC.	0	0	1	3	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	1	-

Tabela 2. Continuação. Lista de caracteres morfológicos e anatômicos de sementes maduras de Melastomataceae (C = caráter constante; I = caráter informativo; IN = caráter não informativo).

Espécies	Caracteres																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
155. <i>Miconia tonduzii</i> Cogn.	0	0	1	3	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	0
156. <i>Miconia triplinervis</i> Ruiz & Pav.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	1	-
157. <i>Miconia tuberculata</i> (Naudin) Triana	0	0	2	-	0	1	0	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	-	
158. <i>Miconia ulmarioides</i> Naudin	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
159. <i>Necramium gigantophyllum</i> Britton	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	-
160. <i>Ossaea brenesii</i> Standl.	0	0	1	1	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
161. <i>Ossaea capillaris</i> (D. Don) Cogn.	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
162. <i>Ossaea congestiflora</i> Cogn.	0	0	1	2	0	0	-	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	-
163. <i>Ossaea macrophylla</i> (Benth.) Cogn.	0	0	2	-	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	-
164. <i>Ossaea micrantha</i> (Sw.) Macfad ex. Cogn.	0	0	1	2	1	0	-	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	-	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	1	-	
165. <i>Ossaea muricata</i> (Griseb) C. Wright	0	0	1	2	1	0	-	1	2	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
166. <i>Ossaea pauciflora</i> (Naudin) Urb.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
167. <i>Ossaea petiolaris</i> (Naudin) Triana	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	0	1	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	-
168. <i>Ossaea quadrisulca</i> (Naudin) Wurdack	0	1	1	1	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	1	-
169. <i>Ossaea robusta</i> (Triana) Cogn.	1	1	1	1	1	0	-	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	1	-
170. <i>Pachyanthus angustifolius</i> Griseb	0	0	1	2	1	0	-	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0
171. <i>Pachyanthus lundellianus</i> (L.O. Williams) Judd & Skee	0	0	2	-	1	0	-	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
172. <i>Pachyanthus mayarensis</i> Urb.	0	0	2	-	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1
173. <i>Pachyanthus neglectus</i> Borhidi	0	0	1	1	?	0	-	0	-	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0	0	0	1
174. <i>Phytosterostemon fiaschii</i> R. Goldenberg & Amorim	0	0	1	2	?	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	0	0	0	1	0	-
175. <i>Pleiochiton blepharodes</i> Reginato, Goldenberg e Baumgratz	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-
176. <i>Clidemia scalpta</i> (Vent.) F. S. Axelrod	0	1	1	3	1	0	-	0	-	?	?	-	0	0	0	0	-	-	-	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
177. <i>Tetrazygia angustifolia</i> (Sw.) DC.	0	1	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	1	0	0	1	-
178. <i>Tetrazygia bicolor</i> (Mill.) Cogn.	0	0	1	1	0	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
179. <i>Tetrazygia urbaniana</i> (Cogn.) Croizat ex Mosc.	0	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
180. <i>Tococa caquetana</i> Sprague	0	0	2	-	0	0	-	1	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-

Tabela 2. Continuação. Lista de caracteres morfológicos e anatômicos de sementes maduras de Melastomataceae (C = caráter constante; I = caráter informativo; IN = caráter não informativo).

Espécies	Caracteres																																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	
181. <i>Tococa caudata</i> Markgr.	0	0	1	0	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1
182. <i>Tococa cordata</i> O. Berg ex. Triana	0	0	1	0	2	0	-	1	2	1	0	-	1	0	0	0	-	-	-	1	0	0	1	1	1	1	0	-	1	0	1	0	0	1	-
183. <i>Tococa guianensis</i> Aubl.	0	0	1	0	2	0	-	0	-	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	0	0	0	1	-
184. <i>Tococa nitens</i> (Benth.) Triana	0	0	1	1	1	0	-	0	-	?	?	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	1	1	0	0	1	-	
185. <i>Tococa quadrialata</i> (Naudin) J.F. Macbr.	1	0	1	2	1	0	-	0	-	1	1	0	1	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	-	
186. <i>Tococa spadiciflora</i> Triana	0	0	1	2	?	0	-	0	-	1	?	0	0	0	0	1	0	-	0	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	1	
187. <i>Tococa subciliata</i> (DC.) Triana	0	0	1	2	0	0	-	1	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	-

Figuras

FIGURA 1. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae, em vista lateral, observadas em microscopia eletrônica de varredura. Para cada espécie, é apresentada a vista geral e detalhe do tegumento seminal. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. A–B, *Adelobotrys barbata*. C–D, *Adelobotrys permixta*. E–F, *Axinaea costaricensis*. G–H, *Axinaea grandiflora*. I–J, *Calycogonium calycopteris*. K–L, *Bellucia grossularioides*. M–N, *Calycogonium hispidulum*. O–P, *Calycogonium rhamnoideum*. Q–R, *Clidemia allardii*. S, *Clidemia capitellata*. T, *Clidemia costaricensis*. U–V, *Clidemia dentata*. X–Y, *Clidemia epiphytica*. W, *Clidemia gracilis*. Z–AA, *Clidemia heterophylla*. As imagens contendo o nome dos autores foram cedidas e estão publicadas em <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. Barra de escala, imagem geral da semente = 100 µm, detalhe do tegumento seminal = 20µm.

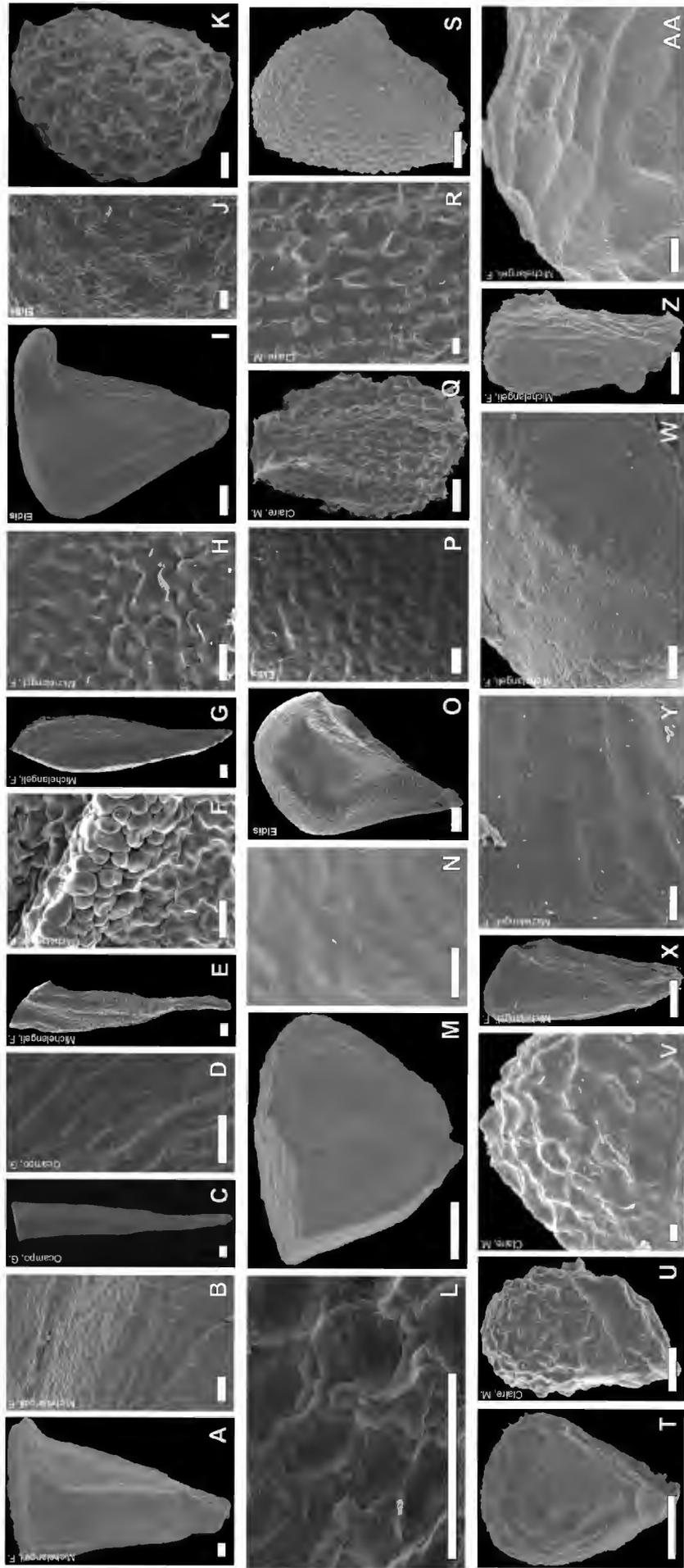


FIGURA 2. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae, em vista lateral, observadas em microscopia eletrônica de varredura. Para cada espécie, é apresentada a vista geral e detalhe do tegumento seminal. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita (continuação da Fig. 1). A–B, *Clidemia hirta*. C–D, *Clidemia involucrata*. E–F, *Clidemia japurensis*. G–H, *Clidemia monantha*. I, *Clidemia pustulata*. J–L, *Clidemia urceolata*. M–N, *Conostegia montana*. O–P, *Dolichoura spiritusanctensis*. Q, *Eriocnema fulva*. R–S, *Graffenrieda limbata*. T–U, *Graffenrieda micrantha*. V–X, *Graffenrieda moritziana*. Y–Z, *Killipia quadrangularis*. As imagens contendo o nome dos autores foram cedidas e estão publicadas em <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. Barra de escala, imagem geral da semente = 100 μm , detalhe do tegumento seminal = 20 μm .

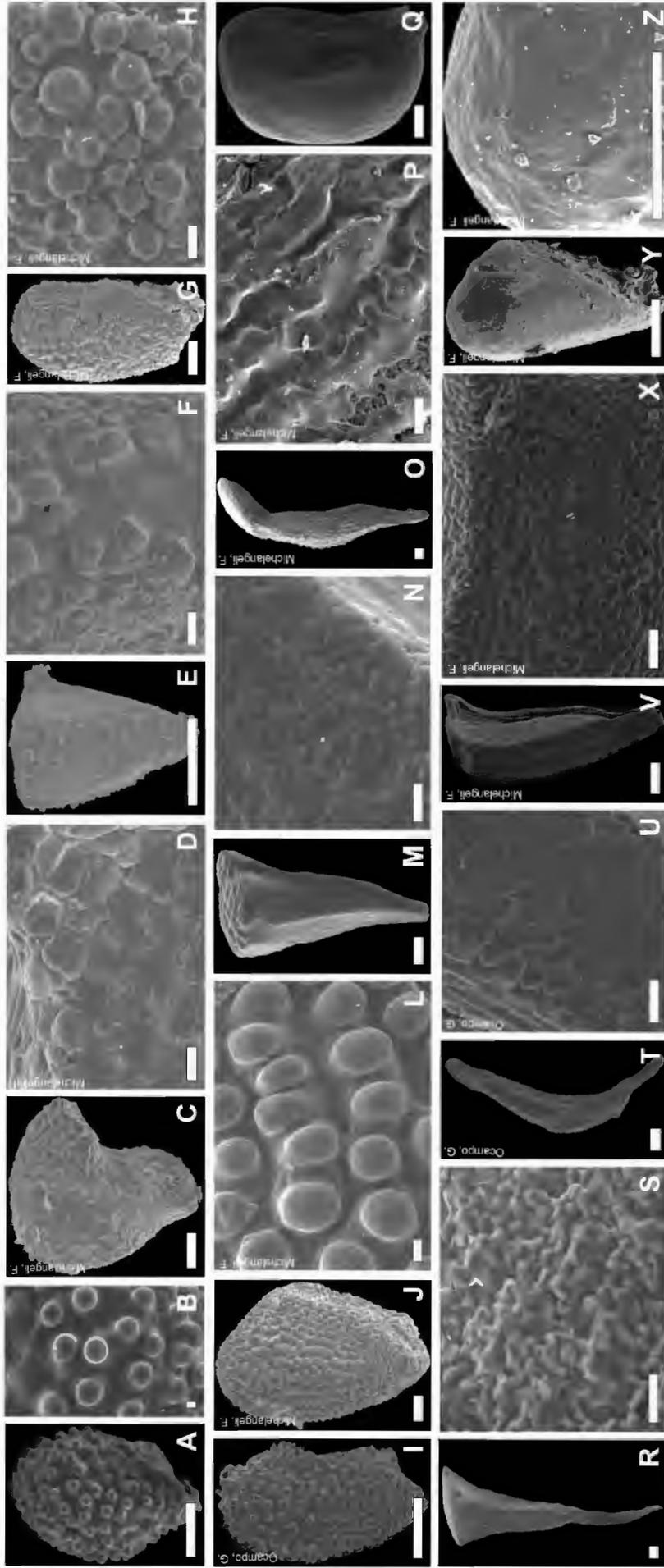


FIGURA 3. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae, em vista lateral, observadas em microscopia eletrônica de varredura. Para cada espécie, é apresentada a vista geral e detalhe do tegumento seminal. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita (continuação da Fig. 2). A, *Leandra aurea*. B–C, *Leandra australis*. D–E, *Leandra barbinervis*. F–G, *Leandra bergiana*. H–I, *Leandra carassana*. J–L, *Leandra clidemioides*. M–N, *Leandra coriacea*. O–P, *Leandra glandulifera*. Q–R, *Leandra melastomoides*. S–T, *Leandra mexicana*. U, *Leandra oligochaeta*. V–X, *Leandra salicina*. As imagens contendo o nome dos autores foram cedidas e estão publicadas em <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. Barra de escala, imagem geral da semente = 100 μm , detalhe do tegumento seminal = 20 μm .

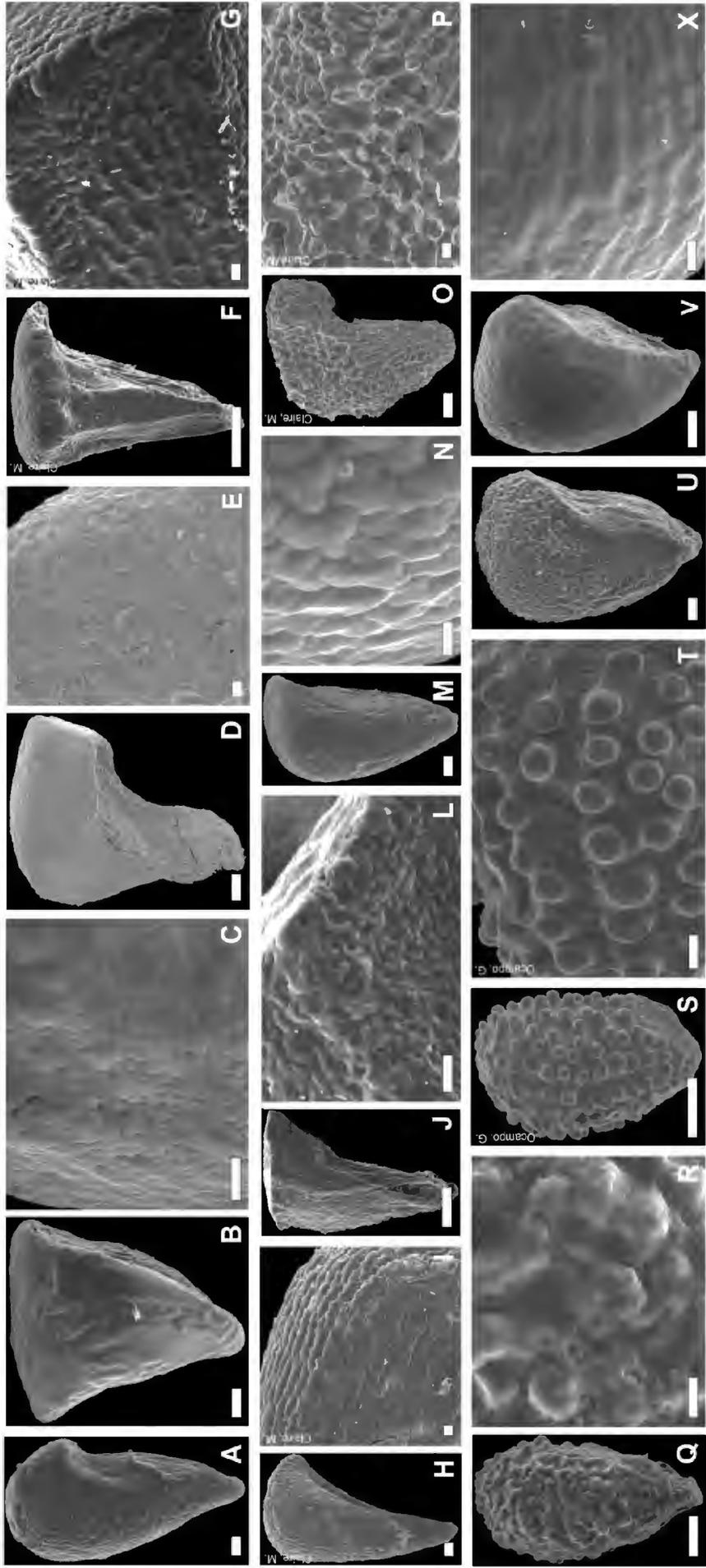


FIGURA 4. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae, em vista lateral, observadas em microscopia eletrônica de varredura. Para cada espécie, é apresentada a vista geral e detalhe do tegumento seminal. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita (continuação da Fig. 3). A–B, *Leandra strigilliflora*. C–D, *Macrocentrum fasciculatum*. E–F, *Macrocentrum minus*. G–H, *Meriania schlerophylla*. I–J, *Meriania tomentosa*. L–M, *Meriania urceolata*. N–O, *Miconia alborufescens*. P–Q, *Miconia cabucu*. R–S, *Miconia chamissois*. T–U, *Miconia ciliata*. V–X, *Miconia cipoensis*. Y–Z, *Miconia corallina*. As imagens contendo o nome dos autores foram cedidas e estão publicadas em <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. Barra de escala, imagem geral da semente = 100 μm , detalhe do tegumento seminal = 20 μm .

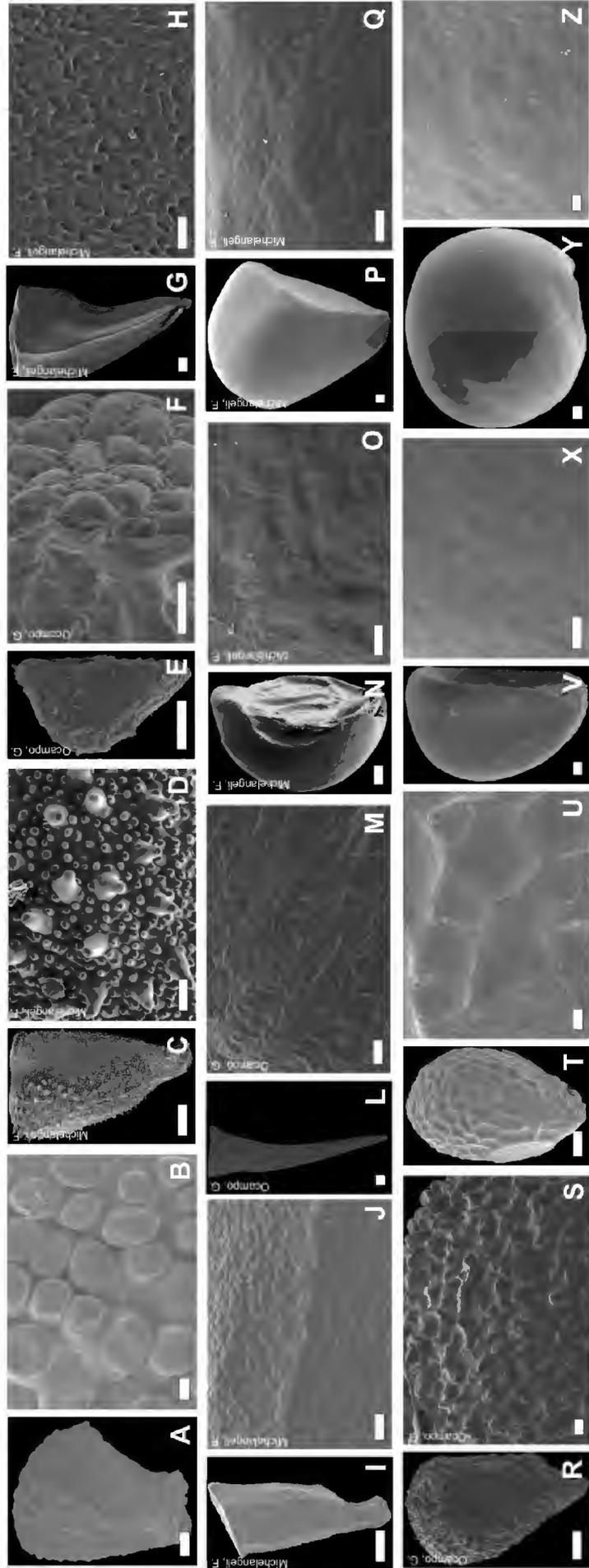


FIGURA 5. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae, em vista lateral, observadas em microscopia eletrônica de varredura. Para cada espécie, é apresentada a vista geral e detalhe do tegumento seminal. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita (continuação da Fig. 4). A–B, *Miconia coriacea*. C–D, *Miconia corymbiformis*. E–F, *Miconia crocata*. G–H, *Miconia crocea*. I–J, *Miconia discolor*. L–M, *Miconia elegans*. N–O, *Miconia fallax*. P–Q, *Miconia ferruginata*. R–S, *Miconia irwinii*. T–U, *Miconia lateriflora*. V–X, *Miconia ligustroides*. Y–Z, *Miconia mathaei*. As imagens contendo o nome dos autores foram cedidas e estão publicadas em <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. Barra de escala, imagem geral da semente = 100 μm , detalhe do tegumento seminal = 20 μm .

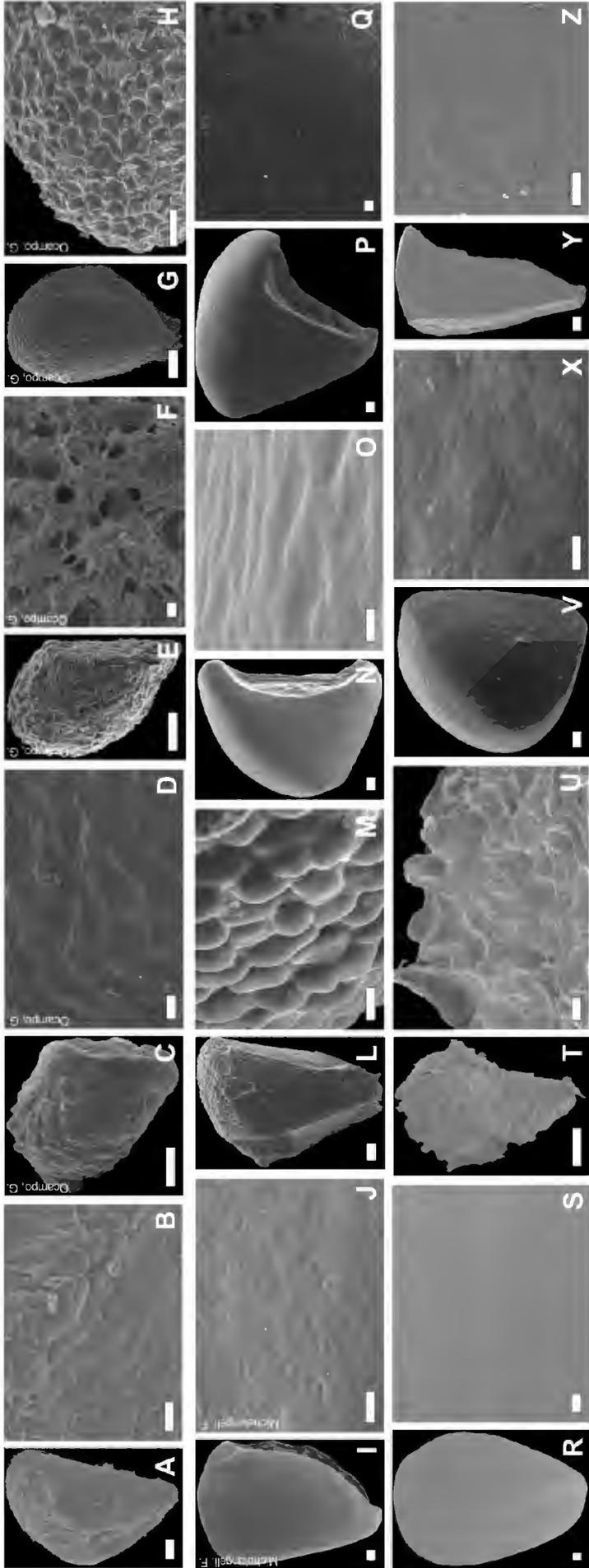


FIGURA 6. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae, em vista lateral, observadas em microscopia eletrônica de varredura. Para cada espécie, é apresentada a vista geral e detalhe do tegumento seminal. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita (continuação da Fig. 5). A–B, *Miconia megalantha*. C–D, *Miconia meridensis*. E–F, *Miconia mirabilis*. G–H, *Miconia pepericarpa*. I–J, *Miconia pseudonervosa*. K–L, *Miconia radulaefolia*. M–N, *Miconia resimoides*. O–P, *Miconia rigida*. Q–R, *Miconia rubiginosa*. S–T, *Miconia rugosa*. U–V, *Miconia rupticalyx*. X–Y, *Miconia ternatifolia*. W–Z, *Miconia ulmaroides*. AA–AB, *Ossaea congestiflora*. AC–AD, *Ossaea muricata*. AE–AF, *Ossaea pauciflora*. As imagens contendo o nome dos autores foram cedidas e estão publicadas em <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. Barra de escala, imagem geral da semente = 100 µm, detalhe do tegumento seminal = 20 µm.

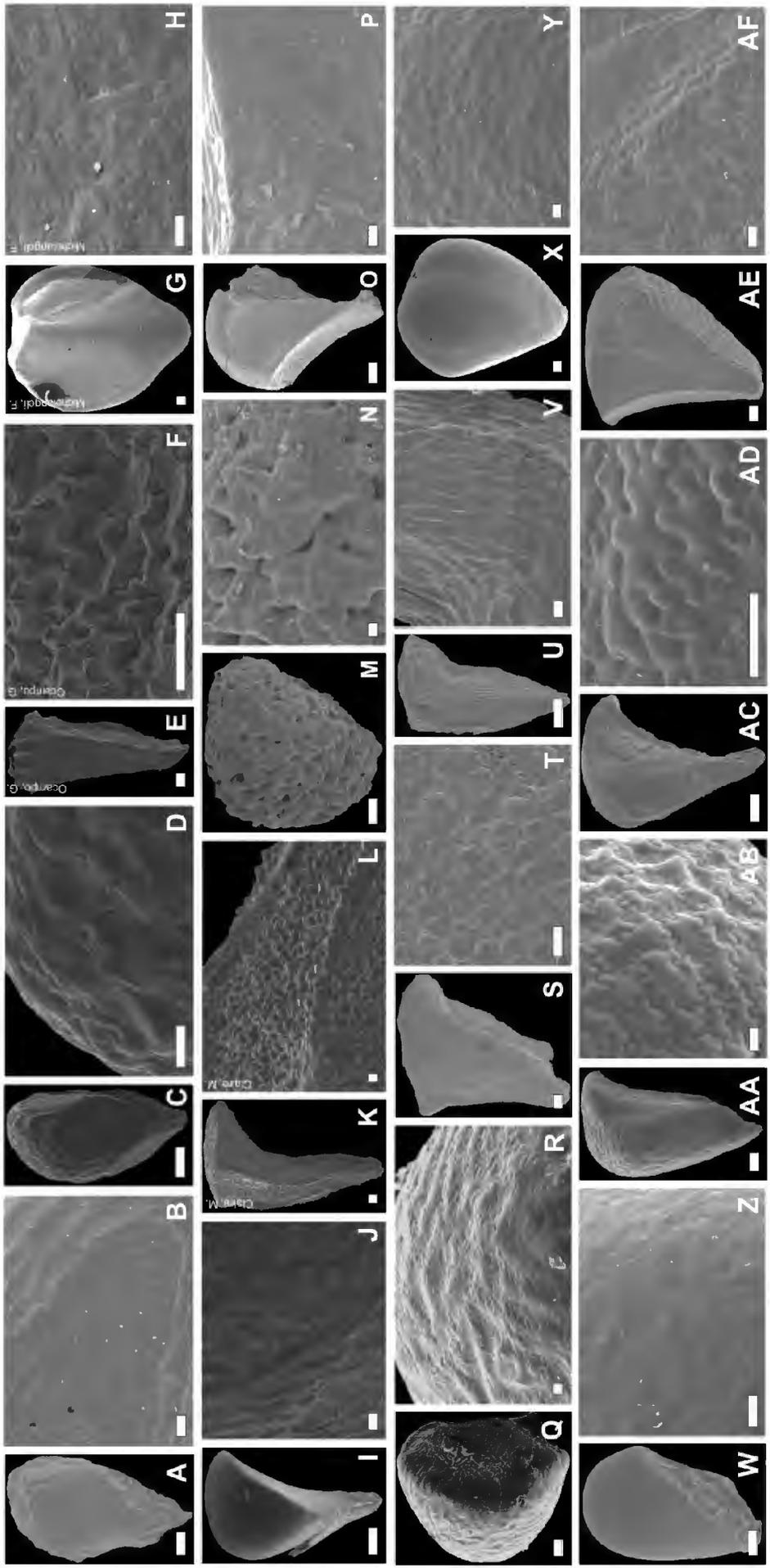


FIGURA 7. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae, em vista lateral, observadas em microscopia eletrônica de varredura. Para cada espécie, é apresentada a vista geral e detalhe do tegumento seminal. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita (continuação da Fig. 6). A–B, *Ossaea petiolaris*. C–D, *Pachyanthus angustifolius*. E–F, *Pachyanthus mayarensis*. G–H, *Pachyanthus neglectus*. I–J, *Physeterostemon fiaschii*. L, *Pleiochiton blephorodes*. M–N, *Sagraea scalpta*. O–P, *Tetrazygia bicolor*. Q, *Tococa cordata*. R–S, *Tococa guianensis*. T–U, *Tococa nitens*. As imagens contendo o nome dos autores foram cedidas e estão publicadas em <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. Barra de escala, imagem geral da semente = 100 µm, detalhe do tegumento seminal = 20 µm.

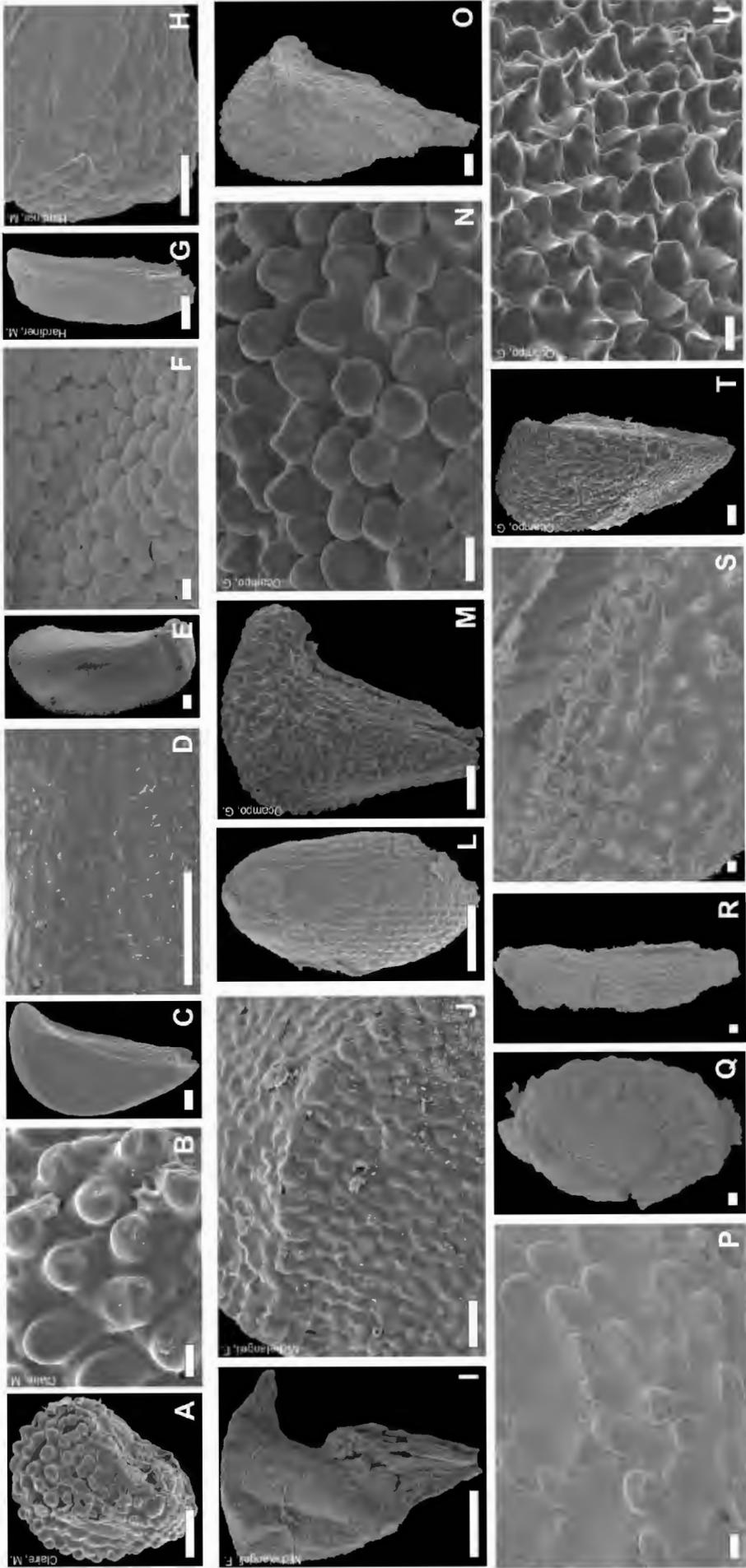


FIGURA 8. Sementes maduras de Melastomataceae em secções longitudinais medianas. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. A, *Adelobotrys barbata*. B, *Adelobotrys permixta*. C, *Anaectocalyx bracteosa*. D, *Axinaea costaricensis*. E, *Axinaea grandifolia*. F, *Bellucia grossularioides*. G, *Calycogonium calycopteris*. H, *Calycogonium glabratum*. I, *Calycogonium rhamnoideum*. J, *Charianthus alpinus*. K, *Charianthus dominicensis*. L, *Clidemia allardii*. M, *Clidemia biserrata*. N, *Clidemia capitellata*. O, *Clidemia caudata*. P, *Clidemia costaricensis*. Q, *Clidemia dentata*. R, *Clidemia domingensis*. S, *Clidemia epiphytica*. T, *Clidemia fendleri*. U, *Clidemia fraterna*. V, *Clidemia garciabarrigae*. W, *Clidemia globuliflora*. Y, *Clidemia gracilis*. X, *Clidemia heptamera*. Asterisco, hipóstase; ce, camada esclerótica; co, cotilédone; ep, epiderme; pc, projeção calazal; pj, projeção rafeal. Barra de escala = 100 µm.

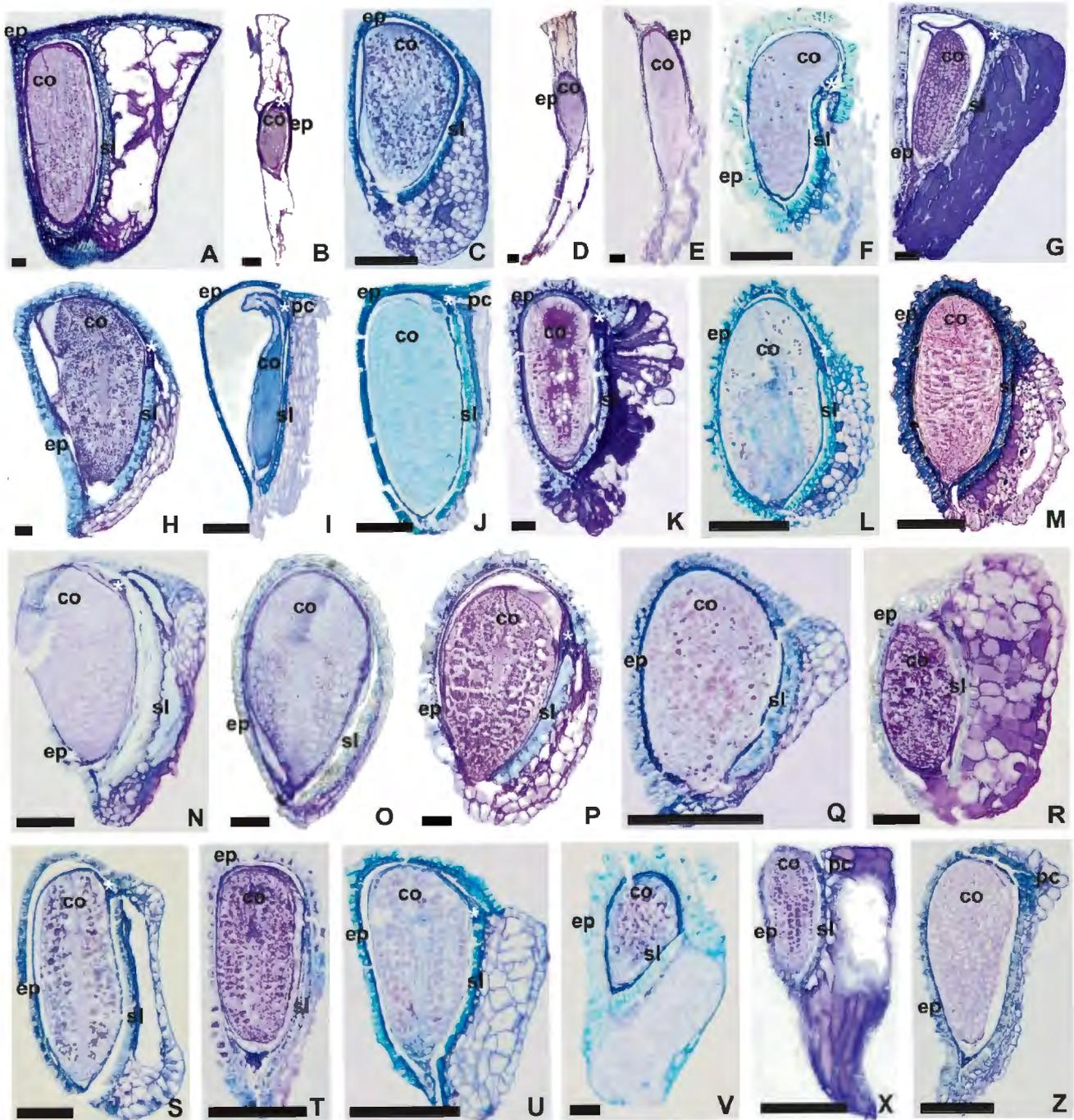


FIGURA 9. Sementes maduras de Melastomataceae em secções longitudinais medianas. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. (continuação da Fig. 8). A, *Clidemia heterophylla*. B, *Clidemia hirta*. C, *Clidemia involucrata*. D, *Clidemia japurensis*. E, *Clidemia monantha*. F, *Clidemia pustulata*. G, *Clidemia reitziana*. H, *Clidemia setosa*. I, *Clidemia umbellata*. J, *Clidemia urceolata*. K, *Conostegia lasiopoda*. L, *Conostegia montana*. M, *Conostegia oerstediana*. N, *Conostegia xalapensis*. O, *Dolichoura spiritusanctensis*. P, *Eriocnema fulva*. Q, *Graffenrieda limbata*. R, *Graffenrieda micrantha*. S, *Graffenrieda moritziana*. T, *Killipia quadrangularis*. U, *Leandra aurea*. V, *Leandra australis*. W, *Leandra barbinervis*. Y, *Leandra bergiana*. X, *Leandra carassana*. Z, *Leandra clidemioides*. AA, *Leandra coriacea*. Asterisco, hipóstase; ce, camada esclerótica; co, cotilédone; ep, epiderme; pc, projeção calazal; pj, projeção rafeal. Barra de escala = 100 µm.

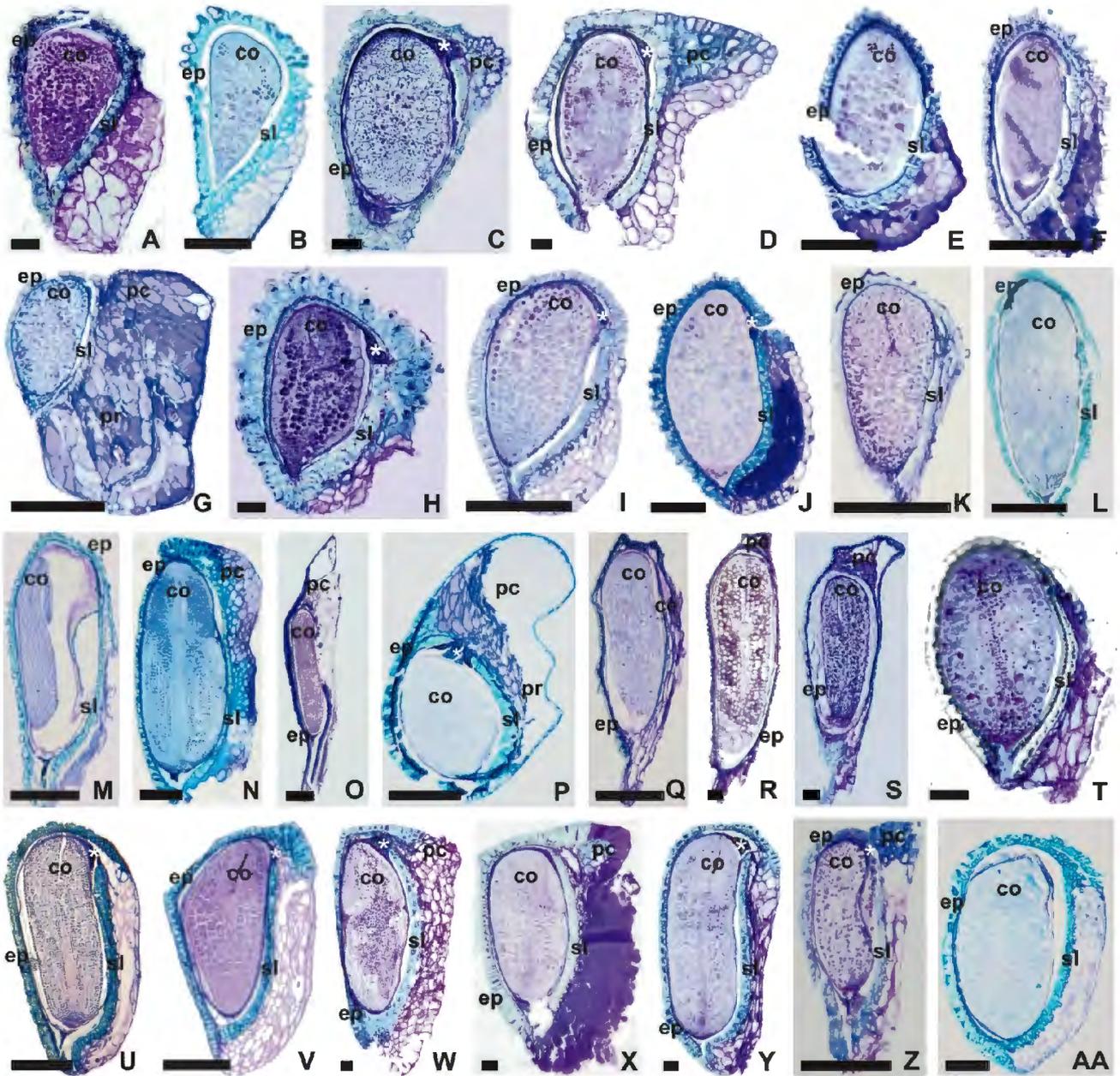


FIGURA 10. Sementes maduras de Melastomataceae em secções longitudinais medianas. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. (continuação da Fig. 9). A, *Leandra dichotoma*. B, *Leandra divaricata*. C, *Leandra glandulifera*. D, *Leandra granatensis*. E, *Leandra melastomoides*. F, *Leandra mexicana*. G, *Leandra nianga*. H, *Leandra oligochaeta*. I, *Leandra reversa*. J, *Leandra salicina*. K, *Leandra strigilliflora*. L, *Macrocentrum fasciculatum*. M, *Macrocentrum minus*. O, *Mecranium haemanthum*. P, *Mecranium ovatum*. Q, *Meriania schlerophylla*. R, *Meriania tomentosa*. S, *Meriania urceolata*. T, *Miconia aeruginosa*. U, *Miconia affinis*. V, *Miconia albicans*. W, *Miconia aliquantula*. X, *Miconia argentea*. Z, *Miconia astroplocama*. Asterisco, hipóstase; ce, camada esclerótica; co, cotilédone; ep, epiderme; pc, projeção calazal; pj, projeção rafeal. Barra de escala = 100 µm.

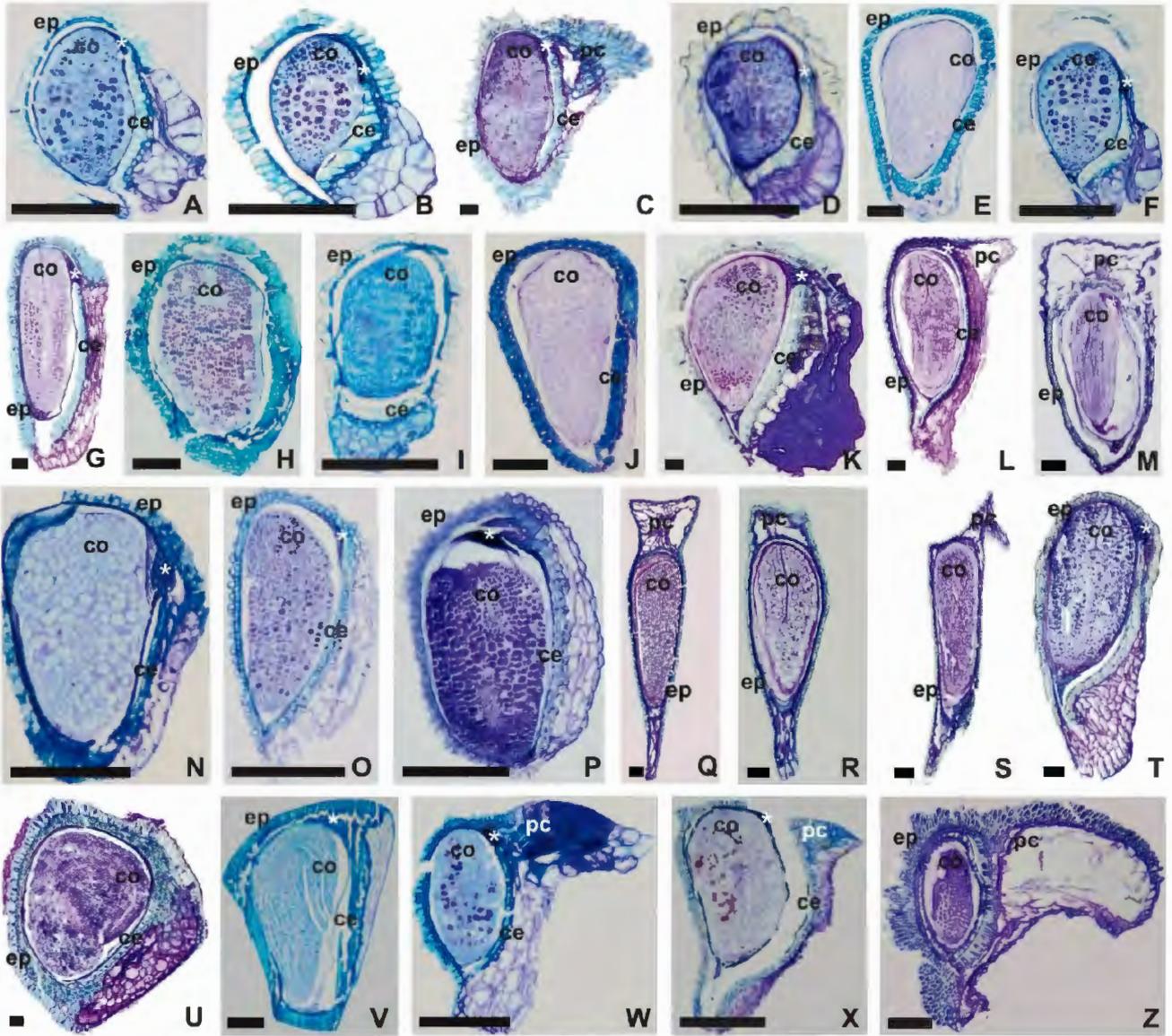


FIGURA 11. Sementes maduras de Melastomataceae em secções longitudinais medianas. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. (continuação da Fig. 10). A, *Miconia bracteolata*. B, *Miconia brevitheca*. C, *Miconia bullata*. D, *Miconia cabucu*. E, *Miconia calvescens*. F, *Miconia chamissois*. G, *Miconia chartacea*. H, *Miconia chionophila*. I, *Miconia ciliata*. J, *Miconia cipoensis*. K, *Miconia corallina*. L, *Miconia coriacea*. M, *Miconia crocata*. N, *Miconia crocea*. O, *Miconia cuspidata*. P, *Miconia denticulata*. Q, *Miconia dielsiana*. R, *Miconia discolor*. S, *Miconia dolichorrhyncha*. T, *Miconia duckei*. U, *Miconia elegans*. V, *Miconia ernstii*. Asterisco, hipóstase; ce, camada esclerótica; co, cotilédone; ep, epiderme; pc, projeção calazal; pj, projeção rafeal. Barra de escala = 100 µm.

