



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Embriologia de *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill. (Peraceae, Malpighiales)

Rafael de Oliveira Franca

Dr. Orlando Cavalari de Paula

UBERLÂNDIA – MG

2015



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Embriologia de *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill. (Peraceae, Malpighiales)

Rafael de Oliveira Franca

Dr. Orlando Cavalari de Paula

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

UBERLÂNDIA – MG

2015

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

F814e Franca, Rafael de Olivera, 1990-
2015 Embriologia de Pera glabrata (Schott) Poepp. ex Baill. (Peraceae,
Malpighiales) / Rafael de Olivera Franca. - 2015.
41 f.

Orientador: Orlando Cavallari de Paula.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.
Inclui bibliografia.

1. Biologia vegetal - Teses. 2. Raflesiaceae - Teses. 3. Pera - Teses. 4.
Embriologia vegetal - Teses. I. Paula, Orlando Cavallari de. II.
Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal. III. Título.

CDU: 581



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIÓLOGIA VEGETAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA



Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Embriologia de *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill. (Peraceae, Malpighiales)

Rafael de Oliveira Franca

COMISSÃO EXAMINADORA

Presidente (Orientador):

Prof. Dr. Orlando Cavaleri de Paula
Universidade Federal de Uberlândia – UFU

Examinadores:

Prof.^a. Dr.^a. Káthia Socorro Mathias Mourão
Universidade Estadual de Maringá – UEM

Prof.^a. Dr.^a. Neuza Maria de Castro
Universidade Federal de Uberlândia – UFU

Dissertação aprovada em 30 / 03 / 2015

UBERLÂNDIA – MG
2015

Dedico ao meu avô Sinval e à minha mãe Valéria

Agradecimentos

Ao Conselho Técnico-Científico da Educação Superior (CAPES), pela bolsa concedida.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento do projeto “Desenvolvimento dos pseudantos de *Pera Mutis* e suas implicações na sistemática e evolução de Malpighiales” (484376/2013-6) no qual esta dissertação está inserida.

Ao professor Dr. Orlando Cavalari de Paula, pela oportunidade gentilmente concedida de me orientar ao longo desses dois anos de mestrado. Apresento os meus sinceros agradecimentos pela paciência de compartilhar o amplo conhecimento botânico que apresenta.

Aos membros da banca, a Dr^a Káthia Socorro Mathias Mourão, Dr^a Neuza Maria de Castro e a Dr^a Diana Salles Sampaio por terem aceito o convite de participar da banca examinadora.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, incluindo todo o corpo docente e a sua técnica Nívia, sempre prestativa nas minhas diversas dúvidas. Agradeço em especial a professora Dr^a Juliana Marzinek que foi o ponto de ignição nessa jornada botânica, explicando os conceitos que foram a base da minha formação e aos membros da minha banca de qualificação professora Dr^a Neuza Maria de Castro e Dr^a Renata Carmo de Oliveira pelos valerosos conselhos oferecidos.

Aos funcionários do Instituto de Biologia e do *Herbarium Uberlandensis*, principalmente ao Alexandre e Márcia, sempre dispostos a me auxiliar quando precisava de mais frascos para armazenar os meus materiais de coleta.

Aos muitos amigos que fiz ao longo desse tempo, fazendo parte do meu querido LAMOVl, da pós da BIOVEG ou da pós da Ecologia: Allison, Ana Flávia, Ana Luiza, Angélica, Aninha, Aron, Barbara, Betânia, Carol, Eduardo, Fernanda Lechado, Fernanda Monteiro, Fernanda Motta, Fernanda Santos, Gudryan, Izabela, Jamile, Jessyca, Júlio, Kim, Kleber, Lilian, Ludimila, Manoela, Mariana Duarte, Mariana Oliveira, Marília, Myke, Nayara, Pamella, Paula, Sandro, Rodrigo, Tácito, Taynara, Thais, Wesley e

Yara. Deixo um agradecimento em especial a Lígia, por ser a melhor sócia do mundo e para a Renata e Stéphanie pelas excelentes conversas sobre gatos, sobre botânica e das reflexões da nossa sociedade.

Àqueles que me acompanharam nas inúmeras vezes que fui ao PANGA: Ana Carolina, Ana Letícia, Angélica, Arthur, Juliana, Laice, Marco Thulio, Mario, Orlando, Stéphanie.

Aos amigos que estavam a minha volta: Agnaldo, Arthur, Diego, Flávia, Giovanna, Guilherme PIBID, Juliana Martins, Juliana Oliveira, Patrícia, Rainier, Roberto e Tatiane.

À minha família, à minha avó Tereza, meus tios Eduardo, Luciana, Sérgio, Lisley, aos meus primos Arthur, Eduardo Henrique, Idevaldo, Sophia, Helena, Waldeck, Júlia, aos meus irmãos Ígor e Taynara, à meu pai Rogério e à sua esposa Sônia. Agradeço em especial ao meu avô Sinval e a minha mãe Valéria pelas inúmeras vezes que foram me buscar no laboratório de noite, nas trocas de álcool que sempre quase sempre tinha que ser feita em um fim de semana ou feriado e por sempre estarem me recebendo com um sorriso no rosto, com um café delicioso ao acordar.

Sumário

	página
Resumo	1
Abstract	2
Introdução	3
Material e métodos	5
Resultados	6
Antera	6
Ovário	8
Óvulo	9
Fruto	10
Semente	11
Discussão	12
Embriologia comparada de Peraceae, Euphorbiaceae e Rafflesiaceae	12
Antera	13
Ovário	16
Óvulo	17
Fruto	19
Semente	20
Embrião	22
Importância da embriologia na sistemática de Malpighiales	23
Referências bibliográficas	26
Ilustrações	32
Figura 1	33
Figura 2	34
Figura 3	35
Figura 4	36
Figura 5	37
Figura 6	38
Figura 7	39
Tabela 1	40

Resumo

Pera é um gênero neotropical, atualmente pertencente a família Peraceae. A atual circunscrição de Peraceae foi resultado da inclusão da família Rafflesiaceae entre a antiga tribo Pereae e demais Euphorbiaceae, onde Pereae foi elevada à família tornando Euphorbiaceae novamente monofilética. Essas mudanças não foram bem aceitas pois Rafflesiaceae são holoparasitas com parte vegetativa extremamente reduzida e flores grandes, enquanto que Peraceae e Euphorbiaceae possuem a parte vegetativa bem desenvolvida e flores reduzidas. Como a embriologia de Peraceae era desconhecida e os processos embriológicos são conservativos e têm sido usados para resolver problemas taxonômicos em diversos níveis hierárquicos, nós estudamos a embriologia de *Pera glabrata* buscando similaridades entre Peraceae, Rafflesiaceae e Euphorbiaceae que suportem tal agrupamento. A atual circunscrição do clado não foi suportada pela embriologia, sugerindo uma reaproximação de Peraceae e Euphorbiaceae. Foram, ainda, levantadas possíveis sinapomorfias para Peraceae, incluindo a epiderme da antera com dois tipos celulares que ainda não tinha sido descrita para outra angiosperma. A presença de obturador placentário em *Pera* surge como uma possível sinapomorfia para as famílias Ixonanthaceae, Linaceae, Phyllanthaceae, Picrodendraceae, Peraceae e Euphorbiaceae.

palavras-chave: anatomia, esporogênese, gametogênese, fruto, morfologia, ontogênese, semente.