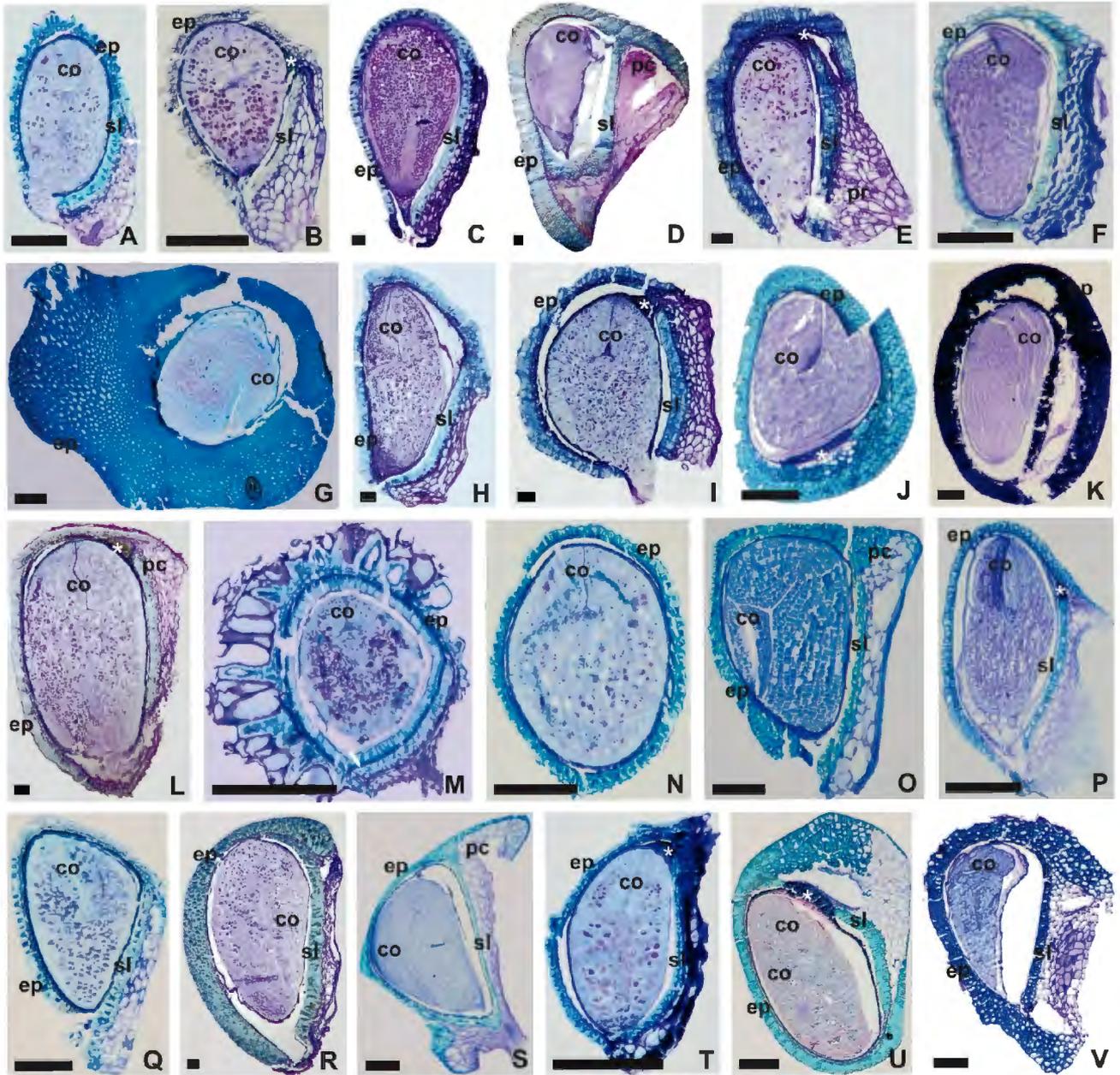


FIGURA 12. Sementes maduras de Melastomataceae em secções longitudinais medianas. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. (continuação da Fig. 11). A, *Miconia fallax*. B, *Miconia ferruginata*. C, *Miconia foveolata*. D, *Miconia friedmaniorum*. E, *Miconia furfuracea*. F, *Miconia globuliflora*. G, *Miconia gratissima*. H, *Miconia hemenostigma*. I, *Miconia ibaguensis*. J, *Miconia irwinii*. K, *Miconia jahnii*. L, *Miconia labiakiana*. M, *Miconia lacera*. N, *Miconia laevigata*. O, *Miconia latecrenata*. P, *Miconia lateriflora*. Q, *Miconia ligustroides*. R, *Miconia longispicata*. S, *Miconia loreyoides*. T, *Miconia marginata*. U, *Miconia mathaei*. V, *Miconia megalantha*. W, *Miconia meridensis*. Y, *Miconia mirabilis*. X, *Miconia molybdea*. Z, *Miconia multispicata*. AA, *Miconia nitidissima*. AB, *Miconia pachyphylla*. AC, *Miconia paradoxa*. AD, *Miconia pepericarpa*. Asterisco, hipóstase; ce, camada esclerótica; co, cotilédone; ep, epiderme; pc, projeção calazal; pj, projeção rafeal. Barra de escala = 100 µm.

Figura AE, cedida pela Plant Ecology and Evolution.

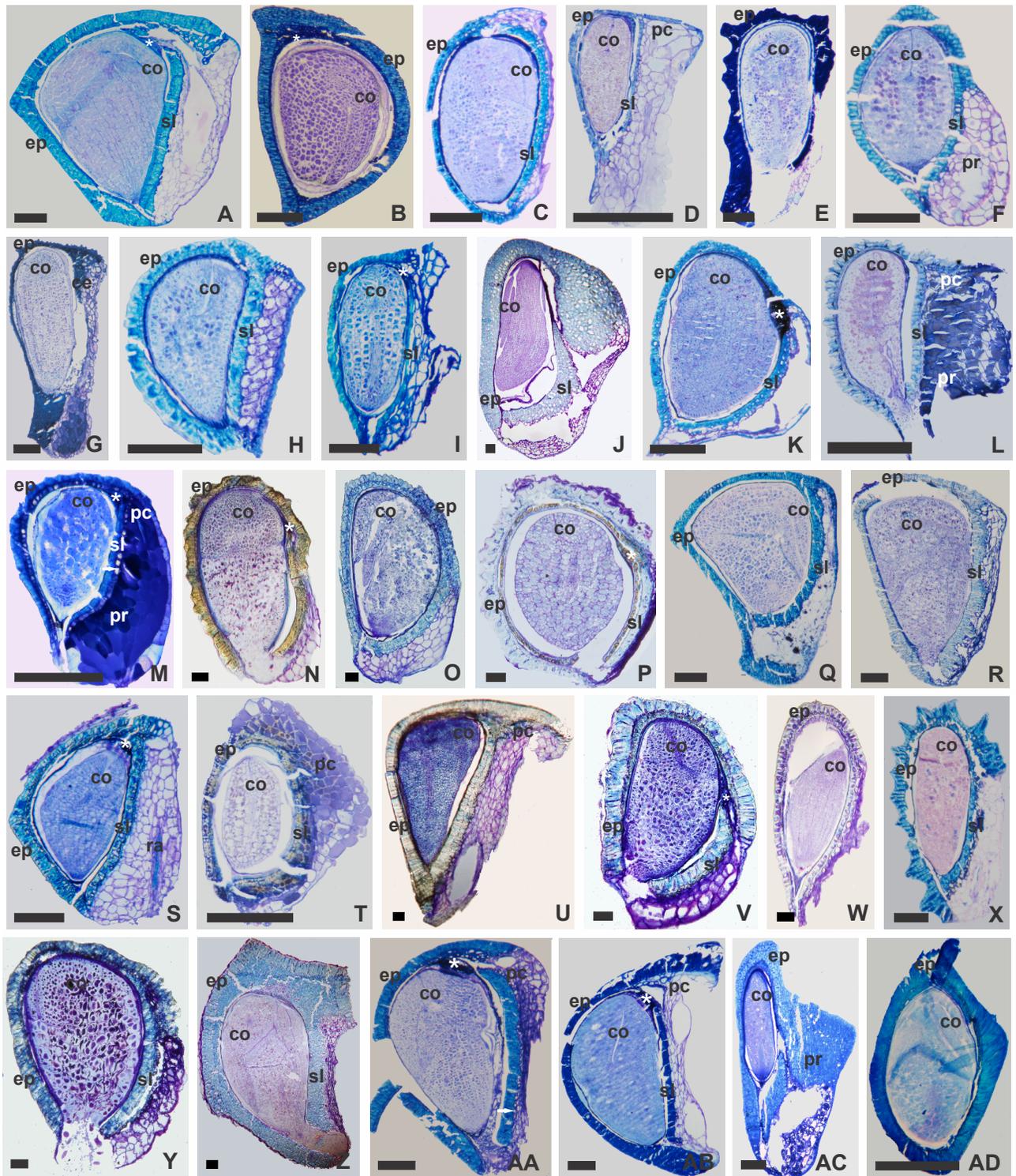


FIGURA 13. Sementes maduras de Melastomataceae em secções longitudinais medianas. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. (continuação da Fig. 12). A, *Miconia prasina*. B, *Miconia procumbens*. C, *Miconia pseudonervosa*. D, *Miconia radulaefolia*. E, *Miconia resimoides*. F, *Miconia rigida*. G, *Miconia rimalis*. H, *Miconia rubiginosa*. I, *Miconia rugosa*. J, *Miconia rupticalyx*. K, *Miconia sellowiana*. L, *Miconia septentrionalis*. M, *Miconia serrulata*. N, *Miconia sessilifolia*. O, *Miconia stenostachya*. P, *Miconia superba*. Q, *Miconia ternatifolia*. R, *Miconia theaezans*. S, *Miconia tomentosa*. T, *Miconia tonduzzi*. U, *Miconia triplinervis*. V, *Miconia tuberculata*. W, *Miconia ulmarioides*. Asterisco, hipóstase; ce, camada esclerótica; co, cotilédone; ep, epiderme; pc, projeção calazal; pj, projeção rafeal. Barra de escala = 100 µm.

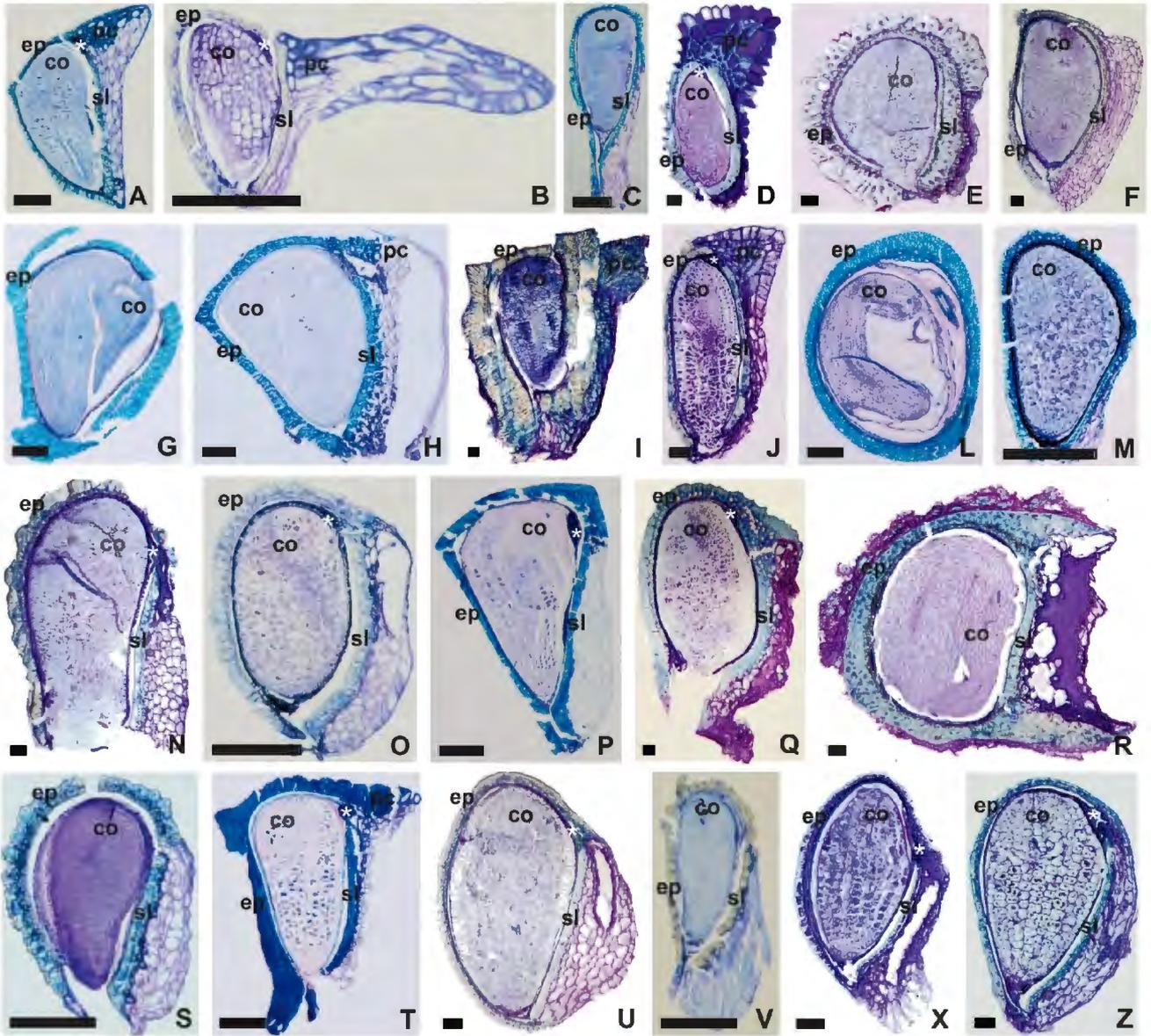


FIGURA 14. Sementes maduras de Melastomataceae em secções longitudinais medianas. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. (continuação da Fig. 13). A, *Ossaea brenesii*. B, *Ossaea capillaris*. C, *Ossaea congestiflora*. D, *Ossaea macrophylla*. E, *Ossaea micrantha*. F, *Ossaea muricata*. G, *Ossaea pauciflora*. H, *Ossaea petiolaris*. I, *Ossaea quadrisulca*. J, *Ossaea robusta*. K, *Pachyanthus angustifolius*. L, *Pachyanthus lundellianus*. M, *Pachyanthus mayarensis*. N, *Pachyanthus neglectus*. O, *Physeterostemon fiaschii*. P, *Pleiochiton blephorodes*. Q, *Sagraea scalpta*. R, *Tetrazygia angustifolia*. S, *Tetrazygia bicolor*. T, *Tetrazygia urbaniana*. U, *Tococa caquetana*. V, *Tococa caudata*. W, *Tococa cordata*. Y, *Tococa guianensis*. X, *Tococa quadrialata*. Z, *Tococa spadiciiflora*. AA, *Tococa subciliata*. Asterisco, hipóstase; ce, camada esclerótica; co, cotilédone; ep, epiderme; pc, projeção calazal; pj, projeção rafeal. Barra de escala = A, B = 50 μm , C-AA = 100 μm .

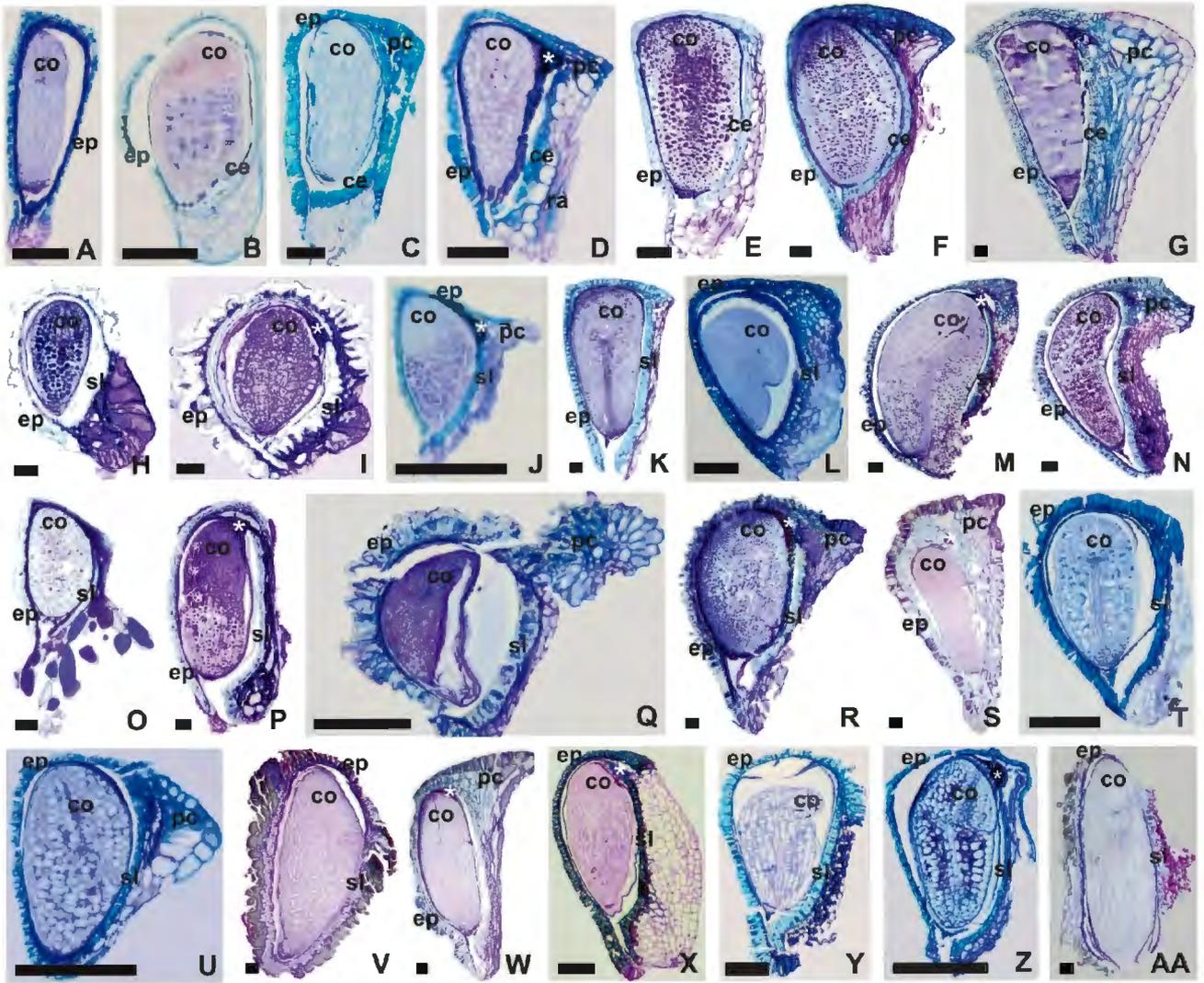


FIGURA 15. Epiderme tegumentar de sementes de Melastomataceae, evidenciando a forma da região da parede celular impregnada por compostos fenólicos. Secções longitudinais medianas da região antirrafeal. A, *Adelobotrys barbata*. B, *Adelobotrys permixta*. C, *Anaectocalyx bracteosa*. D, *Axinaea costaricensis*. E, *Axinaea grandifolia*. F, *Bellucia grossularioides*. G, *Calycogonium calycopteris*. H, *Calycogonium glabratum*. I, *Calycogonium hispidulum*. J, *Calycogonium rhamnoides*. K, *Charianthus alpinus*. L, *Charianthus dominicensis*. M, *Clidemia allardii*. N, *Clidemia biserrata*. O, *Clidemia capitellata*. P, *Clidemia caudata*. Q, *Clidemia costaricensis*. R, *Clidemia dentata*. S, *Clidemia domingensis*. T, *Clidemia epiphytica*. U, *Clidemia fendleri*. V, *Clidemia fraterna*. W, *Clidemia globuliflora*. Y, *Clidemia gracilis*. X, *Clidemia heptamera*. Z, *Clidemia heterophylla*. AA, *Clidemia hirta*. AB, *Clidemia involucrata*. AC, *Clidemia japurensis*. AD, *Clidemia monantha*. Barra de escala = 20 μm .

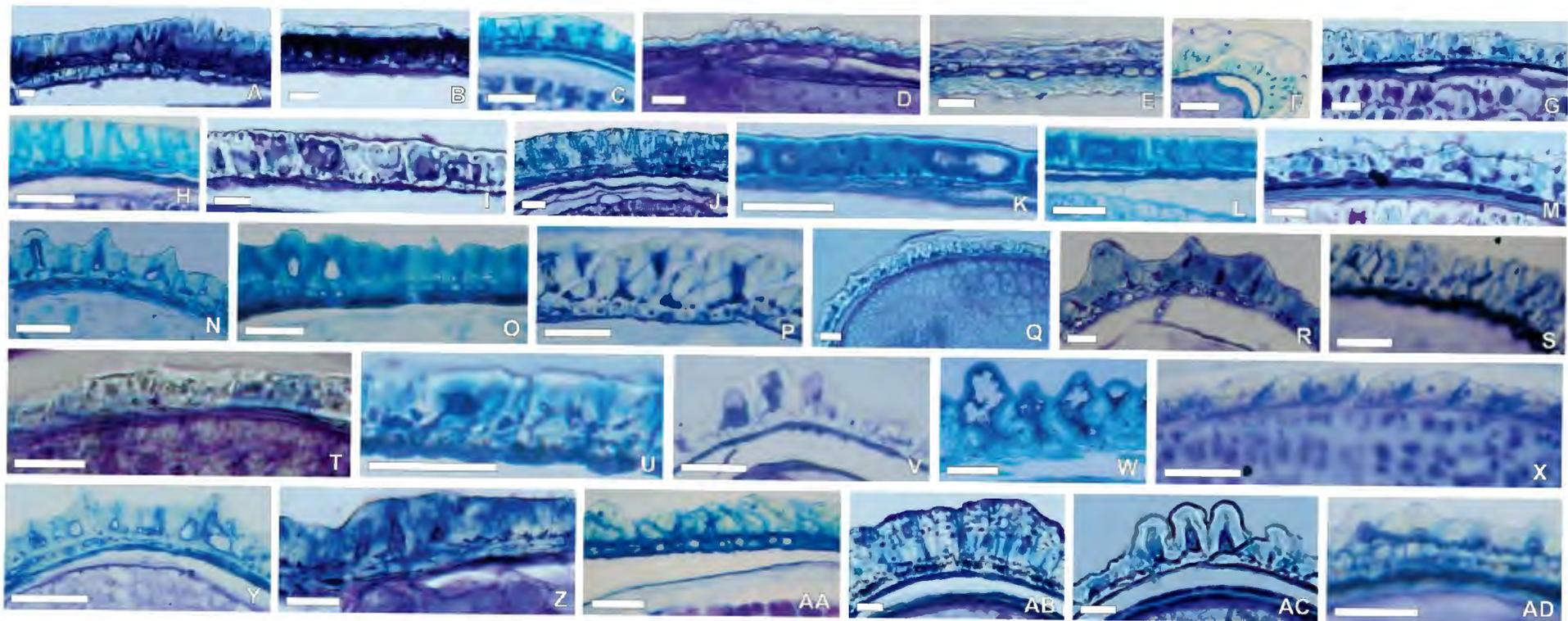


FIGURA 16. Epiderme tegumentar de sementes de Melastomataceae, evidenciando a forma da região da parede celular impregnada por compostos fenólicos. Secções longitudinais medianas da região antirrafeal. (continuação da Fig. 15). A, *Clidemia pustulata*. B, *Clidemia reitziana*. C, *Clidemia setosa*. D, *Clidemia umbellata*. E, *Clidemia urceolata*. F, *Conostegia lasiopoda*. G, *Conostegia montana*. H, *Conostegia oerstediana*. I, *Conostegia xalapensis*. J, *Dolichoura spiritusantensis*. K, *Eriocnema fulva*. L, *Graffenrieda limbata*. M, *Graffenrieda micrantha*. N, *Graffenrieda moritziana*. O, *Killipia quadrangularis*. P, *Leandra aurea*. Q, *Leandra australis*. R, *Leandra barbinervis*. S, *Leandra bergiana*. T, *Leandra carassana*. U, *Leandra clidemioides*. V, *Leandra coriacea*. W, *Leandra dichotoma*. Y, *Leandra divaricata*. X, *Leandra glandulifera*. Z, *Leandra granatensis*. AA, *Leandra melastomoides*. AB, *Leandra mexicana*. AC, *Leandra nianga*. AD, *Leandra oligochaeta*. Barra de escala = 20 µm.

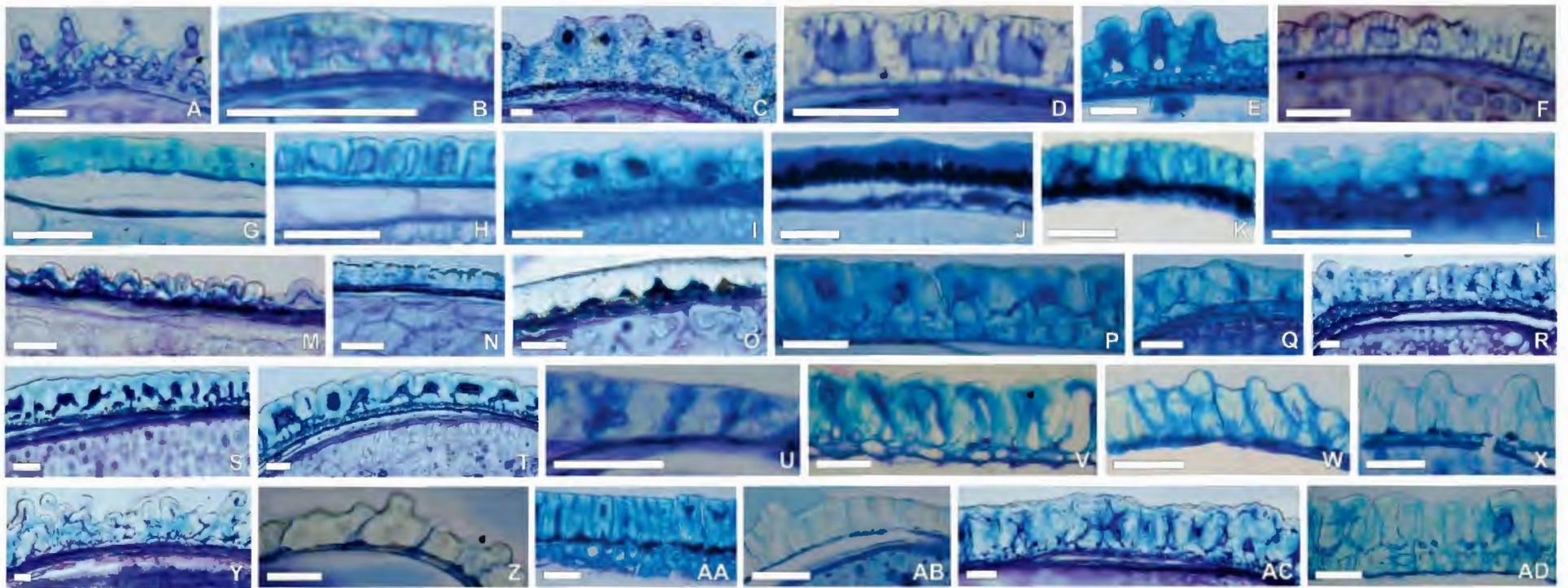


FIGURA 17. Epiderme tegumentar de sementes de Melastomataceae, evidenciando a forma da região da parede celular impregnada por compostos fenólicos. Secções longitudinais medianas da região antirrafeal. (continuação da Fig. 16). A, *Leandra reversa*. B, *Leandra salicina*. C, *Leandra strigilliflora*. D, *Macrocentrum fasciculatum*. E, *Macrocentrum minus*. F, *Maieta poeppigii*. G, *Mecranium haemanthum*. H, *Mecranium ovatum*. I, *Meriania schlerophylla*. J, *Meriania tomentosa*. K, *Meriania urceolata*. L, *Miconia aeruginosa*. M, *Miconia affinis*. N, *Miconia albicans*. O, *Miconia alborufescens*. P, *Miconia aliquantula*. Q, *Miconia argentea*. R, *Miconia astroplocama*. S, *Miconia bracteolata*. T, *Miconia brevitheca*. U, *Miconia bullata*. V, *Miconia cabucu*. W, *Miconia centrodesma*. Y, *Miconia chamissois*. X, *Miconia chartacea*. Z, *Miconia chionophila*. AA, *Miconia ciliata*. AB, *Miconia cipoensis*. Barra de escala = 20 µm.

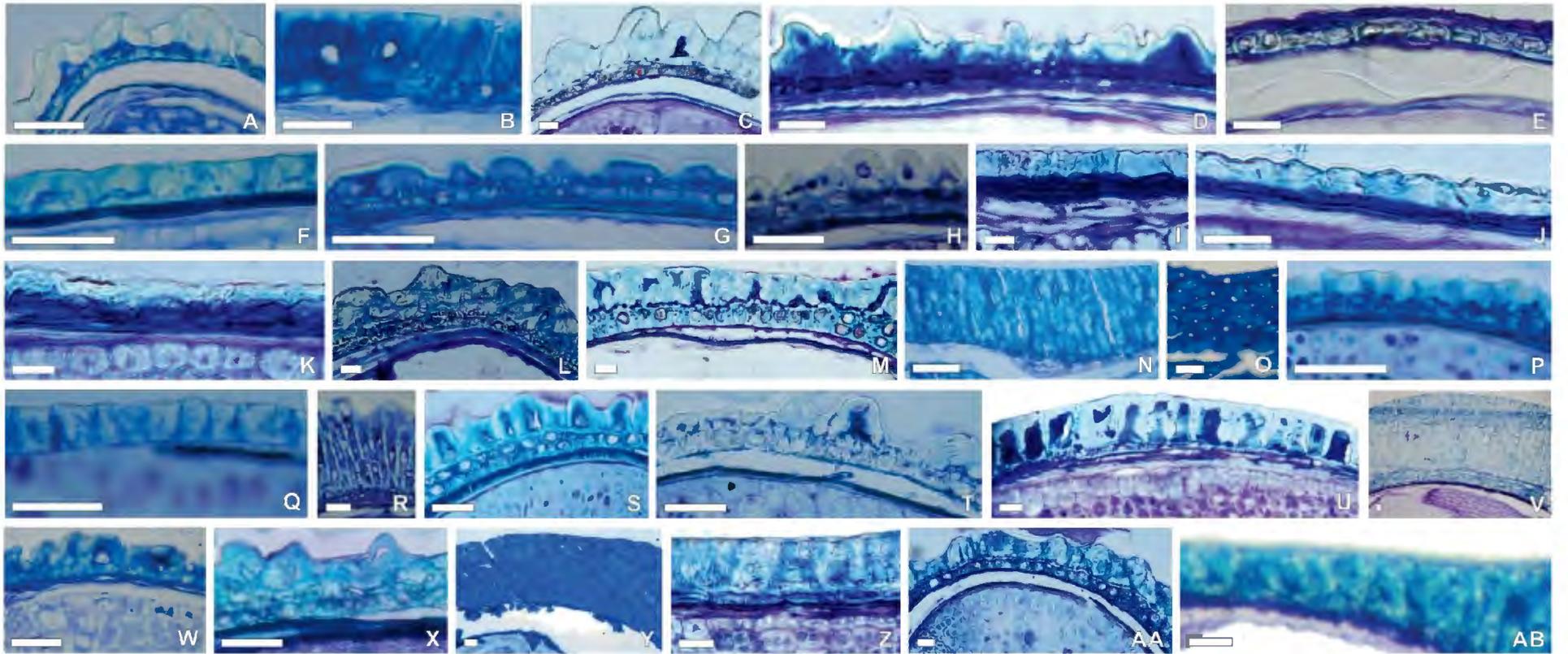


FIGURA 18. Epiderme tegumentar de sementes de Melastomataceae, evidenciando a forma da região da parede celular impregnada por compostos fenólicos. Secções longitudinais medianas da região antirrafeal (continuação da Fig. 17). A, *Miconia corallina*. B, *Miconia coriacea*. C, *Miconia corymbiformis*. D, *Miconia costaricensis*. E, *Miconia crocata*. F, *Miconia crocea*. G, *Miconia cuspidata*. H, *Miconia denticulata*. I, *Miconia dielsiana*. J, *Miconia discolor*. K, *Miconia dolichorrhyncha*. L, *Miconia duckei*. M, *Miconia elegans*. N, *Miconia ernstii*. O, *Miconia fallax*. P, *Miconia ferruginata*. Q, *Miconia foveolata*. R, *Miconia friedmaniorum*. S, *Miconia furfuracea*. T, *Miconia globuliflora*. U, *Miconia gratissima*. V, *Miconia hemenostigma*. W, *Miconia ibaguensis*. Y, *Miconia irwinii*. X, *Miconia jahnii*. Z, *Miconia labiakiana*. AA, *Miconia lacera*. AB, *Miconia laevigata*. AC, *Miconia latecrenata*. AD, *Miconia lateriflora*. AE, *Miconia ligustroides*. Barra de escala = 20 μm .

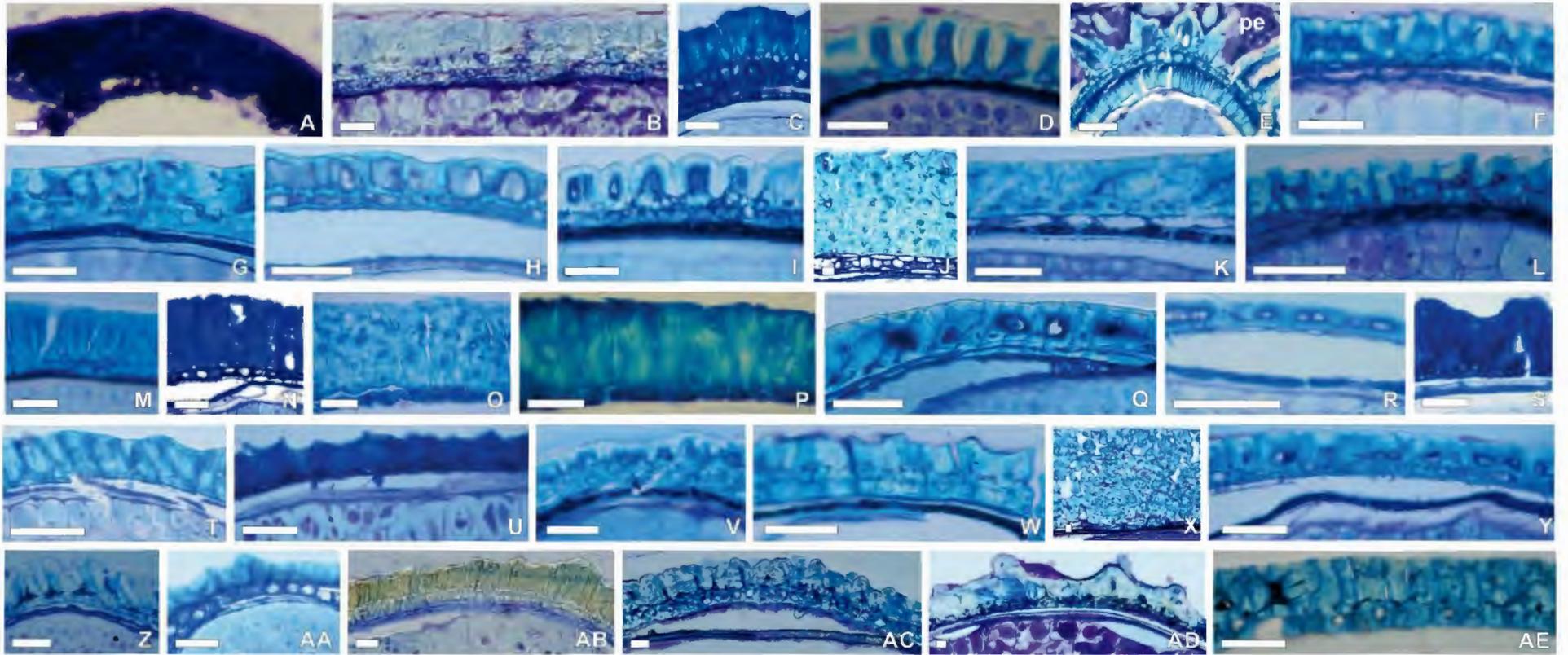


FIGURA 19. Epiderme tegumentar de sementes de Melastomataceae, evidenciando a forma da região da parede celular impregnada por compostos fenólicos. Secções longitudinais medianas da região antirrafeal (continuação da Fig. 18). A, *Miconia longispicata*. B, *Miconia loreyoides*. C, *Miconia marginata*. D, *Miconia mathaei*. E, *Miconia megalantha*. F, *Miconia meridensis*. G, *Miconia mirabilis*. H, *Miconia molybdea*. I, *Miconia multispicata*. J, *Miconia nitidissima*. K, *Miconia pachyphylla*. L, *Miconia paradoxa*. M, *Miconia pepericarpa*. N, *Miconia prasina*. O, *Miconia procumbens*. P, *Miconia pseudonervosa*. Q, *Miconia radulaefolia*. R, *Miconia resimoides*. S, *Miconia rigida*. T, *Miconia rimalis*. U, *Miconia rubiginosa*. V, *Miconia rugosa*. W, *Miconia rupticalyx*. Y, *Miconia sellowiana*. X, *Miconia septentrionalis*. Z, *Miconia serrulata*. AA, *Miconia sessilifolia*. AB, *Miconia stenostachya*. AC, *Miconia superba*. Barra de escala = 20 μm .

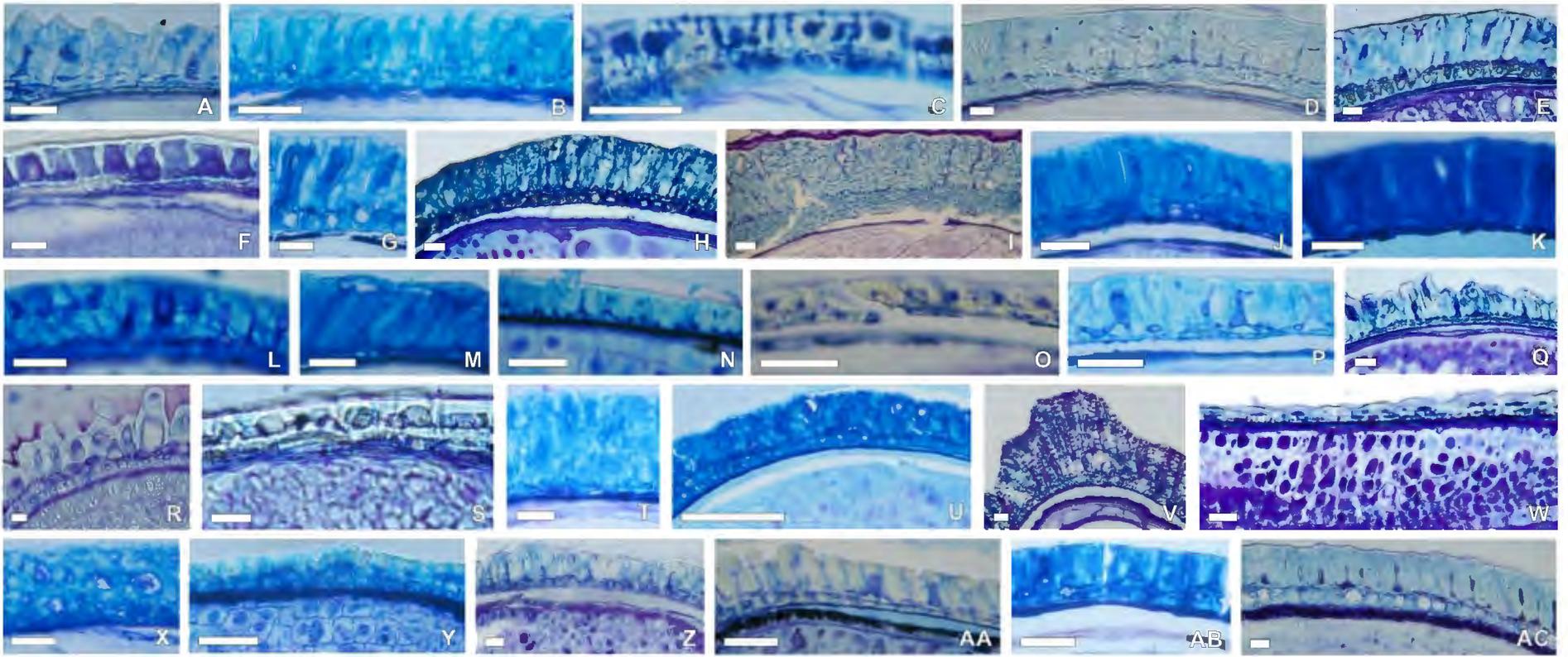


FIGURA 20. Epiderme tegumentar de sementes de Melastomataceae, evidenciando a forma da região da parede celular impregnada por compostos fenólicos. Secções longitudinais medianas da região antirrafeal (continuação da Fig. 19). A, *Miconia ternatifolia*. B, *Miconia theaezans*. C, *Miconia tomentosa*. D, *Miconia tonduzzi*. E, *Miconia triplinervis*. F, *Miconia tuberculata*. G, *Miconia ulmarioides*. H, *Necramium gigantophyllum*. I, *Ossaea brenesii*. J, *Ossaea capillaris*. K, *Ossaea congestiflora*. L, *Ossaea macrophylla*. M, *Ossaea micrantha*. N, *Ossaea muricata*. O, *Ossaea pauciflora*. P, *Ossaea petiolaris*. Q, *Ossaea quadrisulca*. R, *Ossaea robusta*. S, *Pachyanthus angustifolius*. T, *Pachyanthus lundellianus*. U, *Pachyanthus mayarensis*. V, *Pachyanthus neglectus*. W, *Physeterostemon fiaschii*. Y, *Pleiochiton blephorodes*. X, *Sagraea scalpta*. Z, *Tetrazygia bicolor*. AA, *Tetrazygia urbaniana*. AB, *Tococa caquetana*. AC, *Tococa caudata*. AD, *Tococa cordata*. AE, *Tococa guianensis*. AF, *Tococa nitens*. AG, *Tococa quadrialata*. AH, *Tococa spadiceiflora*. AI, *Tococa subciliata*. Pe, resquício de pericarpo. Barra de escala = 20 µm.

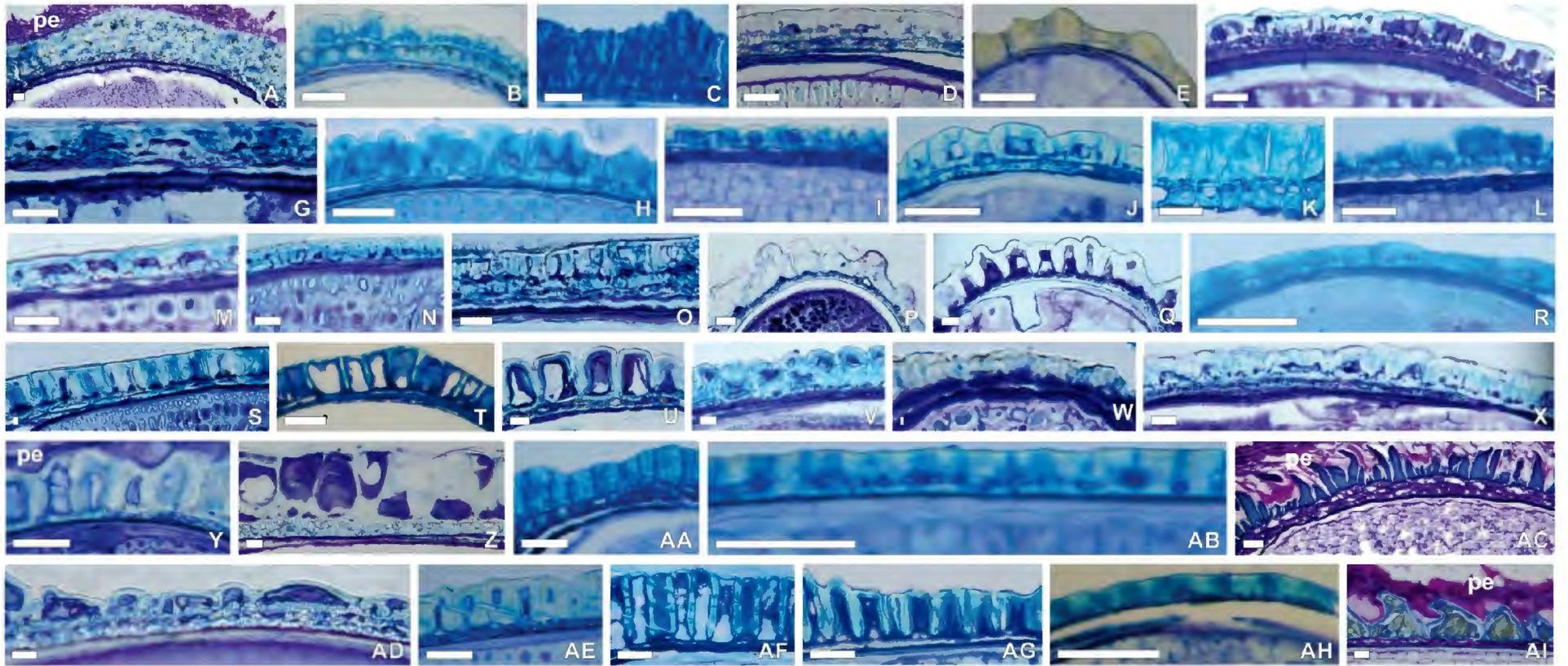


FIGURA 21. Sementes maduras de Melastomataceae. Diagramas dos embriões em secção longitudinal mediana em que o embrião está posicionado com a rafe para a direita. A, *Adelobotrys barbata*. B, *Adelobotrys permixta*. C, *Anaectocalyx bracteosa*. D, *Axinaea costaricensis*. E, *Axinaea grandifolia*. F, *Bellucia grossularioides*. G, *Calycogonium calycopteris*. H, *Calycogonium hispidulum*. I, *Calycogonium rhamnoideum*. J, *Charianthus dominicensis*. K, *Clidemia allardii*. L, *Clidemia biserrata*. M, *Clidemia capitellata*. N, *Clidemia caudata*. O, *Clidemia costaricensis*. P, *Clidemia dentata*. Q, *Clidemia domingensis*. R, *Clidemia epiphytica*. S, *Clidemia fendleri*. T, *Clidemia fraterna*. U, *Clidemia garciabarrigae*. V, *Clidemia globuliflora*. W, *Clidemia gracilis*. Y, *Clidemia heptamera*. X, *Clidemia heterophylla*. Z, *Clidemia hirta*. AA, *Clidemia involucrata*. AB, *Clidemia japurensis*. AC, *Clidemia monantha*. AD, *Clidemia pustulata*. AE, *Clidemia reitziana*. AF, *Clidemia setosa*. AG, *Clidemia umbellata*. AH, *Clidemia urceolata*. AI, *Conostegia lasiopoda*. AJ, *Conostegia montana*. AK, *Conostegia oerstediana*. AL, *Conostegia xalapensis*. AM, *Dolichoura spiritusanctensis*. AN, *Graffenrieda micrantha*. AO, *Graffenrieda moritziana*. AP, *Killipia quadrangularis*. AQ, *Leandra aurea*. AR, *Leandra australis*. AS, *Leandra barbinervis*. AT, *Leandra bergiana*. AU, *Leandra carassana*. AV, *Leandra clidemioides*. AW, *Leandra coriacea*. AY, *Leandra dichotoma*. AX, *Leandra divaricata*. AZ, *Leandra glandulifera*. BA, *Leandra granatensis*. BB, *Leandra melastomoides*. Co, cotilédone; ee, eixo embrionário; nc, nó cotiledonar; linha tracejada horizontal, nó cotiledonar; linha tracejada vertical, eixo plúmula-coifa. Barra de escala = 20 µm.