Abstract

Pera is a neotropical genus, currently belonging to Peraceae family. These circumscription was the result of inclusion of Rafflesiaceae family between the old Pereae tribe and all other Euphorbiaceae, wherein Pereae was elevated to the family becoming Euphorbiaceae monophyletic again. These changes were not well accepted because Rafflesiaceae are holoparasitic with extremely reduced vegetative body and large flowers, while Peraceae and Euphorbiaceae have well developed vegetative parts and reduced flowers. As the embryology of Peraceae was unknown and embryological processes are conservative and have been used to solve taxonomic problems at different hierarchical levels, we studied the embryology of *Pera glabrata* searching for similarities between Peraceae, Rafflesiaceae, and Euphorbiaceae that support such grouping. The current circumscription of the clade was not supported by embryology, suggesting a rapprochement between Peraceae and Euphorbiaceae. Were also listed possible synapomorphies for Peraceae, including the epidermis of anther with two cell types that had not yet been described for other angiosperm. The presence of placental obturator in *Pera* appears as a possible synapomorphy for the Ixonanthaceae, Linaceae, Phyllanthaceae, Picrodendraceae, Peraceae and Euphorbiaceae families.

keywords: anatomy, sporogenesis, gametogenesis, fruit, morphology, ontogeny, seed.

Introdução

Pera Mutis contem cerca de 40 espécies que ocorrem desde Cuba até o sul do Brasil, com maior diversidade na bacia amazônica (Webster 1994, Bigio e Secco 2012). O gênero é facilmente reconhecido por possuir pseudantos unissexuais com flores reduzidas, envolvidos por uma bráctea em forma de saco (Bigio e Secco 2012). Classicamente, *Pera* pertencia à Euphorbiaceae Juss., incluída na tribo Pereae Müll. Arg. juntamente com os gêneros *Chaetocarpus* Thwaites, *Clutia* L., *Pogonophora* Miers ex Benth. e *Trigonopleura* Hook. f. (Webster 1994). Estudos filogenéticos baseados em sequências de DNA colocam *Pera* e os demais gêneros próximos como um grupo irmão de Rafflesiaceae Dumort. e Euphorbiaceae, sugerindo a elevação da tribo Pereae à família Peraceae Klotzsch, tornando Euphorbiaceae monofilética (Wurdack e Davis 2009). Essa circunscrição, não foi bem aceita devido à grande diferença morfológica entre Rafflesiaceae e os demais grupos. Os representantes de Rafflesiaceae são holoparasitas com raiz e caule extremamente reduzidos e flores que podem chegar à um metro de diâmetro (Meijer 1993), enquanto que Peraceae e Euphorbiaceae possuem a parte vegetativa bem desenvolvida com representantes herbáceos, arbustivos ou arbóreos e suas flores são reduzidas podendo chegar a um estame nas flores masculinas e um pistilo nas flores femininas nos taxa portadores de pseudantos como ocorre em *Pera*. Somente a presença de flores unissexuais suportam morfológicamente o clado composto por Peraceae, Rafflesiaceae e Euphorbiaceae, mas não é exclusiva das famílias podendo ser encontradas em outras dentro da ordem Malpighiales (Endress *et al.* 2013).

A embriologia é um ramo da botânica que surgiu da curiosidade sobre a sexualidade das plantas (Maheshwari 1950). A partir do trabalho de Schnarf (1931)

seguido por Davis (1966) e Johri *et al.* (1992) a embriologia comparada ganhou mais destaque devido a homogeneidade de seus processos em determinados grupos taxonômicos. Apesar de não ter como objetivo principal ranquear espécies, a embriologia tem sido usada para resolver problemas taxonômicos em diversos níveis hierárquicos (Cave 1953, Davis e Heywood 1963, Palser 1975, Stuessy 2009). A embriologia de Peraceae é praticamente desconhecida. Somente o desenvolvimento do tegumento foi estudado por Tokuoka e Tobe (2003). O desenvolvimento da antera, incluindo microsporogênese e gametogênese; do óvulo, incluindo megasporogênese e gametogênese; a fertilização e o desenvolvimento do endosperma e do embrião permanecem desconhecidos. A embriologia de Euphorbiaceae é bem estudada e padrões para a família têm sido estabelecidos (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994), mas novidades ainda tem sido descobertas (Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003, De-Paula e Sajo 2011). Em Rafflesiaceae, a embriologia também é conhecida (Ernst e Schmidt 1909, Ernst e Schmidt 1913, Bouman e Meijer 1994). Segundo Endress *et al.* (2013), existem grandes lacunas no conhecimento estrutural de Malpighiales e investigações sobre a embriologia dos grupos ainda não estudados seriam obviamente proveitosas.

Assim, nós estudamos a embriologia de *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill. espécie mais amplamente distribuída entre as Peraceae neotropicais (Bigio e Secco 2012) e comparamos os dados encontrados com os padrões previamente estabelecidos para as famílias Euphorbiaceae e Rafflesiaceae, identificando características comuns que suportem a circunscrição atual de Peraceae (Wurdack e Davis 2009, Xi *et al.* 2012). Além da embriologia clássica que propõe o desenvolvimento das anteras, óvulos, tegumento, endosperma e embrião; nós estudamos

o desenvolvimento do fruto com o objetivo de levantar ainda mais dados que possam contribuir para a melhoria da sistemática de Malpighiales.

Material e métodos

Ramos férteis de *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill. (Fig. 1) foram coletados na Estação Ecológica do Panga (19°09'-19°11'S e 48°23'-48°24'O). O material foi preparado e incorporado ao *Herbarium Uberlandense* (HUFU) sob os números de registros 67.405 para os indivíduos masculinos e 67.406 para os indivíduos femininos.

Para o estudo anatômico, inflorescências em diversos estádios de desenvolvimento, frutos jovens em vários estágios de desenvolvimento e frutos maduros foram fixados em FAA 50 (Johansen 1940) por 48 horas e posteriormente conservados em álcool etílico 50%. As amostras fixadas foram desidratadas em série etílica e incluídas em historesina Leica de acordo com as instruções do fabricante. O material foi seccionado, em séries transversais e longitudinais, usando um micrótomo rotatório Leica RM 2135 com espessuras variando entre 4 e 10 μm . As lâminas produzidas foram coradas com azul de toluidina 0,05% em tampão acetato com pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964 modificado) e montado com Entellan®. As lâminas foram analisadas em um fotomicroscópio Olympus BX51 e as regiões mais importantes e representativas foram fotografadas. Foi utilizado, também, um filtro de luz polarizada para destacar a presença de cristais e grãos de amido. No total, foram analisadas 76 inflorescências masculinas, 74 ovários em diversos estádios de desenvolvimento, 228 óvulos de diversos tamanhos, 229 sementes jovens e maduras e quatro frutos jovens e em deiscência.

Resultados

Antera (Fig. 2)

Nos estágios iniciais, o primórdio da antera de *Pera glabrata* é tetralobado e composto por tecido meristemático (Fig. 2a). A protoderme apresenta células cubóides, justapostas, com citoplasma denso e núcleo com nucléolo evidente. A camada subjacente à protoderme constitui camada parietal primária, que divide-se periclinalmente formando duas camadas parietais secundárias (Fig. 1a). Nos quatro lobos, subjacente à camada parietal, observam-se as células arquesporais. Internamente às células arquesporais, são observadas células com conteúdo fenólico e poucos idioblastos contendo drusas que constituirão o conectivo na antera madura. Na região central do primórdio de antera, é observado um cordão procambial (Fig. 2b) que suprirá a antera madura.

Em estágios posteriores, ambas camadas parietais secundárias dividem-se formando quatro camadas (Fig. 2b). A camada parietal secundária externa dará origem externamente ao endotécio e internamente à uma camada média. A camada parietal secundária interna dará origem, externamente, a uma camada média e, internamente, ao tapete (Fig. 2c–d).

Na antera madura, a epiderme é unisseriada e possui dois tipos de células. Um dos tipos celulares possui formato ovado, sua parede não possui espessamento secundário e não há acúmulo de substâncias no citoplasma. A outra é volumosa na base e vai se estreitando em direção ao ápice, a parede possui faixas longitudinais de lignina na parede e o citoplasma repleto de compostos fenólicos. Os dois tipos celulares se alternam e mantêm-se íntegros até a abertura da antera. Na região

do estômio, predominam as células descritas inicialmente, porém com menor diâmetro (Fig. 2g–h). Subsequentemente, o endotécio possui uma camada de células achatadas radialmente, com parede contendo faixas radiais de lignina e citoplasma contendo compostos fenólicos, semelhante ao segundo tipo descrito na epiderme. Internamente ao endotécio, as duas camadas médias não se dividem anticlinalmente e rompem-se com o crescimento das demais camadas, restando resquícios na antera madura (Fig. 2d–g).

A camada subjacente às camadas médias é o tapete que tem aspecto secretor contendo células cubóides, justapostas, citoplasma denso contendo cristais, com um ou dois núcleos e nucléolos evidentes (Fig. 2e–f). Em estágios posteriores, os núcleos podem encontrar-se fusionados (Fig. 2f)

O tecido esporogênico primário (células arquesporais) sofre mitoses formando o tecido esporogênico secundário (Fig. 2a–b). As células do tecido esporogênico secundário aumentam de volume dando origem aos microsporocitos (células mãe de microsporo) (Fig. 2c). Os microsporocitos sofrem meiose formando quatro microsporos. Inicialmente, entre as fases I e II da meiose não se forma parede entre as células filhas (Fig. 2e–f). Os núcleos originados da meiose estão dispostos de forma tetraédrica e somente três deles podem ser vistos no mesmo plano (Fig. 2f). Após a individualização dos microsporos, há formação da esporoderme que é constituída por uma camada conspícua de exina e uma fina camada de intina (Fig. 2i–j). A exina é composta por esporopolenina, aparentemente sem báculos ou tectum. O microsporo é esferoidal e tricolporado, onde três sulcos coincidem com as aberturas. A intina é composta por uma fina parede péctica que torna-se mais espessa na região dos colpos (Fig. 2j). Os microsporos sofrerão uma divisão desigual, onde a célula maior é a célula vegetativa e a célula menor a generativa (Fig. 2i). Não foram observadas novas divisões

e o grão de pólen é disperso com duas células. Foram observados alguns grãos de pólen germinados dentro da antera (Fig. 2j).

No estágio final de maturação, os septos entre os esporângios rompem-se unindo os dois lóculos da mesma teca (Fig. 2g). A epiderme e o endotécio rompem-se na região do estômio, culminando na abertura longitudinal da antera e na dispersão dos grãos de pólen.

Ovário (Fig. 3)

Pera glabrata apresenta suas flores pistiladas tricarpelares, triloculares e cada lóculo apresenta um único óvulo (Fig. 3a). A parede ovariana possui epiderme externa unisseriada com células cuboides, justapostas, revestidas por uma fina camada de cutícula e no seu citoplasma encontram-se compostos fenólicos (Fig. 3a–b). Não foram observados tricomas nem estômatos no ovário. O mesofilo ovariano é parenquimático, apresentando cerca de 15 camadas de células, podendo ser dividido em duas regiões distintas. A região mais externa possui células mais volumosas contendo compostos fenólicos no citoplasma. A região mais interna apresenta células com menor volume e somente algumas células da camada mais interna (sobrejacentes à epiderme interna) apresentam tais compostos (Fig. 3a–b). A epiderme ovariana interna possui uma camada de células alongadas periclinalmente recobertas por uma fina camada de cutícula (Fig. 3a–b). Cada septo é formado por tecidos dos dois carpelos vizinhos. O tecido que forma o septo é semelhante ao descrito para a parede ovariana, mas com uma fileira de células fenólicas que separa o tecido proveniente de cada carpelo (Fig. 3a).

Óvulo (Fig. 4)

Os óvulos de *Pera glabrata* são anátropos, bitegmentados, com funículo curto e a placentação é axial onde a micrópila é voltada para o ápice do ovário (Fig. 4a). O tegumento externo apresenta de quatro a seis camadas de células. A epiderme do tegumento externo em contato com o ovário apresenta compostos fenólicos (Fig. 4a–b). O tegumento interno apresenta de quatro a seis estratos de células semelhantes à do tegumento externo. A camada mais interna do tegumento interno é alongada radialmente constituindo o endotélio (Fig. 4a–b). A micrópila é formada por ambos tegumentos, mas a exóstoma e a endóstoma não coincidem (Fig. 4a, c). O óvulo é vascularizado por um cordão procambial que percorre a rafe e termina na calaza, ficando restrito ao tegumento externo (Fig. 4a–b). O nucelo apresenta cerca de seis camadas de células de diâmetro, sendo que as camadas mais internas encontram-se consumidas com o desenvolvimento do gametofito feminino (Fig. 4a–b). Durante o período de diferenciação dos tegumentos, as células da placenta alongam-se radialmente, formando um obturador que já nos estágios iniciais obstrui a exóstoma (Fig. 4c).

Entre a célula mãe do megasporo e a epiderme do nucelo existem de duas a quatro camadas de células (Fig. 4d). A célula mãe do megasporo divide-se por meiose, a partir de duas divisões transversais sucessivas, originando uma tétrade linear de megasporos (Fig. 4e). Desta tétrade, os três megasporos micropilares degeneram e somente o megasporo calazal permanece funcional (Fig. 4f). Este megasporo funcional origina um megagametofito com sete células e oito núcleos, ou do tipo *Polygonum*. Na região micropilar do megagametofito, são encontradas duas sinérgides e uma oosfera,

na porção central a célula central binucleada e na região calazal as três antípodas (Fig. 4g).

Fruto (Fig. 5)

A epiderme externa do ovário originará o exocarpo, o mesofilo ovariano produzirá o mesocarpo e a epiderme interna do ovário dará origem ao endocarpo. O exocarpo e as camadas mais externas do mesocarpo não apresentam alterações durante o desenvolvimento inicial do fruto (Fig. 5a–b). Contudo, as células da região mediana do mesocarpo interno alongam-se radialmente e acumulam compostos fenólicos no seu citoplasma. As camadas mais internas do mesocarpo interno alongam-se periclinalmente e também acumulam compostos fenólicos (Fig. 5b). O septo aumenta de volume em relação ao ovário (*vide* Fig. 3a), principalmente pelo aumento dos espaços entre as suas células (Fig. 5a–b).

No estágio final de maturação do fruto, o exocarpo apresenta células com parede espessa (Fig. 5c). Algumas células da região mais externa do mesocarpo aumentam de volume. A região mediana do mesocarpo apresenta células lignificadas e alongadas radialmente e a região mais interna possui células alongadas periclinalmente, com menor diâmetro e também lignificadas (Fig. 5c). As células do endocarpo ainda estão presentes e não apresentam parede lignificada (Fig. 5c). Nos septos, o mesocarpo apresenta um aerênquima conspícuo (Fig. 5c). No fruto em deiscência, os septos se desfazem, unindo as três cavidades seminais.

Semente (Fig. 6–7)

Após a fecundação, poucas mudanças podem ser observadas na semente (Fig. 6a). Tanto no tegumento externo quanto no interno, são observadas divisões celulares somente na região micropilar. São observados idioblastos contendo drusas principalmente no tegumento externo (Fig. 6b–c). As células do endotégmen começam a acumular compostos fenólicos em seu citoplasma (Fig. 6a–c). O nucelo passa a apresentar um intenso processo de divisão celular, apresentando células de diversos formatos, com paredes delgadas e núcleos periféricos (Fig. 6a–b). Na porção mais distal dos tegumentos, são observadas divisões celulares que originarão na micrópila a carúncula e lateralmente à micrópila uma projeção periférica da testa (Fig. 6c). O nucelo acumula amido na porção micropilar (Fig. 6c) e cristais próximos ao megagametofito (Fig. 6d). O megagametofito começa a apresentar diversas vesículas em seu citoplasma (Fig. 6d). A célula média fecundada começa a dividir-se sem a formação de paredes entre os núcleos (Fig. 6d).