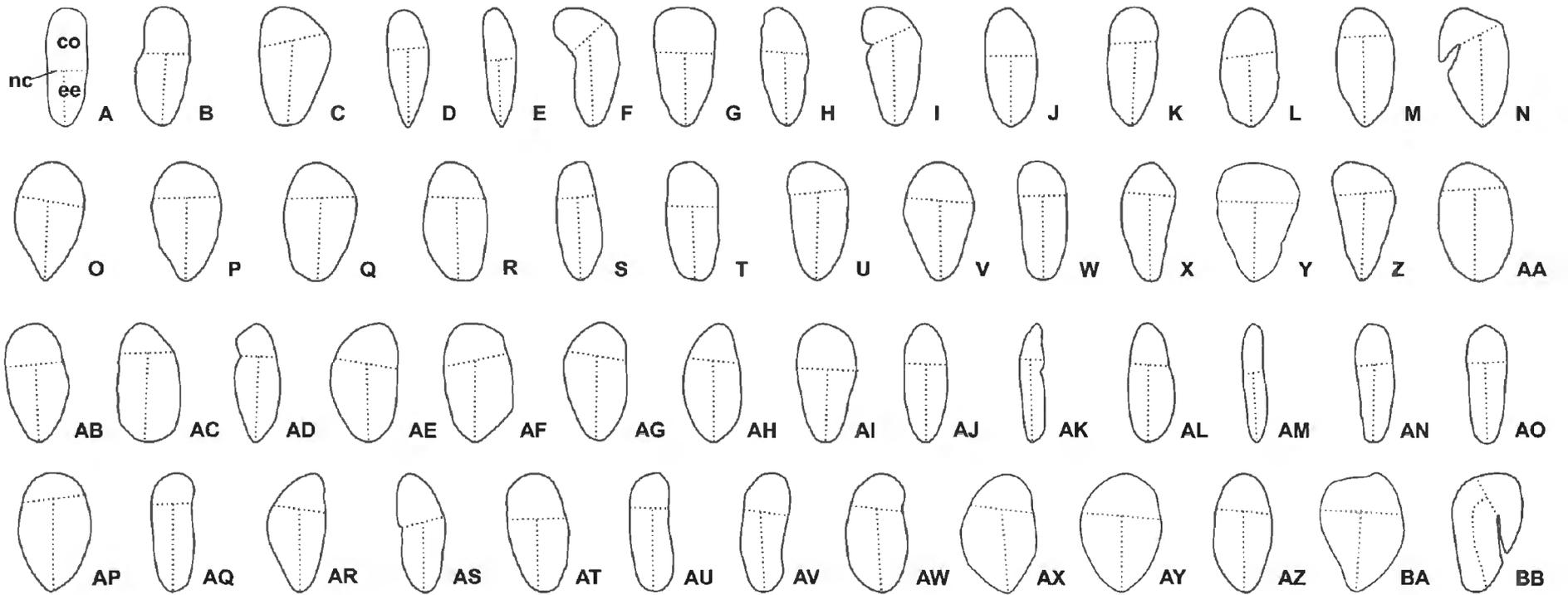


FIGURA 22. Sementes maduras de Melastomataceae. Diagramas dos embriões em secção longitudinal mediana em que o embrião está posicionado com a rafe para a direita (continuação da Fig. 21). A, *Leandra mexicana*. B, *Leandra nianga*. C, *Leandra oligochaeta*. D, *Leandra reversa*. E, *Leandra salicina*. F, *Leandra strigilliflora*. G, *Macrocentrum fasciculatum*. H, *Macrocentrum minus*. I, *Maieta guianensis*. J, *Maieta poeppigii*. K, *Mecranium haemanthum*. L, *Mecranium ovatum*. M, *Meriania schlerophylla*. N, *Meriania tomentosa*. O, *Meriania urceolata*. P, *Miconia aeruginosa*. Q, *Miconia affinis*. R, *Miconia albicans*. S, *Miconia alborufescens*. T, *Miconia aliquantula*. U, *Miconia astroplocama*. V, *Miconia bracteolata*. W, *Miconia brevitheca*. Y, *Miconia bullata*. X, *Miconia cabucu*. Z, *Miconia calvescens*. AA, *Miconia centrodesma*. AB, *Miconia chamissois*. AC, *Miconia chionophila*. AD, *Miconia ciliata*. AE, *Miconia cipoensis*. AF, *Miconia corallina*. AG, *Miconia coriacea*. AH, *Miconia corymbiformis*. AI, *Miconia costaricensis*. AJ, *Miconia crocata*. AK, *Miconia crocea*. AL, *Miconia cuspidata*. AM, *Miconia denticulata*. AN, *Miconia dielsiana*. AO, *Miconia discolor*. AP, *Miconia dolichorrhyncha*. AQ, *Miconia duckei*. AR, *Miconia elegans*. AS, *Miconia ernstii*. AT, *Miconia fallax*. AU, *Miconia ferruginata*. AV, *Miconia foveolata*. AW, *Miconia friedmaniorum*. AX, *Miconia furfuracea*. AY, *Miconia globuliflora*. Co, cotilédone; ee, eixo embrionário; nc, nó cotiledonar; linha tracejada horizontal, nó cotiledonar; linha tracejada vertical, eixo plúmula-coifa.

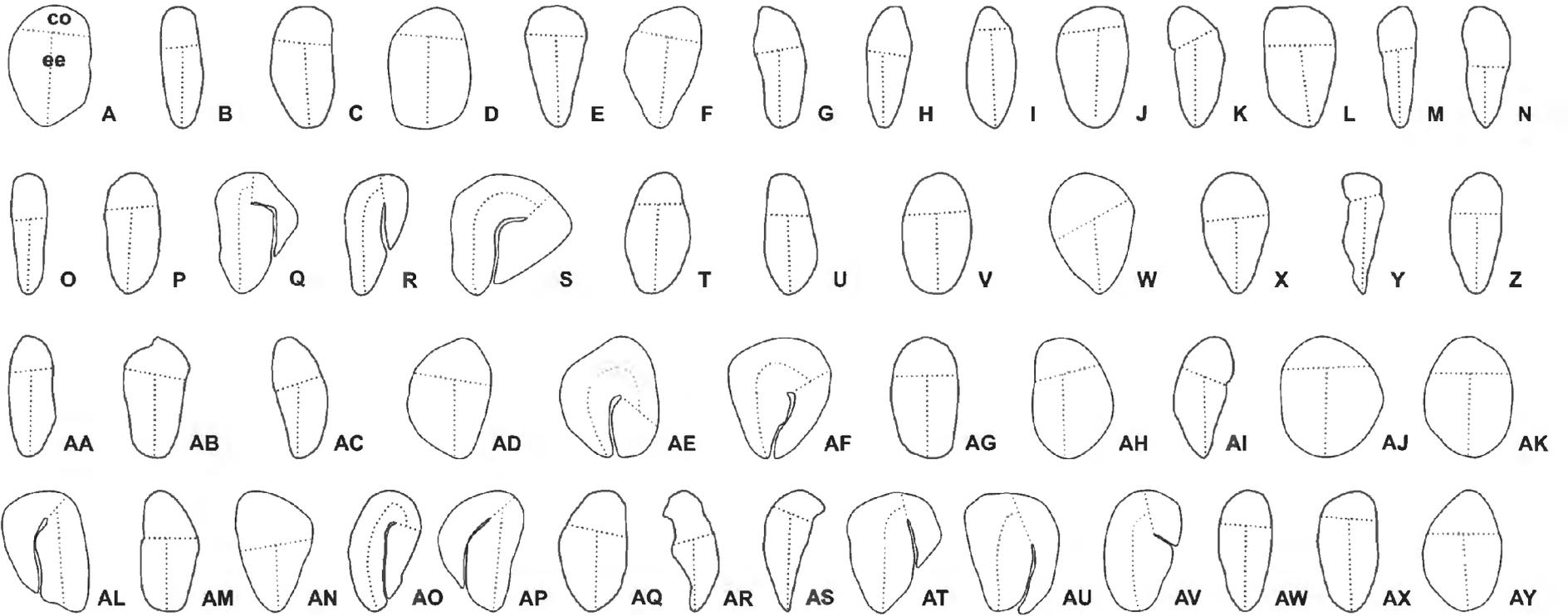


FIGURA 23. Sementes maduras de Melastomataceae. Diagramas dos embriões em secção longitudinal mediana em que o embrião está posicionado com a rafe para a direita (continuação da Fig. 22). A, *Miconia gratissima*. B, *Miconia hemenostigma*. C, *Miconia ibaguensis*. D, *Miconia irwinii*. E, *Miconia jahnii*. F, *Miconia labiakiana*. G, *Miconia lacera*. H, *Miconia laevigata*. I, *Miconia latecrenata*. J, *Miconia lateriflora*. K, *Miconia ligustroides*. L, *Miconia longispicata*. M, *Miconia loreyoides*. N, *Miconia marginata*. O, *Miconia mathaei*. P, *Miconia megalantha*. Q, *Miconia meridensis*. R, *Miconia mirabilis*. S, *Miconia molybdea*. T, *Miconia multispicata*. U, *Miconia nitidissima*. V, *Miconia pachyphylla*. W, *Miconia paradoxa*. Y, *Miconia pepericarpa*. X, *Miconia prasina*. Z, *Miconia procumbens*. AA, *Miconia pseudonervosa*. AB, *Miconia radulaefolia*. AC, *Miconia resimoides*. AD, *Miconia rigida*. AE, *Miconia rugosa*. AF, *Miconia rupticalyx*. AG, *Miconia sellowiana*. AH, *Miconia septentrionalis*. AI, *Miconia serrulata*. AJ, *Miconia sessilifolia*. Co, cotilédone; ee, eixo embrionário; nc, nó cotiledonar; linha tracejada horizontal, nó cotiledonar; linha tracejada vertical, eixo plúmula-coifa.

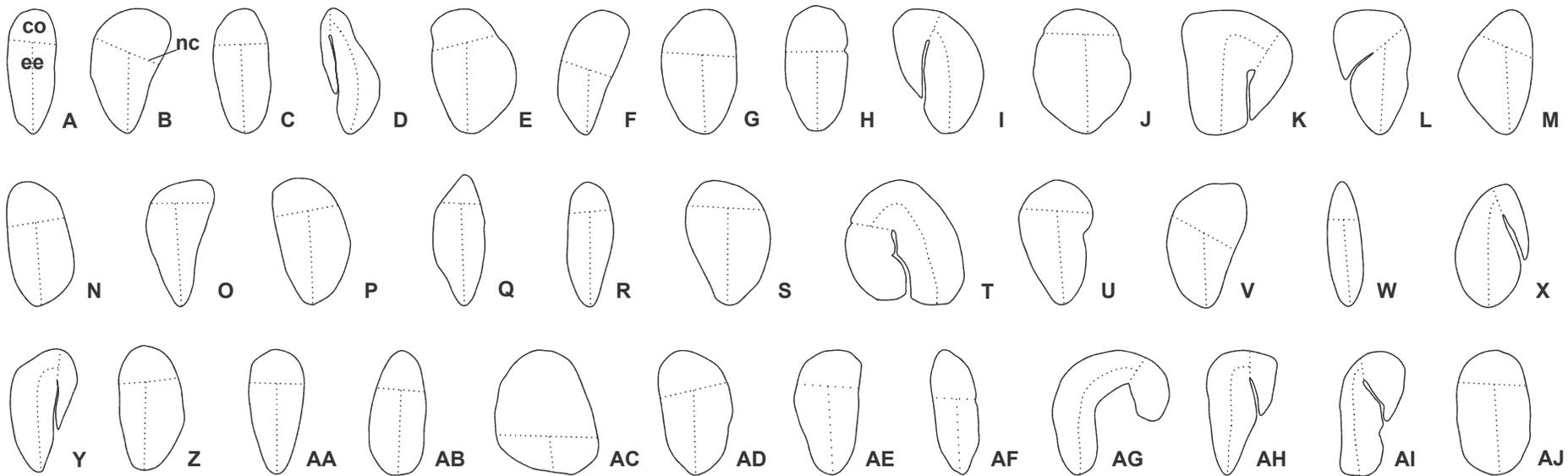


FIGURA 24. Sementes maduras de Melastomataceae. Diagramas dos embriões em secção longitudinal mediana em que o embrião está posicionado com a rafe para a direita (continuação da Fig. 23). A, *Miconia stenostachya*. B, *Miconia superba*. C, *Miconia ternatifolia*. D, *Miconia theaezans*. E, *Miconia tomentosa*. F, *Miconia tonduzzi*. G, *Miconia triplinervis*. H, *Miconia tuberculata*. I, *Miconia ulmarioides*. J, *Necramium gigantophyllum*. K, *Ossaea brenesii*. L, *Ossaea capillaris*. M, *Ossaea congestiflora*. N, *Ossaea macrophylla*. O, *Ossaea micrantha*. P, *Ossaea muricata*. Q, *Ossaea pauciflora*. R, *Ossaea petiolaris*. S, *Ossaea quadrisulca*. T, *Ossaea robusta*. U, *Pachyanthus angustifolius*. V, *Pachyanthus lundellianus*. W, *Pachyanthus mayarensis*. Y, *Pachyanthus neglectus*. X, *Physeterostemon fiaschii*. Z, *Pleiochiton blepharodes*. AA, *Clidemia scalpta*. AB, *Tetrazygia angustifolia*. AC, *Tetrazygia bicolor*. AD, *Tetrazygia urbaniana*. AE, *Tococa caquetana*. AF, *Tococa caudata*. AG, *Tococa cordata*. AH, *Tococa guianensis*. AI, *Tococa nitens*. AJ, *Tococa quadrialata*. AK, *Tococa spadiceiflora*. AL, *Tococa subciliata*. Co, cotilédone; ee, eixo embrionário; nc, nó cotiledonar; linha tracejada horizontal, nó cotiledonar; linha tracejada vertical, eixo plúmula-coifa.

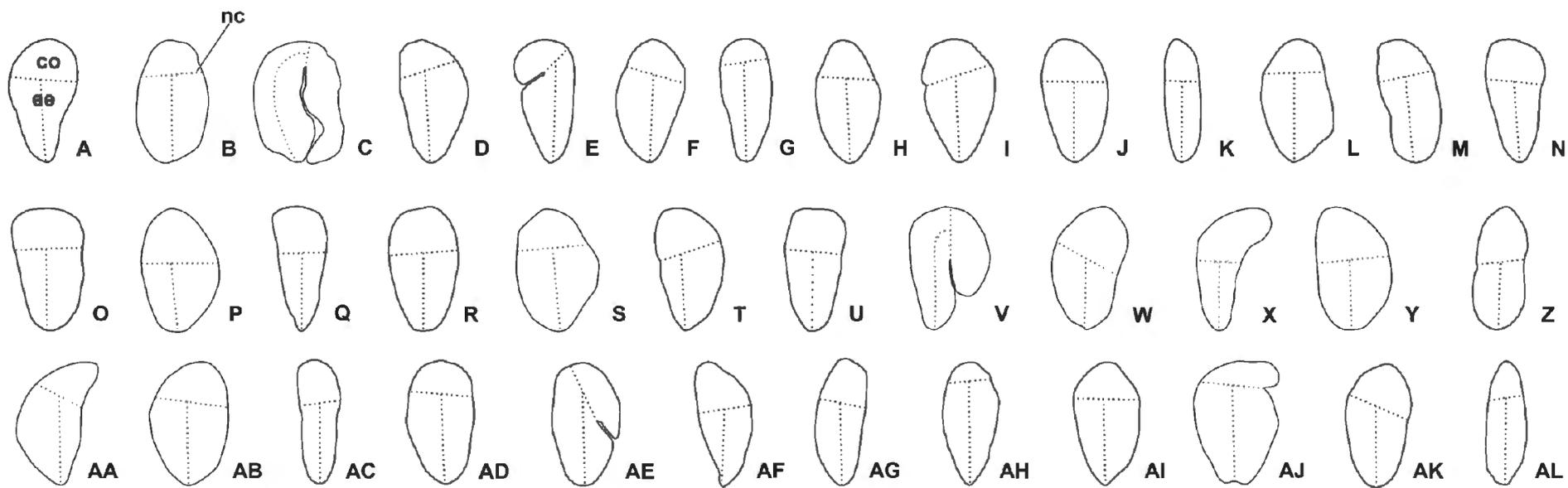


FIGURA 25. Caracteres seminais em espécies de Melastomataceae observados em microscópio eletrônico de varredura. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. A, *Pleiochiton blepharodes*. B, *Clidemia capitellata*. C, *Clidemia biserrata*. D, *Eriocnema fulva*. E, *Clidemia costaricensis*. F, *Tococa caudata*. G, *Clidemia fendleri*. H, *Leandra aurea*. I, *Miconia foveolata*. J, *Leandra oligochaeta*. K, *Miconia gratissima*. L, *Miconia aeruginosa*. M, *Leandra nianga*. N, *Clidemia reitziana*. O, *Leandra dichotoma*. P, *Clidemia pustulata*. Q, *Miconia irwinii*. R, *Leandra aurea*. S, *Clidemia japurensis*. O número presente em cada figura refere-se ao caráter e, entre parênteses, ao estado de caráter ilustrado. Barra de escala: A-L, N, O = 50 μ m; M, S = 100 μ m; P = 25 μ m; Q = 500 μ m; R = 250 μ m.

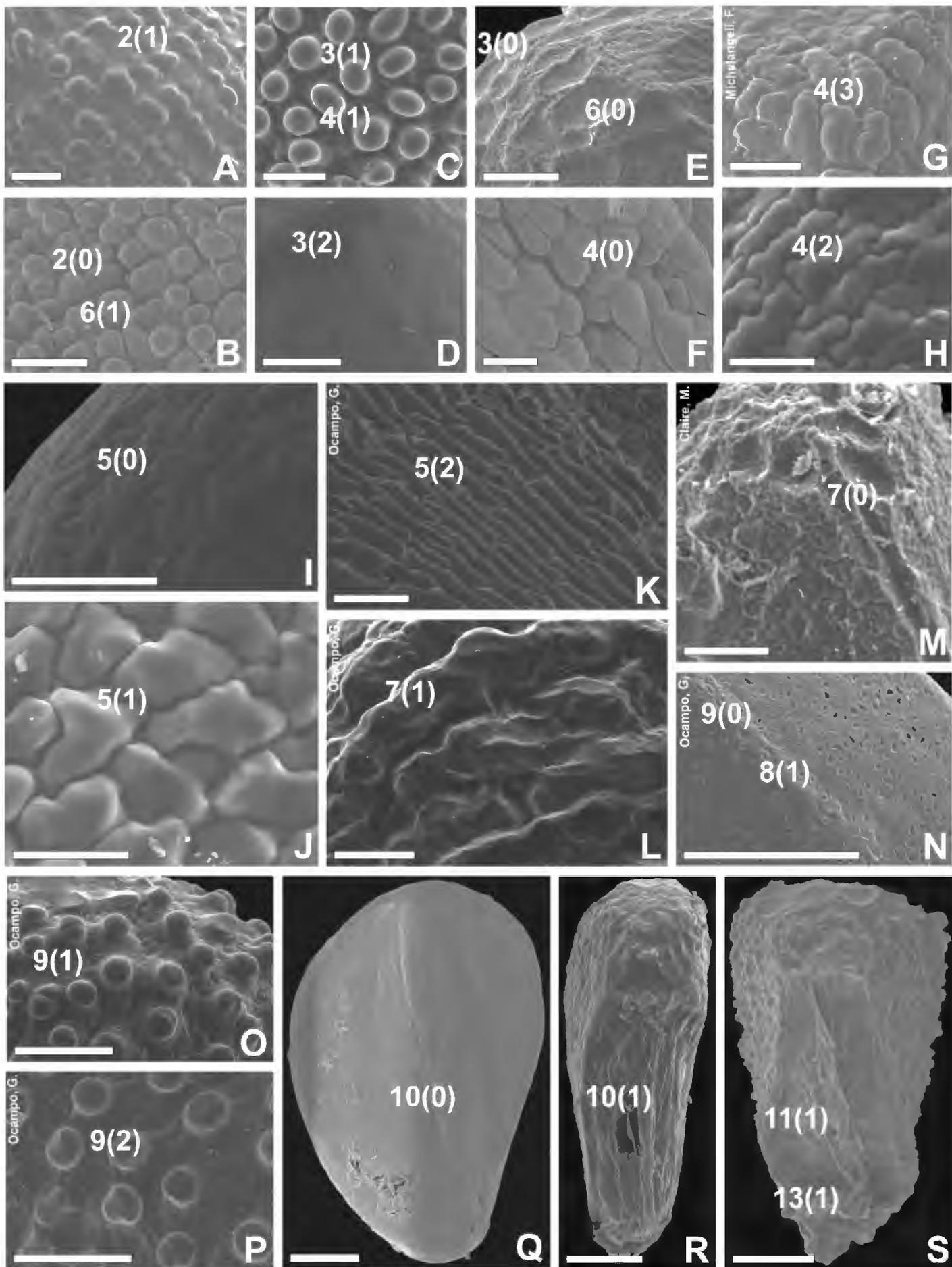


FIGURA 26. Caracteres seminais em espécies de Melastomataceae observados em microscópio eletrônico de varredura. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. A, *Clidemia gracilis*. B, *Clidemia biserrata*. C, *Leandra salicina*. D, *Miconia lacera*. E, *Miconia alborufescens*. F, *Maieta guianensis*. G, *Miconia centrodesma*. H, *Calycogonium glabratum*. I, *Calycogonium calycopteris*. J, *Miconia costaricensis*. K, *Tococa nitens*. L, *Maieta guianensis*. M, *Clidemia garciabarrigae*. O número presente em cada figura refere-se ao caráter e, entre parênteses, ao estado de caráter ilustrado. Barra de escala: A, B, C, D, G, H, J = 100 μ m; E, F, I, K = 200 μ m; L, M = 20 μ m.

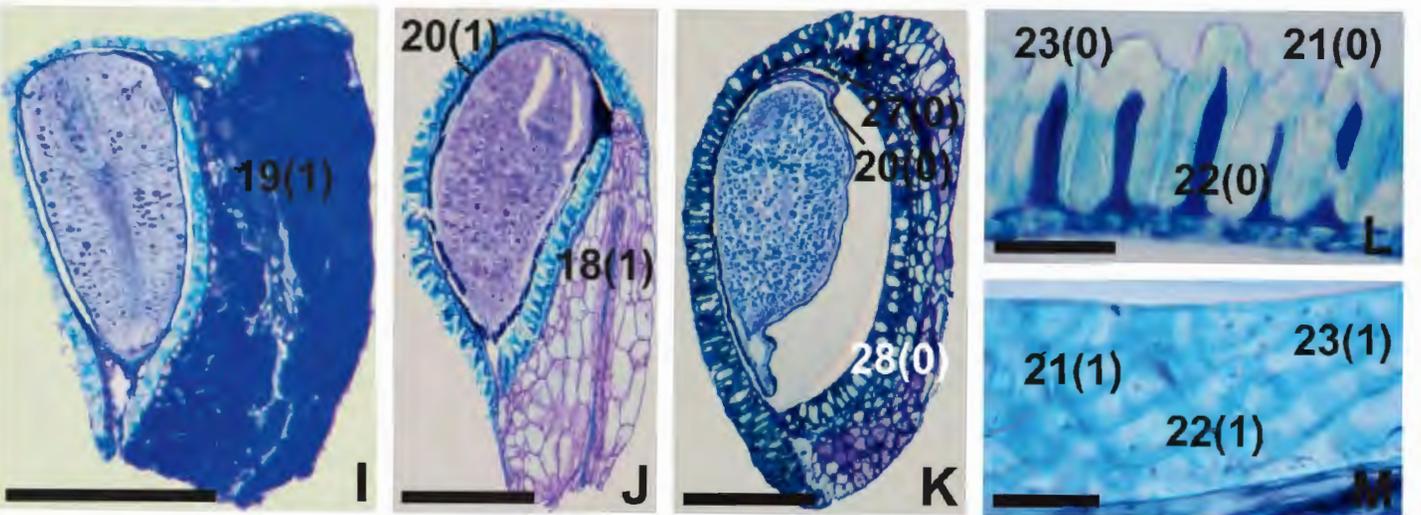
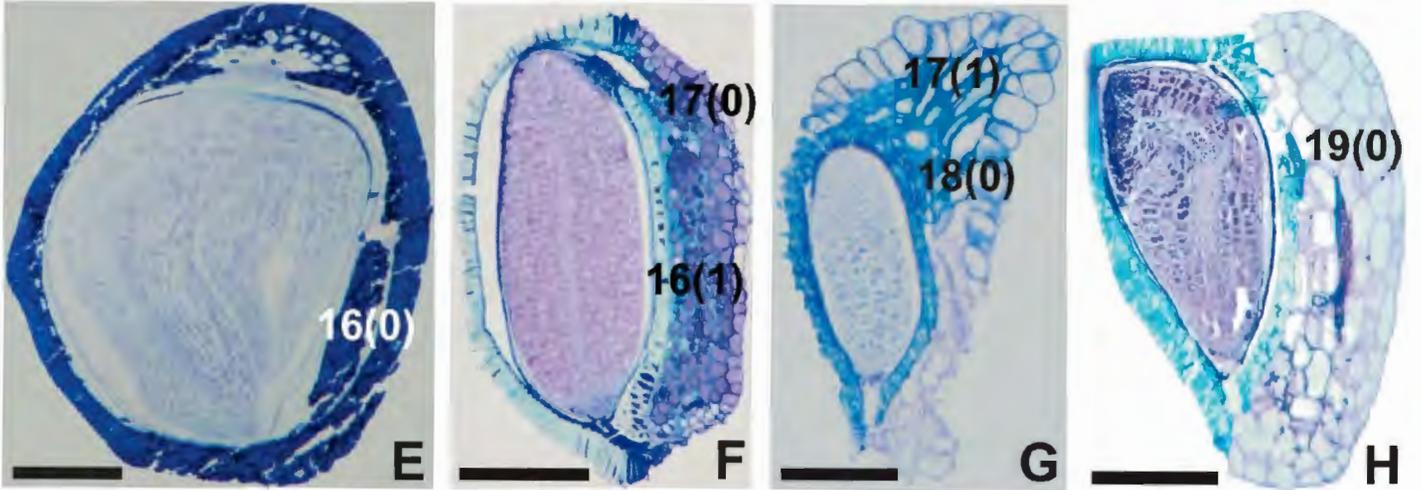
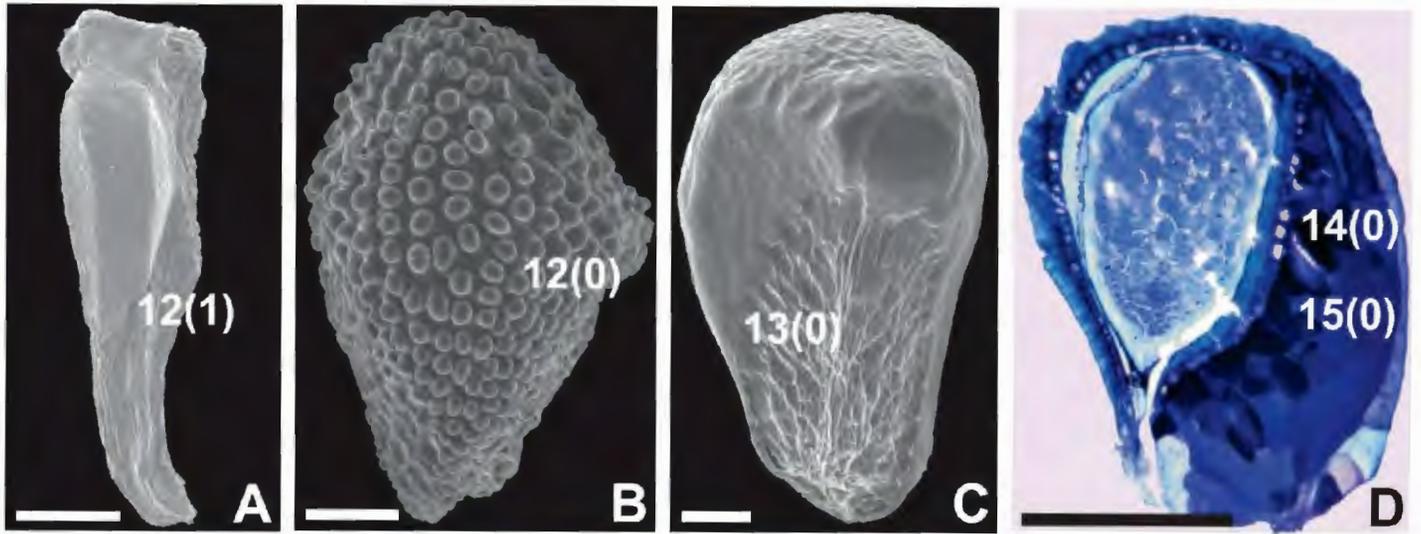
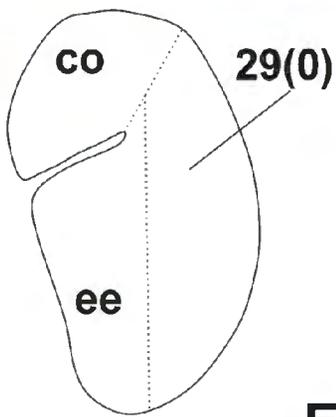
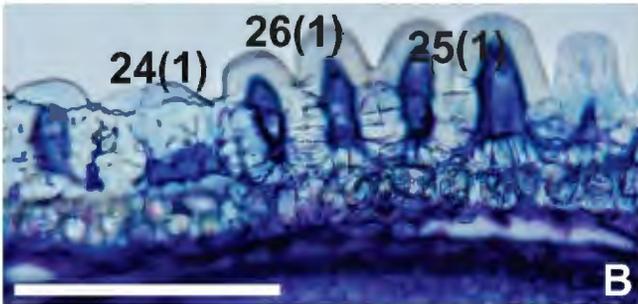
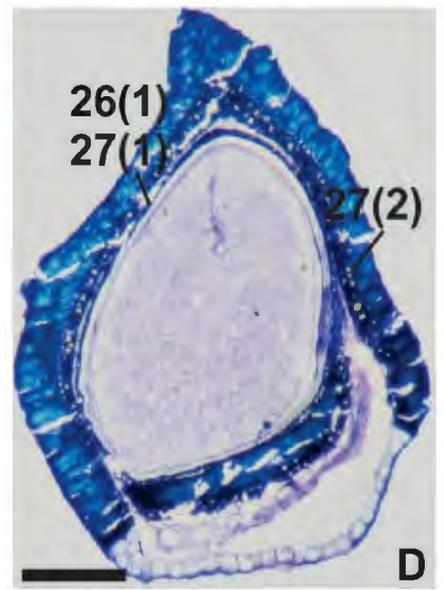
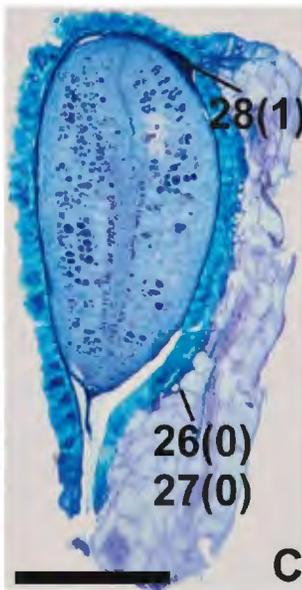
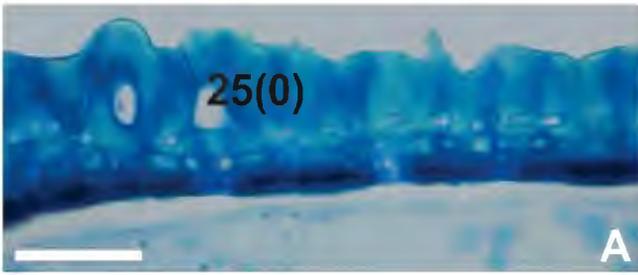
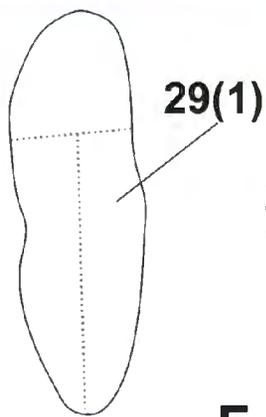


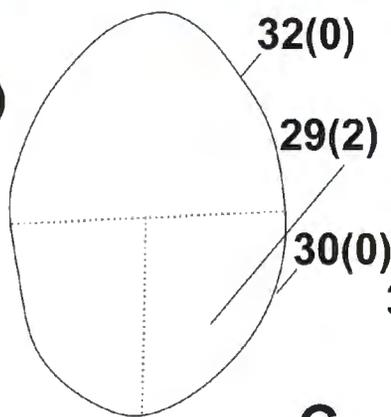
FIGURA 27. Secção longitudinal (A-M) e diagramas (N-X) de caracteres seminais de espécies de Melastomataceae. As sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a zona rafeal para a direita. A, *Miconia calvescens*. B, *Tetrazygia angustifolia*. C, *Necranium gigantophyllum*. D, *Miconia corymbiformis*. E, *Miconia argenata*. F, *Graffenrieda limbata*. G, *Eriocnema fulva*. H, *Calycogonium glabratum*. I, *Charianthus alpinus*. J, *Miconia chartacea*. K, *Miconia rimalis*. L, *Miconia rubiginosa*. co, cotilédone; ee, eixo embrionário. O número presente em cada figura refere-se ao caráter e, entre parênteses, ao estado de caráter ilustrado. Barra de escala= 100µm.



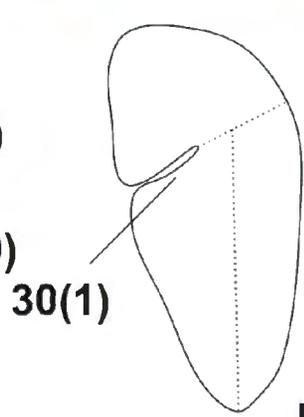
E



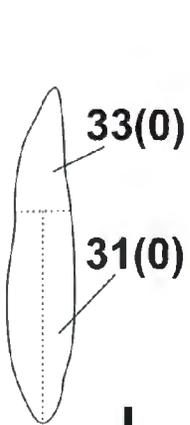
F



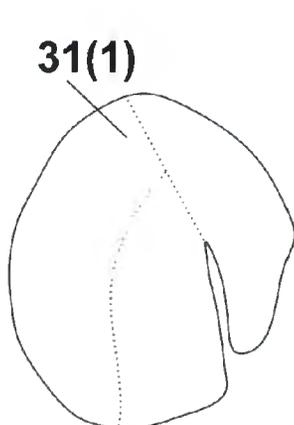
G



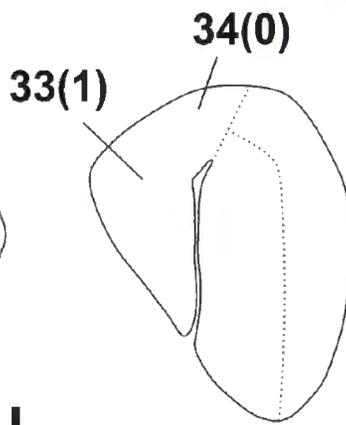
H



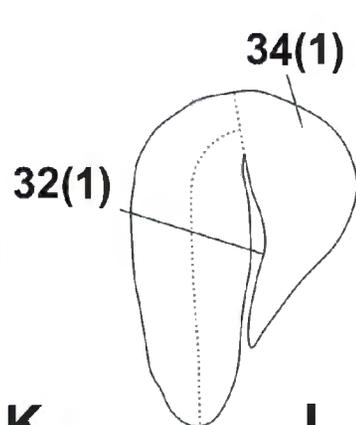
I



J



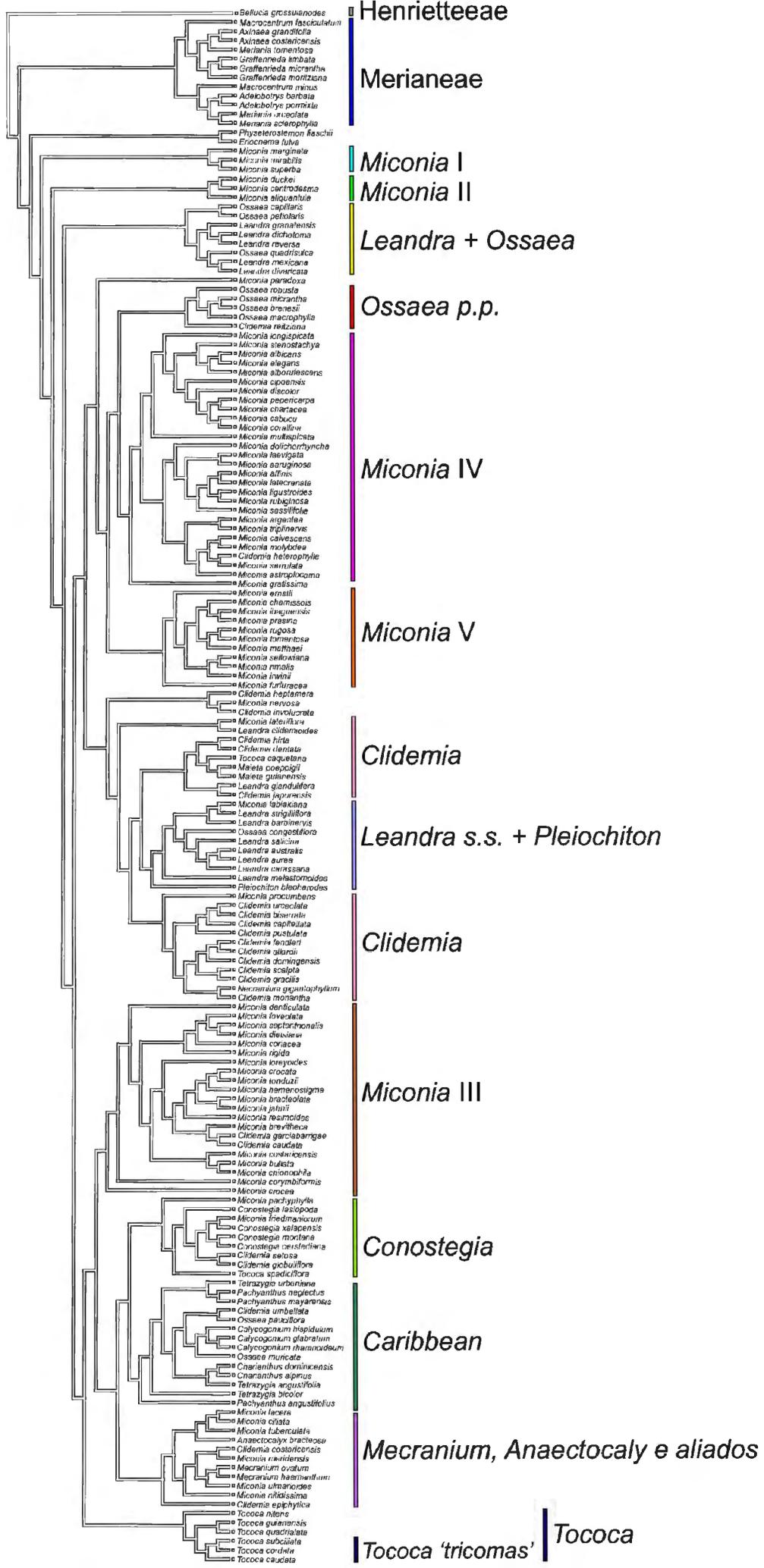
K



L

FIGURA 28. Relações filogenéticas em espécies de *Miconieae* estimada a partir de análises dos dados morfoanatômicos de semente. A, Consenso estrito de 100 árvores mais parcimoniosas. B, Árvore consenso de maioria (50%). Os valores acima dos ramos indicam o índice de Bremer (Bremer, 1968). (ramos em laranja: grupo externo; ramos em verde: relação das espécies irmãs presentes nas análises moleculares recentes e de dados morfológicos; ramos em amarelo: relação das espécies presentes em clados na análises moleculares recentes e de dados morfológicos).

FIGURA 29. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados.



Henrietteae

Merianeae

Miconia I

Miconia II

Leandra + Ossaea

Ossaea p.p.

Miconia IV

Miconia V

Clidemia

Leandra s.s. + Pleiochiton

Clidemia

Miconia III

Conostegia

Caribbean

Mecranium, Anaectocalyx e aliados

Tococa 'tricomas' | Tococa

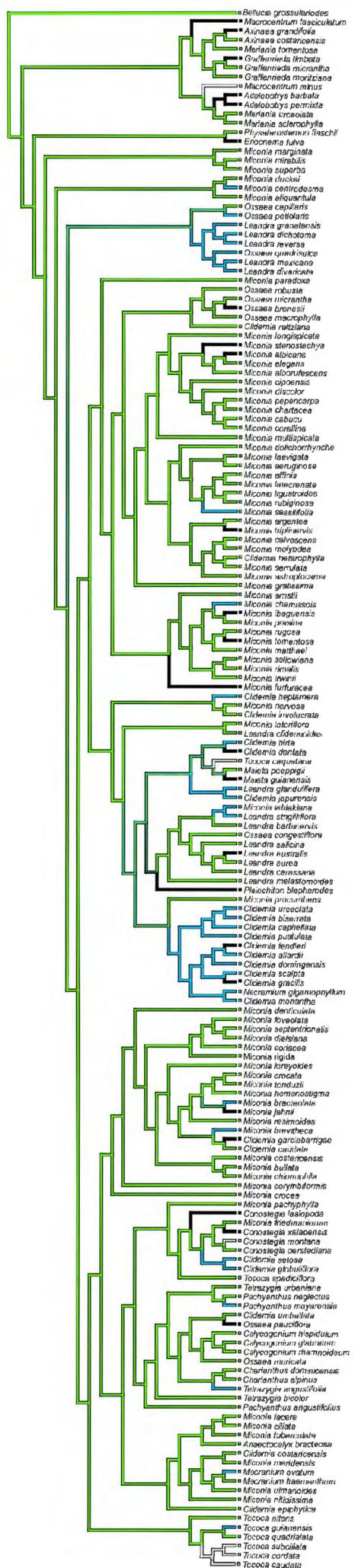
FIGURA 30. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando a superfície da face periclinal externa da parede de cada célula do tegumento seminal dos *taxa* (caráter 3).



Caráter 3: Superfície da face periclinal externa da parede de cada célula do tegumento seminal externa

- concava
- convexa
- plana

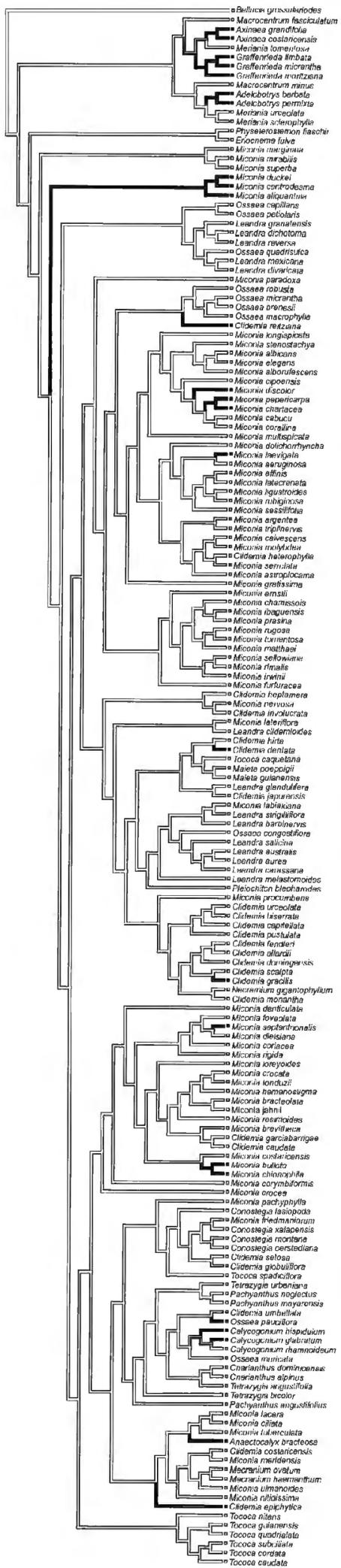
FIGURA 31. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando as superfícies convexas da face periclinal externa da parede de cada célula do tegumento seminal dos *taxa* (caráter 4).



Caráter 4: Se convexa

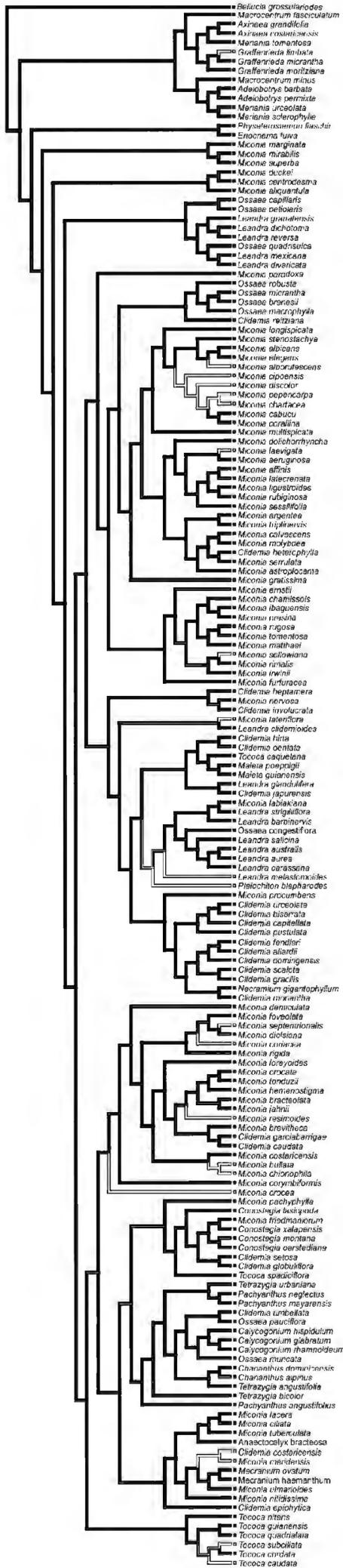
- papilosa
- em domo
- tuberculada
- verrucosa

FIGURA 32. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando o apêndice rafeal nos *taxa*, com ou sem células diferenciadas (caráter 12).



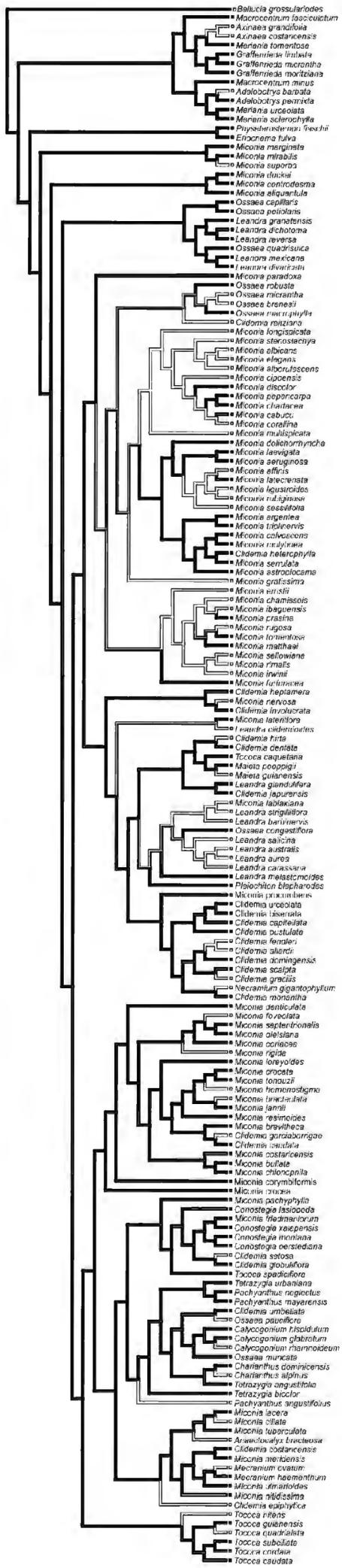
Caráter 12: Apêndice com células diferenciadas, vistas na superfície seminal
 ausente
 presente

FIGURA 33. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando a ocorrência de apêndice nos *taxa* (caráter 16).



Caráter 16: Apêndice
 ausente
 presente

FIGURA 34. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando a extensão do apêndice nos *taxa* (caráter 17).

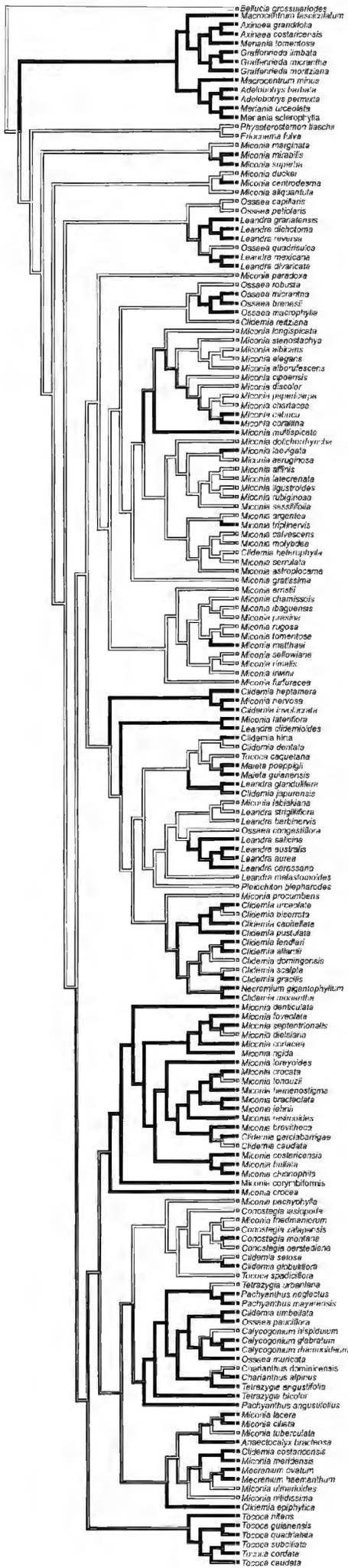


Caráter 17: Extensão do apêndice

□ completo

■ incompleto

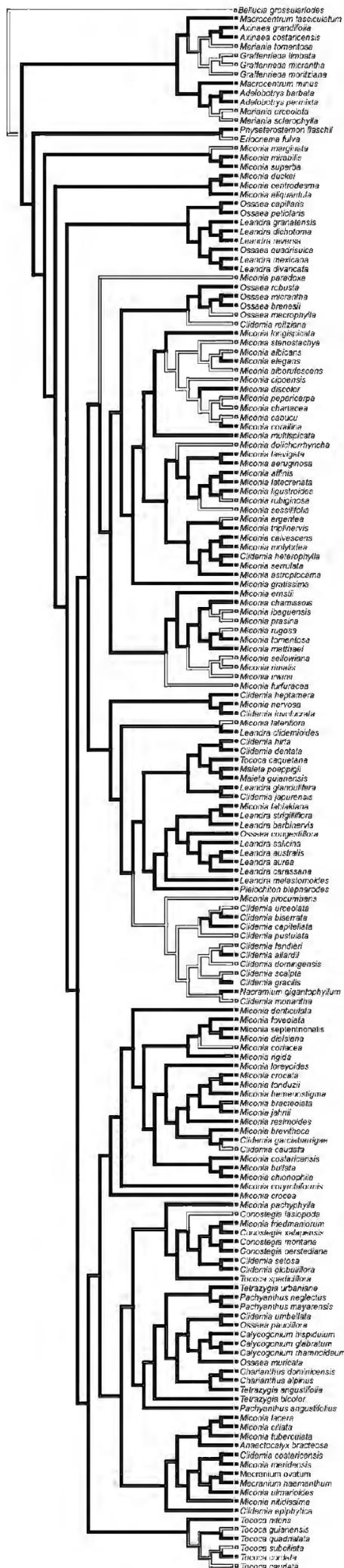
FIGURA 35. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando o tipo de apêndice incompleto nos *taxa* (caráter 18).



Caráter 18: Apêndice incompleto

calaza-rafe
 rafe-micrópila

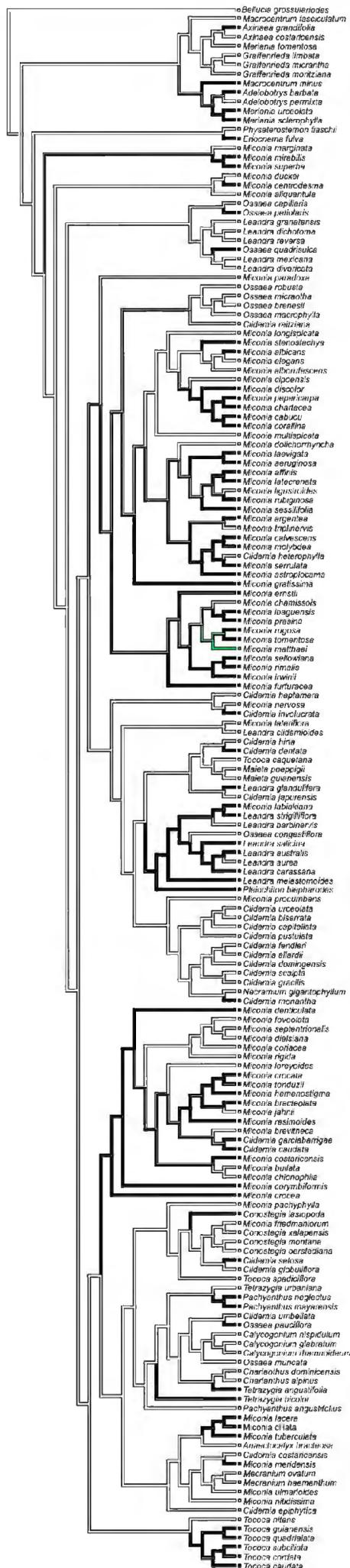
FIGURA 36. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando a ocorrência de cristais de oxalato de cálcio nos *taxa* (caráter 26).



Caráter 26: Ocorrência de cristais de oxalato de cálcio

ausente
 presente

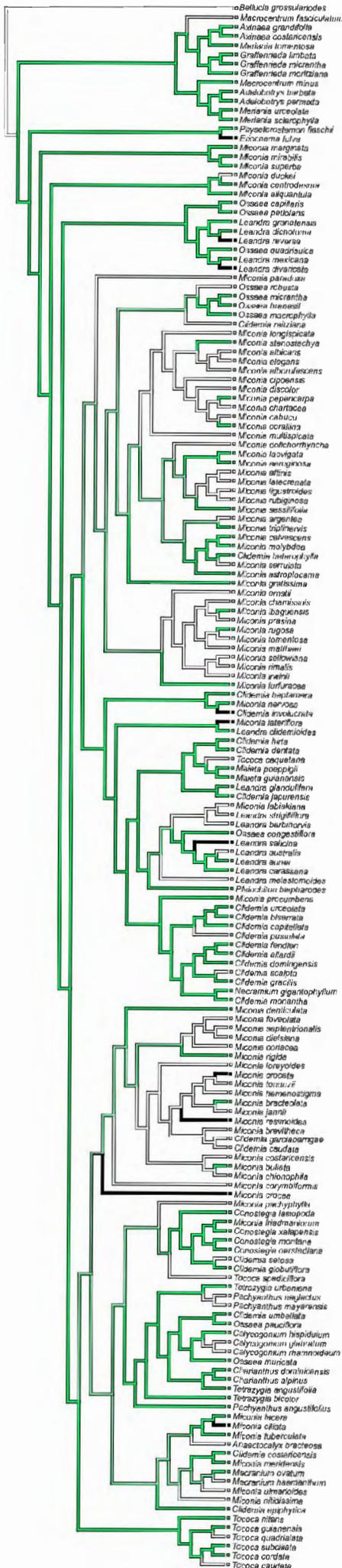
FIGURA 37. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando o local de ocorrência dos cristais de oxalato de cálcio nos *taxa* (caráter 27).



Caráter 27: Local de ocorrência dos cristais de oxalato de cálcio

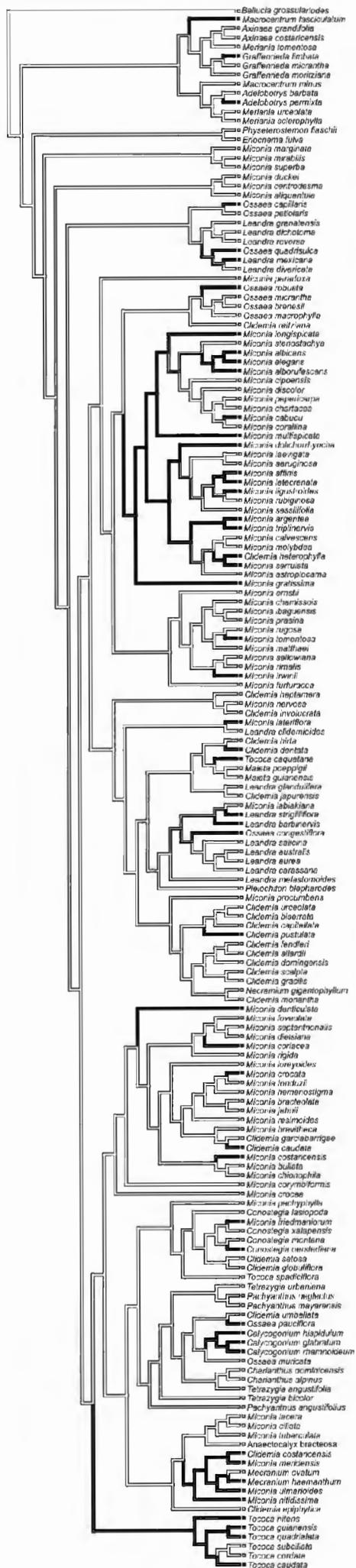
zona rafeal
 zona antirrafeal
 zona rafeal e antirrafeal

FIGURA 38. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando a forma do embrião dos *taxa* (caráter 29).



Caráter 29: Forma do embrião
 □ cilíndrico curvo
 ■ cilíndrico reto
 ■ ovado

FIGURA 39. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando a ocorrência de sinuosidade lateral do eixo embrionário dos *taxa* (caráter 30).

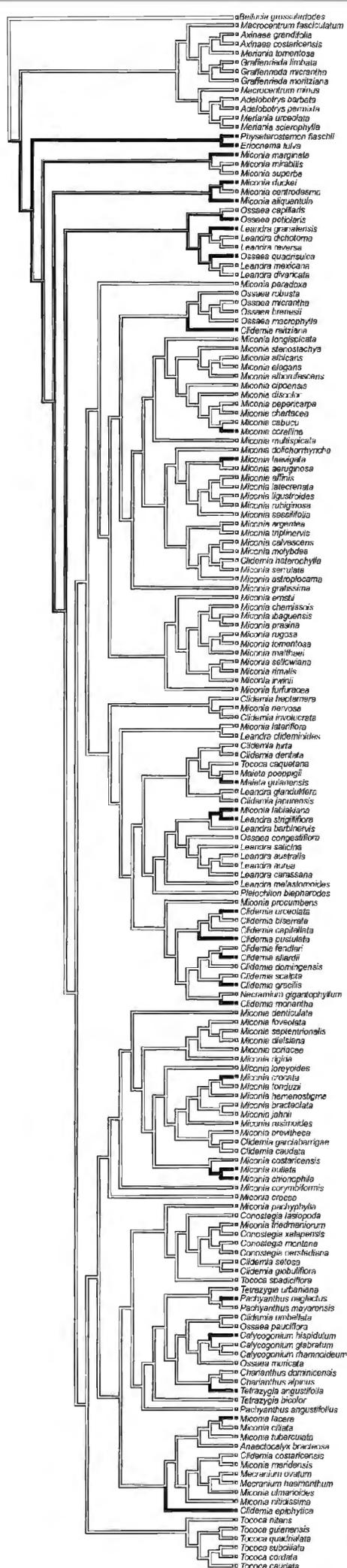


Caráter 30: Sinuosidade lateral do eixo embrionário

□ ausente

■ presente

FIGURA 40. Diagrama das relações filogenéticas em Miconieae, baseada em análises moleculares (Michelangeli et al., dados não publicados). O diagrama apresenta a posição filogenética das espécies analisadas nos seus respectivos clados, mapeando a ocorrência de compostos fenólicos no apêndice dos *taxa* (caráter 19).



Caráter 19: Compositos fenólicos no apêndice
 ausente
 presente

Capítulo II

(preparado segundo as normas do periódico

Annals of Botany -

artigo de revisão e opinião)



Silveira, FAO



Viana, P.



Silveira, FAO



Michelangeli, F.



Avelar, M



Avelar, M

**Uma visão crítica dos usos e equívocos de caracteres de sementes em taxonomia vegetal:
exemplos de Melastomataceae Juss.**

Rafaella C. Ribeiro¹, Denise M. T. Oliveira^{2*}

1, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. 2, Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antonio Carlos, 6627, Pampulha, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

*Autor da correspondência: dmtoliveira@icb.ufmg.br.

RESUMO

As sementes têm sido utilizadas na classificação de muitos grupos de angiospermas, especialmente por apresentarem pequena plasticidade fenotípica e grande variedade morfológica, como ocorre em Melastomataceae. As características morfológicas de sementes possuem grande importância na taxonomia dessa família, sendo utilizadas no reconhecimento de diversos grupos. Esta importância se deve, principalmente, à grande variação interespecífica observada nessas sementes, a despeito das pequenas dimensões. Apesar da clara relevância, os estudos com sementes de Melastomataceae têm apresentado alguns equívocos na interpretação de padrões seminais, que podem comprometer a aplicação dos caracteres em análises subsequentes. Assim, os objetivos deste trabalho foram identificar os principais equívocos cometidos ao descrever, estruturalmente, as sementes de Melastomataceae, bem como indicar os meios adequados para análise das características estruturais das mesmas e destacar novos caracteres potencialmente úteis à taxonomia da família. Foram compilados os caracteres utilizados para descrever sementes de Melastomataceae em 19 trabalhos publicados. Além disso, foram acrescentados caracteres de morfologia e anatomia de 239 espécies, pertencentes às tribos Bertolonieae, Blakeeae, Cyphostyleae, Henrietteae, Melastomeae, Merianieae, *Merianthera* e aliados, Miconieae, Microlicieae e Rhexieae, além de uma espécie de agrupamento incerto. As sementes foram fixadas e processadas para análises em microscopia de luz e eletrônica de varredura. A maioria dos equívocos reconhecidos foi recorrente nos trabalhos analisados. Foram detectados os seguintes problemas de interpretação: tipo e forma das sementes; determinação da região de calaza e antirrafe; reconhecimento de apêndices, alas e ariloides; contorno das faces anticlinais e periclinal externa de células tegumentares; e número de camadas celulares do tegumento. Acredita-se que a determinação mais precisa e consistente de padrões seminais permitirá o uso mais efetivo na taxonomia de Melastomataceae. Contudo, análises estruturais

são minuciosas, demandando a adoção de termos e métodos precisos no que se refere às sementes.

Palavras-chave: caráter, semente, sistemática, anatomia, morfologia.

INTRODUÇÃO

As informações morfológicas de sementes são relevantes para o esclarecimento de relações de cunho filogenético (Boesewinkel e Bouman, 1984), devido à pequena plasticidade fenotípica dessas estruturas (Von Teichman e Van Wyk, 1991) e ao expressivo conjunto de dados morfoanatômicos peculiares que elas podem revelar, principalmente na superfície do tegumento seminal, em diversos grupos vegetais (veja Cameron e Chase, 1998; Koul *et al.*, 2000; Buss *et al.*, 2001; Segarra e Mateu, 2001; Yildiz, 2002; Zhang *et al.*, 2005; Munoz-Centeno *et al.*, 2006; Khalik e Osman, 2007; Oh *et al.*, 2008; Akcin, 2009; Ozcan e Zorlu, 2009; Gontcharova *et al.*, 2009; Lu *et al.*, 2010; Whitlock *et al.*, 2010; Barreto *et al.*, 2013). Contudo, trabalhos morfoanatômicos detalhados sobre óvulos e sementes são escassos, talvez por serem tecnicamente difíceis de se realizar (Bobrov *et al.*, 2005). Dentre os grupos com escassez de dados estruturais sobre os órgãos reprodutivos, Melastomataceae destaca-se.

As características morfológicas de órgãos vegetativos e de flores em Melastomataceae são bastante diversas (Renner, 1993) e as sementes não constituem exceções (Ocampo *et al.*, 2014). Segundo Corner (1976), as sementes de Melastomataceae possuem de 0,3 a 8mm de comprimento, podem ser anátropas ou campilótropa e são exalbuminosas e exariladas, com poucos gêneros apresentando espessamento da rafe; a testa é multiplicativa apenas em sementes maiores e o tégmen é não multiplicativo, sendo colapsado ou persistente exclusivamente no endostômio. O hilo é pequeno e simples, no

entanto, uma camada subhilar é formada por células escleróticas localizada entre a rafe e o embrião, formando em sementes pequenas o opérculo da germinação (Corner, 1976).

De acordo com Corner (1976), as características morfológicas de sementes possuem grande importância para a taxonomia de Melastomataceae, sendo utilizadas para a identificação de diversos grupos. Esta importância se deve, principalmente, à grande variação morfológica interespecífica apresentada pelas sementes na família (Corner, 1976), a despeito das pequenas dimensões exibidas. No entanto, estudos minuciosos com sementes de Melastomataceae são escassos e os existentes, em sua maioria, referem-se apenas à morfologia externa. Dentre esses, há os que diagnosticaram aspectos relevantes para a delimitação de tribos (Whiffin e Tomb, 1972) e de gêneros, como os trabalhos de Don (1823), De Candolle (1828), Naudin (1849–1853) e Parisca (1972), que se basearam em caracteres como a forma da semente e características da testa para a separação de gêneros de Melastomataceae. Cogniaux (1891), usando características externas da semente de *Leandra*, definiu quatro das sete seções do gênero; recentes análises da morfologia seminal, especialmente da forma e ornamentação da testa, revelaram que este caráter pode apoiar alguns grupos neste mesmo gênero (Martin e Michelangeli, 2009). Baumgratz (1983–1985) analisou a morfologia de sementes de cerca de 220 espécies de Melastomataceae brasileiras e listou diversas características, como: a existência de dois tipos de sementes abortadas (atrofiada e morfológicamente bem formada, mas sem embrião); presença, na maioria das vezes, de dois tegumentos, em que a testa é geralmente coriácea e o tégmen, membranáceo; rafe geralmente expandida na face ventral, de forma variada com relação ao tipo de semente; ausência de endosperma; embrião indiferenciado, na maioria dos gêneros, com variação de forma relacionada ao tipo de semente, mas também ocorrência de embrião diferenciado em alguns gêneros. Trabalhos realizados com sementes de *Sarcopyramis* Wall. (Hansen, 1979), *Marcetia* DC. (Martins, 1989), *Rhynchanthera* DC. (Renner, 1990), *Stanmarkia* Almeda

(Almeda, 1993), *Pterolepis* (DC). Miq. (Renner, 1994), *Miconia* DC. (Groenendijk *et al.*, 1996), *Charianthus* D.Don (Penneys e Judd, 2005), *Comolia* DC. (Seco, 2006), *Pachyanthus* A.Rich. (Bécquer-Granados *et al.*, 2008) e *Calycogonium* DC. (Bécquer *et al.*, 2014) têm apresentado importantes contribuições dos caracteres seminais para a organização desses grupos. Em *Tococa* Aubl., por exemplo, Michelangeli (2000) registrou que o tipo de ornamentação presente nas células do tegumento seminal é típico do gênero. Ocampo e Almeda (2013) estudaram 234 espécies de Miconieae e reconheceram 37 caracteres morfológicos de sementes, que possibilitaram reconhecer um padrão de agrupamento de espécies diferente do encontrado em trabalhos que utilizaram somente características moleculares e morfológicas de flores (Michelangeli *et al.*, 2004; 2008; Goldenberg *et al.*, 2008; Martin e Michelangeli, 2009).

Apesar da indiscutível relevância, os estudos com sementes de Melastomataceae têm apresentado alguns equívocos na definição de certas características seminais, que podem comprometer a aplicação dos caracteres em análises estruturais subsequentes. Assim, os objetivos deste trabalho foram identificar os principais equívocos cometidos ao descrever estruturalmente as sementes de Melastomataceae, indicar os meios adequados à análise dessas características estruturais, bem como realizar a prospecção de novos caracteres seminais que podem ser úteis na taxonomia da família.

MATERIAIS E MÉTODOS

Como parte de um amplo estudo estrutural com sementes de Melastomataceae, foram compilados caracteres utilizados para descrever a morfologia seminal em espécies desta família de 19 trabalhos publicados (Don, 1823; De Candolle, 1828; Naudin 1849-1853; Cogniaux 1891; Corner, 1976; Hansen, 1979; Baumgratz 1983-1985; Martins, 1989; Renner, 1990, 1994; Almeda, 1993; Groenendijk *et al.*, 1996; Penneys e Judd, 2005; Seco, 2006;

Bécquer-Granados *et al.*, 2008; Martín e Michelangeli, 2009; Bécquer *et al.*, 2014). Posteriormente, selecionaram-se 239 espécies para análises morfológicas e anatômicas de sementes. As espécies estão distribuídas entre as tribos Bertoloniae Triana, Blakeae Bentham e Hooker, Cyphostyleae Gleason, Henrietteae Penneys, Michelangeli, Judd e Almeda, Melastomeae Barti., Meranieae Triana, *Merianthera* Kuhl. e aliados, Miconieae DC., Microlicieae Triana e Rhexieae DC., e uma espécie é de grupo incerto (Tab. 1). Adotou-se o enquadramento em tribos proposto por Fritsch *et al.* (2004), Goldenberg *et al.* (2008, 2012), Michelangeli *et al.* (2008) e Penneys *et al.* (2010).

As sementes foram retiradas de frutos maduros, obtidos nos herbários citados na Tab. 1, e fixadas em formaldeído-ácido acético-etanol 50% (Johansen, 1940) por 48 horas, submetidas a vácuo nas primeiras 24 horas para as análises em microscopia de luz (ML). Após a fixação, as sementes foram amolecidas e desidratadas em gradiente etílico de acordo com o proposto por Ribeiro e Oliveira (2014). As sementes foram, então, infiltradas e incluídas em (2-hidroxietil)-metacrilato (Leica®), sendo a inclusão processada utilizando freezer para retardar a polimerização (Paiva *et al.*, 2011).

Foram realizadas secções em micrótomo rotativo (Jung Biocut mod. 2035 e Zeiss Hyrax M40), com espessura de 8 µm, obtendo-se séries transversais e longitudinais. As secções foram coradas com azul de toluidina 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien *et al.*, 1964 modificado) e montadas com Entellan®. Após a análise do laminário em ML, os resultados foram documentados por meio de fotografias, utilizando fotomicroscópio Zeiss Primo Star com câmera digital Canon acoplada.

Foram realizados testes histoquímicos em material fixado e incluído, com o intuito de evidenciar algumas substâncias pela aplicação de: cloreto férrico adicionado a carbonato de sódio, para verificar a ocorrência de compostos fenólicos; Sudan IV, para a localização de substâncias lipídicas (Johansen, 1940); vermelho de rutênio, para a constatação de

polissacarídeos diversos (Jensen, 1962) e ácido tânico a 5% acrescido de cloreto férrico a 2% para detecção de mucilagem (Pizzolato e Lillie, 1973).

Sementes maduras e íntegras foram selecionadas para observação da micromorfologia de superfície. Amostras de 92 espécies foram mantidas em estufa a 60°C por 24 horas para completar a desidratação. Em seguida, as sementes secas foram aderidas a suportes metálicos, utilizando fita de carbono e cola de grafite, sendo posicionadas de modo a permitir a visualização das regiões lateral, rafeal e antirrafeal (Ribeiro, 2012; Ocampo e Almeda, 2013). As amostras foram metalizadas com 10 nm de ouro em aparelho Balzers SCD 050. A micromorfologia de superfície foi analisada em microscópio eletrônico de varredura (MEV) Quanta 200 (Fei Company), produzindo-se imagens digitais. Para as demais 148 espécies, utilizaram-se as imagens digitais disponibilizadas em <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>.

As descrições de estruturas seminais foram baseadas em Martin (1946), Corner (1976) e Werker (1997). Para os termos relativos às formas, adotou-se Radford *et al.* (1974).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Após as análises morfoanatômicas das 239 espécies de Melastomataceae e a compilação dos dados avaliados da literatura, foram reconhecidos oito problemas de interpretação relativos a caracteres seminais, referentes a: 1) reconhecimento da região da calaza; 2) localização da antirrafe; 3) tipo de semente; 4) forma da semente; 5) ocorrência de apêndices, alas e ariloides; 6) contorno das faces anticlinalis de células superficiais do tegumento seminal; 7) contorno da face periclinal externa das células superficiais do tegumento seminal; e 8) número de camadas celulares do tegumento seminal.

Tipos, forma das sementes e células superficiais

A região da calaza é demarcada, internamente, pela hipóstase, que é diferenciada em todas as sementes analisadas, o que pode ser visto em secções longitudinais (Fig. 1A–E). O conceito de hipóstase aqui adotado é a presença de um grupo de células nucelares com paredes espessadas e impregnadas por compostos fenólicos, localizadas na extremidade calazal da semente (Von Teichman e Van Wyk, 1991). O uso desta estrutura como marcador morfológico da calaza evita equívoco no reconhecimento de sua posição na semente. A partir da precisa localização da calaza, as análises anatômicas permitem determinar corretamente a extensão da antirrafe, o tipo e a forma de sementes (Fig. 1A–G). A extensão da antirrafe é variável nas diferentes espécies de Melastomataceae, tendo sementes com antirrafe muito longa (Fig. 1B, G) ou pouco longa (Fig. 1C), mas sempre maior que a rafe. As sementes analisadas são do tipo anacampilótropa (Fig. 1D) ou ortocampilótropa (veja Fig. 6A em Goldenberg *et al.*, 2015).

A “forma das sementes” é um caráter determinado geneticamente, mas que depende do tamanho ou forma do lóculo, do número e localização (ápice, base ou região mediana) das sementes no fruto (Werker, 1997). Diversos estudos com sementes de Melastomataceae têm demonstrado que a grande variação de forma das sementes limita o reconhecimento de padrões (Ocampo e Almeda, 2013; Ribeiro *et al.*, Capítulo I neste volume), observada até o momento em espécies da tribo Miconieae. As sementes nessa tribo possuem três diferentes formas em vista tridimensional (Ocampo e Almeda, 2013), esta diversidade pode ser explicada pela alteração gerada a partir da compressão pelas sementes vizinhas (Ocampo e Almeda, 2013) ou mesmo pela própria barreira do pericarpo (Werker, 1997). Além disso, a vista tridimensional das sementes, que define o caráter “forma da semente” adotado em todos os trabalhos aqui analisados, não é eficiente para descrever algumas espécies como *Comolia*

serrularia (Fig. 1F) e *Lavoisiera subulata* (Fig. 1G), que possuem depressão lateral. Para espécies como essas, é mais efetivo avaliar o caráter “contorno da semente”, visto bidimensionalmente, acrescentando-se também o caráter “ocorrência de depressão lateral”.

Apêndices, alas e ariloides

Por definição, alas são extensões secas e achatadas, produzida por uma ou até todas as camadas do tegumento seminal ou mesmo do funículo (Werker, 1997). O ariloide é uma excrescência carnosa, que não se origina do funículo, mas que se inicia em outra região do óvulo, cobrindo parcial ou totalmente a semente (Corner, 1976). Já apêndices possuem diversas definições, principalmente por ser utilizado em diferentes trabalhos, como Sousa e Zárate (1988), Harris e Harris (2001), Martin e Michelangeli (2009) e Ocampo e Almeda (2013). Em Melastomataceae, o apêndice foi descrito por Martin e Michelangeli (2009) como “uma membrana extra do lado do anti-hilo da semente de orientação lateral ventral/rafe”. Para Ocampo e Almeda (2013), o apêndice é “uma forma visível da extensão ventral do corpo da semente (com grau variável de inclinação em relação à zona rafeal) localizado no lado calazal, com tamanho $\geq 20\%$ do comprimento da semente”. Todavia, alas, apêndices e ariloides descritos nos diversos trabalhos são, na verdade, uma expansão de camadas celulares na região entre calaza-rafe-micrópila (Fig. 1A, D–E, H, 2A–B), em alguns casos com compostos fenólicos, que se forma em posição paralela ao maior eixo do embrião e não sob ele, como descrito por Martin e Michelangeli (2009) para algumas espécies de *Leandra*. Ademais, muitas espécies não possuem apêndice nitidamente reconhecível em observação externa, por exemplo em imagens de MEV (compare Fig. 2C–D e Fig. 2E–F), o que enfatiza a importância de análise anatômica para a correta identificação desta estrutura. Para Melastomaceae, portanto, pode-se aplicar o termo apêndice, generalizadamente para toda e qualquer expansão em número de camadas celulares sobre calaza, rafe ou micrópila.

Contudo, o termo ariloide deve ser restrito a estruturas com suculência, potencialmente mediadoras de dispersão biótica, enquanto aplica-se ala exclusivamente para estruturas achatadas e mediadoras de dispersão abiótica.

O apêndice está presente em todas as espécies analisadas no presente estudo. Em Blakeeae, Henrietteae e Microlicieae, exceto *Rhynchanthera* (Fig. 2G), o apêndice é completo, ou seja, está diferenciado ao longo da região calaza-rafe-micropila. Já nas demais tribos analisadas no presente estudo, há espécies com apêndice completo e outras incompleto. Peculiaridades celulares na região da rafe são observadas em espécies de Melastomeae (Fig. 1B) e Rhexieae em que ocorre a lignificação das células que compõem esta região, e em algumas espécies de Miconieae com lignificação do apêndice (Fig. 2F). Embora a função do apêndice ainda não seja compreendida, há diferentes hipóteses que procuram elucidar suas funções, dentre elas: promover a mirmecocoria, já que o mesmo constitui um elaiossomo na interpretação de Groenendijk *et al.* (1996); facilitar a germinação das sementes, pela possível ocorrência de perfurações (Corner, 1976; Martin e Michelangeli, 2009); ou ainda, funcionar como um dispositivo que favorece a hidrocoria, permitindo a flutuação das sementes em ambientes úmidos (Ocampo e Almeda, 2013). A hipótese defendida por Groenendijk *et al.* (1996) não é consistente, pois o apêndice não apresenta lipídios como reserva. A hipótese de Corner (1976) e Martin e Michelangeli (2009) também não parece procedente, pois o apêndice é revestido pelo mesmo tipo de camada celular, espessada e impregnada por compostos fenólicos que o restante do tegumento, inclusive a região micropilar e, sendo assim, teria a mesma resistência à perfuração (veja Fig. 1J, 2A, 2D E 2F). Além disso, a ruptura do tegumento durante a protrusão da raiz primária na germinação ocorre na região do lobo radicular (Ribeiro *et al.*, 2015), indicando que esta é a região mais propensa a rupturas no tegumento seminal. A hipótese de Ocampo e Almeda (2013) parece ser a mais plausível

para uma das funções do apêndice, já que a presença de compostos fenólicos nessa região, reconhecida no presente trabalho, poderia auxiliar na hidrocoria por reduzir a densidade específica da semente em água, tornando-a flutuante e impedindo-a de afundar (Werker, 1997). Todavia, trabalhos de flutuabilidade com estas sementes são necessários para que se possa aceitar ou refutar esta hipótese.

Características celulares do tegumento seminal

Para se observar o contorno das faces anticlinais das células superficiais do tegumento seminal, chama-se a atenção para a necessidade de utilização de secções paradérmicas, já que o contorno de células é facilmente confundido quando analisado apenas em MEV (compare Fig. 2H–I). Para abordar as formas das células do tegumento seminal utilizando-se apenas imagens de MEV, a descrição mais precisa encontrada na literatura foi proposta por Martin e Michelangeli (2009), que consideraram a curvatura da parede da face periclinal externa (côncava ou convexa), sem mencionar quantas células participam do processo. Entretanto, para alguns gêneros como *Cambessedesia* (Fig. 2J–K, 3A–B) ou algumas espécies de *Tococa* (Fig. 3C–D), os dois estados referidos pelos autores não são suficientes para caracterizar a superfície seminal, sendo necessário analisar tridimensionalmente, a partir das imagens de MEV. Fazendo isso, a forma das células do tegumento seminal de *Cambessedesia* (Fig. 2J–K, 3A–B) e algumas *Tococa* (Fig. 3C–E) pode ser enquadrada como papilosa, sendo verrucosa na região sobre a rafe em sementes de *Cambessedesia* (Fig. 3G, amostra a interface entre rafe e lateral da semente). Já em espécies de *Siphanthera*, não é possível determinar a forma das células superficiais do tegumento utilizando apenas imagens de MEV, pois o padrão observado na superfície destas sementes não é composto apenas por uma célula e sim por um conjunto de células (compare Fig. 3H–I). Daqui se depreende que não é possível vincular, diretamente, relevos observados na micromorfologia de superfície com o número de células

existente nessas áreas em cada espécie. Como ilustrado aqui, não é possível comparar o padrão de um conjunto de células por área na superfície, observado em sementes de *Siphanthera* (Fig. 3H–I), com o verificado em sementes de espécies de Miconieae (Fig. 3J–K), Microlicieae (Fig. 3L–M) Bertolonieae (Fig. 3N–O), *Merianthera* e aliados (2J–K), Merianieae (veja Fig. 4A–B), Henrietteae (Fig. 4C–D), Cyphostyleae (Fig. 4E–F), Blakeeae (Fig. 4G–H), Rhexieae (veja Fig. 8b em Kral e Bostick, 1969 e Fig. 4I) e *Lithobium* (Fig. 4J–K) que apresentam uma única célula correspondente a cada área distinta na superfície. O padrão celular em *Siphanthera* não é homólogo ao amostrado nas outras tribos.

Segundo Barthlott (1981), a curvatura da face periclinal externa da parede das células do tegumento seminal pode servir como um bom caráter diagnóstico para categorias taxonômicas como gêneros e espécies. Whiffin e Tomb (1972), contudo, propuseram padrões de forma celular para o tegumento seminal de cada tribo com frutos capsulares em Melastomataceae. Entretanto, o padrão descrito para algumas dessas tribos difere do aqui documentado, podendo-se citar espécies de Microlicieae que, segundo os autores, apresentam o padrão foveolado, mas nas quais também pode ocorrer o tuberculado (Fig. 1G), que é proposto pelos autores apenas para espécies de Melastomeae, tribo na qual também podem ser observados os dois padrões (veja Fig. 1F).

Prospecção de caracteres seminais

Trabalhos com sementes de Melastomataceae são restritos a alguns caracteres, principalmente a forma das sementes e das células da testa (veja Don, 1823; De Candolle, 1828; Naudin, 1849–1853; Cogniaux, 1891; Parisca, 1972; Whiffin e Tomb, 1972), e não abordam outras características que podem auxiliar na taxonomia de certos grupos, além de favorecerem a compreensão de processos ecológicos na família. O presente estudo baseado nas análises elaboradas por Ribeiro *et al.* (Capítulo I, neste volume), adiciona várias

características relevantes, como: ocorrência de projeção do lobo radicular; ocorrência de projeção das células que delimitam a zona rafeal; ocorrência de ornamentação na face periclinal externa da parede das células do tegumento seminal; inclinação de células em camadas do tegumento seminal; ocorrência de compostos fenólicos no lúmen das células do tegumento seminal; ocorrência e localização de cristais de oxalato de cálcio; curvatura e forma do embrião; ocorrência e extensão do apêndice; e ocorrência de compostos fenólicos nessa última estrutura.

Ao longo da semente, a superfície pode ser aproximadamente uniforme ou diferir em certas regiões, como a zona hilar, as margens ou laterais da semente (Barthlott, 1981). Em Melastomataceae, a superfície seminal varia dependendo da região, sendo que, em algumas espécies analisadas, observa-se o apêndice, distinguindo-a do restante da semente (Fig. 3G). Além do apêndice, todas as espécies apresentam elevação da região em que se encontra a micrópila, formando o chamado lobo radicular (Fig. 4L–M). Todavia, o grau de projeção deste lobo é variável entre as espécies, não ocorrendo um padrão para as tribos. Outra característica que pode ser analisada no tegumento destas sementes é a ocorrência de ornamentação na face periclinal externa da parede das células superficiais do tegumento seminal. De acordo com Barthlott (1981) e Werker (1997), pode haver quatro tipos de padrões na superfície do tegumento seminal: 1) arranjo celular; 2) forma ou tamanho das células - ornamentação primária; 3) estriações cuticulares, inclusões visíveis ou espessamento de parede na parede externa da face periclinal ou nas paredes das faces anticlinais; e finalmente, 4) secreções epicuticulares (por exemplo, ceras ou substâncias relacionadas) - ornamentação terciária. Em espécies de Melastomataceae, observa-se o padrão de ornamentação primária e secundária (Fig. 4N–R). Em *Siphanthera* (Melastomeae), a ornamentação primária é do tipo micropapilar subcuticular (Fig. 4D) em algumas espécies de

Salpinga (Bertolonieae) é micropapilar cuticular (Fig. 4P) e de Miconieae, *Trionela* (Bertolonieae) e *Macrocentrum* (Merianieae) é papilosa (Fig. 3C, E, N, 4A). O padrão de ornamentação secundária foi observado em algumas espécies de Microlicieae em que ocorre o espessamento das paredes das faces anticlinais (Fig. 3L, 4N); e em Miconieae que pode ser tanto o foraminado (Fig. 4Q) quanto estriado (Fig. 4R) (Tab. 2). Deve ser lembrado que, em algumas espécies de Miconieae (Fig. 4S) e em todas as espécies de *Siphanthera* (Fig. 3M, O), as projeções superficiais observadas no tegumento seminal são constituídas por conjuntos de células elevados ou rebaixados, independentemente da delimitação celular.

Um caráter que pode ser observado apenas em secções transversais ou longitudinais das sementes é a “inclinação de células em camadas do tegumento seminal”, caráter que pode auxiliar na taxonomia de tribos, já que sementes de Microlicieae, Melastomeae, *Merianthera* e aliados, Cyphostyleae, Rhexieae e Bertolonieae apresentam apenas tegumento com camada de células eretas (Fig. 4A–D); e em espécies de Miconieae, as células do tegumento se dispõem eretas (Fig. 4E) ou inclinadas (Fig. 4F). Além da inclinação, a espessura da face periclinal externa da parede das células do tegumento seminal também caracteriza algumas tribos, como Microlicieae (Fig. 5A) e Melastomeae (Fig. 5B), em que é delgada e sem impregnações; já em Cyphostyleae (Fig. 4F), *Merianthera* e aliados (Fig. 2K), Bertolonieae (Fig. 5D), Miconieae (Fig. 5E–F), Merianeae (Fig. 4B), Henrietteae (Fig. 4D), Blakeae (Fig. 4H), Rhexieae (Fig. 4I) e *Lithobium* (Fig. 4K) a face periclinal externa é lignificada e impregnada por compostos fenólicos (Tab. 2).

A forma e curvatura do embrião são caracteres bastante diversos entre as tribos de Melastomataceae (Tab. 2). Em espécies de Microlicieae, os embriões são cilíndricos e ligeiramente curvos (Fig. 1C) ou com cotilédone sobreposto ao eixo embrionário (invaginado) (Fig. 2G). Em Bertolonieae (Fig. 1A), Henrietteae (Fig. 1D, 5G), Cyphostyleae

(Fig. 1E), *Merianthera* e aliados (Fig. 1H, 1I), Merianieae (Fig. 1L), Blakeeae (Fig. 5J), Rhexieae (Fig. 5K) e *Lithobium* (Fig. 5L) são eretos. Já em Melastomeae (Fig. 1B), os embriões são cilíndricos e curvos, enquanto em Miconieae há espécies com embriões ovoides a cilíndricos (Fig. 1J, 2A, D, F, 5H, M), retos (Fig. 1J–K, 2A, D, F) ou curvos (Fig. 5H, 5M). Diante dessas análises, pode-se inferir que os embriões curvos surgiram em Miconieae e também no grupo Microlicieae/Rhexieae/Melastomeae. Chama a atenção, ainda, que a curvatura dos embriões em sementes de Miconieae pode ser em direção à rafe (Fig. 5H) ou antirrafe (Fig. 5M) e no grupo Microlicieae/Rhexieae/Melastomeae apenas na direção da rafe (Fig. 1B, 1C, 5K) (Tab. 2).

Outro aspecto que deve ser considerado ao trabalhar com sementes de Melastomataceae é verificar se as sementes estão completamente formadas e possuem embrião, pois sementes sem embrião podem se apresentar da mesma forma que aquelas com embrião ou com forma distinta (Baumgratz, 1983–1985); esse fato pode explicar a grande variação de forma em sementes de Miconieae registrada por Ocampo e Almeda (2013). Em sementes de Microlicieae, a presença de embrião é perceptível quando se analisa a coloração do tegumento seminal a olho nu, ocorrendo variação de sementes claras quando o embrião é ausente e escuras, no caso de presença do embrião (R.C. Ribeiro, observação pessoal). Todavia, nas outras tribos estudadas, a coloração das sementes não permite esta separação, sendo necessária a avaliação das mesmas sob estereomicroscópio, onde o embrião é visto por transparência. Tal procedimento deve ser realizado tanto para a correta descrição das sementes, utilizando apenas aquelas bem formadas, como especialmente para a preparação de amostras para estudos de germinação. Neste último caso, esta seleção assume extrema importância, pois evita falsos resultados como a determinação de dormência em sementes que, na verdade, não possuem embrião (Silveira, 2013). A maturidade do embrião também é

uma característica negligenciada em estudos de germinação em sementes de Melastomataceae. Á olho nu, frequentemente, não é possível distinguir os cotilédones e tão pouco o eixo hipocótilo-radícula em embriões desta família (Baumgratz, 1983–1985) tornando imprescindível a análise criteriosa destas regiões antes da determinação de classes de dormência, como a morfológica ou morfofisiológica (Baskin e Baskin, 2005; Silveira, 2013), pois, até o momento, todas as espécies estudadas possuem embrião diferenciado.

Outro caráter que chama a atenção em tegumentos seminais de Melastomataceae é a “ocorrência de cristais de oxalato de cálcio”, que surgiu diversas vezes em Melastomataceae (Ribeiro *et al.*, Capítulo I neste volume) e localiza-se tanto na região rafeal, quanto na antirrafe (Fig. 5I) ou em ambas as regiões. A presença de camada descontínua ou a completa ausência de cristais na testa pode ter importância taxonômica, pois a ocorrência de uma camada cristalífera é amplamente distribuída nas Angiospermas (Werker, 1997). Os cristais estão presentes em diferentes tecidos da semente podendo ser encontrado mais de um tipo (Werker, 1997). Em Melastomataceae, a presença de cristais também possui importância taxonômica para a separação de alguns grupos de Miconieae, no entanto são observados somente um tipo (cristais prismáticos) e em apenas células tegumentares da rafe e/ou antirrafe e/ou apêndice (Ribeiro *et al.*, Capítulo I, neste volume). As funções dos cristais nas sementes ainda permanecem obscuras, mas sugere-se que eles atuem como reserva de resíduos metabólicos e, mais provavelmente, como reserva transitória de cálcio, entre outros papéis mais específicos de determinados grupos de plantas (Werker, 1997).

CONCLUSÕES

A determinação de padrões seminais mais precisos e consistentes permitirá sua mais ampla utilização na taxonomia de Melastomataceae, já que a morfologia seminal tem se

revelado promissora em determinados gêneros e clados, como *Rhynchanthera*, *Siphanthera* e *Tococa* s.s. (R.C. Ribeiro, observação pessoal). Nestes grupos, é possível reconhecer algumas sinapomorfias, como: o embrião com cotilédone sobreposto (invaginado) ao eixo embrionário em espécies de *Rhynchanthera*; a não individualização de células no tegumento seminal, observada em imagens de microscopia eletrônica de varredura em espécies de *Siphanthera*; células tegumentares do tipo tricomatosa em espécies de *Tococa* s.s..

Portanto, trabalhos baseados em caracteres morfológicos e anatômicos são de extrema importância para a determinação de sinapomorfias de clados formados apenas com dados moleculares, como é o caso de *Clidemia* s.s. (R. Goldenberg, comunicação pessoal) ou até mesmo para distinguir espécies com morfologia floral e vegetativa similares (Bécquer *et al.*, 2014). Além disso, diferente dos caracteres moleculares (i.e., nucleotídeos) que muitas vezes são relacionados e herdados como uma unidade (i.e., genes) (Wiens, 2004), os dados morfológicos seminais contêm informações de muitos genes não relacionados, o que os torna úteis em análises filogenéticas.