Em um estágio intermediário, a semente apresenta outras mudanças, principalmente na diferenciação dos tegumento e formação da carúncula (Fig. 7a). O tegumento não apresentou aumento no número de camadas na região mediana da semente quando comparado com o óvulo. Somente na região micropilar há aumento do número de camadas do tegumento. A exotesta apresenta alongamento radial de suas células (Fig. 7b–c). As células do tégmen e do nucelo começam a acumular cristais (Fig. 7b). As células do endotégmem alongam-se periclinalmente e continuam com citoplasma contendo compostos fenólicos (Fig. 7b–c). O endosperma continua dividindo-se, ainda sem a formação de parede (núcleos livres) (Fig. 7b). Não foram

observados embriões nem a permanência do zigoto nas sementes de *P. glabrata* estudadas.

A semente madura apresenta coloração preta, sendo a exotesta responsável pela resistência da semente, a carúncula é carnosa de coloração vermelho-alaranjada envolvendo até metade da semente. No tegumento da semente, a exotesta apresenta-se totalmente alongada e com paredes secundárias lignificadas funcionando como a camada mecânica do tegumento (Fig. 7d–e). A mesotesta e a endotesta não apresentam modificações quando comparadas com o estágio anterior. O exotégmen encontra-se alongado radialmente (Fig. 7c). O mesotégmen apresenta um aumento no volume das suas células e dos seus espaços intercelulares, enquanto o endotégmen permanece com células alongadas periclinalmente e com os compostos fenólicos em seu citoplasma (Fig. 7d). O nucelo apresenta-se parcialmente consumido com o desenvolvimento do endosperma (Fig. 7e–f). O endosperma começa a se concentrar na região calazal e micropilar da semente. Poucas células do endosperma formam paredes que ficam restritas a porção mais micropilar da semente, o restante do endosperma permanece com núcleos livres (Fig. 7a, e–g).

Discussão

Embriologia comparada de Peraceae, Euphorbiaceae e Rafflesiaceae

Nós comparamos a embriologia de *Pera glabrata* com os dados existentes na literatura das famílias Euphorbiaceae e Rafflesiaceae no texto abaixo. O dados comparativos também estão compilados na Tabela 1 para uma melhor visualização.

Antera

Em *Pera glabrata*, o filete é simples e a antera é tetraesporangiada, tais características são comumente relatadas para Euphorbiaceae (Davis 1966, Kapil e Bhatnagar 1994). Somente na tribo Riciniinae (Euphorbiaceae), os filetes são ramificados e em cada flor estaminada podem ser encontrados mais de 1.000 estames (Radcliffe-Smith 2001). Em Rafflesiaceae, os estames são sésseis, inseridos em uma coluna central da flor estaminada e as anteras são polisporangiadas (Meijer 1993, Nikolov *et al.* 2014).

O desenvolvimento da parede da antera de *Pera glabrata* é do tipo básico. A família Euphorbiaceae apresenta o desenvolvimento da parede da antera do tipo básico (Nair e Maitreyi 1962, Bhanwra 1987) e dicotiledôneo (Bhanwra 1987, Liu *et al.* 2007, De-Paula e Sajo 2011). O tipo monocotiledôneo é relatado somente para *Acalypha* (Davis 1966). Em Rafflesiaceae, o tipo do desenvolvimento da antera é desconhecido. Dados anteriores que relatam o desenvolvimento da antera refere-se ao gênero *Cytinus hypocistis* (Guzowska 1964) atualmente numa família relacionada à Malvales (Nickrent 2007).

Pera glabrata apresenta a epiderme da antera unisseriada com dois tipos de células. Uma delas é ovada, com parede sem espessamento e sem acúmulo de compostos fenólicos. A outra é volumosa na base estreitando-se em direção ao ápice, com faixas longitudinais de lignina na parede e citoplasma contendo compostos fenólicos. Esta característica não havia sido descrita para outra angiosperma, em que na maioria dos casos a epiderme possui somente um tipo celular que pode permanecer ou ser totalmente descartada com o crescimento das demais camadas da antera (Johri e Ambegaokar 1984). Em Euphorbiaceae, a epiderme é persistente (Johri *et al.* 1992,

Kapil e Bhatnagar 1994) e em alguns casos, como em *Croton* e *Astraea*, podem apresentar-se dispersa (devido ao crescimento das demais camadas da parede da antera), papilosa e com compostos fenólicos no seu citoplasma (De-Paula e Sajo 2011). Em Rafflesiaceae, as células da epiderme são isodiamétricas, sem espessamento e acúmulo de compostos fenólicos (Nikolov *et al.* 2014).

O endotécio de *Pera glabrata* é fibroso com espessamento de fitas longitudinais de lignina. Em Euphorbiaceae, o endotécio também é fibroso (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994) e somente em *Chrozophora rottleri* o endotécio não possui espessamento (Sharma 1956). Ainda em Euphorbiaceae, somente em *Croton* e *Astraea* células sem espessamento contendo drusas interrompem o endotécio fibroso (De-Paula e Sajo 2011). Em Rafflesiaceae, o endotécio é alongado radialmente e, aparentemente, não possui espessamento (Nikolov *et al.* 2014).

Pera glabrata apresenta camadas médias efêmeras, assim como em Euphorbiaceae onde estas são reabsorvidas e não permanecem na antera madura (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). Aparentemente, Rafflesiaceae, também possuem camadas médias efêmeras (Nikolov *et al.* 2014).

O tapete de *Pera glabrata* é unisseriado, secretor e binucleado. Em Euphorbiaceae, o tapete também é unisseriado, secretor e majoritariamente com células binucleadas (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994) e somente em *Acalypha indica* é relatado o tipo ameboide (Johri e Kapil 1953). Entretanto, células contendo um núcleo podem ser encontradas no tapete de *Hevea brasiliensis* (Rao 1964), quatro núcleos em *Jatropha curcas* (Liu *et al.* 2007), até quatro núcleos fundidos em *Croton* e *Astraea* (De-Paula e Sajo 2011), ou multinuclear em *Sebastiania charamela* (Nair e Maitreyi 1962). Em Rafflesiaceae, o tapete possui de três a quatro camadas, é

secretor com células uninucleadas (Nikolov *et al.* 2014). Foram observados cristais estilóides prismáticos nas células do tapete de *Pera glabrata*. Em Euphorbiaceae, cristais estilóides foram observados em *Croton* e *Astraea* (De-Paula e Sajo 2011). Em Rafflesiaceae, cristais não foram relatados em células do tapete.

A citocinese em *Pera* é do tipo simultânea. Esta mesma característica é relatada para Euphorbiaceae (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). E em Rafflesiaceae, a citocinese é sucessiva (Ernst e Schmidt 1913).

Quanto à disposição dos microsporos, *Pera glabrata* apresenta uma tétrade tetraédrica. Euphorbiaceae também apresenta tétrades tetraédricas, decussadas e isobilaterais (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). Em Rafflesiaceae, tétrades tetraédricas são registradas em *Rafflesia patma* (Ernst e Schmidt 1913).

Em *Pera glabrata*, a liberação do grão de pólen é dado por uma abertura longitudinal na antera. Euphorbiaceae também possui deiscência longitudinal com exceção da subtribo Porantherineae que possui anteras poricidas (Radcliffe-Smith 2001). Em Rafflesiaceae, a deiscência da antera é poricida (Nikolov *et al.* 2014). A abertura de Euphorbiaceae resulta da desidratação desigual das células da paredes do endotécio. A parede periclinal externa possui uma menor quantidade de lignina quando comparada com a parede periclinal interna. Quando a antera perde água, a camada periclinal externa murcha mais por possuir menos lignina, diminuindo de tamanho e gerando uma tensão em toda antera. Esta tensão gerada pela desidratação desigual das paredes, juntamente com uma região de fragilidade gerada pelas células do estômio que possuem menor diâmetro, culmina na abertura longitudinal da antera. Em *Pera glabrata*, o processo é semelhante, mas a função atribuída ao endotécio em Euphorbiaceae é substituída pela epiderme. Esta, por sua vez, divide a função entre os

dois tipos celulares da epiderme. As células fenólicas e lignificadas dão a resistência mecânica e as células não lignificadas e não fenólicas perdem água, gerando a tensão entre a parede periclinal externa e a interna. A tensão juntamente com a região de fragilidade, gerada igualmente por células de menor diâmetro, culmina na deiscência longitudinal da antera. Em Rafflesiaceae, a antera, aparentemente, não possui tecido mecânico e a antera provavelmente tem uma abertura mais passiva.

Pera glabrata apresenta seus grãos de pólen tricolporado. Em Euphorbiaceae, os grãos de pólen são, em sua maioria, tricolporados, mas podem ocorrer grãos de pólen inaperturados, quadripoprados, hexaporadas ou com 10 ou 12 aberturas (Johri *et al.* 1992). Rafflesiaceae apresenta grãos de pólen inaperturados (Furness 2007). Em *Pera glabrata* o grão de pólen é liberado com duas células. Em Euphorbiaceae, os grãos de pólen podem ser dispersos com duas ou três células (Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). O grão de pólen disperso com duas células foi relatado para *Rafflesia patma* (Ernst e Schmidt 1913).

Ovário

O ovário de *Pera glabrata* é súpero, tricarpelar, trilocular, com um óvulo por semente, assim como os demais representantes de Peraceae (Radcliffe-Smith 2001). Euphorbiaceae possui o mesmo tipo de ovário (Radcliffe-Smith 2001). Rafflesiaceae possui ovário ínfero e muitos óvulos (Nikolov *et al.* 2014). Em Rafflesiaceae, não há formação da folha carpelar. As células do receptáculo se separam formando espaços onde posteriormente serão formados os óvulos (Nikolov *et al.* 2014).

Óvulo

O óvulo de *Pera glabrata* é anátropo e a micrópila é voltada para o ápice do ovário. A maioria das Euphorbiaceae também apresentam óvulos anátropos ou hemianátropos (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). Rafflesiaceae segue o mesmo padrão e apresenta óvulos anátropos (Bouman e Meijer 1994).

Pera glabrata apresenta dois tegumentos, assim como em Euphorbiaceae (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). Rafflesiaceae é unitegmentada e somente resquílios do tegumento externo são observados (Bouman e Meijer 1994).

A vascularização dos tegumentos de *Pera glabrata* fica restrita à rafe terminando na calaza. Em Euphorbiaceae há uma grande variação quanto a vascularização dos óvulos (Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003). Algumas espécies apresentam a vascularização semelhante à encontrada em *Pera glabrata* com vascularização restrita à rafe (Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003). Em outras espécies, além da vascularização da rafe, há vascularização do tegumento interno como ocorre em grande parte dos óvulos da subfamília Crotonoideae (Tokuoka e Tobe 2002). Em casos mais raros, como encontrado em *Dalechampia*, a vascularização é semelhante à descrita anteriormente em Crotonoideae e ainda há uma extensão que parte da calaza e vasculariza o tegumento externo (Tokuoka e Tobe 2003). Em Rafflesiaceae, os óvulos não são vascularizados (Bouman e Meijer 1994).

Pera glabrata apresenta endotélio unisseriado que se torna fenólico após a fecundação. Relatos da presença de endotélio em Euphorbiaceae são raros e

encontrados em *Homonoia retusa* (Gopinath e Gopalkrishnan 1949), *Euphorbia heterophylla* (Gagliardi *et al.* 2012) e *Acalypha gracilis* (Oliveira e Paoli 2014). Em Rafflesiaceae, o endotélio é ausente (Bouman e Meijer 1994).

O óvulo de *Pera glabrata* é crassinucelado. Euphorbiaceae, também possui somente óvulos crassinucelados (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). Rafflesiaceae, por sua vez, apresenta óvulos tenuinucelados (Bouman e Meijer 1994). O nucelo de *Pera glabrata* não ultrapassa os limites da endostoma, diferentemente de algumas espécies de Euphorbiaceae em que o nucelo projeta-se ultrapassando a micrópila (tanto endostoma quanto exostoma) (Davis 1966, Johri *et al.* 1992). Em *Pera glabrata*, foram observados grãos de amido na porção micropilar do nucelo, assim como observado em *Croton e Astraea* por De-Paula e Sajo (2011). Rafflesiaceae não possui protrusão do nucelo e grãos de amido não foram relatados (Bouman e Meijer 1994).

A micrópila dos óvulos de *Pera glabrata* é formada pela exóstoma e endóstoma, mas elas não coincidem (zigue-zague). Micrópilas em zigue-zague são comumente encontradas em angiosperma (Johri *et al.* 1992) em famílias não relacionadas. Em Euphorbiaceae, a micrópila também é formada tanto pela endóstoma quanto pela exóstoma, mas elas coincidem formando um único orifício (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). Os óvulos de Rafflesiaceae possuem micrópila formada somente pela endóstoma (Bouman e Meijer 1994).

O obturador de *Pera glabrata* é de origem placentária. Euphorbiaceae também possui obturador (Davis 1966, Johri *et al.* 1992) e sua origem também é placentária (Landes 1946, Bhanwra 1987, De-Paula e Sajo 2011). Em Rafflesiaceae, o obturador é ausente (Bouman e Meijer 1994).

Em *Pera glabrata*, os megasporos gerados pela meiose da célula mãe de megasporo são lineares onde somente o calazal é funcional dando origem à um megagametofito (saco embrionário) do tipo *Polygonum*. Euphorbiaceae apresenta uma grande variação do desenvolvimento dos gametofitos (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). Os megasporos podem estar em linha ou em T (Johri *et al.* 1992). Pode ou não haver degeneração dos megasporos (Johri *et al.* 1992). Quando há degeneração, esta pode ser parcial gerando gametofitos bispóricos, ou somente um megasporo pode ser funcional, geralmente o calazal (Johri *et al.* 1992), mas o micropilar pode ocorrer como em *Croton* (De-Paula e Sajo 2011). Os megagametofitos são em sua maioria *Polygonum*, mas o tipo *Adoxa*, *Allium*, *Penaea*, *Chrysanthemum*, *Drusa* e *Peperomia* podem ser encontrados (Johri *et al.* 1992). Em Rafflesiaceae, também, o megasporo calazal é funcional (Ernst e Schmidt 1909, Ernst e Schmidt 1913, Bouman e Meijer 1994), dando origem posteriormente a um saco embrionário do tipo *Polygonum* (Ernst e Schmidt 1909, Ernst e Schmidt 1913, Bouman e Meijer 1994).

Fruto

Os frutos de *Pera glabrata* são cápsulas septicidas. Em Euphorbiaceae, os fruto podem ser cápsulas ou esquizocarpos com aberturas nos septos e nos lóculos (Radcliffe-Smith 2001, Barroso *et al.* 1999). Em Rafflesiaceae, os frutos são bagas (Bouman e Meijer 1994).

O septo de *Pera glabrata* é aerenquimático e se desfaz nos frutos maduros, não permanecendo nem sua parte central. Em Euphorbiaceae, os septos permanecem no fruto maduro e em muitos casos a porção central do fruto contendo os

feixes ventrais permanecem na planta mãe (columela) (Radcliffe-Smith 2001, Barroso *et al.* 1999).

Não foi possível determinar um padrão anatômico para o pericarpo de Euphorbiaceae, pois há uma grande variação nas estruturas e poucos *taxa* foram estudados. Aparentemente, há diferenças na quantidade de camadas do esclerênquima depositada em diferentes sentidos e na natureza e quantidade de camadas do endocarpo. Em *Pera glabrata*, a porção mais interna do mesocarpo possui dois conjuntos de esclerênquima dispostos perpendicularmente entre si. Em Euphorbiaceae, são observados três conjuntos de esclerênquima dispostos em três sentidos diferentes (Toledo 1936, Oliveira e Oliveira 2009, Silva e Souza 2009, Gagliardi *et al.* 2012, Gagliardi *et al.* 2014). Não há divisão da epiderme interna do ovário durante a formação do fruto de *Pera glabrata* e o endocarpo é composto por uma camada de células não lignificadas. Em Euphorbiaceae, aparentemente, o endocarpo possui várias camadas de células lignificadas (Toledo 1936, Oliveira e Oliveira 2009, Silva e Souza 2009, Gagliardi *et al.* 2012, Gagliardi *et al.* 2014).