Agradecimentos

À CAPES e CNPq, pela bolsa de doutorado concedida a R.C. Ribeiro, e ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa de D.M.T. Oliveira. Ao New York Botanical Garden, pelo apoio concedido durante o período de doutorado sanduíche da primeira autora. Ao Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal de Minas Gerais, pelo auxílio na obtenção das imagens de MEV e aos pesquisadores que disponibilizaram as imagens digitais de MEV no site <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>. A Fabian A. Michelangeli, Fernando A.O. Silveira, Maria J.R. Rocha, Rosana Romero, Gilberto Ocampo, Renato Goldenberg, Érica F. Borsali, Fernanda S. Silva e Clesnan Mendes-Rodrigues, pelo inestimável auxílio na obtenção de sementes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akcin T. 2009.** Seed coat morphology of some *Turkish campanula* (Campanulaceae) species and its systematic implications. *Biologia* **64**: 1089–1094.
- Almeda F. 1993.** *Stanmarkia*, a new genus of Melastomataceae from the volcanic highlands of western Guatemala and adjacent Mexico. *Brittonia* **45**: 187–203.
- Almeda F. 2003.** Melastomataceae, Princess Flowers. In: S Goodman, J Benstead, eds. *The Natural History of Madagascar*. Chicago: University of Chicago Press, 375–379.
- Barreto LC, Echternacht L, Garcia QS. 2013.** Seed coat sculpture in *Comanthera* (Eriocaulaceae) and its implications on taxonomy and phylogenetics. *Plant Systematics and Evolution* **299**: 1461–1469.
- Barthlott W. 1981.** Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany* **1**: 345–355.
- Baskin JM, Baskin CC. 2005.** Classification, biogeography and phylogenetic relationships of seed dormancy. In: Smith RD, Dickie JB, Linington SH, Pritchard HW, Probert RJ, eds. *Seed conservation: turning science into practice*. London: The Royal Botanic Gardens, 517–544.
- Baumgratz JFA. 1983–1985.** Morfologia dos frutos e sementes de Melastomatáceas brasileiras. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* **27**: 113–155.
- Bécquer ER, Michelangeli FA, Borsch T. 2014.** Comparative seed morphology of the Antillean genus *Calycogonium* (Melastomataceae: Miconieae) as a source of characters to untangle its complex taxonomy. *Phytotaxa* **166**: 241–258.
- Bécquer-Granados ER, Neubig KM, Judd WS, Michelangeli FA, Abbott JR, Penneys DS. 2008.** Preliminary molecular phylogenetic studies in *Pachyanthus* (Miconieae, Melastomataceae). *Botanical Review* **74**: 37–52.

- Bobrov AVFCH, Endress PK, Melikian AP, Romanov MS, Sorokin AN, Bejerano AP. 2005.** Fruit structure of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **148**: 265–274.
- Boesewinkel FD, Bouman F. 1984.** The seed: structure. In: BM Johri, ed. *Embryology of angiosperms*. Berlin: Springer-Verlag, 567–610.
- Buss CC, Lammers TG, Wise RR. 2001.** Seed coat morphology and its systematic implications in *Cyanea* and other genera of Lobelioideae (Campanulaceae). *American Journal of Botany* **88**: 1301–1308.
- Cameron KM, Chase MW. 1998.** Seed morphology of the vanilloid orchids. *Lindleyana* **13**: 148–169.
- Clausing G, Renner SS. 2001.** Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* **88**: 486–498.
- Cogniaux CA. 1891.** Melastomataceae. In: A De Candolle, C De Candolle, eds. *Monographiae phanerogamarum*. Paris, 1–1256.
- Corner EJJ. 1976.** *The seeds of dicotyledons*. Cambridge : Cambridge University Press.
- De Candolle ALPP. 1828.** Melastomataceae. In: ALPP De Candolle ed. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis* 3. Treuttel et Würtz, Paris. 99–202.
- Don D. 1823.** An illustration of the natural family of plants called Melastomataceae. *Memoirs of the Wernerian Natural History Society* **4**: 276–329.
- Fritsch PW, Almeda F, Renner SS, Martins AB, Cruz BC. 2004.** Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *American Journal of Botany* **91**: 1105–1114.

- Goldenberg R, Almeda F, Sosa K, Ribeiro RC, Michelangeli FA. 2015.** *Rupestrea*: a new Brazilian genus of Melastomataceae, with anomalous seeds and dry indehiscent fruits. *Systematic Botany* **40**: 561–571.
- Goldenberg R, Fraga CN, Fontana AP, Nicolas NA, Michelangeli FA. 2012.** Taxonomy and phylogeny of *Merianthera* (Melastomataceae). *Taxon* **61**: 1040–1056.
- Goldenberg R, Penneys DS, Almeda F, Judd WS, Michelangeli FA. 2008.** Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *International Journal of Plant Sciences* **169**: 963–979.
- Gontcharova SB, Gontcharov AA, Yakubov VV, Kondo K. 2009.** Seed surface morphology in some representatives of the genus *Rhodiola* sect. *Rhodiola* (Crassulaceae) in the Russian Far East. *Flora* **204**: 17–24.
- Groenendijk JP, Bouman F, Cleef AM. 1996.** An exploratory study on seed morphology of *Miconia* Ruiz and Pavon (Melastomataceae), with taxonomic and ecological implications. *Acta Botanica Neerlandica* **45**: 323–344.
- Hansen C. 1979.** A revision of the genus *Sarcopyrumis* Wall. (Melastomataceae). *Botanisk Tidsskrift* **73**: 177–184.
- Harris JG, Harris MW. 2001.** *Plant identification terminology, an illustrated glossary*. 2nd edn. Utah: Spring Lake Publishing.
- Jensen WA. 1962.** *Botanical histochemistry: principle and practice*. San Francisco : W.H. Freeman.
- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book.
- Khalik AK, Osman AK. 2007.** Seed morphology of some species of Convolvulaceae from Egypt (identification of species and systematic significance). *Feddes Repertorium* **118**: 24–37.

- Koul KK, Nagpal R, Raina N. 2000.** Seed coat microsculpturing in *Brassica* and allied genera (subtribes Brassicinae, Raphaninae, Moricandiinae). *Annals of Botany* **86**: 385–397.
- Kral R, Bostick PE. 1969.** The genus *Rhexia* (Melastomataceae) *Sida* **3**: 387–440.
- Lu LU, Fritsch PW, Bush CM, Dong LN, Wang H, Li DZ. 2010.** Systematic implications of seed coat diversity in *Gaultherieae* (Ericaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **162**: 477–495.
- Martin AC. 1946.** The comparative internal morphology of seeds. *American Midland Naturalist* **36**: 513–660.
- Martin CV, Michelangeli FA. 2009.** Comparative seed morphology of *Leandra* (Miconieae, Melastomataceae). *Brittonia* **61**: 175–188.
- Martins AB. 1989.** Revisão taxonômica do gênero *Marcetia* DC. (Melastomataceae). Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Michelangeli FA. 2000.** A cladistic analysis of the genus *Tococa* (Melastomataceae) based on morphological data. *Systematic Botany* **25**: 211–234.
- Michelangeli FA, Penneys DS, Giza J, Soltis D, Hils MH, Skean JD. 2004.** A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* **53**: 279–290.
- Michelangeli FA, Judd WS, Penneys DS, Skean JDJ, Bécquer-Granados ER, Goldenberg R., Martin CV. 2008.** Multiple events of dispersal and radiation of the tribe Miconieae (Melastomataceae) in the Caribbean. *Botanical Review* **74**: 53–77.
- Munoz-Centeno LM, Albach DC, Sanchez-Agudo JA, Martinez-Ortega MM. 2006.** Systematic significance of seed morphology in *Veronica* (Plantaginaceae): a phylogenetic perspective. *Annals of Botany* **98**: 335–350.

- Naudin CV. 1849–1853.** *Melastomacearum Monographicae Descriptionis*. Paris: Victor Masson.
- O’Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.
- OCampo G, Almeda F. 2013.** Seed diversity in the Miconieae (Melastomataceae): morphological characterization and phenetic relationships. *Phytotaxa* **80**: 1–129.
- OCampo G, Almeda F, Michelangeli FA. 2014.** Seed diversity in the tribe Miconieae (Melastomataceae): taxonomic, systematic, and evolutionary implications. *Plos One* **9**: 1–12.
- Oh IC, Anderberg AL, Schonenberger J, Anderberg A. 2008.** Comparative seed morphology and character evolution in the genus *Lysimachia* (Myrsinaceae) and related taxa. *Plant Systematic and Evolution* **271**: 117–197.
- Ozcan T, Zorlu E. 2009.** A contribution to taxonomy of Turkish *Linum* based on seed surface patterns. *Biologia* **64**: 723–730.
- Paiva EAS, Pinho SZ, Oliveira DMT. 2011.** Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: H Chiarini-Garcia, RCN Melo, eds. *Light microscopy: methods and protocols*. New York: Springer/Humana Press, 37–49.
- Parisca L. 1972.** Morfología y anatomía de las semillas de la familia Melastomataceae (I). *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* **29**: 633–640.
- Penneys D, Judd W. 2005.** A systematic revision and cladistic analysis of *Charianthus* (Melastomataceae) using morphological and molecular characters. *Systematic Botany* **30**: 559–584.
- Penneys DS, Michelangeli FA, Judd WS, Almeda F. 2010.** Henrietteae (Melastomataceae): a new Neotropical berry-fruited tribe. *Systematic Botany* **35**: 783–800.

- Pizzolato TD, Lillie RD. 1973.** Mayer's tannic acid-ferric chloride stain for mucins. *The Journal of Histochemistry and Cytochemistry* **21**: 56-64.
- Radford AE, Dickison WC, Massey JR, Bell CR. 1974.** *Vascular plant systematics*. New York: Harper & Row.
- Renner SS. 1993.** Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* **13**: 519–540.
- Renner SS. 1990.** A revision of *Rhynchanthera* (Melastomataceae). *Nordic Journal of Botany* **9**: 601–630.
- Renner SS. 1994.** A revision of *Pterolepis* (Melastomataceae: Melastomeae). *Nordic Journal Botany* **14**: 73–104.
- Ribeiro RC. 2012.** Morfoanatomia de sementes de Microlicieae Triana (Melastomataceae): abordagem cladística e ecofisiológica. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 111 pp.
- Ribeiro RC, Oliveira DMT. 2014.** Small and hard seeds: a practical and inexpensive method to improve embedding techniques for light microscopy. *Acta Botanica Brasilica* **28**: 624–630.
- Ribeiro RC, Oliveira DMT, Silveira FAO. 2015.** A new seed coat water-impermeability mechanism in *Chaetostoma armatum* (Melastomataceae): evolutionary and biogeographical implications of physiophysical dormancy. *Seed Science Research* **25**: 194–202.
- Seco RC. 2006.** Estudos taxonômicos no gênero *Comolia* DC. (Melastomataceae - Melastomeae) no Brasil. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas.

- Segarra JG, Mateu I. 2001.** Seed morphology of *Linaria* species from eastern Spain: identification of species and taxonomic implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* **135**: 375–389.
- Silveira FAO. 2013.** Sowing seeds for the future: the need for establishing protocols for the study of seed dormancy. *Acta Botanica Brasilica* **27**: 264–269.
- Sousa M, Zárate S. 1988.** Flora Mesoamericana, glosario para Spermatophyta, español-inglés. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Von Teichman I, Van Wyk AE. 1991.** Trends in the evolution of dicotyledonous seeds based on character associations, with special reference to pachychalazy and recalcitrance. *Botanical Journal of the Linnean Society* **105**: 211–237.
- Werker E. 1997.** Seed anatomy. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Whiffin T, Tomb S. 1972.** The systematic significance of seed morphology in the Neotropical capsular-fruited Melastomataceae. *American Journal of Botany* **59**: 411–422.
- Whitlock BA, Silver J, Prince JS. 2010.** Seed coat morphology in *Gentianopsis* (Gentianaceae). *Rhodora* **112**: 58–79.
- Wiens JJ. 2004.** The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biological* **53**: 653–661.
- Wurdack JJ, Renner SS, Morley T. 1993.** Melastomataceae. In: Gorts van Rijn ARA, ed. *Flora of the Guianas*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1–425.
- Yildiz K. 2002.** Seed morphology of Caryophyllaceae species from Turkey (North Anatolia). *Pakistan Journal of Botany* **34**: 161–171.
- Zhang ZH, Yang DZ, Lu AM, Knapp S. 2005.** Seed morphology of the tribe Hyoscyameae (Solanaceae). *Taxon* **54**: 71–83.

Tabela

Tabela 1. Espécies de Melastomataceae cujas sementes foram amostradas no presente trabalho. O enquadramento em tribos segue Fritsch *et al.* (2004), Goldenberg *et al.* (2008, 2012), Michelangeli *et al.* (2008), Penneys *et al.* (2010).

Espécies	Coletor	Herbário
Tribo Bertolonieae		
1. <i>Bertolonia carmoi</i> Baumgratz	Kallunki 439	NY
2. <i>Maguireanthus ayangannae</i> Wurdack	Clarke 9668	NY
3. <i>Monolena primulaeflora</i> Hook.f.	Ferreira 5109	NY
4. <i>Phainantha laxiflora</i> (Triana) Gleason	Maguire 53826	NY
5. <i>Salpinga margaritacea</i> Triana	Hoehne 1226	NY
6. <i>Salpinga secunda</i> Schrank & Mart. ex DC.	Schunke 16493	NY
7. <i>Trionela amazonica</i> (Pilg.) Wurdack	Delprete 8536	NY
8. <i>Trionela hirsuta</i> (Benth.) Triana	Daly 5232	NY
Tribo Blakeeae		
9. <i>Blakea grandiflora</i> Hemsl.	Solano 2133	NY
10. <i>Blakea anomala</i> Donn.Sm.	Aguilar 6468	NY
Tribo Cyphostyleae		
11. <i>Quipuanthus epipetricus</i> Michelang. & C.Ulloa	Vázquez 26112	NY
12. <i>Wurdastom ecuadorensis</i> (Wurdack) B.Walln.	Bradford 33	MO
Tribo Henrietteae		
13. <i>Bellucia grosularioides</i> (L.) Triana	Oliveira 3970	NY
14. <i>Henriettella ramiflora</i> (Sw.) DC.	Steyermark 126261	NY
15. <i>Henriettea tuberculosa</i> (Donn.Sm.) L. O. Williams	Ortiz 532	NY
Tribo Melastomeae		
16. <i>Aciotis polystachya</i> (Bonpl.) Triana	Rocha 823	BHCB
17. <i>Acisanthera bivalvis</i> (Aubl.) Cogn.	Rocha 871	BHCB
18. <i>Comolia sessilis</i> Triana	Silveira 18	BHCB
19. <i>Comolia sertularia</i> Triana	Silveira 19	BHCB
20. <i>Ernestia minor</i> Gleason	Rocha	BHCB
21. <i>Macairea lasiophylla</i> (Benth.) Wurdack	Rocha 873	BHCB
22. <i>Macairea thyrsoflora</i> DC.	Wurdack sn	NY
23. <i>Nepsera aquatica</i> (Aubl.) Naudin	Rocha 821	BHCB
24. <i>Tibouchina cardinalis</i> Cogn.	Silveira 20	BHCB
25. <i>Tibouchina heteromalla</i> (D.Don) Cogn.	Silveira 21	BHCB
26. <i>Siphanthera arenaria</i> (DC.) Cogn.	Romero 6005	HUFU
27. <i>Siphanthera dawsonii</i> Wurdack	Nakajima 1943	HUFU
Tribo Merianieae		
28. <i>Adelobotrys barbata</i> Triana	Aymard s.n.	NY
29. <i>Adelobotrys permixta</i> Wurdack	Redden 20022	NY
30. <i>Axinaea costaricensis</i> Cogn.	Dorr 7330	NY
31. <i>Axinaea grandifolia</i> (Naudin) Triana	Ruiz-Tenan 14871	NY

32. <i>Graffenrieda limbata</i> Triana	Goldenberg 998	UPCB
33. <i>Graffenrieda micrantha</i> (Gleason) L.O.Williams	Rodriguez 8140	NY
34. <i>Graffenrieda moritziana</i> Triana	Edwards 208	NY
35. <i>Macrocentrum fasciculatum</i> (DC.) Triana	Boom s.n.	NY
36. <i>Macrocentrum minus</i> Gleason	Pipoly 10663	NY
37. <i>Meriania sclerophylla</i> (Naudin) Triana	Clarke 921	NY
38. <i>Meriania tomentosa</i> (Cogn.) Wurdack	Gentry 44722	NY
39. <i>Meriania urceolata</i> Triana	Huber s.n.	NY
Tribo Merianthera e aliados		
40. <i>Behuria glutinosa</i> Cogn.	Rolim 359	NY
41. <i>Cambessedesia hilariana</i> DC.	Franco 356	HUFU
42. <i>Cambessedesia regnelliana</i> Cogn.	Rodrigues 20	
43. <i>Dolichoura spiritusanctensis</i> Brade	Labiak 4029	NY
44. <i>Huberia nettoana</i> Brade	Segados-Viana 3195	NY
45. <i>Merianthera erbunea</i> R.Goldenb. & Fraga		BHCB
46. <i>Merianthera sipolisii</i> (Glaz. & Cogn.) Wurdack	Pirani 5357	NY
Tribo Miconieae		
47. <i>Anaectocalyx bracteosa</i> Triana	Dorr 7563	CAS
48. <i>Calycogonium calycopteris</i> Urb.	Barlett s.n.	NY
49. <i>Calycogonium glabratum</i> DC.	Michelangeli 1478	CAS
50. <i>Calycogonium hispidulum</i> Cogn.	Garcia s.n.	NY
51. <i>Calycogonium rhamnoideum</i> Naudin	Mejia s.n.	NY
52. <i>Charianthus alpinus</i> (Sw.) R.A.Howard	Wilbur 7788	CAS
53. <i>Charianthus dominicensis</i> Penneys & Judd	Wilbur 8080	CAS
54. <i>Clidemia allardii</i> Wurdack	Mordes s.n.	NY
55. <i>Clidemia biserrata</i> DC.	Silveira 8	BHCB
56. <i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D.Don	Nee 39700	CAS
57. <i>Clidemia caudata</i> Wurdack	Restrepo 520	NY
58. <i>Clidemia costaricensis</i> Cogn. & Gleason	Pittiei 1719	NY
59. <i>Clidemia dentata</i> Pav. ex D.Don	Watson 22	NY
60. <i>Clidemia domingensis</i> Cogn.	Liogier 13185	NY
61. <i>Clidemia epiphytica</i> (Triana) Cogn.	Vargas 5617	NY
62. <i>Clidemia fendleri</i> Cogn.	Liesner 8331	NY
63. <i>Clidemia fraterna</i> Gleason	Knapp 1572	CAS
64. <i>Clidemia garciabarrigae</i> Wurdack	Valdespino 596	CAS
65. <i>Clidemia globuliflora</i> (Cogn.) L.O.Williams	Burger 6761	NY
66. <i>Clidemia gracilis</i> Pittier	Acevedo-Rodriguez 6779	CAS
67. <i>Clidemia heptamera</i> Wurdack	Steyermark 89403	NY
68. <i>Clidemia heterophylla</i> (Desr.) Gleason	Schunke 1897	NY
69. <i>Clidemia hirta</i> (L.) D.Don	Silveira 9	BHCB
70. <i>Clidemia involucrata</i> DC.	Lindeman s.n.	NY
71. <i>Clidemia japurensis</i> DC.	Clarke 7804	NY
72. <i>Clidemia monantha</i> L.O.Williams	Antonio 1718	CAS
73. <i>Clidemia pustulata</i> DC.	Clarke 6496	CAS

74. <i>Clidemia reitziana</i> Cogn. & Gleason	Hammel 8880	US
75. <i>Clidemia setosa</i> (Triana) Gleason	Ranker 1935	NY
76. <i>Clidemia umbellata</i> (Mill.) L.O.Williams	Burch 2495	CAS
77. <i>Clidemia urceolata</i> DC.	Silveira 10	BHCB
78. <i>Conostegia lasiopoda</i> Benth.	Croat 68155	CAS
79. <i>Conostegia montana</i> (Sw.) D.Don ex DC.	Almeda 3958	UPCB
80. <i>Conostegia oerstediana</i> O. Berg ex Triana	Cowan 4526	CAS
81. <i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D.Don ex DC.	Miller 2945	CAS
82. <i>Eriocnema fulva</i> Naudin	Borsali	BHCB
83. <i>Killipia quadrangularis</i> Gleason	Grimes 2526	NY
84. <i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	Silveira 11	BHCB
85. <i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	Silveira 12	BHCB
86. <i>Leandra barbinervis</i> Cham. ex Triana	Goldenberg 734	NY
87. <i>Leandra bergiana</i> Cogn.	Borges 642	NY
88. <i>Leandra carassana</i> (DC.) Cogn.	Lindeman 2379	NY
89. <i>Leandra clidemoides</i> (Naudin) Wurdack	Carvalho 6119	NY
90. <i>Leandra coriacea</i> Cogn.	Silveira 13	BHCB
91. <i>Leandra dichotoma</i> (Pav. ex D.Don) Cogn.	Knapp 1736	CAS
92. <i>Leandra divaricata</i> (Naudin) Cogn.	Clarke 2504	CAS
93. <i>Leandra glandulifera</i> (Triana) Cogn.	Poole 2006	NY
94. <i>Leandra granatensis</i> Gleason	Mendieta 9-34	CAS
95. <i>Leandra melastomoides</i> Raddi	Silveira 14	BHCB
96. <i>Leandra mexicana</i> (Naudin) Cogn.	Nee 46915	CAS
97. <i>Leandra nianga</i> (DC.) Cogn.	Landrum	NY
98. <i>Leandra oligochaeta</i> Cogn.	Silveira	BHCB
99. <i>Leandra reversa</i> (DC.) Cogn.	Hatschbach 55280	CAS
100. <i>Leandra salicina</i> Ser. ex DC.	Silveira 16	BHCB
101. <i>Leandra strigilliflora</i> Naudin	Goldenberg 917	NY
102. <i>Maieta guianensis</i> Aubl.	Rickson B-49-85	CAS
103. <i>Maieta poeppigii</i> Mart. ex Cogn.	Henkel 2167	CAS
104. <i>Mecranium haemanthum</i> Triana ex Cogn.	Shafer 8423	NY
105. <i>Mecranium ovatum</i> Cogn.	Judd 5184	CAS
106. <i>Miconia aeruginosa</i> Naudin	Penneys 1902	NY
107. <i>Miconia affinis</i> DC.	Chagala 732	NY
108. <i>Miconia albicans</i> (Sw.) Steud.	Silveira 17	BHCB
109. <i>Miconia alborufescens</i> Naudin	Silveira 18	BHCB
110. <i>Miconia aliquantula</i> Wurdack	Hahn 3605	CAS
111. <i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	Carballo 1133	CAS
112. <i>Miconia astroplocama</i> Donn. Sm.	Brandbyge 31987	CAS
113. <i>Miconia bracteolata</i> (Bonpl.) DC.	Camp E-4176	NY
114. <i>Miconia brevitheca</i> Gleason	Haber 829	CAS
115. <i>Miconia bullata</i> (Turcz.) Triana	Madsen	NY
116. <i>Miconia cabucu</i> Hoehne	Dusen 17341	NY
117. <i>Miconia calvescens</i> DC.	Willians 1956	NY
118. <i>Miconia centrodesma</i> Naudin	Allen 15226	CAS

119. <i>Miconia chamissois</i> Naudin	Silveira 19	BHCB
120. <i>Miconia chartacea</i> Triana	Alvarenga 243	CAS
121. <i>Miconia chionophila</i> Naud.	Ollgard s.n.	NY
122. <i>Miconia ciliata</i> (Rich.) DC.	Maguine 23105	NY
123. <i>Miconia cipoensis</i> R.Goldenb.	Silveira 20	BHCB
124. <i>Miconia coriacea</i> (Sw.) DC.	La Guadalupe 2252	NY
125. <i>Miconia corallina</i> Spring	Silveira 21	BHCB
126. <i>Miconia corymbiformis</i> Cogn.	Ortiz 307	CAS
127. <i>Miconia costaricensis</i> Cogn	Hahn 634	CAS
128. <i>Miconia crocata</i> Almeda	Almeda 6388	CAS
129. <i>Miconia crocea</i> (Desr.) Naudin	Harling 23467	CAS
130. <i>Miconia cuspidata</i> Mart. ex Naudin	Silveira 22	BHCB
131. <i>Miconia denticulata</i> Naudin	Valencia 2342	CAS
132. <i>Miconia dielsiana</i> Urb.	Judd 8217	NY
133. <i>Miconia discolor</i> DC.	Duarte 1975	NY
134. <i>Miconia dolichorrhyncha</i> Naudin	Shepherd 309	CAS
135. <i>Miconia duckei</i> Cogn.	Rimachi 11362	NY
136. <i>Miconia elegans</i> Cogn.	Silveira 23	BHCB
137. <i>Miconia ernstii</i> Wurdack	Lloyd 911	NY
138. <i>Miconia fallax</i> DC.	Romero 781	HUFU
139. <i>Miconia ferruginata</i> DC.	Silveira 24	BHCB
140. <i>Miconia foveolata</i> Cogn.	Howard 16624	CAS
141. <i>Miconia friedmaniorum</i> Almeda & Umaña	Herrera 1465	CAS
142. <i>Miconia furfuracea</i> (Vahl) Griseb.	Wilbur 8191	NY
143. <i>Miconia globuliflora</i> (Rich.) Cogn.	Andrews 3-64	NY
144. <i>Miconia gratissima</i> Benth. ex Triana	Arroyo 748	CAS
145. <i>Miconia hemenostigma</i> Naudin	Breedlove 59904	CAS
146. <i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	Silveira 25	BHCB
147. <i>Miconia irwinii</i> Wurdack	Semir s.n.	NY
148. <i>Miconia jahnii</i> Pittier	Ruiz-Terán 1684	CAS
149. <i>Miconia labiakiana</i> R.Goldenb. & C.V.Martin	Fontana 3033	UPCB
150. <i>Miconia lacera</i> (Bonpl.) Naudin	Pineda 184	CAS
151. <i>Miconia laevigata</i> (L.) DC.	Luna 4	NY
152. <i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	Barros 1913	NY
153. <i>Miconia lateriflora</i> Cogn.	Sytsma 1986	NY
154. <i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	Silveira 26	BHCB
155. <i>Miconia longispicata</i> Triana	Cid1429	CAS
156. <i>Miconia loreyoides</i> Triana	Zak 1280	CAS
157. <i>Miconia marginata</i> Triana	Henkel 4523	CAS
158. <i>Miconia matthaei</i> Naudin	Hammel 25640	NY
159. <i>Miconia megalantha</i> Gl.	Laurance 456	NY
160. <i>Miconia meridensis</i> Triana	Michelangeli 654	NY
161. <i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L.O.Williams	Wilbur 8190	CAS
162. <i>Miconia molybdea</i> Naudin var. <i>titanea</i> Cogn.	Nee 35837	NY
163. <i>Miconia multispicata</i> Naudin	Davidson 8861	NY

164. <i>Miconia nitidissima</i> Cogn.	Michelangeli 821	NY
165. <i>Miconia pachyphylla</i> Cogn.	Little Jr. 21621	NY
166. <i>Miconia paradoxa</i> (Mart. ex DC.) Triana	Almeda 9652	CAS
167. <i>Miconia pepericarpa</i> Mart. ex DC.	Silveira 27	BHCB
168. <i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	Davidse 35603	CAS
169. <i>Miconia procumbens</i> (Gleason) Wurdack	Hammel 16388	CAS
170. <i>Miconia pseudonervosa</i> Cogn.	Rodrigues 43	HUFU
171. <i>Miconia radulaefolia</i> (Benth.) Naudin	Amaral 566	NY
172. <i>Miconia resimoides</i> Cogn.	Steyermak s.n.	NY
173. <i>Miconia rigida</i> (Sw.) Triana	Forrest Shreere s.n.	NY
174. <i>Miconia rimalis</i> Naudin	Amorim 2151	NY
175. <i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.	Silveira 28	BHCB
176. <i>Miconia rugosa</i> Triana	Hoffman 2988	NY
177. <i>Miconia rupticalyx</i> Wurdack	Soloman 9555	NY
178. <i>Miconia sellowiana</i> Naudin	Azebedo 357	CAS
179. <i>Miconia septentrionalis</i> Judd & R.S. Beaman	Jiménez 1853	FLAS
180. <i>Miconia serrulata</i> (DC.) Naudin	Fernández 249	CAS
181. <i>Miconia sessilifolia</i> Naudin	Kessler 4255	CAS
182. <i>Miconia spinulosa</i> Naudin	Michelangeli 1258	NY
183. <i>Miconia stenostachya</i> DC.	King 8308	CAS
184. <i>Miconia superba</i> Ule	Michelangeli 452	NY
185. <i>Miconia ternatifolia</i> Triana	Belsharu 3403	NY
186. <i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	Silveira 29	BHCB
187. <i>Miconia tomentosa</i> (Rich.) D. Don ex DC.	Carvalho 366	CAS
188. <i>Miconia tonduzii</i> Cogn.	Lumer 1348	NY
189. <i>Miconia triplinervis</i> Ruiz & Pav.	Contreras 7899	CAS
190. <i>Miconia tuberculata</i> (Naudin) Triana	Breteler 4107	NY
191. <i>Miconia ulmarioides</i> Naudin	Michelangeli 663	NY
192. <i>Necramium gigantophyllum</i> Britton	W.G.F. 11953	NY
193. <i>Ossaea brenesii</i> Standl.	Hamilton 2661	CAS
194. <i>Ossaea capillaris</i> (D. Don) Cogn.	Holm-Nielsen 20514	CAS
195. <i>Ossaea congestiflora</i> Cogn.	Rodrigues 64	HUFU
196. <i>Ossaea macrophylla</i> (Benth.) Cogn.	Rueda 8682	CAS
197. <i>Ossaea micrantha</i> (Sw.) Macfad ex. Cogn.	Watson 20	NY
198. <i>Ossaea muricata</i> (Griseb) C. Wright	Shafer s.n.	NY
199. <i>Ossaea pauciflora</i> (Naudin) Urb.	Michelangeli 2276	NY
200. <i>Ossaea petiolaris</i> (Naudin) Triana	Solomon 7529	NY
201. <i>Ossaea quadrisulca</i> (Naudin) Wurdack	Kriebel 3913	NY
202. <i>Ossaea robusta</i> (Triana) Cogn.	Sytsma 2210	CAS
203. <i>Pachyanthus angustifolius</i> Griseb	Britton s.n.	NY
204. <i>Pachyanthus lundellianus</i> (L.O. Williams) Judd & Skee	Espinal 164	CAS
205. <i>Pachyanthus mayarensis</i> Urb.	Ekman s.n.	NY
206. <i>Pachyanthus neglectus</i> Borhidi	Michelangeli 1516	NY
207. <i>Physeterostemon fiaschii</i> R. Goldenb & Amorim	Amorim 4816	NY
208. <i>Pleiochiton blepharodes</i> (DC.) Reginato, R. Goldenb. & Baumgratz	Paixao, s.n.	NY

209. <i>Clidemia scalpta</i> (Vent.) F.S.Axelrod	Judd 6821	NY
210. <i>Tetrazygia angustifolia</i> (Sw.) DC.	Beard s.n.	NY
211. <i>Tetrazygia bicolor</i> (Mill.) Cogn.	Michelangeli 2209	NY
212. <i>Tetrazygia urbaniana</i> (Cogn.) Croizat ex Mosc.	Judd 5113	CAS
213. <i>Tococa caquetana</i> Sprague	Cerón 2340	CAS
214. <i>Tococa caudata</i> Markgr.	McDaniel 20493	NY
215. <i>Tococa cordata</i> O. Berg ex. Triana	Magine s.n.	NY
216. <i>Tococa guianensis</i> Aubl.	Rabelo 3719	CAS
217. <i>Tococa nitens</i> (Benth.) Triana	Kral 72037	CAS
218. <i>Tococa quadrialata</i> (Naudin) J.F. Macbr.	Díaz 698	CAS
219. <i>Tococa spadiciflora</i> Triana	Callejas 2708	CAS
220. <i>Tococa subciliata</i> (DC.) Triana	Prance 20675	NY
Tribo Microlicieae		
221. <i>Chaetostoma armatum</i> (Spreng.) Cogn.	Silveira 4	BHCB
222. <i>Lavoisiera campos-portoana</i> Barreto	Silveira 5	BHCB
223. <i>Lavoisiera caryophyllea</i> Naudin	Silveira 6	BHCB
224. <i>Lavoisiera confertiflora</i> Naudin	Silveira 7	BHCB
225. <i>Lavoisiera imbricata</i> DC.	Silveira 9	BHCB
226. <i>Microlicia euphorbioides</i> Mart.	Rosa 543	HUFU
227. <i>Microlicia fulva</i> (Spreng.) Cham.	Silveira 10	BHCB
228. <i>Microlicia graveolens</i> DC.	Silveira 11	BHCB
229. <i>Microlicia lutea</i> Markgr.	Ganev 3571	HUFU
230. <i>Microlicia polystemma</i> Naudin	Romero 7750	HUFU
231. <i>Microlicia</i> sp1	Silveira 13	BHCB
232. <i>Microlicia tetrasticha</i> Cogn.	Silveira 12	BHCB
233. <i>Rhynchanthera cordata</i> DC.	Silveira 14	BHCB
234. <i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.	Silveira 15	BHCB
235. <i>Stenodon suberosus</i> Naudin	Silva 6458	HUFU
236. <i>Trembleya laniflora</i> (D.Don.) Cogn.	Silveira 17	BHCB
237. <i>Trembleya parviflora</i> (D.Don.) Cogn.	Silveira 16	BHCB
Tribo Rhexieae		
238. <i>Rhexia mariana</i> L.		INPA
Grupo Incerto		
239. <i>Lithobium cordatum</i> Bong.	Pacheco 173	HUFU

Tabela 2. Sumário das características morfológicas e anatômicas observadas nas sementes maduras das espécies analisadas, no presente estudo, de Melastomataceae (-, não se aplica).

Grupos	Ornamentação na superfície seminal	Inclinação das células na camada do tegumento seminal	Espessura da face periclinal externa da parede das células do tegumento seminal	Espessura da parede das células do apêndice	Curvatura do embrião	Sentido da curvatura do embrião	Forma do embrião
Bertolonieae	Micropilar cuticular/papilosa	Eretas	Espessada	Delgada	Embrião ereto	-	Cilíndrico
Blakeeae	Ausente	Eretas	Espessada	Delgada	Embrião ereto	-	Cilíndrico
Cyphostyleae	Ausente	Eretas	Espessada	Delgada	Embrião ereto	-	Cilíndrico
Henrietteae	Ausente	Eretas	Espessada	Delgada	Embrião ereto	-	Cilíndrico
Melastomeae	Micropapilar subcuticular	Eretas	Delgada	Espessada	Embrião curvo	Rafe	Cilíndrico
Meranieae	Papilosa	Eretas	Espessada	Delgada	Embrião ereto	-	Cilíndrico
Merianthera e aliados	Ausente	Eretas	Espessada	Delgada	Embrião ereto	-	Cilíndrico
Miconieae	Papilosa foraminado ou estriado	Eretas ou inclinadas	Espessada	Espessada ou delgada	Embrião ereto ou curvo	Rafe ou antirrafe	Ovoide a cilíndrico
Microlicieae	espessamento das paredes das faces anticlinais	Eretas	Delgada	Delgada	Embrião curvo ou invaginado	Rafe	Cilíndrico
Rhexieae	Ausente	Eretas	Espessada	Delgada	Embrião ereto	-	Cilíndrico
<i>Lithobium cordatum</i>	Ausente	Eretas	Espessada	Delgada	Embrião ereto	-	Cilíndrico

Figuras

Figura 1. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae. Em vistas gerais, as sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a região rafeal para a esquerda. Secções longitudinais em ML (A–E, H–J) e MEV (F–G). A, *Salpinga margaritacea*. B, *Macairea thyriflora*. C, *Microlicia lutea*. D, *Henriettea tuberculosa*. E, *Wurdastom ecuadorensis*. F, *Comolia sertularia*. G, *Lavoisiera subulata* (linha tracejada, rafe; linha contínua, antirrafe; círculo, calaza; quadrado, lobo micropilar). H, *Merianthera erbunea*. I, *Cambessedesia wedellii*. J, *Calycogonium calycopteris*. Asterisco, hipóstase; ap, apêndice; co, cotilédone; dp, depressão; ep, epiderme tegumentar. A cessão da figura J será solicitada à revista *Phytotaxa*, após a publicação do Capítulo I deste volume.

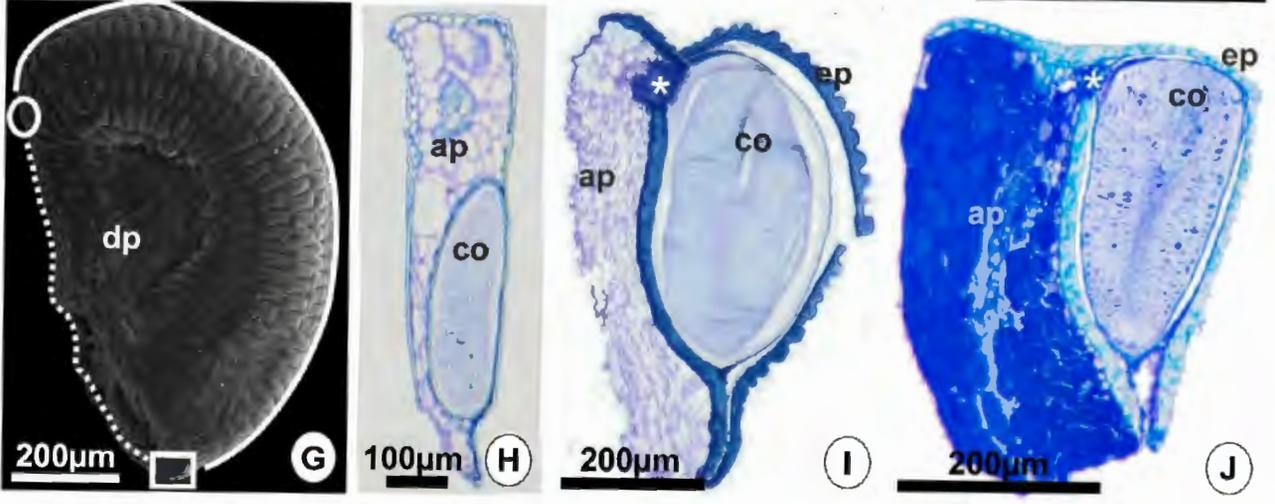
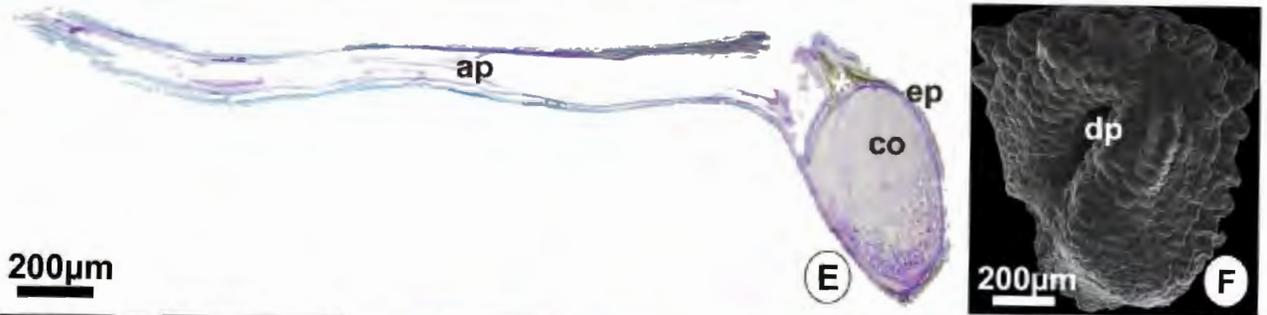
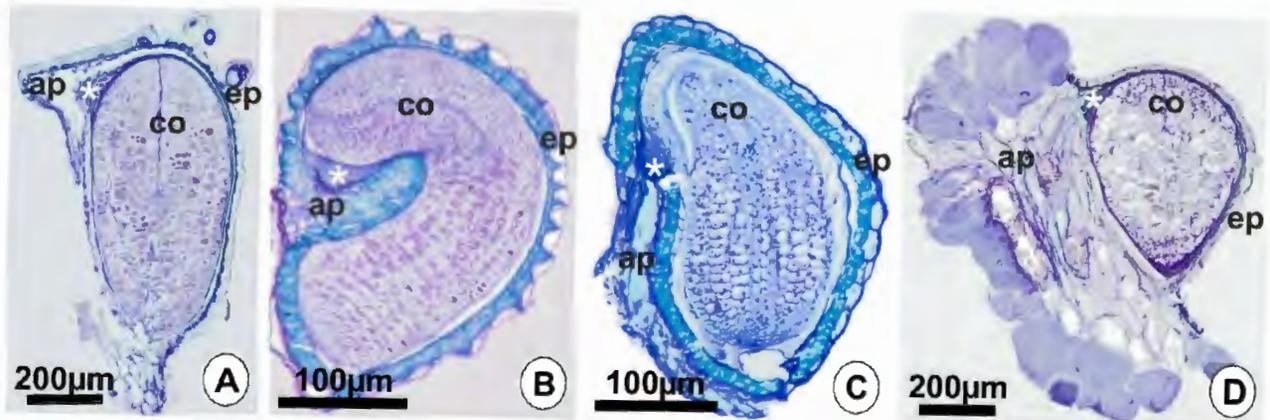


Figura 2. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae. Em vistas gerais, as sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a região rafeal para a esquerda. Secções longitudinais em ML (A–B, D, F–G, I,K) e MEV (C, E, H, J). A, *Miconia procumbens*. B, *Axinaea costaricensis*. C, *Clidemia urceolata*. D, *Clidemia urceolata*. E–F, *Ossaea pauciflora*. G, *Rhynchanthera grandiflora*. H–I, *Comolia sessilis*; em I, detalhe da região lateral da semente. J–K, *Cambessedesia hilariana*; em K, detalhe da região lateral da semente. Asterisco, hipóstase; ap, apêndice; co, cotilédone; ep, epiderme tegumentar. A cessão das figuras A, B, C, D, E e F serão solicitadas às revistas *Seed Science Research* (Fig. C), após a publicação do Capítulo IV deste volume e *Phytotaxa* (Fig. A–B e D–F), após a publicação do Capítulo I deste volume.

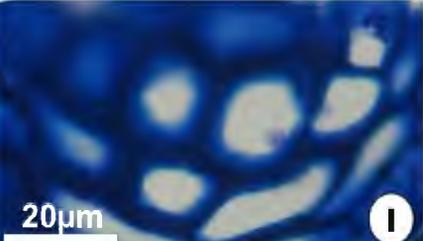
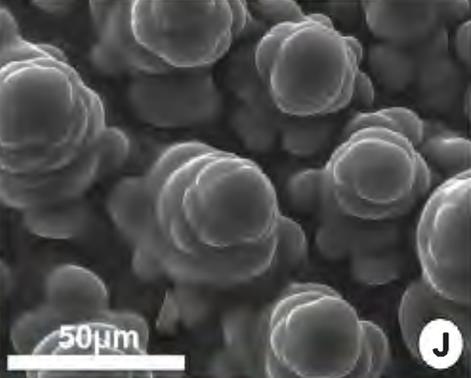
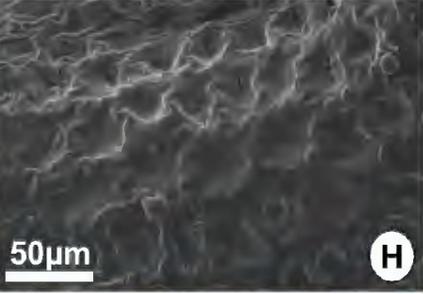
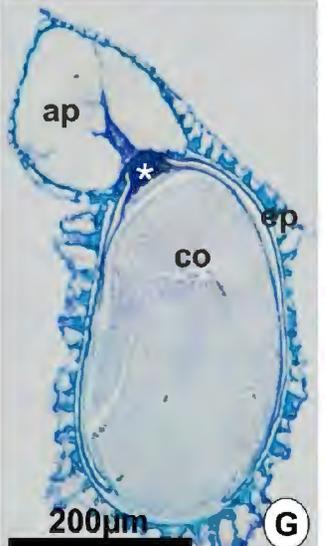
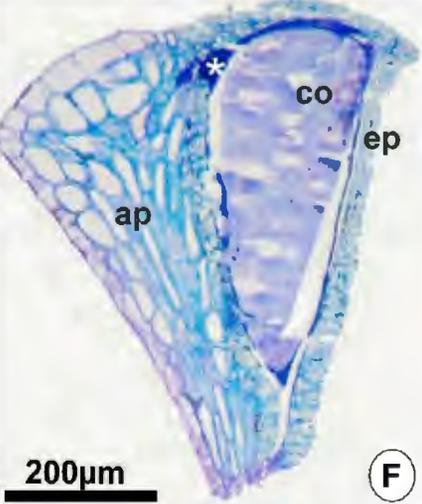
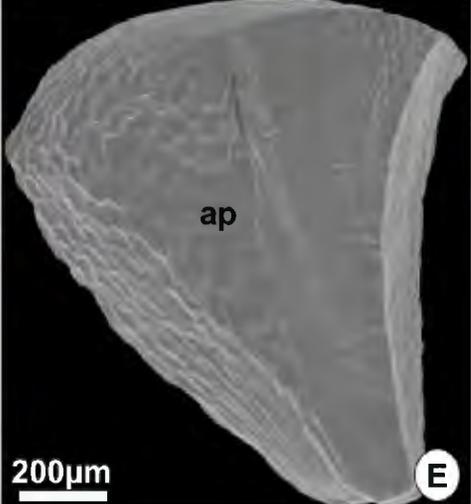
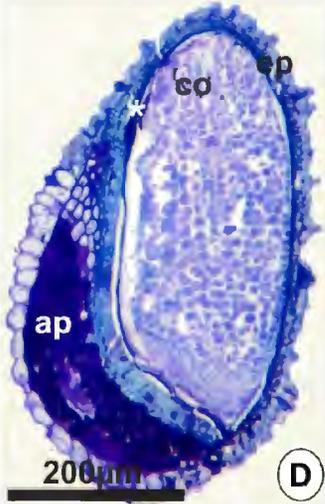
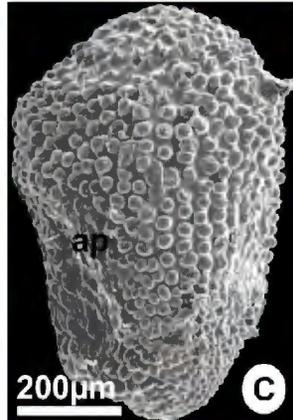
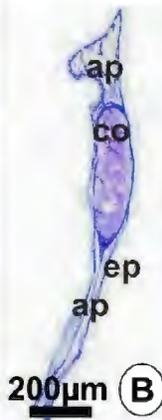
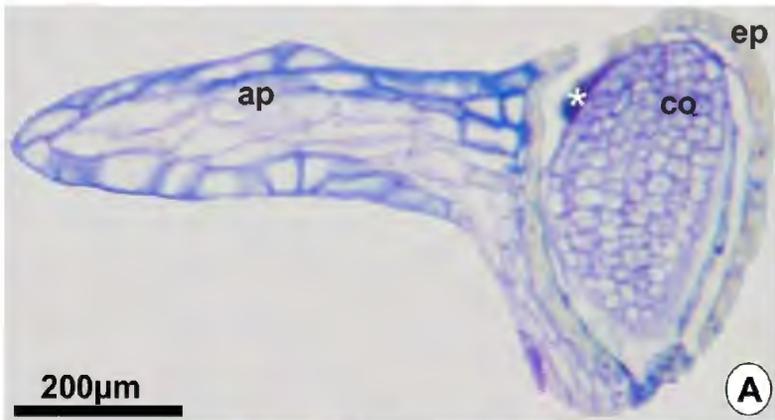


Figura 3. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae. As sementes, em vista geral, estão orientadas de modo que o lobo radicular e a região rafeal para a esquerda. Os detalhes do tegumento seminal em microscopia eletrônica de varredura e de luz foram obtidos da região lateral da semente. Secções longitudinais em ML (B, D, F, I, K, M, O) e MEV (A, C, E, G, H, J, L, N). A–B, *Cambessedesia wedellii*. C–D, *Tococa subciliata*. E–F, *Tococa caudata*. G, *Cambessedesia hilariana*; detalhe da região lateral da semente próxima a região rafeal. H–I, *Siphanthera arenaria*. J–K, *Pleiochiton blepharodes*. L–M, *Lavoisiera caryophyllea*. M–N, *Trionela hirsuta*. ep, epiderme tegumentar; pe, resquício de pericarpo; ra, rafe. A cessão das figuras C, D, E, F e J serão solicitadas à revista *Phytotaxa*, após a publicação do Capítulo I deste volume.

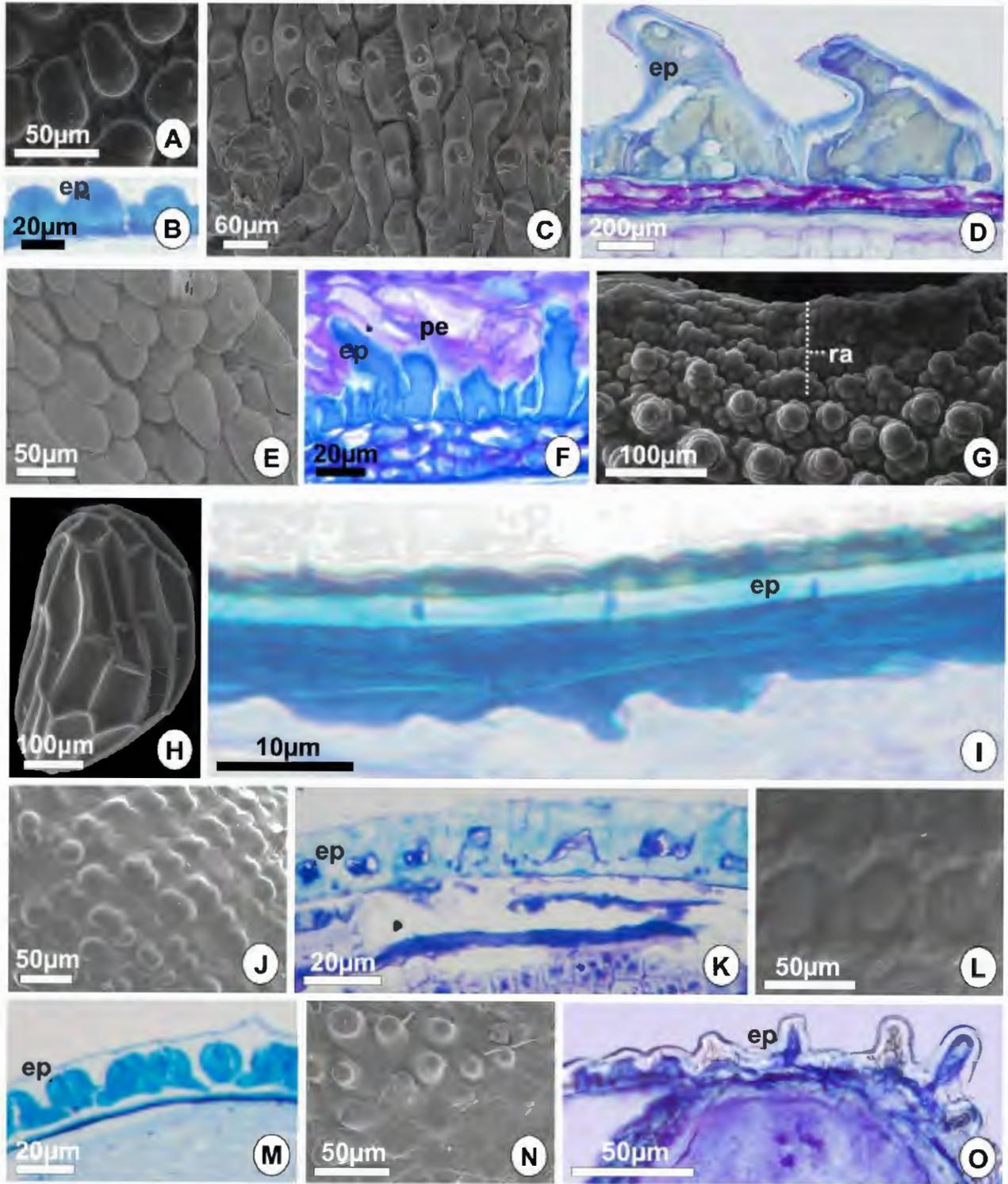


Figura 4. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae. Nas vistas gerais, as sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a região rafeal para a esquerda. Os detalhes do tegumento seminal em microscopia eletrônica de varredura e de luz foram obtidos da região lateral da semente. Secções longitudinais em ML (B, D, F, H–I, K) e MEV (A, C, E, G, J, L–S). A–B, *Macrocentrum fasciculatum*. C–D, *Henriettella ramiflora*. E–F, *Wurdastom ecuadorensis*. G–H, *Blakea grandiflora*. I, *Rhexia mariana*. J–K, *Lithobium cordatum*. L, *Trembleya parviflora*. M, *Siphanthera arenaria*. N, *Trembleya parviflora*. O, *Siphanthera gracilis*. P, *Salpinga secunda*. Q, *Clidemia reitziana*. R, *Miconia spinulosa*. S, *Clidemia costaricensis*. Círculo tracejado, lobo radicular. ep, epiderme tegumentar; pe, resquício de pericarpo. A cessão das figuras B, Q, S serão solicitadas à revista *Phytotaxa*, após a publicação do Capítulo I deste volume; figura A foi obtida de <http://sweetgum.nybg.org/melastomataceae>.

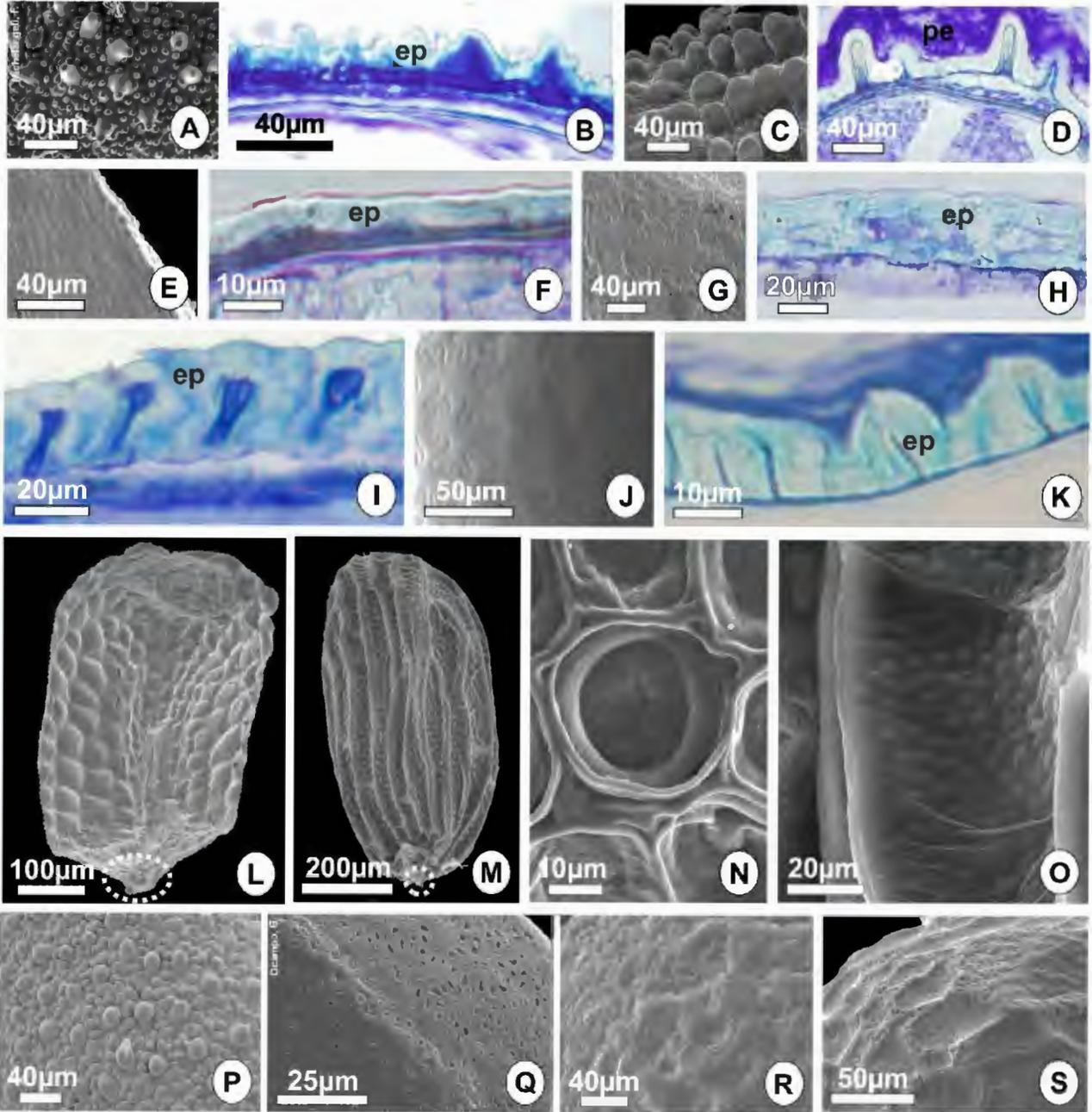
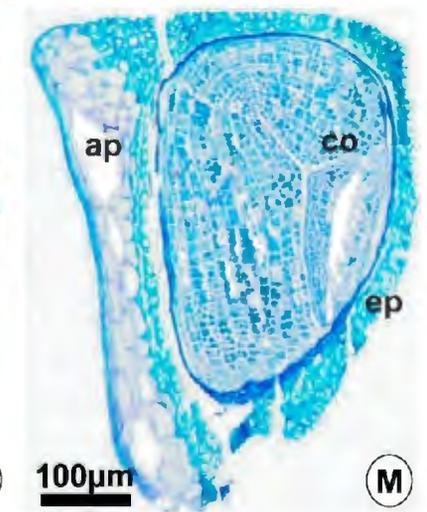
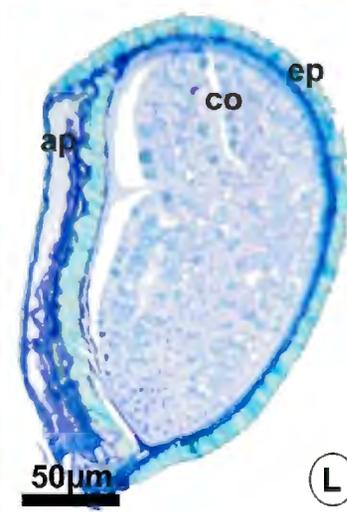
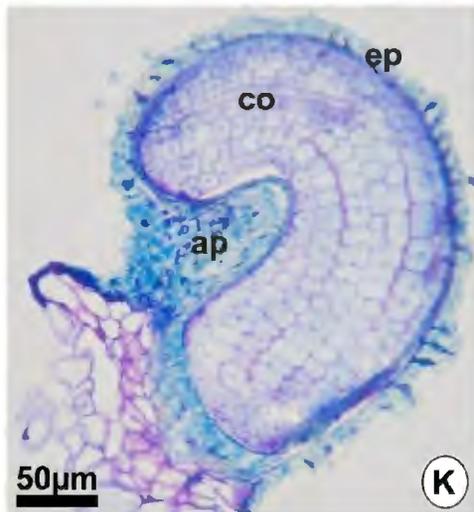
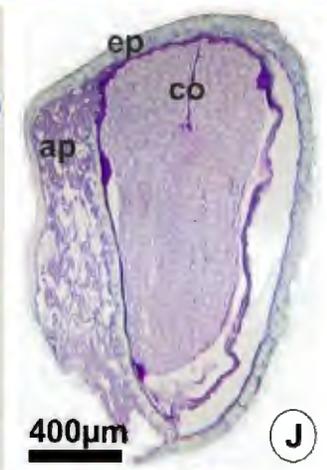
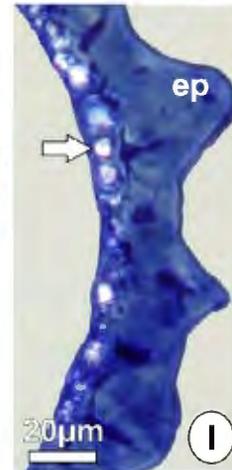
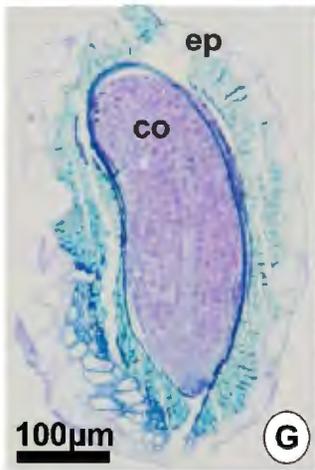
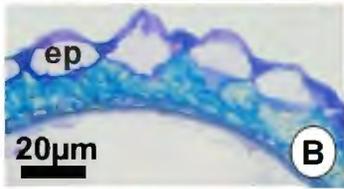
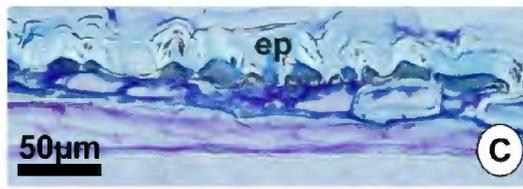
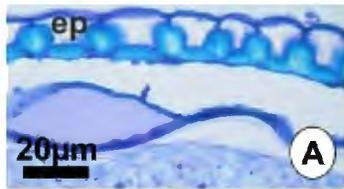


Figura 5. Sementes maduras de espécies de Melastomataceae. Nas vistas gerais, as sementes estão orientadas de modo que o lobo radicular esteja voltado para baixo e a região rafeal para a esquerda. Os detalhes do tegumento seminal em microscopia de luz foram obtidos da região lateral da semente. Secções longitudinais em ML (A–M). A, *Trembleya repanda*. B, *Ernestia minor*. C, *Huberia nettoana*. D, *Bertolonia carmoi*. E, *Clidemia umbellata*. F, *Clidemia garciabarrigae*. G, *Bellucia grossularioides*. H, *Miconia albicans*. I, *Clidemia dentata*. J, *Blakea grandiflora*. K, *Rhexia mariana*. L, *Lithobium cordatum*. M, *Miconia cuspidata*. Seta, cristais de oxalato de cálcio; ap, apêndice; co, cotilédone; ep, epiderme tegumentar. A cessão das figuras E, F, H, I e M serão solicitadas à revista *Phytotaxa*, após a publicação do Capítulo I deste volume.



Capítulo III

(preparado segundo as normas do periódico

Botanical Journal of the Linnean Society)



Padrões de desenvolvimento de frutos e a delimitação genérica: o caso Microlicieae
(Melastomataceae)

RAFAELLA C. RIBEIRO, CAMILA R. MAGALHÃES, VINICIUS S. S. MORAIS e DENISE
M. T. OLIVEIRA *

Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas
Gerais, 30270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

Running title: Ontogênese de frutos e delimitação genérica em Microlicieae

*Corresponding author. E-mail: dmtoliveira@icb.ufmg.br

Em Melastomataceae, o processo de deiscência de frutos capsulares é um caráter importante para a delimitação de certos gêneros, sendo o principal caráter para segregar gêneros em Microlicieae. *Lavoisiera* é o único gênero da tribo caracterizado por apresentar fruto capsular com deiscência acrópeta, sendo o principal caráter utilizado para a delimitação entre este gênero e *Microlicia*. Entretanto, observações em campo revelaram três espécies de *Lavoisiera* com deiscência basípeta, similar ao que ocorre em *Microlicia*. Assim, nosso objetivo foi analisar, ontogeneticamente, frutos de espécies de *Lavoisiera* (*L. campos-portoana*, *L. cordata*, *L. glandulifera* e *L. imbricata*), de *Microlicia* (*M. fulva* e *M. graveolens*) e de gêneros próximos (*Rhynchanthera grandiflora* e *Trembleya laniflora*) de Microlicieae, em especial a região de deiscência, considerada caráter-chave para a separação entre *Lavoisiera* e *Microlicia*. Analisaram-se ovários de botões florais e flores em antese, e frutos em diferentes estádios de desenvolvimento até a maturação, coletados e processados segundo técnicas usuais de microscopia de luz. A partir das análises ontogenéticas e estruturais das espécies foi possível observar a existência de dezoito características que permitem, em diferentes combinações, a identificação dos gêneros. A região de deiscência mostrou-se variável entre e dentro dos gêneros *Lavoisiera* e *Microlicia*. Entretanto, o sentido da deiscência não é um caráter consistente para separar *Lavoisiera* de *Microlicia*, pois, entre as espécies estudadas, somente *L. imbricata* apresenta a deiscência acrópeta descrita tradicionalmente como típica do gênero.

PALAVRAS-CHAVES: anatomia – cápsula – deiscência – *Lavoisiera* – *Microlicia* – *Rhynchanthera* – *Trembleya* – ontogênese do fruto – pericarpo.

INTRODUÇÃO

Microlicieae é o oitavo maior clado de Melastomataceae (Clausing & Renner, 2001) de ocorrência restrita à América do Sul, possui espécies praticamente exclusivas do território brasileiro (Renner, 1993). De acordo com a classificação de Triana (1871), a tribo era composta por 17 gêneros. Posteriormente, Cogniaux (1891) restringiu a tribo a 15 gêneros e Renner (1993) circunscreveu a tribo em 11 gêneros. Entretanto, os problemas taxonômicos na tribo permaneceram e estudos baseados em análises moleculares de genes de cloroplastos e análises morfológicas demonstraram que a tribo é monofilética e composta por seis gêneros, compreendendo cerca de 275-300 espécies (Fritsch *et al.*, 2004). Segundo os autores, destes seis gêneros, quatro (*Lavoisiera* DC., *Stenodon* Naudin, *Trembleya* DC., *Chaetostoma* DC.) são endêmicos do Brasil, enquanto *Microlicia* D. Don e *Rhynchanthera* DC. possuem distribuição mais ampla, com algumas espécies ocorrendo em outros países da América do Sul. Apesar da exclusão dos gêneros *Eriocnema* Naudin, *Castratella* Naudin, *Bucquetia* DC., *Lithobium* Bongard e *Cambessedesia* DC., feito por Fritsch *et al.*, (2004), antes pertencentes a Microlicieae, as relações intergenéricas na tribo ainda não são claramente compreendidas.

Segundo Almeda & Martins (2001) há uma estreita relação entre *Microlicia*, *Trembleya* e *Lavoisiera*. Contudo, as espécies de *Microlicia* possuem flores tipicamente pentâmeras, com ovário súpero e cápsulas de deiscência longitudinal do ápice para a base, já *Lavoisiera*, gênero estreitamente relacionado, apresenta flores pentâmeras a octâmeras e frutos capsulares de deiscência da base para o ápice (Almeda & Martins, 2001). Esses dois gêneros são os que possuem o maior número de espécies na tribo, *Microlicia* com 126 (Romero e Woodgyer, 2016) e *Lavoisiera* com 32 (Baumgratz, Martins & Rodrigues, 2016). *Trembleya* é o gênero mais similar morfológicamente ao ancestral dos gêneros brasileiros de Microlicieae (Almeda &

Martins, 2001). A relação entre *Trembleya* e *Microlicia* é devido, dentre outras características, a presença de frutos com o mesmo sentido de deiscência (do ápice para a base) (Almeda & Martins, 2001). No entanto, as espécies desses gêneros são diferenciadas pelo primeiro apresentar flores pentâmeras bracteoladas dispostas em dicásios perfeitos ou reduzidos (Martins, 1997). Todavia, tais características não suportam a distinção genérica entre *Microlicia* e *Trembleya* e mais estudos são necessários para circunscrevê-los, diferentemente de *Lavoisiera* que é considerado um gênero natural (Almeda & Martins, 2001). *Rhynchantera* é o gênero irmão de todas as outras Microlicieae (Fritsch *et al.*, 2004) e os seus principais problemas taxonômicos são intragenéricos (Renner, 1990).

Seis tipos de frutos ocorrem em Melastomataceae, sendo que as espécies neotropicais produzem basicamente bagas e cápsulas (Clausing, Meyer & Renner, 2000), as últimas ocorrentes em Microlicieae. As cápsulas são frutos secos, deiscentes (Clausing, Meyer & Renner, 2000) ou indeiscentes (Goldenberg *et al.*, 2015), que são originados pela parede ovariana e por parte ou por todo o hipanto; segundo Barroso *et al.* (1999), como a extensão do hipanto é variável em Melastomataceae, ele pode ou não participar ativamente da deiscência do fruto, facilitando a dispersão das sementes. Além de Microlicieae, cápsulas ocorrem em espécies de Astronieae, Merianieae, Bertolonieae, Rhexieae e Melastomeae (Clausing, Meyer & Renner, 2000) e a dispersão é descrita como anemocórica (Clausing, Meyer & Renner, 2000), hidrocórica (Cellinese, 1997; Pizo & Morellato, 2002) ou barocórica (RC Ribeiro, A Picorelli, MLN Figueiredo & FAO Silveira, dados não publicados) o que reforça a forte correlação entre a morfologia do fruto e o tipo de dispersão na família.

Em Microlicieae, o sentido de deiscência das cápsulas é o principal caráter taxonômico utilizado para segregar *Lavoisiera* DC. dos demais gêneros (Almeda & Martins, 2001). Segundo

os autores, *Lavoisiera* é o único gênero da família que apresenta fruto capsular com deiscência acrópeta. Entretanto, observações em campo revelaram que, em três espécies de *Lavoisiera*, a deiscência das cápsulas ocorre do ápice para a base, similar ao que caracteriza *Microlicia*. Este fato já foi alertado por Cogniaux (1883) para algumas espécies de *Lavoisiera*. Além dessa variação revelar a inconsistência do caráter para a separação dos gêneros, tal observação sugere que podem existir formas de dispersão de sementes ainda desconhecidas na tribo.

Neste contexto, estudos anatômicos e ontogenéticos são importantes para precisar qual é o tipo de deiscência dos frutos destas espécies e também para fornecer dados consistentes para a delimitação genérica, dado o reconhecimento prévio da importância desse caráter para a tribo. Portanto, o objetivo deste trabalho foi caracterizar a anatomia e desenvolvimento de frutos de alguns gêneros de Microlicieae, incluindo espécies de *Lavoisiera*, *Microlicia*, *Rhynchanthera* e *Trembleya*, testando as seguintes hipóteses: 1) frutos com diferentes sentidos de deiscências apresentam distintas características estruturais na região de abertura, e 2) o sentido da deiscência não é um caráter consistente para segregar os gêneros.

MATERIAL E MÉTODOS

ESPÉCIES ESTUDADAS

As espécies de Microlicieae selecionadas para o presente trabalho encontram-se referidas na Tabela 1. *Lavoisiera campos-portoana* e *L. cordata* possuem frutos apicais e laterais, enquanto *L. glandulifera*, *L. imbricata*, *M. fulva*, *M. graveolens*, *R. grandiflora* e *T. laniflora* apresentam frutos apenas apicalmente. O material testemunho das espécies estudadas foi depositado no Herbário BHCB e os números de registro encontram-se na Tabela 1.

ESTUDOS ANATÔMICOS

Foram coletados ovários de botões florais e flores em antese, e frutos em diferentes estágios até a maturação, amostrando-se dez indivíduos de cada espécie. O material foi fixado em formaldeído-ácido acético-álcool etílico 50% 1:1:18 v/v (Johansen, 1940) por 48 horas, sendo passado a vácuo. Após esse procedimento, as amostras foram desidratadas em gradiente etílico (50, 60, 70, 80, 90, 95%) com adição de 1% de glicerina a cada álcool, colocando-se em banho-maria a 30°C por uma hora em cada troca de álcool (Ribeiro & Oliveira 2014); como as amostras analisadas no presente trabalho são mais delicadas que as sementes analisadas por Ribeiro & Oliveira (2014), não se utilizou a solução de Franklin proposta no referido trabalho. Quando necessário para adequação da rotina laboratorial, as amostras foram conservadas em etanol 70%. Em seguida, as amostras foram incluídas em (2-hidroxi-etil)-metacrilato (Leica[®]), com a inclusão processada em freezer para retardar a polimerização (Paiva, Oliveira & Pinho, 2011).

Foram realizadas secções em micrótomo rotativo (Zeiss Hyrax M40), com 8 µm de espessura, obtendo-se séries transversais e longitudinais. As secções foram coradas com azul de toluidina 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien, Feder & McCully, 1964, modificado) e montados com Entellan[®]. Testes histoquímicos foram realizados em material fixado e incluído, com o intuito de evidenciar algumas substâncias pela aplicação de: cloreto férrico adicionado a carbonato de sódio (Johansen, 1940), para verificar a ocorrência de compostos fenólicos e floroglucinol em meio ácido, para identificar paredes lignificadas (Sass, 1951). Após a análise do laminário em microscopia de luz, os resultados foram documentados por meio de fotografias digitais, utilizando fotomicroscópio Zeiss (Primo Star) com câmera digital Canon acoplada. As descrições adotaram a terminologia de Roth (1977).

RESULTADOS

Nas oito espécies estudadas, o desenvolvimento do pericarpo pode ser descrito em três estádios: estágio I – ovário de botão floral e flor em antese; estágio II – fase imediatamente pós-antese; estágio III – fruto de 15 a 45 dias após a antese (DAA), exceto em *L. campos-portoana*. Nesta espécie realizou-se coletas de frutos com 60 DAA, pois os frutos com 15 e 30 DAA não apresentaram diferenças estruturais e os de 45 DAA não foram suficientes para determinar a região de deiscência. Deste modo, em *L. campos-portoana* o estágio III é representado por frutos de 15 a 60 DAA. A partir da análise estrutural dos frutos ao longo da ontogênese, foi possível observar a existência de 18 características que permitem, em diferentes combinações, a identificação dos gêneros e de espécies. O resumo das características anatômicas observadas encontra-se referido nas Tabelas 2 (estádio I), 3 (estádio II) e 4 (estádio III).

ESTÁDIO I

O ovário é trilocular em *M. fulva* (Fig. 1A), *M. graveolens* (Fig. 1B) e *R. grandiflora* (Fig. 1C). Em *L. cordata* (Fig. 1D), *L. glandulifera* (Fig. 1E), *L. imbricata* (Fig. 1F) e *T. laniflora* (Fig. 1G), o ovário possui seis lóculos e em *L. campos-portoana* possui oito lóculos (Fig. 1H). Em todas as espécies, o ovário contém muitos óvulos e apresenta contorno circular em secção transversal, com epiderme externa e interna uniestratificadas compostas por células cuboides. O mesofilo ovariano é composto por parênquima fundamental e possui três a quatro camadas de células nas *Microlicia* estudadas (Fig. 2A–B), cinco a sete em *R. grandiflora* (Fig. 2C), seis em *T. laniflora* (Fig. 2D) e de nove a dez nas espécies avaliadas de *Lavoisiera* (Fig. 2E–H). Idioblastos cristalíferos são localizados ao longo do mesofilo ovariano de todas as espécies. Observa-se grande densidade de compostos fenólicos nas células próximas à epiderme interna

em espécies de *Lavoisiera* (Fig. 2E–H). Imersos no mesofilo, em *M. fulva* e *M. graveolens*, são observados quatro feixes ventrais (Fig. 2I–J), cinco em *R. grandiflora* (Fig. 2L), seis em *T. laniflora* e *L. imbricata* (Fig. 2L–M), nove em *L. cordata* e *L. glandulifera* (Fig. 2N–O) e onze em *L. campos-portoana* (Fig. 2Q). Todas as espécies possuem um feixe dorsal, ocorrendo, ainda, cordões procambiais laterais.

A presença de hipanto neste estágio, adnato ao ovário em curta extensão, é observada nas espécies de *Microlicia* (Fig. 1A–B), *Lavoisiera* (Fig. 1D–F, H) e *T. laniflora* (Fig. 1G). Em *R. grandiflora*, não há adnação do hipanto ao ovário (Fig. 1C). Mesmo no ovário, a região de deiscência já é evidente em *L. cordata*, *L. glandulifera* e *L. imbricata*, com um par de células menores na epiderme interna da região dorsal de cada lóculo (Fig. 2F–H). Em *R. grandiflora*, a região de deiscência é formada pela invaginação de células na epiderme interna da região dorsal de cada lóculo (Fig. 2C).

ESTÁDIO II

O exocarpo é uniestratificado em todas as espécies (Fig. 3A–H), variando o formato de suas células. O mesocarpo tem três a quatro camadas nas *Microlicia* (Fig. 3A–B), nove a dez nas *Lavoisiera* (Fig. 3C, E–F, H), cinco a sete em *R. grandiflora* (Fig. 3G) e seis em *T. laniflora* (Fig. 3D), não ocorrendo divisões periclinais. Entretanto, nas espécies de *Lavoisiera* e em *T. laniflora*, amplia-se o volume das células (Fig. 3C–D, E–F, H). Nestas espécies as células próximas ao exocarpo são delgadas e as próximas ao endocarpo contêm compostos fenólicos (Fig. 3C–D, E–F, H). No mesocarpo são observadas esclereídes próximas às células do exocarpo em *L. cordata*, *L. glandulifera* e *L. campos-portoana* (Fig. 3C, E, H)

O endocarpo é uniestratificado em todas as espécies, apresentando células mais alongadas anticlinalmente em *L. campos-portoana* (Fig. 3H), *L. cordata* (Fig. 3C), *L. glandulifera* (Fig. 3E) e *T. laniflora* (Fig. 3D) e menos alongadas em *M. fulva* (Fig. 3A), *M. graveolens* (Fig. 3B), *L. imbricata* (Fig. 3F) e *R. grandiflora* (Fig. 3G). Durante este estágio, observa-se a formação da região de deiscência em *T. laniflora* (Fig. 3D), em que uma faixa de quatro células de largura se mantém com dimensão muito menor que as demais células endocárpicas.

ESTÁDIO III

O exocarpo mantém as características observadas no Estádio II em todas as espécies (Fig. 4A–J, 5A–G). No mesocarpo ocorre a compactação de camadas e aumento da deposição de compostos fenólicos, não se observando espaços intercelulares (Fig. 4A–J, 5A–G).

O endocarpo apresenta maior variação interespecífica. Nas espécies de *Microlicia*, o endocarpo expande-se periclinal e anticlinalmente e ocorre o espessamento e maior lignificação nas paredes celulares, além da deposição de compostos fenólicos (Fig. 4A–D). Em *T. laniflora* (Fig. 4E–F), *R. grandiflora* (Fig. 4G–H), *L. imbricata* (Fig. 5C–D) e *L. campos-portoana* (Fig. 5E–G), as células endocárpicas se mantêm alongadas e é observado o espessamento e impregnação por lignina e compostos fenólicos. Em *L. cordata*, o alongamento anticlinal das células do endocarpo se mantêm (Fig. 4I–J), assim como as paredes delgadas e a disposição ligeiramente oblíqua, dando a impressão, em algumas secções, de haver mais de uma camada celular (Fig. 4I).

Na região de deiscência, é perceptível a ocorrência de quatro padrões que segregam as espécies. Na região dorsal de cada carpelo, forma-se uma invaginação endocárpica com células menores que as demais desta região; a invaginação é mais acentuada em *M. fulva* (Fig. 4B) que

em *M. graveolens* (Fig. 4D), *T. laniflora* (Fig. 4F), *R. grandiflora* (Fig. 4H) e *L. cordata* (Fig. 4J). No entanto, nas duas espécies de *Microlicia* (Fig. 4B, D), em *T. laniflora* (Fig. 4F) e em *R. grandiflora* (Fig. 4H), as células que compõem a região de deiscência possuem parede celular espessada e impregnada por lignina; em *L. cordata*, as células possuem paredes delgadas (Fig. 4J) (padrão 1). O padrão observado em *L. glandulifera* foi a ausência de espessamento e impregnação por lignina de uma faixa com três células de largura, situada na região dorsal de cada carpelo, que constitui a região de deiscência (Fig. 5B) (padrão 2). Em *L. imbricata*, verifica-se a ocorrência de espessamento e impregnação por lignina de uma faixa de três células de largura, que compõe a região de deiscência e são menores que as demais células do endocarpo (Fig. 5D) (padrão 3). *Lavoisiera campos-portoana* apresenta o quarto padrão, em que células com paredes delgadas formam a região de deiscência ao longo do septo, circundadas por células contendo compostos fenólicos próximas ao endocarpo que é lignificado e impregnado por compostos fenólicos (Fig. 5F–G). Cristais de oxalato de cálcio são observados no mesocarpo e em regiões do septo em *L. campos-portoana* (Fig. 5E–F). É possível observar resquícios do hipanto em frutos de 15 DAA de *M. fulva* e em frutos de 30 DAA de *T. laniflora* (Fig. 4C, I). A ausência de hipanto é observada em frutos de 15 DAA em *M. graveolens* (Fig. 4C). Nas demais espécies, o crescimento do fruto amplia a região em que ovário e hipanto são adnatos (Fig. 4H, I–J, 5A–E).

Na maturidade, em todas as espécies estudadas, verifica-se que a deiscência inicia-se na região mediana do fruto e prossegue no sentido da base em *L. imbricata* (Fig. 6A) ou para o ápice, nas duas espécies de *Microlicia* (Fig. 6B–C), em *T. laniflora* (semelhante ao observado na Fig. 6B), *R. grandiflora* (semelhante ao observado na Fig. 6B) e nas outras três *Lavoisiera* (Fig.

6D–F). No entanto, em *L. campos-portoana* a cápsula é do tipo septicida (Fig. 6E) e nas outras sete espécies é loculicida (Fig. 6A–D, F).

DISCUSSÃO

A análise filogenética de Fritsch *et al.* (2004), com base em dados moleculares, sustenta a monofilia de *Lavoisiera* e *Trembleya* e a parafilia de *Microlicia*. Além disso, nessa análise, *Lavoisiera* é grupo irmão do clado [*Trembleya*+*Chaetostoma*+*Stenodon*] e *Rhynchanthera* é grupo irmão de todas as outras Microlicieae. Partindo-se deste posicionamento dos gêneros, a presença de três lóculos, a compactação do mesocarpo durante o desenvolvimento do fruto, a adnação do hipanto ao ovário e a invaginação do endocarpo na região dorsal do carpelo formando a região de deiscência, observados no presente trabalho, podem ser considerados estados de caracteres pleisiomórficos. Além disso, nossos resultados demonstram que o sentido da deiscência dos frutos das oito espécies analisadas de Microlicieae não segue o padrão adotado, tradicionalmente, para a separação dos gêneros: basípeta para espécies de *Lavoisiera* e acrópeta para os demais gêneros (Romero, 2003; Almeda & Martins, 2001). Como aqui registrado, espécies de *Lavoisiera* podem apresentar deiscência basípeta ou acrópeta, de modo que o caráter não é consistente para a separação entre este gênero e *Microlicia*.

As duas espécies de *Microlicia* compartilham várias características, como o número de lóculos ovarianos, número de camadas celulares do mesofilo, ausência do hipanto no fruto maduro e padrão de deiscência do fruto. Entretanto, o modelo observado na região de deiscência em *Microlicia* é semelhante ao visto em *L. cordata*, *R. grandiflora* e *T. laniflora*, nas quais há invaginação de células endocárpicas na região dorsal. Todavia, há variação temporal: a diferenciação dessa região inicia-se durante a antese em *R. grandiflora*, após a antese em *L.*

cordata e *T. laniflora*, e apenas nos frutos com 15 DAA nas *Microlicia*. Apesar da semelhança observada, no presente trabalho, entre *L. cordata* e as espécies de *Microlicia*, as mesmas podem ser separadas pelo número de lóculos do ovário, como já indicado por Martins (1997), ausência de anteras polisporangiadas (Baumgratz *et al.*, 1995; Almeda & Martins, 2001), número de camadas celulares no mesofilo ovariano, número de feixes ventrais, presença de compostos fenólicos nas células próximas à epiderme interna do óvulo, formato das células da epiderme externa e ausência do hipanto na formação dos frutos nas *Microlicia*. A distinção entre os gêneros *Trembleya* e *Microlicia* se dá pelo padrão de inflorescência, nervação, arquitetura vegetativa, destacados por Martins (1997), e pelo número de lóculos do ovário, número de feixes ventrais e de camadas celulares do mesocarpo como verificado no presente estudo. Já as espécies de *Lavoisiera* e *Trembleya* são distintas pelo número de pétalas, persistência da columela (Fritsch *et al.*, 2004) e pelo grau de aderência do hipanto ao ovário, número de feixes vasculares ventrais e de camadas celulares do mesocarpo apontados neste trabalho. *Rhynchanthera* é o único gênero de Microlicieae em que ocorrem estaminoides filamentosos, referidos por Renner (1990), e mesocarpo composto por cinco a sete camadas celulares e a presença de cinco feixes ventrais como aqui relatado.

As espécies de *Lavoisiera*, tradicionalmente, são agrupadas pelas seguintes características: ovário com quatro a oito lóculos, parcialmente ínfero (geralmente três quartos do comprimento é adnato, mas no mínimo até a metade), placenta de cada lóculo do ovário com intrusões achatadas lateralmente de aspecto lameliformes (forma de prato), flores tipicamente de penta a octâmeras, raramente nonâmeras (Almeda & Martins, 2001), e pela persistência da adnação do hipanto ao longo do desenvolvimento do fruto, seis a onze feixes ventrais e de nove a dez camadas celulares no mesocarpo, estados apontados no presente estudo. Apesar do número de

lóculos já ser descrito como um caráter bastante variável entre as espécies deste gênero, o que também foi observável no presente estudo, o modo de formação da região de deiscência também se mostrou um caráter inconstante. Em *L. glandulifera*, *L. imbricata* e *L. cordata*, a zona de deiscência é dorsal em cada lóculo e diferencia-se uma da outra pela ausência de lignificação em uma faixa dorsal com três células de largura em *L. glandulifera* e pela presença de lignificação em *L. imbricata*. Já em *L. cordata*, o processo é semelhante ao descrito para as espécies de *Microlicia*, para *T. laniflora* e *R. grandiflora*, embora não ocorra espessamento das células endocárpicas. Em *L. campos-portoana*, a ontogênese da região de deiscência é mais lenta, não sendo possível distinguir a região até o fruto com 30 DAA como é observado nas outras espécies de *Lavoisiera*. Além disso, em *L. campos-portoana* o tecido de separação é diferenciado ao longo do septo somente em frutos de 45 DAA. Os cristais de oxalato de cálcio presentes no septo e em regiões do mesocarpo em frutos de *L. campos-portoana* podem ter ação direta na deiscência destes frutos como é reportado para algumas espécies de Sapindaceae (Weckerle & Rutishauser, 2004). A variação do mecanismo de deiscência em cápsulas (loculicidas e septicidas) em espécies de *Lavoisiera* também foi reportado para espécies de Solanaceae (Knapp, 2002). No entanto, pouco se sabe sobre o papel de genes como o *FRUITFULL MADS-box* na variedade de tipos de deiscência em espécies intimamente relacionadas (Pabón-Mora & Litt, 2011; Knapp & Litt, 2013).

Clausing *et al.* (2000), em seu trabalho com frutos maduros de diversas tribos de Melastomataceae, destacou as seguintes características, que permitem separar os frutos de diferentes consistências: persistência do endocarpo, que é lignificado e alongado anticlinalmente; mesocarpo com poucas a muitas células lignificadas, que podem estar organizadas em grupos, e presença de cristais de oxalato de cálcio nesta região; presença ou ausência de fusão parcial entre

o hipanto e os tecidos ovarianos. Além de descrever as características dos frutos maduros, os referidos autores estabeleceram relações entre os caracteres observados, ou seja, que a deiscência do fruto é positivamente correlacionada com o endocarpo persistente, e negativamente correlacionada à fusão hipanto-ovário. No caso das *Lavoisiera* estudadas, este último caráter é observado e não interfere na deiscência dos frutos. Neste trabalho, o caráter adnação hipanto-ovário pode ser utilizado como característica que permite separar as espécies de *Lavoisiera* das de *Microlicia*. Nas *Microlicia*, o hipanto não participa da formação do fruto, ao contrário de *Lavoisiera*, em que ocorre crescimento da região em que o hipanto e o ovário estão adnatos, os quais permanecem no fruto maduro. Todavia, tal característica não é exclusiva de *Microlicia*, mas também foi observada em *T. laniflora*. A referida adnação também é característica compartilhada pelas *Lavoisiera* e por *R. grandiflora*.

O processo de lignificação nos frutos capsulares também é bastante diverso nos grupos de Melastomataceae (Clausing, Meyer & Renner, 2000). Segundo os autores, em Melastomeae, tribo em que amostraram espécies com frutos capsulares, há frutos sem lignificação, com lignificação do exo e endocarpo, somente do endocarpo ou, ainda, com exocarpo, camadas subepidérmicas do hipanto e endocarpo lignificados. Em Microlicieae, o endocarpo é lignificado nas sete espécies estudadas, exceto em *L. cordata*, e em três células que compõe a região de deiscência de *L. glandulifera* em frutos com 45 dias de desenvolvimento. Nas quatro espécies de *Lavoisiera* aqui estudadas, que têm hipanto persistente, observa-se a lignificação em camadas subepidérmicas (esclereídes), como descrito por Clausing *et al.* (2000) para algumas Melastomeae. Tecidos esclerenquimáticos subepidérmicos também são observados ao longo do desenvolvimento em frutos de Sapindaceae (Weckerle & Rutishauser, 2004). O endocarpo configura-se como a camada mecânica que gera a deiscência nas espécies estudadas, exceto em

L. campos-portoana. Em todas as espécies, a camada de separação por onde se dá a deiscência é discretamente diferenciada. Segundo Roth (1977), tal característica permite a ação antagônica entre as linhas ou camadas de deiscência e o tecido mais resistente, que gera a força para a abertura. No caso das espécies estudadas, o tecido mecânico é formado por células maiores com características similares às das células que constituem a região de deiscência, que são menores e mais delicadas (nas espécies de *Microlicia*, em *L. cordata*, *R. grandiflora* e *T. laniflora*) ou maiores, com paredes espessas e lignificadas (*L. glandulifera* e *L. imbricata*), contendo compostos fenólicos e cristais de oxalato de cálcio (*L. campos-portoana*).

Segundo Clausen *et al.* (2000), a deiscência dos frutos está mais correlacionada com a presença de esclereídes no mesocarpo e o endocarpo persistente que a presença de cristais de oxalato de cálcio no mesocarpo. As espécies de *Microlicieae* estudadas neste trabalho também possuem essas características, corroborando em parte a interpretação dos referidos autores. É necessário, contudo, investigar a relação destes tecidos com o processo de deiscência destes frutos, já que, segundo Haberlandt (1924), os mecanismos de deiscência estão relacionados principalmente com os movimentos ativos de tecidos mortos. Para frutos secos, é comum ocorrer o mecanismo higroscópico, no qual a deiscência decorre da desidratação de paredes celulares de tecidos mortos (Haberlandt, 1924) como é o caso em espécies de *Fabaceae* (Fahn & Zohary, 1955), *Solanaceae* (Pabón-Mora & Litt, 2011) e *Bromeliaceae* (Santos-Silva, Mastroberti & Mariath, 2015). Nestas famílias, durante a ontogênese dos frutos, ocorre o desenvolvimento de tecidos esclerenquimáticos que atuam no processo de abertura (Fahn & Zohary, 1955; Pabón-Mora & Litt, 2011; Santos-Silva, Mastroberti & Mariath, 2015). Logo, o processo não ocorre apenas em eudicotiledôneas demonstrando a relação deste mecanismo com o tipo de fruto e não com a posição filogenética dos grupos. Em *Microlicieae*, exceto *L. cordata*, pode-se também

verificar o mesmo mecanismo, já que ocorrem células espessadas na região de deiscência. A deiscência em *L. cordata* é mais passiva que nas demais espécies, devido à presença de uma menor quantidade de estratos esclerenquimáticos no pericarpo que interfere no processo de abertura destes frutos (Fahn & Zohary, 1955). No entanto, a presença de feixes vasculares e de alguns esclereídes dispersos abaixo do exocarpo podem atuar na deiscência de fruto desta espécie, corroborando em parte com o observado em *Trifolium subterraneum* L. (Fabaceae) (Fahn & Zohary, 1955)

A ontogênese do pericarpo das espécies estudadas revelou diferenças interessantes entre os gêneros, como a adnação entre hipanto e ovário durante o desenvolvimento do fruto, características celulares da região de deiscência, número de lóculos do ovário, de camadas celulares do mesocarpo e de feixes ventrais, sugerindo que estes caracteres podem ser importantes para a segregação genérica. Todavia, o sentido de abertura não é caráter consistente para a separação entre *Lavoisiera* e *Microlicia*, como já relatado por Cogniaux (1883), já que algumas *Lavoisiera* apresentam frutos deiscentes do ápice para a base, como em *Microlicia*. Tal sentido de deiscência pode estar relacionada com o tipo de dispersão das sementes desses frutos, que se abrem em períodos chuvosos (nas duas espécies de *Microlicia* e em *Lavoisiera campos-portoana*, *L. cordata* e *L. imbricata*), sugerindo a dispersão hidrocórica, até então desconhecida para Microlicieae (RC Ribeiro, A Picorelli, MLN Figueiredo & FAO Silveira, dados não publicados). Almeda & Martins (2001) relataram que uma das possíveis vantagens da deiscência basípeta seria a rápida saída das sementes maduras das cápsulas, o que foi confirmado em *L. imbricata* (RC Ribeiro, A Picorelli, MLN Figueiredo & FAO Silveira, dados não publicados). Todavia, em *L. cordata* e as duas espécies de *Microlicia* em que a deiscência é acrópeta, a

hidrocoria também ocorre, embora em menor frequência (RC Ribeiro, A Picorelli, MLN Figueiredo & FAO Silveira, dados não publicados).

Portanto, a análise da ontogênese do pericarpo das Microlicieae amostradas permitiu a detecção de algumas sinapomorfias, como a presença de seis a onze feixes vasculares ventrais em espécies de *Lavoisiera* e de cinco em *R. grandiflora*; o mesocarpo com três a quatro camadas celulares em espécies de *Microlicia*, cinco a sete em *R. grandiflora*, seis em *T. laniflora* e de nove a dez em *Lavoisiera* e a deiscência septicida em frutos de *L. campos-portoana*. Além de revelar a inconsistência do caráter sentido de deiscência do fruto para a separação entre espécies de *Microlicia* e *Lavoisiera*. Todavia, é necessário ampliar o número de espécies amostradas na tribo, avaliando a aplicabilidade dos caracteres diagnosticados no presente estudo, de modo a verificar tendências e a ocorrência de padrões estruturais durante o desenvolvimento dos frutos.

AGRADECIMENTOS

À CAPES e ao CNPq, pelas bolsas de doutorado concedida a RC Ribeiro. Ao CNPq, pela bolsa de iniciação científica de VSS Moraes e de produtividade em pesquisa de DMT Oliveira (processo 308117/2014-0). À FAPEMIG, pelo auxílio financeiro ao projeto (processo APQ-02231/12) e pela bolsa de iniciação científica de CR Magalhães.

REFERÊNCIAS

Almeda F, Martins AB. 2001. New combinations and new names in some Brazilian Microlicieae (Melastomataceae), with notes on the delimitation of *Lavoisiera*, *Microlicia*, and *Trembleya*. *Novon* **11**: 1–7.