Semente

Pera glabrata apresenta fertilização do tipo porogâmica, o que também ocorre em Euphorbiaceae (Mukherjee 1961, Rao 1964) e Rafflesiaceae (Ernst e Schmidt 1909, Ernst e Schmidt 1913). Após a fecundação, células da calaza das sementes jovens de *Pera glabrata* dividem-se e acumulam compostos fenólicos constituindo uma hipóstase. Em Euphorbiaceae, a hipóstase é uma estrutura comumente relatada (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994). Em Rafflesiaceae, não foi observado hipóstase (Bouman e Meijer 1994).

O tegumento de *Pera glabrata* é parcialmente multiplicativo, onde tanto o tegumento externo quanto o interno divide-se somente na região micropilar da semente, mantendo o mesmo número de camadas do tegumento no óvulo e na semente madura quando se analisa a região mediana destas estruturas. Como a análise do número de camadas, geralmente, é realizada na região mediana da semente, tegumento parcialmente multiplicativos é pouco relatado para angiospermas, ocorrendo em *Chamaecrista* (Leguminosae) (De-Paula e Oliveira 2012). Em Euphorbiaceae, o tegumento é multiplicativo (Corner 1976, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003) aumentando o número de camadas do tegumento da semente quando comparados com os óvulos. Em Rafflesiaceae, o tegumento é aparentemente não multiplicativo (Bouman e Meijer 1994).

A camada mecânica (esclerenquimática) na semente de *Pera glabrata* é a exotesta. Em Euphorbiaceae, as sementes possuem o endotégmen lignificado (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994, Corner 1976, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003), assim como em Rafflesiaceae (Bouman e Meijer 1994). Segundo Tokuoka e Tobe (2003), a células da camada mecânica do tegumento de *Pera* são traqueoidais, o que não foi observados em *Pera glabrata*. Nós observamos células idênticas às ilustradas pelos autores para *Cleidion spathulatum* e classificadas como paliçada. Em Euphorbiaceae, as células da camada mecânica possuem formato de paliçada (Davis 1966, Corner 1976, Johri *et al.* 1992, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003) e em Rafflesiaceae, possuem células cubóides com espessamento em U (Bouman e Meijer 1994).

A carúncula de *Pera glabrata* envolve grande parte da semente. Em Euphorbiaceae, a carúncula é comumente encontrada na subfamília Crotonoideae

(exceto nas tribos Adenoclineae e Gelonieae) em algumas espécies de Acalyphoideae não relacionadas filogeneticamente e em Euphorbioideae nos *taxa* portadores de inflorescências do tipo ciátio (Tokuoka 2007). Em Rafflesiaceae, não são encontradas qualquer excrescência durante o desenvolvimento da semente (Bouman e Meijer 1994).

O endosperma de *Pera glabrata* é nuclear, formando somente algumas células na porção micropilar da semente madura, no restante da semente ele permanece com núcleos livres. Assim como na espécie estudada, Rafflesiaceae (Ernst e Schmidt 1913) e Euphorbiaceae (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994) possuem endosperma nuclear. Em *Croton klotzschianus*, o endosperma torna-se haustorial (Venkateswarlu e Rao 1963). Tanto em *Pera glabrata*, quanto em Euphorbiaceae (Davis 1966, Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994) e Rafflesiaceae (Bouman e Meijer 1994), o endosperma permanece na semente madura. Nos espécimens de *Pera glabrata*, não apresentaram acúmulo de substâncias ergásticas no endosperma. Em Euphorbiaceae, o endosperma pode acumular amido, lipídeos e proteínas (Johri *et al.* 1992, Kapil e Bhatnagar 1994) e em Rafflesiaceae o endosperma acumula lipídeos e proteínas (Bouman e Meijer 1994).

Embrião

Após a fecundação de *Pera glabrata*, o zigoto formado não se dividiu e, ainda, em fases iniciais da semente foi reabsorvido juntamente com as antípodas e as sinérgides. Como a espécie tem uma ampla distribuição (Bigio e Secco 2012) e a presença de embriões foram relatados em outros trabalhos (Radcliffe-Smith 2001, Bigio e Secco 2012), acreditamos que tenha ocorrido alguma falha no processo reprodutivo nesta população. Em Euphorbiaceae, a embriogênese é predominantemente do tipo

Onagrad (Davis 1966, Johri *et al.* 1992), mas os tipos Asterad, Chenopodiad, Solanad e Piperad podem ocorrer (Johri *et al.* 1992). Rafflesiaceae, provavelmente, possui embriogênese do tipo Solanad (Bouman e Meijer 1994).

Importância da embriologia na sistemática de Malpighiales

A epiderme da antera com dois tipos celulares atuando como camada mecânica na sua deiscência, cristais prismáticos nas células do tapete, micrópila em zigue-zague, fruto com mesocarpo contendo duas camadas mecânicas, septo aerenquimático que se desfaz no fruto maduro, columela ausente, endocarpo não multiplicativo e não lignificado, semente com tegumento parcialmente multiplicativo e semente exotestal; foram estados de caráter encontrados em *Pera glabrata* que não foram encontrados em Euphorbiaceae e Rafflesiaceae (Tab. 1). Todas as características listadas são potenciais sinapomorfias para Peraceae, entretanto um maior número de espécies de *Pera* e dos demais gêneros da família devem ser amostradas. Sementes exotestais já haviam sido descritas para outras espécies de *Pera* (Tokuoka e Tobe 2003), reforçando o potencial deste estado de caráter como uma sinapomorfia para Peraceae. A presença de septo aerenquimático que se desfaz no fruto maduro e columela ausente são estados de caráter descritos anteriormente para outras espécies de *Pera* e para os outros gêneros da família (Radcliffe-Smith 2001, Tokuoka e Tobe 2003), reforçando, também, seu status de sinapomorfia para Peraceae.

A epiderme persistente na maturidade, camadas médias efêmeras, tétrades de microsporos tetraédricas, grão de pólen bicelular, óvulo anátropo, tétrade de megasporos linear, megasporo funcional calazal, megagametofito monospórico do tipo *Polygonum*, endosperma nuclear e persistente na semente madura foram características

compartilhadas entre *Pera glabrata*, Euphorbiaceae e Rafflesiaceae (Tab. 1). Estes estados de caráter poderiam representar sinapomorfias para o clado Peraceae–Rafflesiaceae–Peraceae, entretanto esses estados de caráter são comumente encontrados em outras angiospermas (Davis 1966, Johri *et al.* 1992) inclusive em outras famílias dentro de Malpighiales e não são conclusivos para suportar o clado.

Filete simples, desenvolvimento da parede da antera do tipo básico; endotécio fibroso; tapete unisseriado com células binucleadas; citocinese simultânea, deiscência da antera longitudinal; grão de pólen tricoporado; ovário súpero, trilocular, tricarpelar com um óvulo por carpelo, óvulo com dois tegumentos, crassinucelado; vascularização restrita à rafe; micrópila formada pela exóstoma e endóstoma, obturador placentário; cápsula septicida; semente com hipóstase; células da camada mecânica em paliçada e carúncula presente são estados de caráter compartilhados entre *Pera glabrata* e a maioria das espécies de Euphorbiaceae e ausentes em Rafflesiaceae (Tab. 1). Assim, a embriologia não suporta a hipótese filogenética de Wurdack e Davis (2009) onde Rafflesiaceae é irmão de Euphorbiaceae e Peraceae é irmão do clado Rafflesiaceae–Peraceae. Além da embriologia, estudos anteriores sugerem transferência horizontal de genes entre os hospedeiros e espécies de Rafflesiaceae (Barkman *et al.* 2007, Xi *et al.* 2013) colocando em dúvida, também, as sinapomorfias moleculares para o clado.