- Barroso GM, Morim MP, Peixoto AL, Ichaso CLF 1999.** *Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas*. Viçosa: Editora UFV.
- Baumgratz JFA, Souza MLDR, Woodgyer EM, Niclughadha EM. 1995.** Polysporangiate anthers: described for the first time in Melastomataceae. *Kew Bulletin* **51**: 133–144.
- Baumgratz JFA, Martins AB, Rodrigues KF.** *Stenodon* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB30822>>. Acesso em: 05 Jan. 2016.
- Cellinese N. 1997.** Notes on the systematics and biogeography of the *Sonerila* generic alliance (Melastomataceae) with special focus on fruit characters. *Tropical Biodiversity* **4**: 83–93.
- Clausing G, Meyer K, Renner SS. 2000.** Correlations among fruit traits and evolution of different fruit within the Melastomataceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **133**: 303–326.
- Clausing G, Renner SS. 2001.** Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* **88**: 486–498.
- Cogniaux CA. 1883.** Melastomataceae. In: Martius CFP, Eichler AG, Urban I, eds. *Flora brasiliensis*. Lipsiea: Frid. Fleischer, 1–434.
- Fanh A, Zohary M. 1955.** On the pericarpial structure of the Legumen, its evolution and relation to dehiscence. *Phytomorphology* **5**: 99–111.
- Fritsch PW, Almeda F, Renner SS, Martins AB, Cruz BC. 2004.** Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *American Journal of Botany* **91**: 1105–1114.

- Goldenberg R, Almeda F, Sosa K, Ribeiro RC, Michelangeli FA. 2015.** *Rupestrea*: A new Brazilian genus of Melastomataceae, with anomalous seeds and dry indehiscent fruits. *Systematic Botany* **40**: 561–571.
- Haberlandt GJF. 1924.** *Physiologische Pflanzenanatomie*. 6th ed. Leipzig: Engelmann.
- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book.
- Knapp S. 2002.** Tobacco to tomatoes: a phylogenetic perspective on fruit diversity in the Solanaceae. *Journal of Experimental Botany* **53**: 2001–2022.
- Knapp S, Litt A. 2013.** Fruit—an angiosperm innovation. In Seymour GB, Poole M, Giovannoni JJ, Tucker GA, eds. *The molecular biology and biochemistry of fruit ripening*. Blackwell, London: Oxford, 22–42.
- Martins E. 1997.** Revisão taxonômica do gênero *Trembleya* DC. (Melastomataceae). Instituto de Biologia, Campinas: Universidade Estadual de Campinas.
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.
- Pabón-Mora N, Litt A. 2011.** Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of Solanaceae. *American Journal of Botany* **98**:1415–1436
- Paiva EAS, Pinho SZ, Oliveira DMT. 2011.** Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: Chiarini-Garcia H, Melo RCN, eds. *Light microscopy: methods and protocols*. New York: Springer/Humana Press, 37–49.
- Pizo MA, Morellato LPC. 2002.** A new rain-operated seed dispersal mechanism in *Bertolonia mosenii* (Melastomataceae), a Neotropical rainforest herb. *American Journal of Botany* **89**: 169–171.

- Renner SS. 1990.** A revision of *Rhynchanthera* (Melastomataceae). *Nordic Journal of Botany* **9**: 601–630.
- Renner SS. 1993.** Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* **13**: 519–540.
- Ribeiro RC, Oliveira DMT. 2014.** Small and hard seeds: a practical and inexpensive method to improve embedding techniques for light microscopy. *Acta Botanica Brasilica* **28**: 624–630.
- Romero R, Woodgyer E. 2016.** *Microlicia* in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB9782>>. Acesso em: 18 Jan. 2016
- Roth I. 1977.** *Fruits of Angiosperms*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Santos-Silva F, Mastroberti AA, Mariath JEA. 2015.** Capsule structure in three species of *Dyckia* (Bromeliaceae): ontogenetic and taxonomic issues. *The Journal of the Torrey Botanical Society* **142**: 249–257.
- Sass JE. 1951.** Botanical microtechnique. Iowa State University Press, Ames.
- Triana JJ. 1871.** Les Melastomacées. *Transactions of the Linnean Society, London* **28**: 1–188.
- Weckerle C, Rutishauser R. 2005.** Gynoecium, fruit and seed structure of Paullineae (Sapindaceae) *Botanical Journal of the Linnean Society* **147**: 159–189.

Tabelas

Tabela 1. Espécies de Microlicieae (Melatomataceae) selecionadas para o estudo.

Espécies	Coletor e número do coletor	Herbário
<i>Lavoisiera cordata</i> Cogn. ex Glaz.	M.J.R. Rocha et al. 376	BHCB154030
<i>Lavoisiera campos-portoana</i> Barreto	F.A.O. Silveira s.n.	BHCB179715
<i>Lavoisiera glandulifera</i> Naudin	F.A.O. Silveira s.n.	BHCB179711
<i>Lavoisiera imbricata</i> (Thunb.) DC.	F.A.O. Silveira s.n.	BHCB179710
<i>Microlicia fulva</i> Cham.	F.A.O. Silveira s.n.	BHCB179712
<i>Microlicia graveolens</i> DC.	M.J.R. Rocha et al. 698	BHCB158911
<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.	F.A.O. Silveira s.n.	BHCB 179713
<i>Trembleya laniflora</i> Cogn.	F.A.O. Silveira s.n.	BHCB 179714

Tabela 2. Características anatômicas observadas durante o Estádio I do desenvolvimento dos frutos das oito espécies de Microlicieae.

Espécies	ESTÁDIO I									
	Número de lóculos	Epiderme externa	Mesofilo ovariano			Epiderme interna	Feixes vasculares	Região de deiscência		Hipanto adnato ao ovário
			Número de camadas celulares	Idioblastos com cristais	Características celulares			Ocorrência	Características	
<i>Microlicia fulva</i>	3	Uniestratificada (células cuboides)	3-4	+	-	Uniestratificada (células cuboides)	3 ventrais e 1 dorsal, com cordões procambiais laterais	-		Curta extensão
<i>Microlicia graveolens</i>	3	Uniestratificada (células cuboides)	3-4	+	-	Uniestratificada (células cuboides)	6 ventrais, 1 dorsal e inúmeros feixes laterais	-		Curta extensão
<i>Lavoisiera campos-portoana</i>	8	Uniestratificada	10	+	Células próximas à epiderme interna com compostos fenólicos.	Uniestratificada (células alongadas anticlinalmente, em tamanhos regulares)	9 ventrais, 1 dorsal, e inúmeros laterais que se ramificam em cada carpelo	-		Adnação parcial
<i>Lavoisiera cordata</i>	6	Uniestratificada	10	+	Células próximas à epiderme interna com compostos fenólicos e as adjacentes a epiderme externa com paredes espessadas.	Uniestratificada (células cuboides e menores dorsalmente)	7 ventrais, 1 dorsal, e inúmeros laterais que se ramificam em cada carpelo	+	um par de células menores na epiderme interna da região dorsal de cada lóculo	Adnação parcial
<i>Lavoisiera glandulifera</i>	5	Uniestratificada	10	+	Células próximas à epiderme interna com compostos fenólicos e as adjacentes a epiderme externa com paredes espessadas e ocorrência de espaços intercelular.	Uniestratificada (células cuboides e menores dorsalmente)	7 ventrais, 1 dorsal, e inúmeros laterais que se ramificam em cada carpelo	+	um par de células menores na epiderme interna da região dorsal de cada lóculo	Adnação total

Tabela 2. Continuação. Características anatômicas observadas durante o Estádio I do desenvolvimento dos frutos das oito espécies de Microlicieae.

Espécies	Estádio I									
	Número de lóculos	Epiderme externa	Mesofilo ovariano			Epiderme interna	Feixes vasculares	Região de deiscência		Hipanto adnato ao ovário
			Número de camadas	Idioblastos com cristais	Características celulares			Ocorrência	Características	
<i>Lavoisiera imbricata</i>	6	Uniestratificada	9	+	Células próximas à epiderme interna com compostos fenólicos e as adjacentes a epiderme externa com paredes espessadas e ocorrência de espaços intercelular	Uniestratificada, (células cuboides e menores dorsalmente)	7 ventrais, 1 dorsal, e inúmeros laterais que se ramificam em cada carpelo	+	Um par de células menores na epiderme interna da região dorsal de cada lóculo	Adnação total
<i>Rhynchanthera grandiflora</i>	3	Uniestratificada	5	+	Células de paredes delgadas	Uniestratificada, (células cuboides e menores dorsalmente)	5 ventrais, 1 dorsal e inúmeros laterais que se ramificam em cada carpelo	+	Invaginação de células na epiderme interna da região dorsal de cada lóculo	Ausência de adnação
<i>Trembleya laniflora</i>	6	Uniestratificada	6	+	Células de paredes delgadas	Uniestratificada, (células cuboides e menores dorsalmente)	6 ventrais, 1 dorsal e inúmeros laterais que se ramificam em cada carpelo	-	-	Ausência de adnação

Tabela 3. Características anatômicas observadas durante o Estádio II do desenvolvimento dos frutos das oito espécies de Microlicieae.

Espécies	ESTÁDIO II				
	Exocarpo	Mesocarpo	Endocarpo	Região de deiscência	Hipanto
<i>Microlicia fulva</i>	Sem alterações significativas	Sem alterações significativas	Células menos alongadas anticlinalmente	Não evidente	Semelhante ao Estádio I
<i>Microlicia graveolens</i>	Sem alterações significativas	Sem alterações significativas	Alongamento anticlinal das células	Não evidente	Semelhante ao Estádio I
<i>Lavoisiera campos-portoana</i>	Sem alterações significativas	Crescimento em volume. Células próximas ao exocarpo espessadas e as próximas ao endocarpo com compostos fenólicos	Sem alterações significativas	Não evidente	Semelhante ao Estádio I
<i>Lavoisiera cordata</i>	Sem alterações significativas	Crescimento em volume, células próximas ao exocarpo espessadas e as próximas ao endocarpo contendo compostos fenólicos	Sem alterações significativas	Um par de células menores na epiderme interna da região dorsal de cada lóculo	Semelhante ao Estádio I
<i>Lavoisiera glandulifera</i>	Sem alterações significativas	Crescimento em volume, células próximas ao exocarpo são espessadas e as próximas ao endocarpo contendo compostos fenólicos	Sem alterações significativas	Não evidente	Semelhante ao Estádio I
<i>Lavoisiera imbricata</i>	Sem alterações significativas	Crescimento em volume, células as próximas ao exocarpo são espessadas e as próximas ao endocarpo contendo compostos fenólicos nas duas espécies	Sem alterações significativas	Não evidente	Semelhante ao Estádio I
<i>Rhynchanthera grandiflora</i>	Sem alterações significativas	Sem alterações significativas	Sem alterações significativas	Não evidente	Semelhante ao Estádio I
<i>Trembleya laniflora</i>	Sem alterações significativas	Crescimento em volume, células próximas ao exocarpo são delgadas e as próximas ao endocarpo contém compostos fenólicos	Alongamento periclinal das células	Não evidente	Semelhante ao Estádio I

Tabela 4. Características anatômicas observadas durante o Estádio III do desenvolvimento dos frutos das oito espécies de Microlicieae. Os diagramas da região de deiscência de cada espécie indicam células com parede espessada (maior espessura da linha) e a presença de compostos fenólicos (preto e cinza, cores diferentes denotam natureza química diferente).

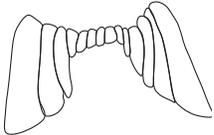
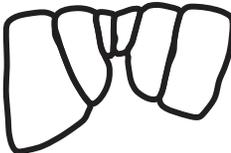
Espécies	ESTÁDIO III				
	Exocarpo	Mesocarpo	Endocarpo	Região de deiscência	Hipanto
<i>Microlicia fulva</i>	Sem alterações significativas	Sem alterações significativas	Alongamento periclinal e espessamento com maior deposição de compostos fenólicos nas faces anticlinais e periclinais internas	Formação de invaginação endocárpica na região dorsal de cada carpelo  Sentido da deiscência da região mediana para o ápice do fruto	Ausência do hipanto no fruto
<i>Microlicia graveolens</i>	Sem alterações significativas	Sem alterações significativas	Alongamento periclinal e espessamento com maior deposição de compostos fenólicos nas faces anticlinais e periclinais internas	Formação de invaginação endocárpica na região dorsal de cada carpelo  Sentido da deiscência da região mediana para o ápice do fruto	Ausência do hipanto no fruto
<i>Lavoisiera campos-portoana</i>	Sem alterações significativas	Compactação e aumento da deposição de compostos fenólicos nas células do mesocarpo	Alongamento periclinal das células, espessamento das paredes celulares e impregnação por compostos fenólicos	Células com paredes celulares delgadas formando uma linha de deiscência ao longo do septo, circundadas por células contendo compostos fenólicos  Sentido da deiscência da região mediana para o ápice do fruto	Adnação parcial (região apical não adnata)
<i>Lavoisiera cordata</i>	Sem alterações significativas	Compactação e aumento da deposição de compostos fenólicos nas células do mesocarpo	Alongamento periclinal das células	Invaginação endocárpica na região dorsal de cada carpelo  Sentido da deiscência da região mediana para o ápice do fruto	Adnação parcial (região apical não adnata)

Tabela 4. Continuação. Características anatômicas observadas durante o Estádio III do desenvolvimento dos frutos das oito espécies de Microlicieae. Os diagramas da região de deiscência de cada espécie indicam células com parede espessada (maior espessura da linha) e a presença de compostos fenólicos (preto e cinza, cores diferentes denotam natureza química diferente).

Espécies	ESTÁDIO III				
	Exocarpo	Mesocarpo	Endocarpo	Região de deiscência	Hipanto
<i>Lavoisiera glandulifera</i>	Sem alterações significativas	Compactação e aumento da deposição de compostos fenólicos, não se observa espaços intercelulares	Alongamento periclinal das células e espessamento das paredes celulares e impregnação por compostos fenólicos	Ausência de espessamento e impregnação por compostos fenólicos em três células situadas na região dorsal de cada carpelo 	Adnação total
<i>Lavoisiera imbricata</i>	Sem alterações significativas	Compactação e aumento da deposição de compostos fenólicos, não se observa espaços intercelulares	Alongamento periclinal das células	Dois pares de células espessas e impregnadas por compostos fenólicos 	Ampliação da região em que o ovário e hipanto são adnatos
<i>Rhynchanthera grandiflora</i>	Sem alterações significativas	Compactação e aumento da deposição de compostos fenólicos, não se observa espaços intercelulares	Alongamento periclinal das células endocarpo e espessamento das paredes celulares e impregnação por compostos fenólicos	Espessamento e impregnação por compostos fenólicos das células situadas na região dorsal de cada carpelo. 	Ampliação da região em que o ovário e hipanto são adnatos
<i>Trembleya laniflora</i>	Sem alterações significativas	Compactação e aumento da deposição de compostos fenólicos, não se observa espaços intercelulares	Espessamento das paredes celulares e impregnação por compostos fenólicos	Espessamento e impregnação por compostos fenólicos das células situadas na região dorsal de cada carpelo 	Ausência do hipanto no fruto

Figuras

Figura 1. Aspecto geral de secções transversais de botões florais de espécies de Microlicieae no Estádio I. A, *M. fulva*. B, *M. graveolens*. C, *R. grandiflora*. D, *L. cordata*. E, *L. glandulifera*. F, *L. imbricata*. G, *T. laniflora*. H, *L. campos-portoana*. hy, hipanto. Barras de escala: A–B, 300 μm ; C–H, 500 μm .

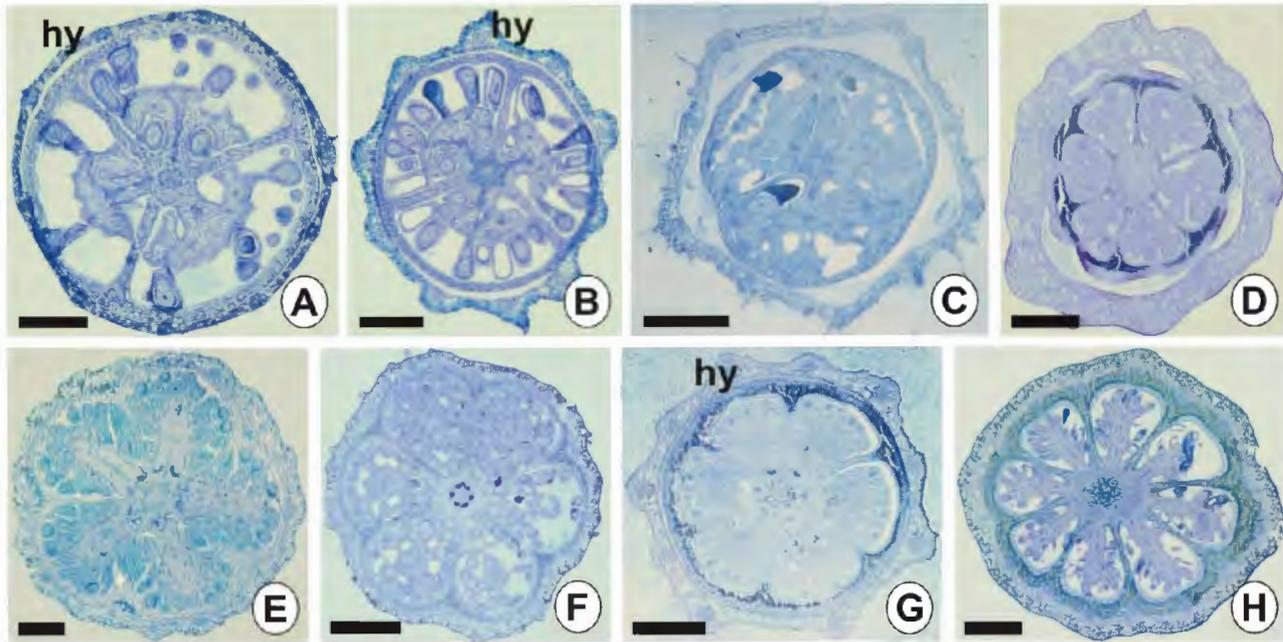


Figura 2. Detalhes da parede ovariana e do hipanto de botões florais de espécies de Microlicieae no Estádio I, vistos em secção transversal. A–H, Região dorsal do ovário. A, *M. fulva*. B, *M. graveolens*. C, *R. grandiflora*. D, *T. laniflora*. E, *L. campos-portoana*. F, *L. cordata*. G, *L. glandulifera*. H, *L. imbricata*. I–Q, Região ventral do ovário. I, *M. fulva*. J, *T. laniflora*. L, *R. grandiflora*. M, *M. graveolens*. N, *L. cordata*. O, *L. glandulifera*. P, *L. imbricata*. Q, *L. campos-portoana*. Seta, região de deiscência; linha tracejada, feixe ventral; hy, hipanto; ie, epiderme interna; oe, epiderme externa; om, mesofilo ovariano; db, feixe dorsal. Barras de escala: A–B, 20 µm; C, I–M, O–P, 50 µm D, F, H–Q, 100 µm; E, G, 200 µm.

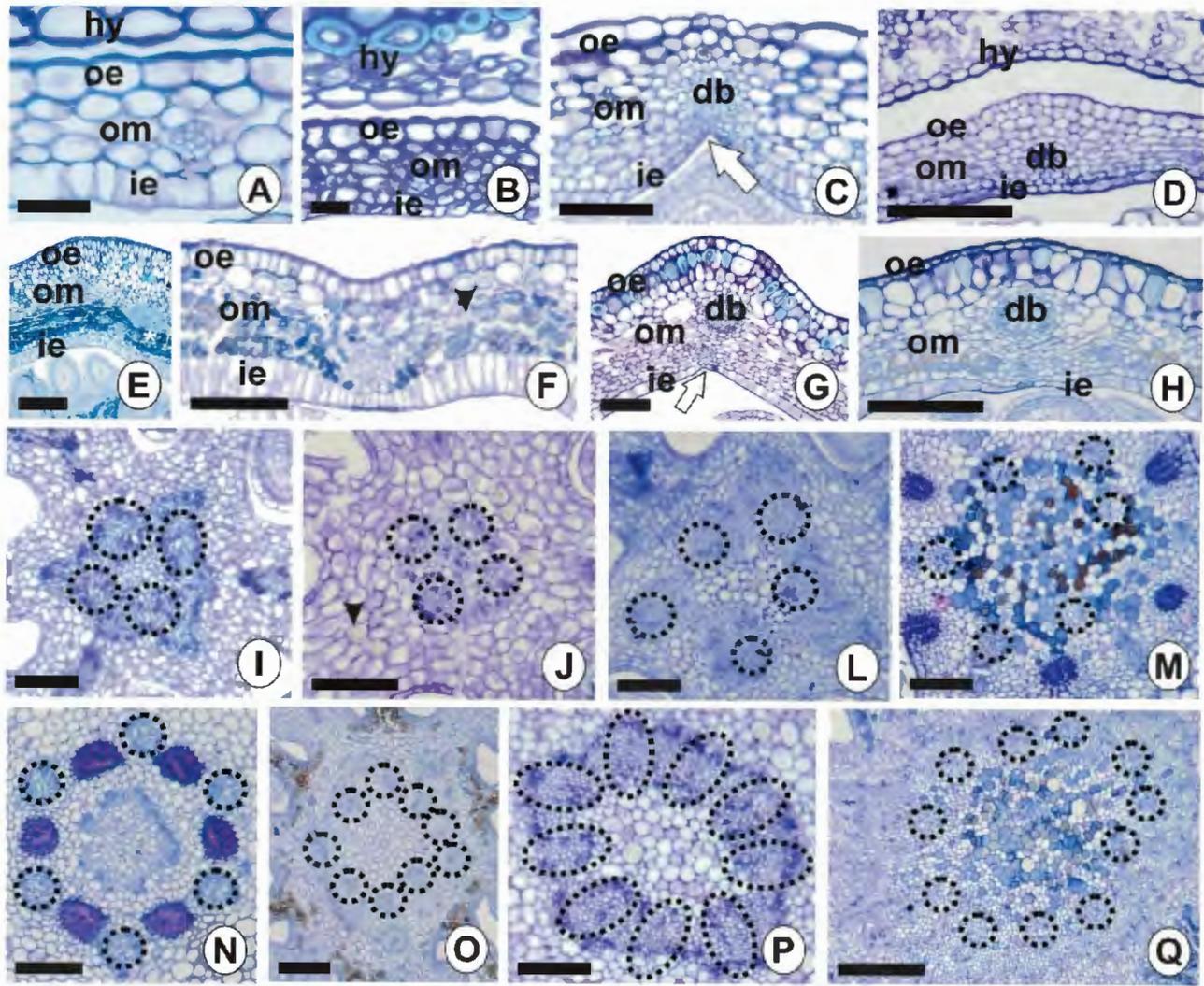


Figura 3. Detalhes de secções transversais das camadas pericárpicas de espécies de Microlicieae no Estádio II. A, *M. fulva*. B, *M. graveolens*. C, *L. cordata*. D, *T. laniflora*. E, *L. glandulifera*. F, *L. imbricata*. G, *R. grandiflora*. H, *L. campos-portoana*. Seta, região de deiscência; ponta de seta, idioblasto cristalífero; asterisco, célula com compostos fenólicos; db, feixe dorsal; en, endocarpo; es, esclereíde, ex, exocarpo; hy, hipanto; me, mesocarpo. Barras de escala: A–B, 20 µm; C, H, 200 µm; D–E, 50 µm; F–G, 100 µm.

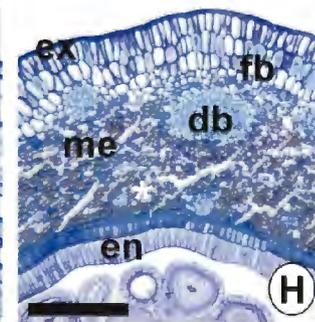
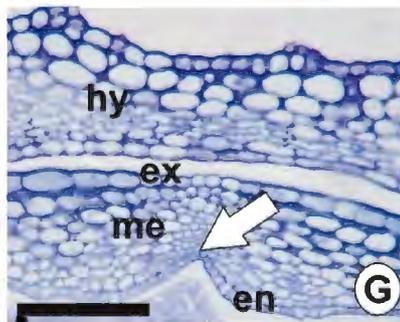
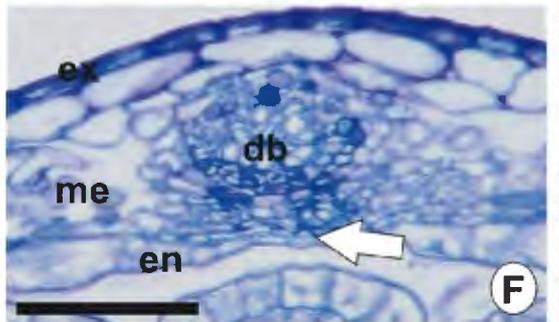
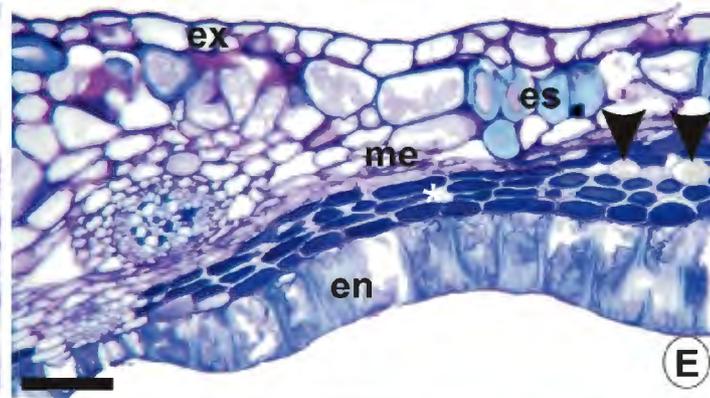
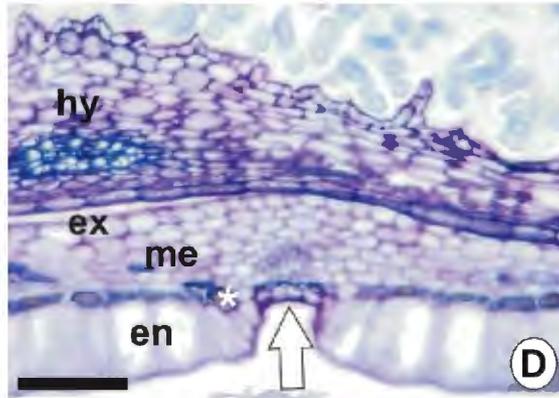
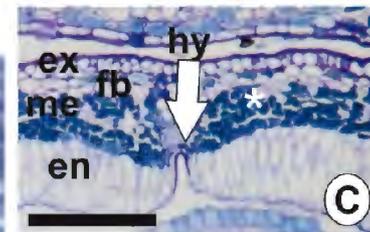


Figura 4. Detalhes das secções transversais das camadas pericárpicas de espécies de Microlicieae no Estádio III. A–B, *M. fulva*. Fruto com 15 (A) e 30 (B) dias após a antese (DAA), destacando a região de deiscência. C–D, *M. graveolens*. Fruto com 15 (C) e 30 (D) DAA, destacando a região de deiscência. E–F, *T. laniflora*. Fruto com 15 (E) e 30 (F) DAA, destacando a região de deiscência. G–H, *R. grandiflora*. Fruto com 15 (G) e 30 (H) DAA, destacando a região de deiscência. I–J, *L. cortada*. Fruto com 15 (I) e 30 (J) DAA, destacando a região de deiscência. Seta, região de deiscência; asterisco, célula com compostos fenólicos; en, endocarpo; ex, exocarpo; hy, hipanto; me, mesocarpo. Barras de escala: A–E 50 µm; F–J, 100 µm.

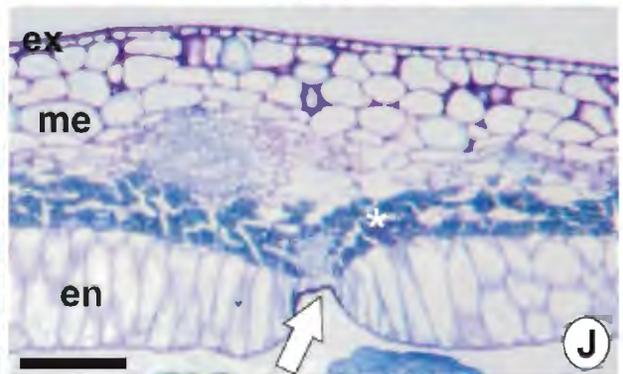
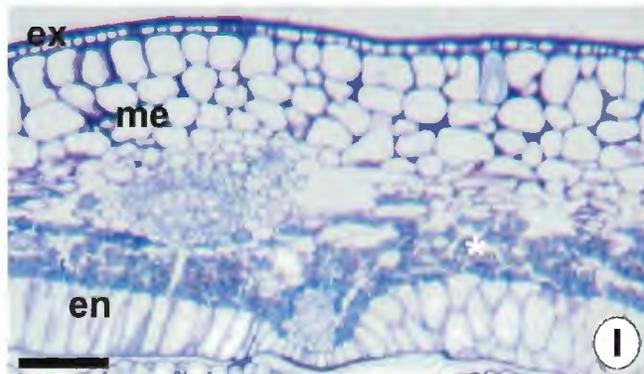
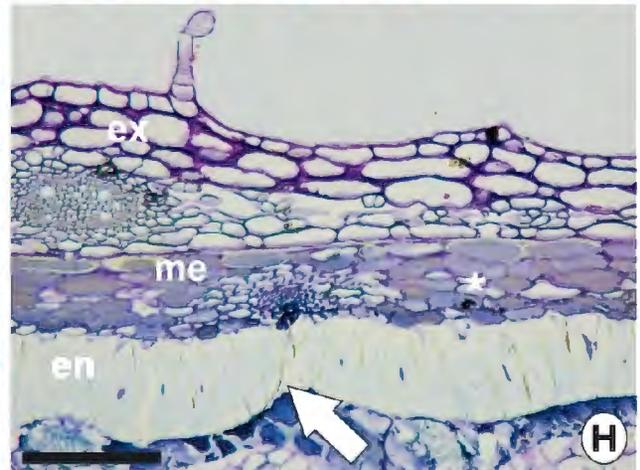
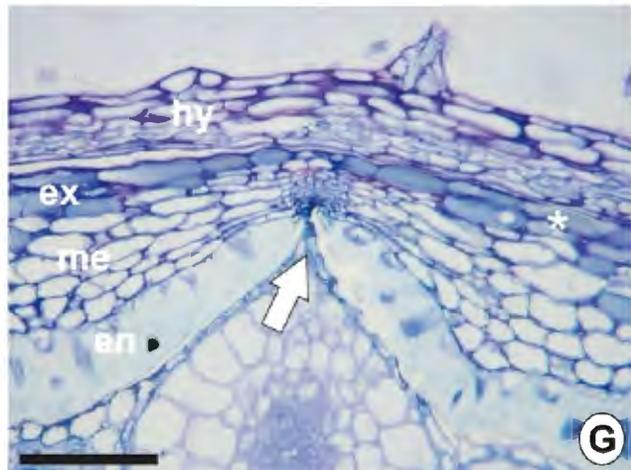
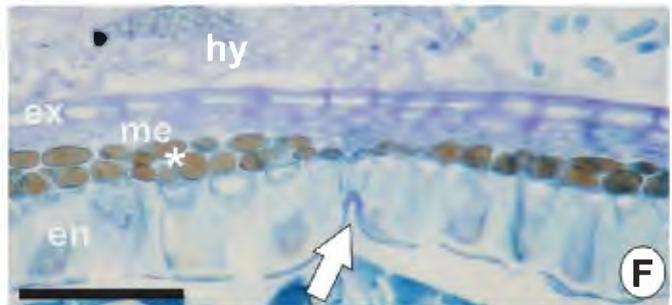
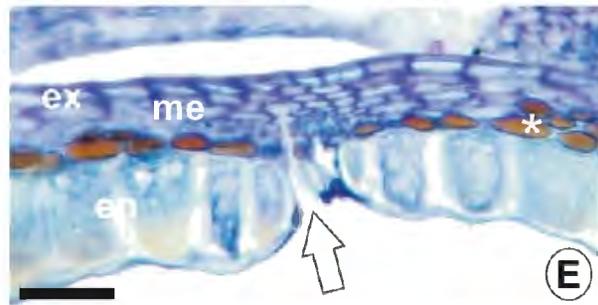
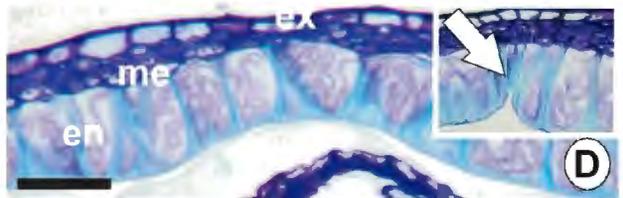
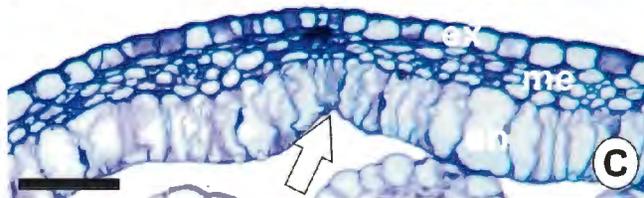
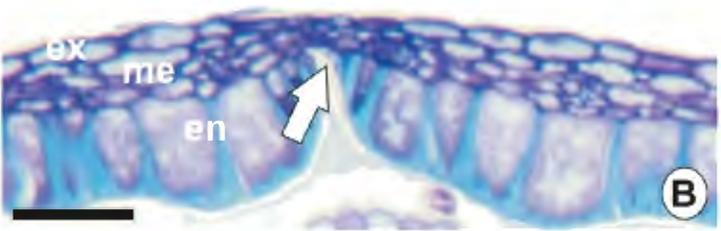


Figura 5. Detalhes das secções transversais das camadas pericárpicas de espécies de Microlicieae no Estádio III. A–B, *L. glandulifera*. Fruto com 15 (A) e 30 (B) dias após a antese (DAA), destacando a região de deiscência. C–D, *L. imbricata*. Fruto com 15 (C) e 30 (D) DAA, destacando a região de deiscência. E–G, *L. campos-portoana*. Fruto com 15 (E), 45 (F, G) e 60 (H) DAA, destacando a região de deiscência. Seta, região de deiscência; ponta de seta, idioblasto cristalífero; asterisco, célula com compostos fenólicos; db, feixe dorsal; en, endocarpo; ex, exocarpo; hy, hipanto; me, mesocarpo. Barras de escala: A–C, I, 100 µm; E, G, 50 µm; D, F, H, 200 µm.

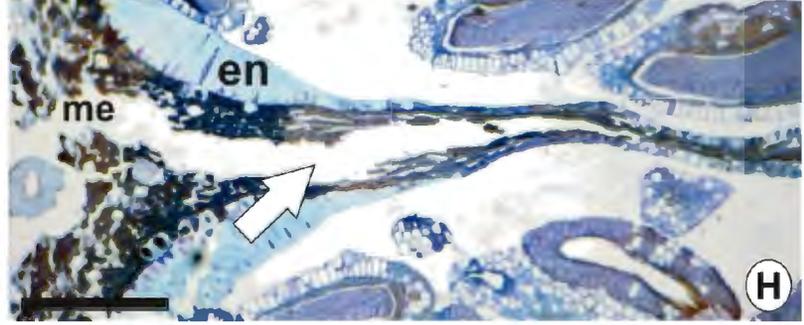
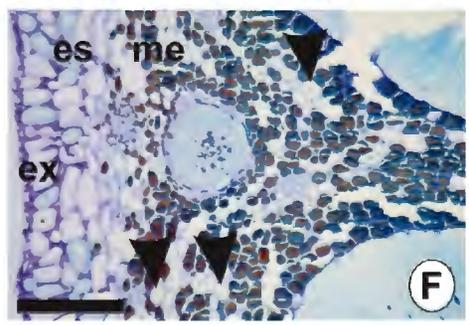
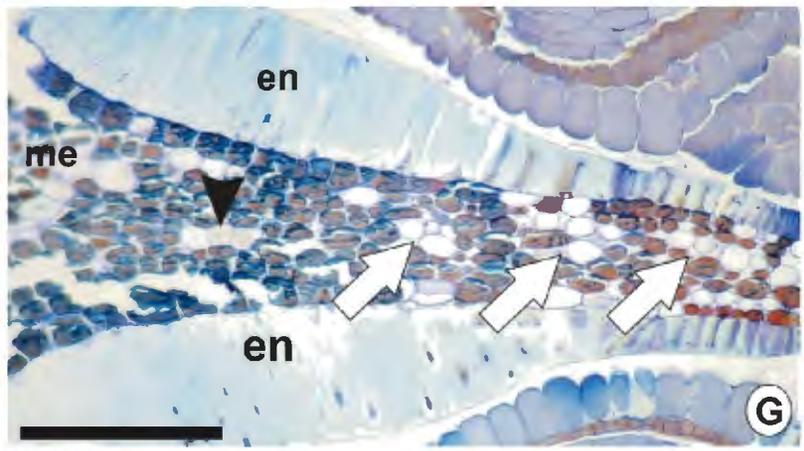
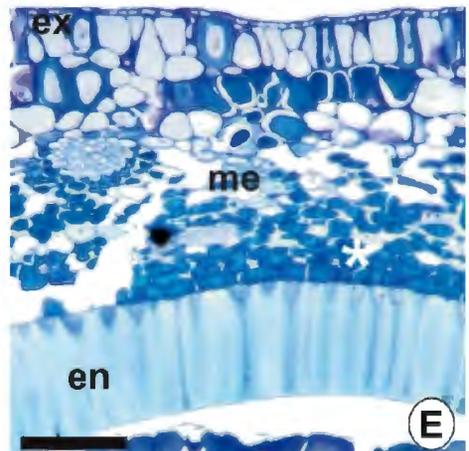
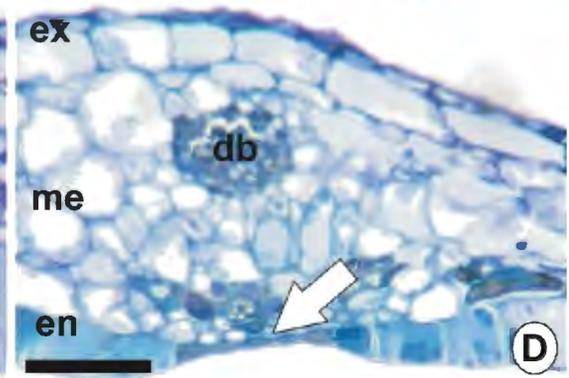
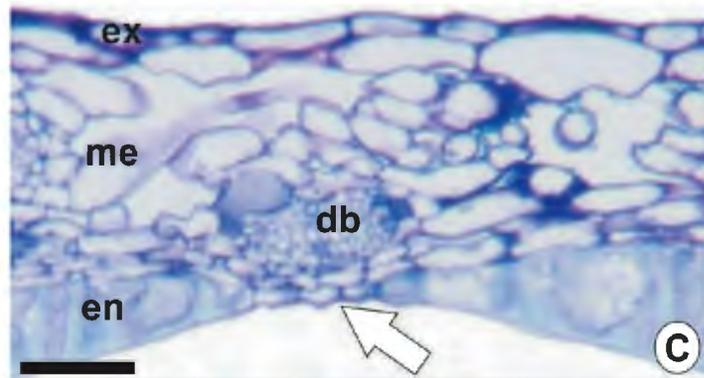
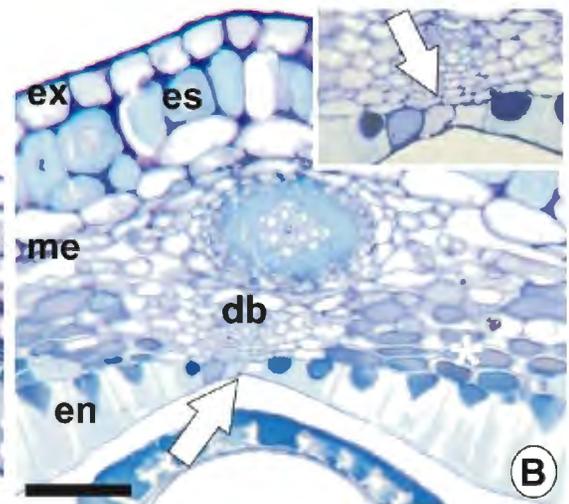
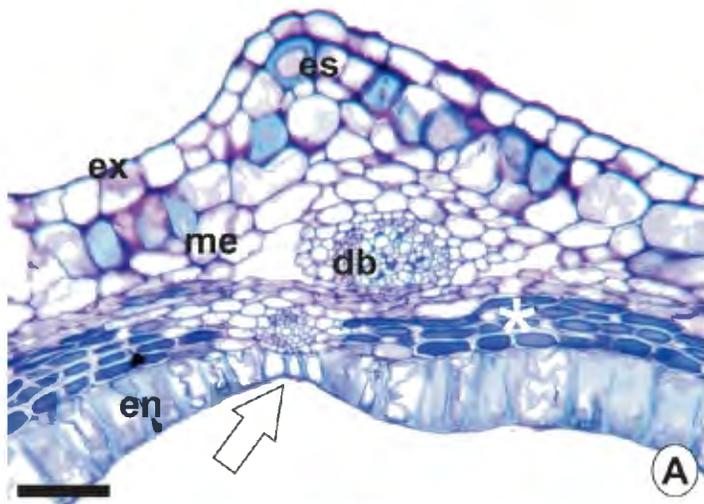
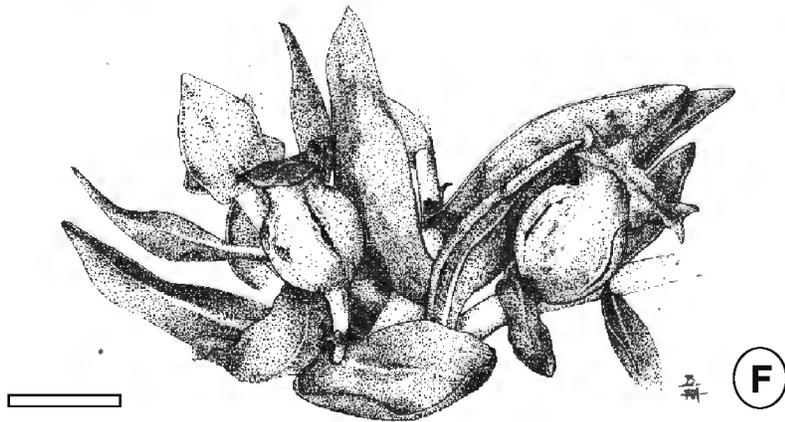
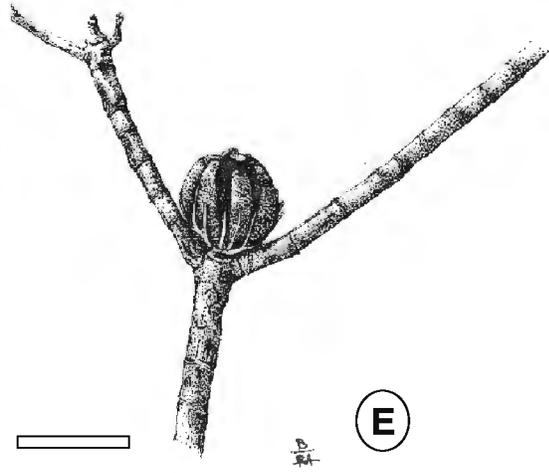
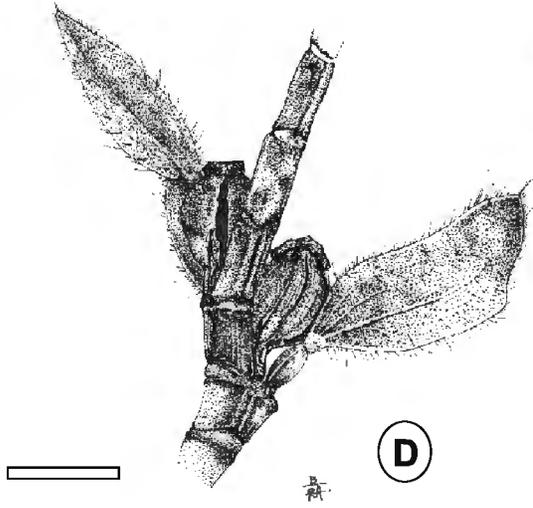
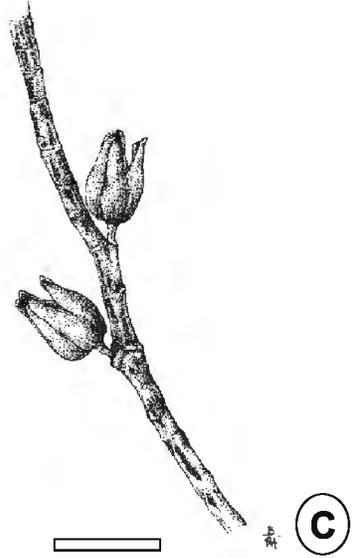
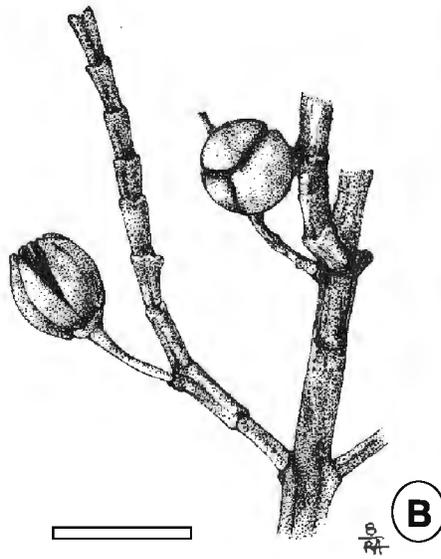


Figura 6. Ilustração dos frutos em deiscência de seis espécies de Microlicieae (Melatomataceae) selecionadas para o estudo. A, *Lavoisiera imbricata*. B, *Microlicia fulva*. C, *Microlicia graveolens*. D, *Lavoisiera glandulifera*. E, *Lavoisiera cordata*. F, *Lavoisiera campos-portoana*. Barras de escala: A, D–F, 1 cm; B,C, 0.5 cm.



Capítulo IV

(Aceito para publicação por *Seed Science Research*)



1 **Does seed coat structure modulate gut-passage effects on seed germination? Examples**
2 **from Miconieae DC. (Melastomataceae)**

3

4 Running title: Gut-passage effects on germination of Miconieae

5

6

7 **Rafaella C. Ribeiro, Maria Letícia N. Figueiredo, Agnello Picorelli, Denise M. T.**

8 **Oliveira^{*} and Fernando A. O. Silveira^{*,†}**

9 Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas

10 Gerais, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil

11

12 **Key words: frugivory, fruit extract, seed coat, seed dispersal, seed dormancy**

13

14

* These authors contributed equally to this work

† Correspondence

Email: faosilveira@icb.ufmg.br

Telephone: 55 031 34092689

Fax number: 55 031 34092671

15 Abstract

16 Fruits of Melastomataceae constitute a key resource for Neotropical frugivores. However, the
17 mechanisms determining gut-passage effects on seed germination are poorly known. Here, we
18 determine how bird gut-passage affects seed germination in three species of Miconieae by
19 running germination experiments, examining changes in seed coat structure and determining
20 germination inhibition by fruit extracts. Mature fruits of *Clidemia urceolata*, *Leandra aurea*
21 and *Miconia rubiginosa* were sampled in southeastern Brazil and seeds were submitted to
22 treatments evaluating gut-passage effects and different concentrations of fruit extracts. Light
23 and SEM microscopy were used to compare seed coat structure and thickness of control and
24 gut-passed seeds. We found minor effects of gut passage on seed germination. However,
25 changes in seed coat structure of gut-passed seeds of *L. aurea* may have been related to a
26 decrease in germination. Our data also support the idea that germination inhibitors in fruit
27 pulp may contribute to the inhibition effect. Our study corroborates the idea that changes in
28 seed coat following gut passage modulate the complex fruit-frugivore interactions especially
29 between plants and generalist dispersers and that seed cleaning is a key factor determining
30 seedling establishment in Neotropical Melastomataceae.