Além dos estados de caráter citados anteriormente, foram observados dois vestígios evolutivos em *Pera glabrata* que sugerem uma ancestralidade em comum entre Peraceae e Euphorbiaceae. No ovário de *Pera glabrata*, foi observado uma linha de células fenólicas no septo, comumente encontrada em Euphorbiaceae que possuem frutos do tipo esquizocarpo. Esse relato sugere, ainda, que o frutos esquizocárpicos são plesiomórficos em Euphorbiaceae. Outro vestígio evolutivo foi o alongamento do

exotégmen na semente jovem de *Pera glabrata*. Essa característica, também, aproxima Peraceae de Euphorbiaceae e sugere ancestrais comuns com sementes exotégmicas.

A presença de obturador placentário, anteriormente desconhecido em Peraceae, reforça o status de sinapomorfia para o clado dos euphorbioides (Ixonanthaceae, Linaceae, Phyllanthaceae, Picrodendraceae, Peraceae e Euphorbiaceae) levantado como característica comum por Xi *et al.* (2012).

Referências bibliográficas

Barkman TJ, Mcneal JR, Lim S, Coat G, Croom HB, Young ND, Claude W. 2007.

Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism in angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants. *BMC Evolutionary Biology* **15**: 1–15.

Barroso GM, Morin MP, Peixoto AL, Ichaso CLF. 1999. *Frutos e Sementes:*

Morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa.

Bhanwra R. 1987. Embryology of *Euphorbia maddenii* and *Euphorbia nivulia*. *Current*

Science **56**: 1062–1064.

Bigio N, Secco R. 2012. As espécies de *Pera* (Euphorbiaceae s.s) na amazônia

brasileira. *Rodriguésia* **63**: 163–207.

Bouman F, Meijer W. 1994. Comparative structure of ovules and seeds in

Rafflesiaceae. *Plant Systematics and Evolution* **193**: 187–212.

Cave MS. 1953. Cytology and embryology in the delimitation of genera. *Chronica*

botanica **14**: 140–153.

Corner EJH. 1976. *The seeds of dicotyledons.* London: Cambridge University Press.

Davis GL. 1966. *Systematic Embryology of the Angiosperms.* New York: John Wiley &

Sons.

Davis PH, Heywood VH. 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy.*

- De-Paula OC, Oliveira DMT. 2012.** Seed ontogeny of *Chamaecrista* and its systematic implications in Cassiinae (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Plant Systematics and Evolution* **298**: 1659–1669.
- De-Paula OC, Sajo MG. 2011.** Morphology and development of anthers and ovules in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae). *Nordic Journal of Botany* **29**: 505–511.
- Endress PK, Davis CC, Matthews ML. 2013.** Advances in the floral structural characterization of the major subclades of Malpighiales, one of the largest orders of flowering plants. *Annals of Botany* **96**: 1–17.
- Ernst A, Schmid E. 1909.** Embryosackentwicklung und befruchtung bei *Rafflesia patma* Bl. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **27**: 176–186.
- Ernst A, Schmid E. 1913.** Über blüte und frucht von *Rafflesia*. Morphologisch-biologische beobachtungen und entwicklungs geschichtlich-zytologische untersuchungen. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* **27**: 1–55.
- Furness CA. 2007.** Why does some pollen lack apertures? A review of inaperturate pollen in eudicots. *Botanical Journal of the Linnean Society* **155**: 28–48.
- Gagliardi KB, Rosado A, Souza LA, Moscheta I, Albiero ALM. 2012.** Structure and development of fruits and seeds of weed species of Euphorbiaceae. *Acta Botanica Brasilica* **26**: 38–45.
- Gagliardi KB, Souza LA, Albiero ALM. 2014.** Comparative fruit development in some Euphorbiaceae and Phyllanthaceae. *Plant Systematics and Evolution* **300**: 755–782.

- Gopinath D, Gopalkrishnan K. 1949.** The ovule and the development of the female gametophyte in *Homonoia retusa* Muell, and *Euphorbia oreophila* Miquel. *American Midland Naturalist* **41**: 759–764.
- Guzowska L. 1964.** Reinvestigation of embryo sac development, fertilization and early embryogeny in *Cystinus hypocistis*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **33**: 157–166.
- Johansen DA. 1940.** *Plant Microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Company.
- Johri BM, Ambegaokar KB. 1984.** Embryology: then and now. In: Johri BM, ed. *Embryology of Angiosperms*. New York, 1–52.
- Johri BM, Ambegaokar KB, Srivastava PS. 1992.** *Comparative embriology of angiosperms*. Berlin: Springer-Verlag.
- Johri B, Kapil R. 1953.** Contribution to the morphology and life history of *Acalypha indica* L. *Phytomorphology* **3**: 137–151.
- Kapil RN, Bhatnagar AK. 1994.** The contribution of embyrology to the systematics of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**: 145–159.
- Landes M. 1946.** Seed development in *Acalypha rhomboidea* and some other Euphorbiaceae. *American Journal of Botany* **33**: 562–568.
- Liu HF, Kirchoff BK, Wu GJW, Liao JP. 2007.** Microsporogenesis and male gametogenesis in *Jatropha curcas* L.(Euphorbiaceae). *Journal of the Torrey Botanical Society* **134**: 335–343.
- Maheshwari P. 1950.** *An introduction to the embryology of angiosperms*. London: McGraw-Hill Book Company.

- Meijer W. 1993.** Rafflesiaceae. In: Kubistzki K, Rohwer JG, Bittrich V eds. *The families and genera of vascular plants II, flowering plants - dicotyledons Magnoliid, Hammamelid and Caryophyllid families*. New York, 557–563.
- Mukherjee P. 1961.** Embryology of two Euphorbiaceae. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences - Section B* **53**: 217–229.
- Nair N, Maitreyi M. 1962.** Morphology and embryology of *Sebastiania chamaelea*. *Botanical Gazette* **124**: 58–68.
- Nickrent DL. 2007.** Cytinaceae are sister to Muntingiaceae (Malvales). *Taxon* **56**: 1129–1135.
- Nikolov LA, Staedler YM, Manickam S, Schönenberger J, Endress PK, Kramer EM, Davis CC. 2014.** Floral structure and development in Rafflesiaceae with emphasis on their exceptional gynoecia. *American Journal of Botany* **101**: 225–243.
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.
- Oliveira JHG, Oliveira DMT. 2009.** Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de *Manihot caerulescens* Pohl e *M. tripartita* Müll. Arg. (Euphorbiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **32**: 117–129.
- Oliveira JHG de, Paoli AAS. 2014.** Análises ontogenéticas em sementes de Euphorbiaceae. *Floresta* **44**: 165–178.
- Palser BF. 1975.** The bases of angiosperm phylogeny: embryology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **62**: 621–646.

- Radcliffe-Smith A. 2001.** *Genera Euphorbiacearum* (R Linklater, Ed.). London: Royal Botanic Garden, Kew.
- Rao A. 1964.** Notes on the embryology of *Hevea brasiliensis* Muell. *Current Science* **33**: 739–740.
- Schnarf K. 1931.** *Vergleichende embryologie der angiospermen*. Berlin: Bornträger.
- Sharma G. 1956.** Studies in the family Euphorbiaceae 1. The gametophytes of *Chrozophora rottleri* A. Juss. *Journal of the Indian Botanical Society* **35**: 189–193.
- Silva AC, Souza LA. 2009.** Morphology and anatomy of the developing fruit and seed of *Dalechampia stipulacea* Müll. Arg. (Euphorbiaceae). *Acta Scientiarum - Biological Sciences* **31**: 425–432.
- Stuessy TF. 2009.** *Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data*. New York: Columbia University Press.
- Tokuoka T. 2007.** Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. *Journal of Plant Research* **120**: 511–522.
- Tokuoka T, Tobe H. 1998.** Ovules and seeds in Crotonoideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications. *Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **120**: 164–186.
- Tokuoka T, Tobe H. 2002.** Ovules and seeds in Euphorbioideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications. *Journal of Plant Research* **115**: 361–74.