31

32 Introduction

33 Seed dispersal is a key process for plant population dynamics and for community-level
34 processes in natural and man-made environments (Jordano, 2000). The benefits of frugivory
35 and seed dispersal to plants include seed transport away from the parent plant, pulp removal
36 (seed cleaning), seed deposition at sites that may affect the germination and establishment of
37 new individuals, and fertilization effects (Traveset *et al.*, 2007; Schupp *et al.*, 2010).
38 According to Traveset *et al.* (2007), the effect in germination of the seed passage through the
39 digestive tract of vertebrates can be positive, negative or null. Besides, gut-passage effects can

40 vary with both disperser and plant traits (Traveset *et al.*, 2001a), habitat (Baskin and Baskin,
41 1998), population (Traveset, 1998) and seed size (Verdú and Traveset, 2004), but the
42 mechanisms modulating gut-passage effects are poorly known.

43 Melastomataceae is a pantropical family that comprises nearly 4,600 species and
44 attains higher diversity in the Neotropics (Renner *et al.*, 2001). Its fleshy fruits are an
45 important food resource for frugivores in tropical environments, since species of the family
46 produce fruits with small seeds that are consumed by taxonomic-wide communities of birds,
47 especially when food is scarce (Silveira *et al.*, 2013). For Melastomataceae, the effects of the
48 passage through the digestive tract of birds are quite complex, and can be negative (Alves *et*
49 *al.*, 2008), null (Gomes *et al.*, 2008; Silveira *et al.*, 2012) or positive (Ellison *et al.*, 1993;
50 Silveira *et al.*, 2012). However, the causes for interspecific variation in seed responses to gut
51 passage are unclear. Possible underlying causes are seed traits (e.g. seed size, pulp
52 composition, seed coat thickness, texture and permeability) (Pollux *et al.*, 2005; Tewksbury *et*
53 *al.*, 2008; Traveset *et al.*, 2008), bird morphological (e.g. size and presence of gizzard)
54 (Santamaría *et al.*, 2002; Traveset *et al.*, 2001b) and physiological traits (e.g., digestive fluids
55 varying according to pH and water, amount of plant material ingested; Traveset *et al.*, 2001b),
56 and gut-passage duration (Murray *et al.*, 1994; Traveset *et al.*, 2001b; Charalambidou *et al.*,
57 2005; Tewksbury *et al.*, 2008).

58 Small seeds are more slowly separated from the pulp than larger seeds, and longer
59 transit times inside the frugivore guts may lead to deleterious effects resulting from excessive
60 scarification (Murray *et al.*, 1994). The time of seed retention in bird guts depends largely on
61 the length of its digestive tract. Birds with a specialized fruit diet have shorter digestive tracts
62 (Karasov and Levey, 1990) and, potentially, the low retention time may promote more
63 positive effects on seeds compared with less specialized frugivorous birds. In this work, we
64 aimed to investigate whether the seed coat structure modulates gut-passage effects on three

65 species of Miconieae (Melastomataceae). Given these assumptions, our goals were testing the
66 following hypotheses: 1) germination responses after the passage through the digestive tract
67 are related to the structural changes in the seed coat; 2) there is a positive correlation between
68 the frugivory degree and the effect on germination after the passage through the digestive
69 tract.

70

71 **Material and methods**

72 *Study site and species*

73 Berries of three species of Miconieae (Melastomataceae) were collected at Serra do Cipó
74 (19°10'–19°20'S and 43°30'–43°40'W), Southeastern Brazil. The main vegetation at Serra do
75 Cipó is called *campo rupestre*, a fire-prone seasonal grassland in which sclerophyllous,
76 ericoid-like plants establish on quartzite-derived, nutrient-poor, acidic and shallow soils
77 (Silveira *et al.*, 2015). At the *campo rupestre*, Melastomataceae comprises the most diverse
78 animal-dispersed family (Silveira *et al.*, 2015). The altitude of the study site ranges from 850
79 to 1,800 m (Madeira and Fernandes, 1999) and the climate is mesothermic, with dry winters
80 of 4 to 5 months and rainy summers of 7 to 8 months; the average annual precipitation is
81 1,500 mm (Madeira and Fernandes, 1999).

82 Berries of Miconieae are variable in seed number, dispersal phenology and are
83 consumed by a wide variety of frugivores in the Neotropics (Silveira *et al.*, 2013). Three
84 species of Miconieae were selected: *Clidemia urceolata* DC., *Leandra aurea* (Cham.) Cogn.
85 and *Miconia rubiginosa* (Bonpl.) DC., all of them are widespread species in South America
86 (Goldenberg *et al.*, 2013) and co-occurring with many bird species. The plants are dominant
87 shrubs at the study site and produce small and purple or black berries. Ripe berries from 20
88 individuals of each species were collected and immediately taken to the laboratory for the
89 experiments. The number of seeds per fruit was estimated in five replicates of three fruits.

90 For this study, we selected *Tangara sayaca* L. and *Schistoclamys ruficapillus* Vieillot
91 (Thraupidae) because both species eat melastome fruits but differ in their diets (Silveira *et al.*,
92 2012). *Tangara sayaca* is an omnivore bird that feeds predominantly of insects, whereas *S.*
93 *ruficapillus* is also an omnivore, but its diet is mainly consisted of fruits (Sick, 1997).

94

95 ***Gut-passage effects on germination***

96 To determine the effects of seed passage through the bird digestive tract, the factorial
97 combination of three plant species (*C. urceolata*, *L. aurea* and *M. rubiginosa*) with two seed
98 treatments (hand extracted and gut passage) and two bird species (*S. ruficapillus* and *T.*
99 *sayaca*) were performed. In treatment I, manually extracted seeds were washed for 5 minutes
100 in running water and dried for 24 h in room temperature (control treatment). In treatment II,
101 25 fruits were offered to two or three individuals of *T. sayaca* provided by the Centro de
102 Triagem de Animais Silvestres (CETAS) in Belo Horizonte, Minas Gerais State, Brazil. In
103 treatment III, the same procedures were done for *S. ruficapillus*. CETAS is a governmental
104 center of wildlife rehabilitation where birds are kept in good health conditions before being
105 released into their natural habitats. Fruits of a single species of Miconieae were offered to the
106 birds early morning per day (Silveira *et al.*, 2012). Seed retention time, the time interval
107 between the first fruit ingestion and the release of the seed in feces, was registered for each
108 bird species. To ensure independent samples, this experiment was conducted for two days for
109 each plant species.

110 Since all studied species produce minute seeds (0.07 x 0.05 cm, 0.11 x 0.06 cm and
111 0.13 x 0.11 cm for *C. urceolata*, *L. aurea* and *M. rubiginosa* respectively) we could not carry
112 out the germination experiments under field conditions. Six replicates of 25 seeds of each
113 species from all treatments were set in Petri dishes containing natural soil (37 g) from the area
114 where the species occur (Traveset *et al.*, 2007) to simulate the natural conditions. The Petri

115 dishes were incubated in germination chambers under a 12/12h photoperiod with alternated
 116 temperatures of 15 and 25°C, which are considered suitable for the germination of
 117 Melastomataceae seeds (Silveira *et al.*, 2013). The substrate was irrigated with a 2%
 118 Nistatin™ solution to prevent fungi growth and watered whenever needed to keep moisture
 119 constant. Germination was monitored on daily intervals for 50 days.

120

121 ***Germination inhibitors in the fruits***

122 Previous studies have shown that melastome seeds do not germinate within intact fruits
 123 (Silveira *et al.*, 2013). To evaluate the possible occurrence of germination inhibitors in fruit
 124 pulp of the studied species, seeds were set to germinate in three fruit extract concentrations
 125 (100%, 50% and 5%) and in a control group. After manually removing the seeds from the
 126 fruits, we prepare the 100% extract macerating 100 fruits of each species in 40 mL of distilled
 127 water and filtering the solution. Dilutions were made for the 50% and 5% extracts from that
 128 100% solution. Seeds in the control group were moistened with distilled water. The samples
 129 were incubated in germination chambers at 25°C and a 12/12h photoperiod. Six replicates of
 130 25 seeds were set for each treatment. Germination was monitored on daily intervals for 50
 131 days.

132

133 ***Statistical analysis***

134 Data in percentage were converted into arcsin of the square root to meet the assumptions of
 135 the parametric analysis. Mean germination time (MGT) was calculated following the formula
 136 (Ranal and Santana, 2006):

$$137 \quad MGT = \frac{\sum_{i=1}^k niti}{\sum_{i=1}^k ni}$$

138 where ni is the number of seeds germinated in the time i , t_i is the time from the start of the

139 experiment to the *ith* observation, and *k* is the time of last germination. Statistical differences
140 between the treatments were determined by ANOVA followed by Tukey test ($\alpha= 0.05$).

141

142 ***Anatomical studies and SEM***

143 The manually extracted and gut-passed seeds were fixed in formaldehyde-acetic acid-50%
144 ethanol (Johansen, 1940) for 48 h and passed through vacuum. A sample of seeds was
145 processed for light microscopy according to Ribeiro and Oliveira (2014), embedded in (2-
146 hydroxyethyl)-methacrylate (Leica™) and processed in freezer to delay polymerization as
147 indicated by Paiva *et al.* (2011). Eight micrometers transverse and longitudinal sections were
148 obtained in a rotary microtome (Zeiss Hyrax M40, Microm GmbH, Walldorf, Germany). The
149 sections were stained with 0.05% toluidine blue in acetate buffer at pH 4.7 (O'Brien *et al.*,
150 1964, modified) and mounted with Entellan™. According to Briggs *et al.* (2005), we used the
151 toluidine blue staining to recognize phenolic compounds. The sections were analyzed using a
152 Zeiss light microscope (Zeiss, Oberkochen, Germany) and the anatomical terminology
153 follows Corner (1976) and Werker (1997).

154 To analyze the micromorphology of the seed surface, the gut-passed seeds were fixed
155 in Karnovsky solution (Karnovsky, 1965) for 24 h and passed through vacuum. The material
156 was dehydrated in increasing ethanol series, dried in the critical point with a Balzers CPD 030
157 equipment, glued to stubs and gold-coated in a Balzers SCD 050 equipment. Non-ingested
158 seeds were dried in an incubator at 60°C, glued to stubs and gold-coated as previously
159 described. The analysis and description of the samples were made in a scanning electron
160 microscope Quanta 200 (Fei Company), producing digital images. The terminology followed
161 Ocampo and Almeda (2013). Seed coat thickness was measured in the median longitudinal
162 section of antiraphal region of five seeds per species using the AxioVision Zeiss software.

163

164 **Results**

165 Germinability of hand-extracted seeds was < 5% in *C. urceolata* and *L. aurea*, and
166 germination of *M. rubiginosa* was not germinated (Fig. 1A, B). For *C. urceolata*, the increase
167 in germinability of gut-passed seeds compared to hand-extracted seeds depended on the bird
168 species identity. The germinability of gut-passed seeds of *S. ruficapillus* was significantly
169 higher than hand-extracted seeds of *C. urceolata* (Fig. 1A), but gut-passed seeds of *T. sayaca*
170 did not germinate more compared to control seeds (Fig. 1A). In contrast, the germinability of
171 hand-extracted seeds in *L. aurea* was larger than gut-passed seeds for both bird species (Fig.
172 1B). For *C. urceolata* and *L. aurea*, gut passage did not change MGT (Fig. 1C, D). The fruits
173 from all species presented extensive signs of fungi infestation after 50 days. In the gut-passed
174 experiments, seed retention time was 20 minutes in both bird species for all plant species.

175 Gut passage did not change seed coat structure in *C. urceolata* (Fig. 2A–I) or *M.*
176 *rubiginosa* (Fig. 2S–AA). For *L. aurea* (Fig. 2J–R), there was a small projection in the cells
177 of the seed coat after the ingestion by *S. ruficapillus* (compare Fig. 2L and 2O with 2R).
178 However, there were no significant differences in the seed coat thickness comparing gut-
179 passed and control seeds (Fig. 3A–I) in all species (*C. urceolata*: $F= 0.844$, $P=0.454$, *L.*
180 *aurea*: $F= 0.408$, $P=0.674$ and *M. rubiginosa*: $F= 1.313$, $P=0.305$). The epidermis in the seed
181 coat is unistratified in all species (Fig. 3A–I). In *C. urceolata* and *L. aurea*, the seed coat has
182 straight cells (Fig. 3A–F), but there are oblique cells in *M. rubiginosa* (Fig. 3G–I). In mature
183 seeds, the epidermis in the seed coat is composed by dead cells with regular thick walls (Fig.
184 3A–I). Phenolic compounds were observed in cell walls in all seed coats (Fig. 3A–I). There
185 were no anatomical changes in the seed coat of the three species when we compare control
186 seeds (Fig. 3A, D, G) with seeds passed through the digestive tract of *T. sayaca* (Fig. 3B, E,
187 H) and *S. ruficapillus* (Fig. 3C, F, I).

188 In the experiment of fruit extracts, seed germinability was low in *C. urceolata* (<12%;

189 Fig. 4A) and in *M. rubiginosa* (<10%; Fig. 4C). For both species, the effect of the 50%
190 concentration extract was significantly different from the effect of other concentrations and
191 the control group (Fig. 4A, C). In *C. urceolata* (Fig. 4A, D), the 50% concentration extract
192 decreased germination, but the other concentrations did not. For *M. rubiginosa* (Fig. 4C, F),
193 the opposite effect was found: 50% concentration extract increased germinability compared to
194 the control. For *L. aurea*, germinability was >30% in all treatments, with no significant
195 differences among treatments (Fig. 4B). In all species the MGT differed significantly among
196 treatments (Fig. 4D–F). The 100% concentration extract significantly increased MGT in *C.*
197 *urceolata* (Fig. 4D). However, comparatively, the 50% concentration extract had more effect
198 on MGT than 100% in *L. aurea* (Fig. 4E) and *M. rubiginosa* (Fig. 4F).

199

200 Discussion

201 Understanding the complexity of factors that determine the outcome of vertebrate gut
202 passage on seed germination is a challenging issue in seed dispersal ecology. To date, there is
203 no consensus on which specific mechanism is responsible for changes in germination
204 percentage and time following gut passage (Traveset *et al.*, 2008). Here, we show that birds
205 with higher degree of frugivory had higher mouth treatment (*sensu* Schupp *et al.*, 2010)
206 compared to a more generalist (omnivore bird), which suggests that the degree of frugivory
207 plays an important role in determining gut passage outcomes. We have also shown that slight
208 changes in seed coat structure after gut passage may have negatively affected germination
209 responses of gut-passed seeds of *Leandra*, indicating that plant traits are also determinants of
210 gut-passage effects.

211 Species of Melastomataceae have evolved generalist seed dispersal systems (*sensu*
212 Mckey, 1975), indicating that their fruits are consumed by a wide range of vertebrates ranging
213 from strict frugivores to generalist species (Silveira *et al.*, 2013 and references therein). It has

214 recently been shown that gut-passage effects on melastomes range from negative to positive
215 (Silveira *et al.*, 2012, 2013). In our study, *S. ruficapillus*, the bird with higher degree of
216 frugivory provided *C. urceolata* with better mouth treatment than *T. sayaca*, the more
217 omnivorous bird. Relative shorter gut lengths in birds with high frugivory degree result in
218 shorter retention times within guts, and therefore seeds are less likely to experience excessive
219 abrasion that is harmful to embryos (Karasov and Levey, 1990; Levey and Martínez del Rio,
220 2001). However, the same pattern was not observed in *L. aurea*. This result points out to a
221 multitude of factors involving the complex eco-evolutionary dynamics of generalist fruit-
222 frugivore interactions (Stiles and Rosselli, 1993).

223 On the other hand, both bird species had a negative effect on seed germination of *L.*
224 *aurea*. Gut-passed seeds of *L. aurea* had changes on superficial cells of the seed coat that may
225 have decreased germination compared to hand-extracted seeds. Similar results were observed
226 by Bravo *et al.* (2014) in seeds of *S. nigrum* wherein the gut-passed seeds showed changes on
227 superficial cells of the seed coat and had lower germination success than non-ingested seeds.
228 This result indicates that changes in seed coat structure and physiology modulate the outcome
229 of gut-passage effects in Melastomataceae, as shown by Traveset *et al.* (2008). Nevertheless,
230 changes in germination were not related to changes in seed coat thickness between unpassed
231 and gut-passed seeds. The fact that this result was not observed for *C. urceolata* reinforces the
232 idea of species-specific effects of gut passage (Traveset *et al.*, 2001a) for species with
233 generalist dispersal systems (Silveira *et al.*, 2012).

234 Our data also show that seed cleaning is an important service delivered by both bird
235 species. Seed cleaning is a key process because it reduces the inhibition effect of high osmotic
236 pressure, light-blocking pigmentation and secondary metabolites in seed germination,
237 improving dispersal quality (Samuels and Levey, 2005). Melastome seeds do not germinate
238 within intact fruits but the reasons for lack of germination remained unknown (Silveira *et al.*,

239 2013). Here, we show that fruit extracts of the studied species can inhibit seed germination in
240 *L. aurea* as shown in other Melastomataceae species (Amaral and Paulillo, 1992; Carreira and
241 Zaidan, 2007; Silveira *et al.*, 2013). The mechanisms accounting for increasing germination in
242 *C. urceolata* and in *M. rubiginosa* in fruit extracts treatments are currently unknown and
243 deserve further investigation.

244 Our results suggest that seed germination in melastomes from *campo rupestre* is
245 dependent on the consumption of their fruits by birds. Overall, gut passage exerts a null or
246 minor effect on seed germination, but seed cleaning is necessary to remove germination
247 inhibitors present in the fruit pulp of *Leandra*. In addition, our study also supports the idea
248 that more specialized frugivores provide high-quality dispersal for the plants. Finally, our data
249 suggest that the small changes observed in the seed coats affect germination in *L. aurea*,
250 supporting the idea that biochemical, physical and physiological changes on seed coats during
251 seed passage modulate the outcome of the complex fruit-frugivores interactions. Given that
252 the outcome of gut passage can be affected by experimental conditions, further
253 experimentation to improve our understanding of fruit-frugivore interactions in the Neotropics
254 should be addressed under field conditions.

255

256 **Acknowledgements**

257 We thank the Centro de Microscopia Eletrônica of the Universidade Federal de Minas Gerais,
258 Brazil, for provide equipment and technical support for SEM and Daniel Vilela, who allowed
259 access to the CETAS in Belo Horizonte, Minas Gerais State, Brazil.

260

261 **Financial support**

262 Financial support was provided by the Brazilian Conselho Nacional de Desenvolvimento
263 Científico e Tecnológico (CNPq, process 482720/12), the Fundação de Amparo à Pesquisa de

264 Minas Gerais (FAPEMIG, process APQ-02231/12) and the Pró-Reitoria de Pesquisa da
265 Universidade Federal de Minas Gerais. This study was in partial fulfilment of the PhD
266 requirements of RCR in Plant Biology, who received a scholarship from the Brazilian
267 Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and CNPq. DMTO
268 and FAOS received research grants from the CNPq (process 308117/2014-0 and
269 301883/2014-9 respectively).

270

271 **Conflicts of interest**

272 None.

273

274 **References**

275 **Alves, M.A.S., Ritter, P.D., Antonini, R.D. and Almeida, E.M.** (2008) Two thrush species
276 as dispersers of *Miconia prasina* (Sw.) DC. (Melastomataceae): an experimental
277 approach. *Brazilian Journal of Biology* **68**, 631–637.

278 **Amaral, L.I.V. and Paulilo, M.T.S.** (1992) Efeito da luz, temperatura, reguladores de
279 crescimento e nitrato de potássio na germinação de *Miconia cinnamomifolia* (DC)
280 Naudim. *Insula* **21**, 59–86.

281 **Baskin, C.C. and Baskin, J.M.** (1998) *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of*
282 *dormancy and germination*. San Diego, Academic Press.

283 **Bravo, C., Velilla, S., Bautista, L.M. and Peco, B.** (2014) Effects of great bustard (*Otis*
284 *tarda*) gut passage on black nightshade (*Solanum nigrum*) seed germination. *Seed*
285 *Science Research* **24**, 265–271.

286 **Briggs, C.L., Morris, E.C. and Ashford, A.E.** (2005) Investigations into seed dormancy in
287 *Grevillea linearifolia*, *G. buxifolia* and *G. sericea*: anatomy and histochemistry of the
288 seed coat. *Annals of Botany* **96**, 965–980.

- 289 **Carreira, R.C. and Zaidan, L.B.P.** (2007) Germinação de sementes de espécies de
290 Melastomataceae de Cerrado sob condições controladas de luz e temperatura. *Hoehnea*
291 **34**, 261–269.
- 292 **Charalambidou, I., Santamaría, L., Jansen, C. and Nolet, B.A.** (2005) Digestive plasticity
293 in Mallard ducks modulates dispersal probabilities of aquatic plants and crustaceans.
294 *Functional Ecology* **19**, 513–519.
- 295 **Corner, E.J.H.** (1976) *The seeds of dicotyledons*. v.1. Cambridge, Cambridge University
296 Press.
- 297 **Ellison, A.M., Denslow, A.M., Loiselle, B.A. and Brenes, D.M.** (1993) Seed and seedling
298 ecology of neotropical Melastomataceae. *Ecology* **74**, 1737–1749.
- 299 **Goldenberg, R., Almeda, F., Caddah, M.K., Martins, A.B., Meirelles, J., Michelangeli,**
300 **F.A. and Weiss, M.** (2013) Nomenclator botanicus for the neotropical genus *Miconia*
301 (Melastomataceae: Miconieae). *Phytotaxa* **106**, 1–171.
- 302 **Gomes, V.S.M., Correia, M.C.R., Lima, H.A. and Alves, M.A.S.** (2008) Potential role of
303 frugivorous birds (Passeriformes) on seed dispersal of six plant species of a restinga
304 habitat, southeastern Brazil. *Revista de Biología Tropical* **56**, 205–216.
- 305 **Johansen, D.A.** (1940) *Plant microtechnique*. New York, McGraw-Hill Book.
- 306 **Jordano, P.** (2000) Fruits and frugivory, pp.125–166 in Fenner, M. (Ed) *Seeds: the ecology*
307 *of regeneration in plant communities*. Wallingford, Commonwealth Agricultural Bureau
308 International.
- 309 **Karasov, W. and Levey, D.J.** (1990) Digestive system trade-offs and adaptations of
310 frugivorous passerine birds. *Physiological Zoology* **63**, 1248–1270.
- 311 **Karnovsky, M.J.** (1965) A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use
312 in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* **27**, 137A–138A.
- 313 **Levey, D. J. and Martínez del Rio, C. M.** (2001) It takes guts (and more) to eat fruit: lessons

- 314 from avian nutritional ecology. *The Auk* **118**, 819–831.
- 315 **Madeira, J.A. and Fernandes, G.W.** (1999) Reproductive phenology of sympatric species
316 of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*
317 **15**, 463–479.
- 318 **McKey, D.** (1975) The ecology of coevolved seed dispersal systems, pp. 159–191 in Gilbert,
319 L.E. and Raven, P.H. (Eds) *Coevolution of animals and plants*. Austin, University of
320 Texas Press.
- 321 **Murray, K.G., Russell, S., Picone, C.M., Winnett-Murray, K., Sherwood, W. and**
322 **Kuhlmann M.L.** (1994) Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores:
323 consequences for plant reproductive success. *Ecology* **75**, 989–994.
- 324 **O'Brien, T.P., Feder, N. and McCully M.E.** (1964) Polychromatic staining of plant cell
325 walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**, 368–373.
- 326 **OCampo, G. and Almeda, F.** (2013) Seed diversity in the Miconieae (Melastomataceae):
327 morphological characterization and phenetic relationships. *Phytotaxa* **80**, 1–129.
- 328 **Paiva, E.A.S., Pinho, S.Z. and Oliveira, D.M.T.** (2011) Large plant samples: how to process
329 for GMA embedding?, pp. 37–49 in Chiarini-Garcia, H. and Melo, R.C.N. (Eds) *Light*
330 *microscopy: methods and protocols*. New York, Springer/Humana Press.
- 331 **Pollux, B.J.A., Santamaria, L. and Ouborg, N.J.** (2005) Differences in endozoochorous
332 dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in
333 rivers. *Freshwater Biology* **50**, 232–242.
- 334 **Ranal, M.A. and Santana, D.G.** (2006) How and why to measure the germination process?
335 *Revista Brasileira de Botânica* **29**, 1–11.
- 336 **Renner, S.S., Clausen, G., and Meyer, K.** (2001). Historical biogeography of
337 Melastomataceae: the role of Tertiary migration and long-distance dispersal. *American*
338 *Journal of Botany* **88**, 1290–1300.

- 339 **Ribeiro, R.C. and Oliveira, D.M.T.** (2014) Small and hard seeds: a practical and
340 inexpensive method to improve embedding techniques for light microscopy. *Acta*
341 *Botanica Brasilica* **28**, 624–630.
- 342 **Samuels, A. and Levey, D.J.** (2005) Effects of gut passage on seed germination: do
343 experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology* **19**, 365–368.
- 344 **Santamaría, L., Charalambidou, I., Figuerola, J. and Green A.J.** (2002) Effect of passage
345 through duck gut on germination of fennel pondweed seeds. *Archiv fur Hydrobiologie*
346 **156**, 11–22.
- 347 **Schupp, E.W., Jordano, P. and Gómez, J.M.** (2010) Seed dispersal effectiveness revisited:
348 a conceptual review. *New Phytologist* **188**, 333–353.
- 349 **Sick, H.** (1997) *Ornitologia brasileira, edição revista e ampliada por José Fernando*
350 *Pacheco*. Rio de Janeiro, Nova Fronteira.
- 351 **Silveira, F.A.O., Fernandes, G.W. and Lemos-Filho J.P.** (2013) Seed and seedling
352 ecophysiology of neotropical Melastomataceae: implications for conservation and
353 restoration of savannas and rain forests. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **99**,
354 82–99.
- 355 **Silveira, F.A.O., Mafia, P.O., Lemos-Filho, J.P. and Fernandes, G.W.** (2012) Species-
356 specific outcomes of avian gut passage on germination of Melastomataceae seeds. *Plant*
357 *Ecology and Evolution* **145**, 350–355.
- 358 **Silveira, F.A.O., Negreiros, D., Barbosa, N.P.U., Buisson, E., Carmo, F.F., Carstensen,**
359 **D.W., Conceicao, A.A., Cornelissen, T.G., Echternacht, L., Fernandes, G.W.,**
360 **Garcia, Q.S., Guerra, T.J., Jacobi, C.M., Lemos-Filho, J.P., Le Stradic, S.,**
361 **Morellato, L.P.C., Neves, F.S., Oliveira, R.S., Schaefer, C.E., Viana, P.L. and**
362 **Lambers, H.** (2015) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered *campo*
363 *rupestre*: a neglected conservation priority. *Plant and Soil* doi:10.1007/s11104-015-

- 364 2637-8.
- 365 **Stiles, F.G. and Rosselli, L.** (1993) Consumption of fruits of the Melastomataceae by birds:
366 how diffuse is coevolution? *Vegetation* **107/108**, 57–73.
- 367 **Tewksbury, J.J., Levey, D.J., Huizinga, M., Haak, D.C. and Traveset, A.** (2008) Costs
368 and benefits of capsaicin-mediated control of gut retention in dispersers of wild chilies.
369 *Ecology* **89**, 107–117.
- 370 **Traveset, A.** (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on
371 germination: a review. *Perspectives Plant Ecology Evolution Systematics* **12**, 151–190.
- 372 **Traveset, A., Riera, N. and Mas, R.E.** (2001a) Passage through bird guts causes
373 interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* **15**, 669–
374 675.
- 375 **Traveset, A., Riera, N. and Mas, R.E.** (2001b) Ecology of fruit colour polymorphism in
376 *Myrtus communis* and differential effects of birds and mammals on seed germination and
377 seedling growth. *Journal of Ecology* **89**, 749–760.
- 378 **Traveset, A., Roberstson, A., Rodríguez-Pérez, J.** (2007) A review on the role of
379 endozoochory on seed germination, pp. 78–103 in Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green,
380 R.J. and Westcott, D.A. (Eds) *Seed dispersal: theory and its application in a changing*
381 *world*. Wallingford, CAB International.
- 382 **Traveset, A., Rodríguez, R. and Pías, B.** (2008) Seed traits changes in dispersers' gut and
383 consequences for germination and seedling growth. *Ecology* **89**, 95–106.
- 384 **Verdú, M. and Traveset, A.** (2004) Bridging meta-analysis with the comparative method: a
385 test of seed size effect on germination after frugivores' gut passage. *Oecologia* **138**, 414–
386 418.
- 387 **Werker, E.** (1997) *Seed anatomy*. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

Figures

Figure 1. Germination of fresh seeds of the Miconieae species. (A–B) Average germinability (% , bars) of *Clidemia urceolata* (A) and *Leandra aurea* (B) in different treatments. (C–D) Cumulative germinability (%) of seeds of *C. urceolata* (C) and *L. aurea* (D). Means (\pm SD) followed by the same letter do not differ statistically.

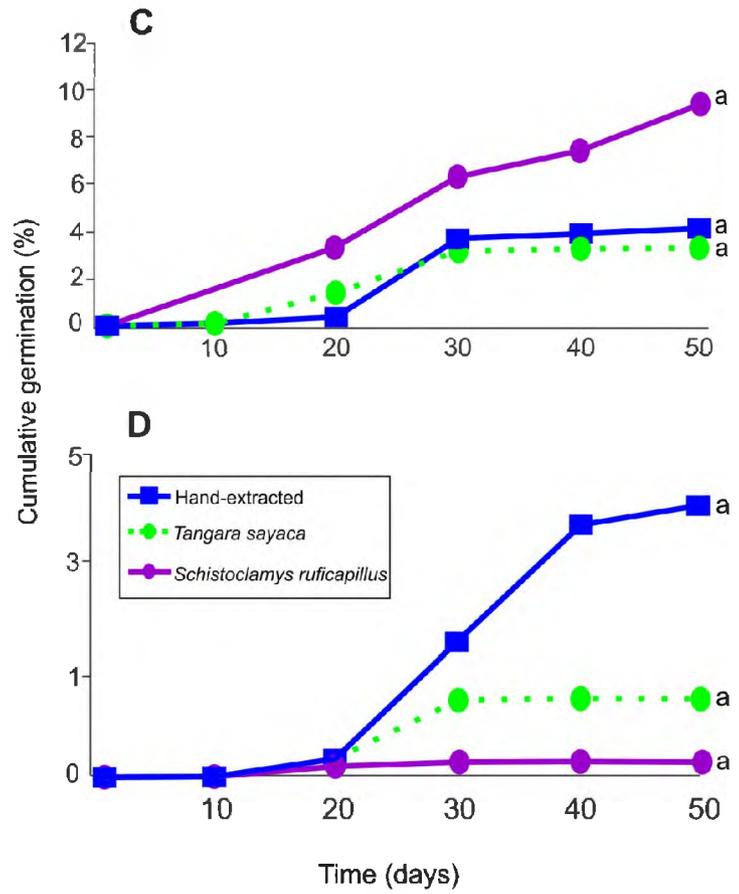
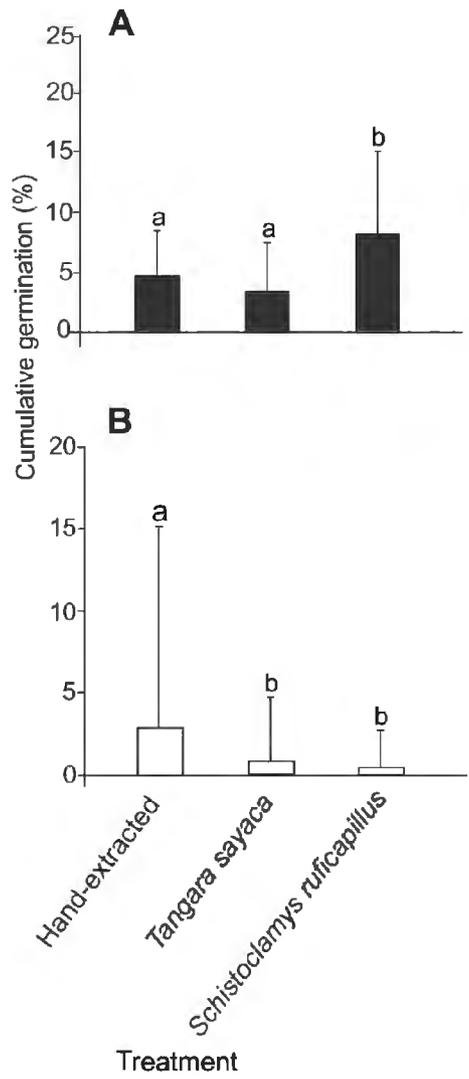


Figure 2. Mature seeds of *Clidemia urceolata* (A–I), *Leandra aurea* (J–R) and *Miconia rubiginosa* (S–AA) observed in scanning electron microscopy. For each species, seeds are shown in lateral view, radicular lobe and seed coat detail of manually extracted seeds (A–C, J–L, S–U), after passing through the digestive tract of *Tangara sayaca* (D–F, M–O, V–Y) and *Schistoclamys ruficapillus* (G–I, P–R, X–AA). Arrow: radicular lobe.

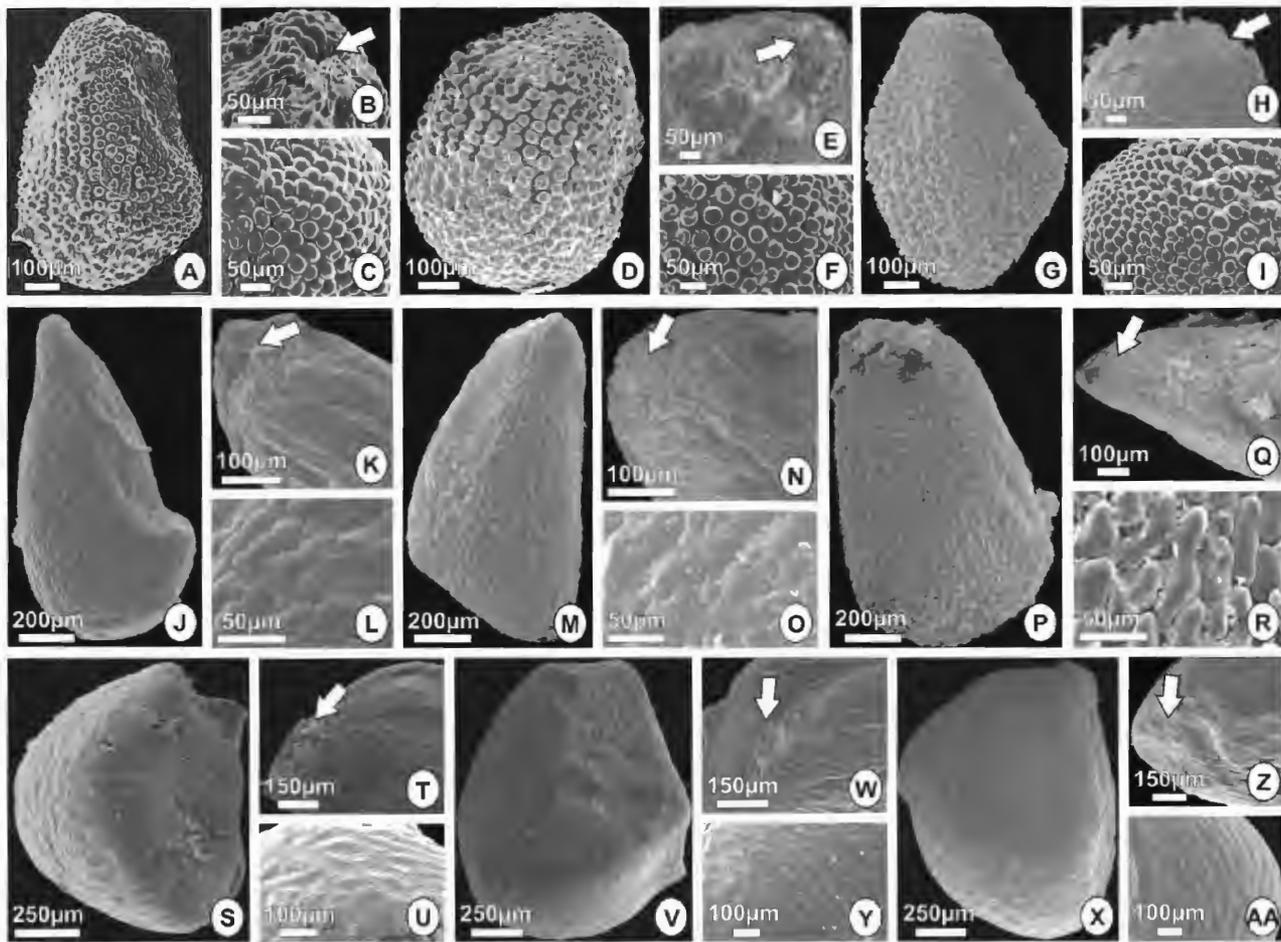


Figure 3. Mature seeds of *Clidemia urceolata* (A–C), *Leandra aurea* (D–F) and *Miconia rubiginosa* (G–I) in longitudinal section of the antiraphal region, observed in light microscopy. For each species, sections of the seed coat in manually extracted seed (A, D, G), and after passing through the digestive tract of *Tangara sayaca* (B, E, H) and *Schistoclamys ruficapillus* (C, F, I) are presented. Arrow: crystal of calcium oxalate; asterisks, secondary walls with phenolic compounds.

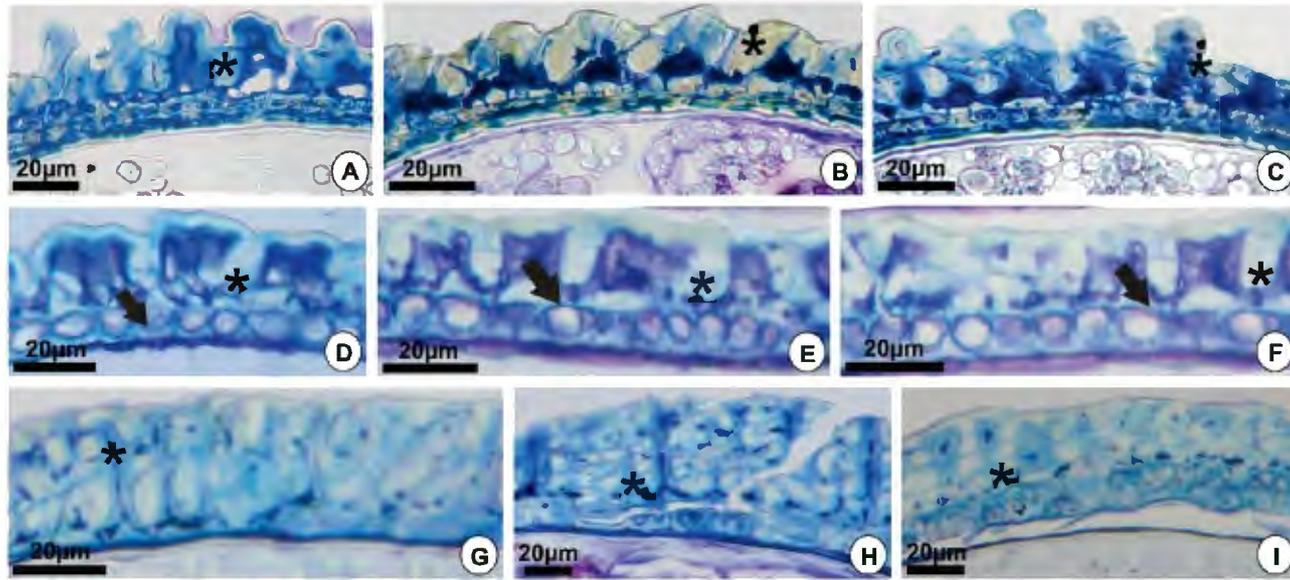
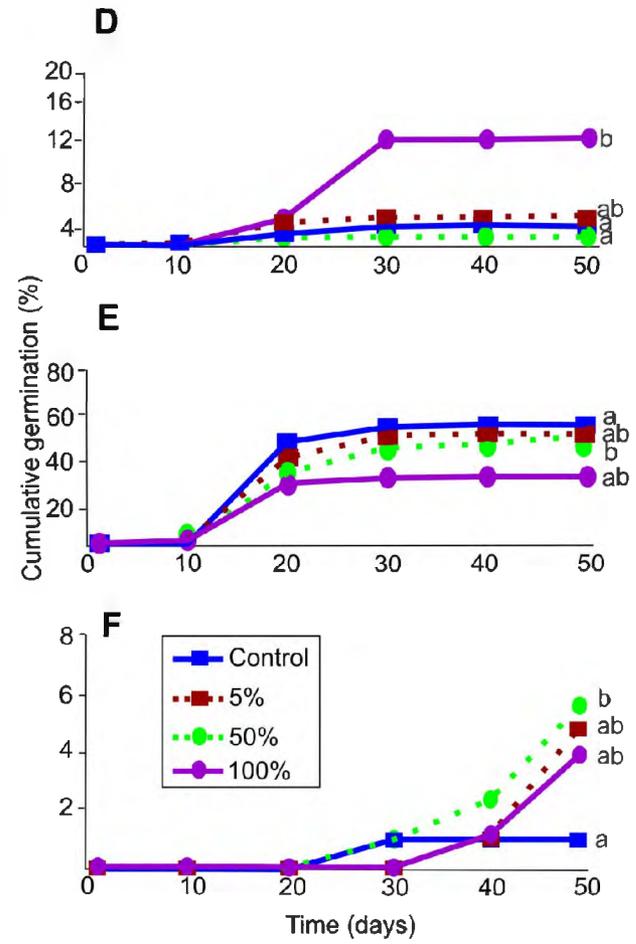
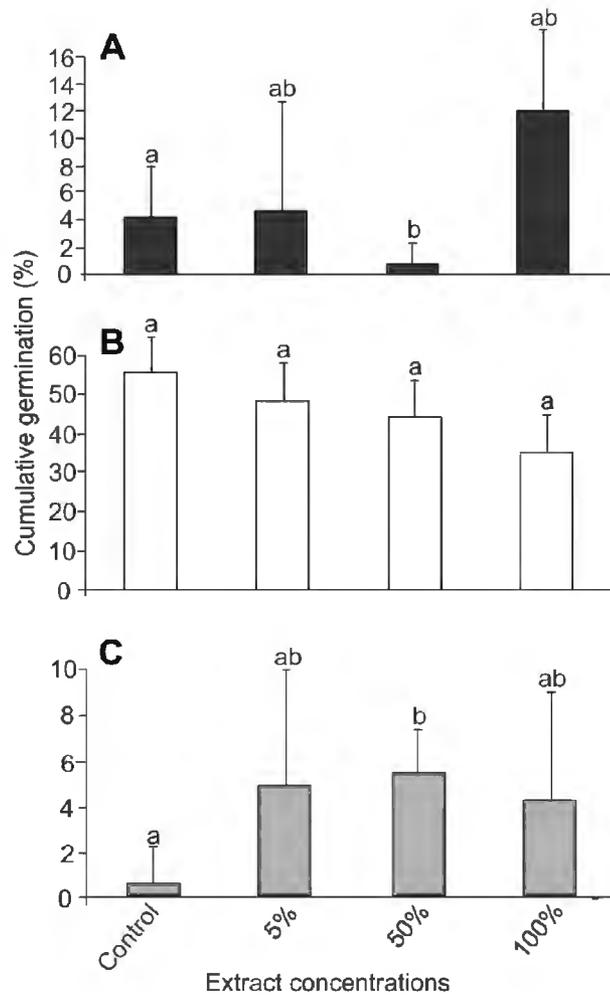


Figure 4. Germination of fresh seeds of the Miconieae species using different fruit-extract concentration. (A–B) Average germinability (% , bars) of *Clidemia urceolata* (A), *Leandra aurea* (B) and *Miconia rubiginosa* (C). (D–F) Cumulative germinability (%) of seeds in different extract concentrations of *C. urceolata* (D), *L. aurea* (E) and *M. rubiginosa* (F). Means (\pm SD) followed by the same letter do not differ statistically.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho, determinamos caracteres de frutos e sementes inéditos e que podem ser úteis à taxonomia, sistemática, filogenia e ecofisiológica de espécies de Melastomataceae. Apresentamos 34 caracteres seminais inéditos e que se revelaram significativos para a sistemática da tribo Miconieae, principalmente para pequenos clados como “*Tococa* tricomas”. Ainda, conseguimos reconhecer e conceituar caracteres ambíguos (por exemplo, apêndice), cujo bom uso pode evitar equívocos na seleção de caracteres úteis à taxonomia de Melastomataceae. Todavia, até o momento não foi possível reconhecer uma sinapomorfia seminal constante em Miconieae, devido às diversas derivações dos caracteres no grupo. Apesar disso, dada a utilidade destes caracteres, sugerimos a ampliação dos estudos morfoanatômicos de sementes em pequenos clados de Miconieae e de grupos relacionados. Neste contexto, a ampliação da amostragem de espécies é fundamental para que possamos conhecer e avaliar os caracteres morfoanatômicos úteis para a identificação de certas espécies e delimitação de clados formados apenas com base em dados moleculares, porém com ausência de caracteres morfológicos que os agrupem. Além disso, foram apresentados dados morfológicos e anatômicos de frutos e sementes e as suas relações com os processos de dispersão na tribo Miconieae. A passagem das sementes de Miconieae pelo trato digestivo de passeriformes sugere um efeito pequeno ou negativo na germinação destas sementes. Ademais, apoia a ideia de que os inibidores de germinação dos frutos, as mudanças no revestimento de semente após a passagem pelo trato digestivo e a limpeza das sementes modulam as interações complexas entre fruto e frugívoro em plantas com sistemas de dispersão generalista como as Melastomataceae neotropicais.

A ontogênese dos frutos em espécies de Microlicieae revelou diferenças interessantes entre os gêneros, sugerindo que estes caracteres possam ser importantes para a segregação dos mesmos. Todavia, o sentido de abertura não se confirmou como caráter consistente para a separação de *Lavoisiera* e *Microlicia*, visto que algumas espécies de *Lavoisiera* podem apresentar frutos de deiscência basípeta, como tipicamente ocorre em *Microlicia*. Portanto, considera-se necessário ampliar as pesquisas sobre ontogênese dos frutos nesta tribo, avaliando os caracteres propostos no presente estudo, mas incrementando o número de espécies para que possam ser determinadas tendências ou mesmo padrões anatômicos dos frutos. Posteriormente, com a adição de outros caracteres morfológicos vegetativos e reprodutivos (especialmente de flor e semente), obter maior consistência para a separação desses gêneros.

Esta tese responde diversas perguntas, mas suscita várias questões que ficam em aberto para intervenções futuras. Apesar disso, espera-se que este trabalho possa fomentar pesquisas que incorporem a informação filogenética baseada em estudos de morfologia e anatomia comparativa em frutos e sementes de Melastomataceae, além de possibilitar o entendimento da dispersão de sementes. Os dados aqui apresentados constituem importantes subsídios acerca da evolução das estratégias reprodutivas na família Melastomataceae e podem contribuir para a conservação da biodiversidade de espécies, muitas delas ameaçadas de extinção devido às diversas pressões antrópicas.