- Tokuoka T, Tobe H. 2003.** Ovules and seeds in Acalyphoideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications. *Journal of Plant Research* **116**: 355–80.
- Toledo AP. 1963.** Anatomia e desenvolvimento ontogenético do fruto e da semente da mandioca. *Bragantia* **22**: 71–76.
- Venkateswarlu J, Rao P. 1963.** Endosperm in Euphorbiaceae and occurrence of endosperm haustoria in two species of *Croton* Linn. *Current science* **23**: 514–516.
- Webster GL. 1994.** Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **81**: 3–32.
- Wurdack KJ, Davis CC. 2009.** Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *American Journal of Botany* **96**: 1551–70.
- Xi Z, Ruhfel B, Schaefer H, Amorin AM, Sugumaran M, Wurdack KJ, Endress PK, Matthews ML, Stevens PF, Mathews S, Davis CC. 2012.** Phylogenomics and a posteriori data partitioning resolve the Cretaceous angiosperm radiation Malpighiales. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**: 17519–17524.
- Xi Z, Wang Y, Bradley RK, Sugumaran M, Marx CJ, Rest JS, Davis CC. 2013.** Massive mitochondrial gene transfer in a parasitic flowering plant clade. *PLOS Genetics* **9**: 1–10.

Ilustrações

Figura 1. Aspectos morfológicos de *Pera glabrata*. **a.** Detalhe de um ramo em fase reprodutiva de um indivíduo masculino. **b.** Detalhe de uma inflorescência masculina. **c.** Detalhe de uma inflorescência feminina. **d.** Detalhe de inflorescências masculinas em com a bráctea involucrel fechada e aberta. **e.** Detalhe de inflorescências masculinas onde a bráctea involucrel foi retirada. **f.** Detalhe da inflorescência feminina. **g.** Detalhe dos ovários. **h.** Detalhe dos frutos maduros. **i.** Detalhe da semente madura, notar o tegumento preto e a carúncula avermelhada.

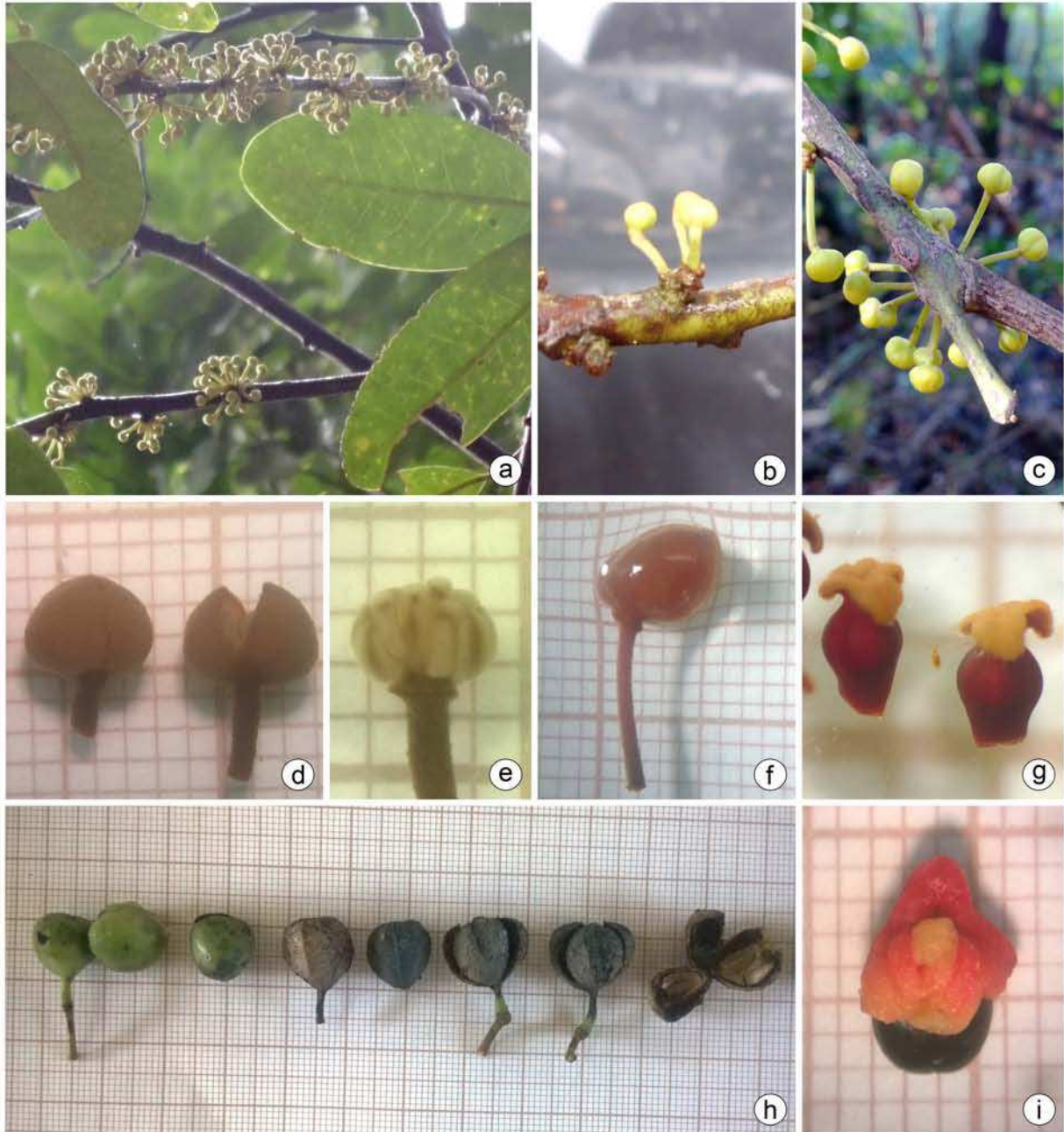


Figura 2. Secções transversais (a–d, g–j) e longitudinais (e–f) de inflorescências estaminadas de *Pera glabrata* mostrando o desenvolvimento da antera e do grão de pólen. **a.** Primórdio da antera, notar a divisão da camada parietal primária e as células arquesporais subjacentes. **b.** Detalhe de um microsporângio jovem, mostrando a divisão da camada parietal secundária interna dando origem a uma camada média e ao tapete. **c.** Detalhe de um microsporângio com as camadas parietais definidas, onde é possível observar uma divisão da camada média oriunda da camada parietal secundária externa e a presença das células mãe de microsporos resultantes da divisão e diferenciação das células arquesporais. **d.** Detalhe de um microsporângio em processo de formação, note o início de acúmulo de compostos fenólicos na epiderme e no endotécio. **e.** Detalhe do tecido esporogênico com células mãe de microsporos formando díades e tétrades sem a formação de paredes entre os núcleos resultantes da primeira divisão da meiose (citocinese sucessiva), notar que não se forma parede entre os núcleos e que estes estão dispostos de maneira tetraédrica. **f.** Detalhe do tecido esporogênico sob luz polarizada, observe que há dois tipos de cristais nas células do tapete, um prismático e outro estilóide. **g.** Detalhe de uma antera em pré antese, mostrando a rompimento do conectivo unindo os lóculos e a epiderme com células com menor diâmetro na região do estômio onde haverá a abertura da antera e a dispersão dos grãos de pólen. **h.** Detalhe da parede da antera madura mostrando as células da epiderme e do endotécio, notar que a epiderme possui dois tipos celulares, um com células ovoides sem espessamento na parede e sem compostos fenólicos e outra com formato de meia ampulheta com parede espessada e citoplasma fenólico; note também que o endotécio possui células isodiamétricas com espessamento de parede e conteúdo fenólico semelhante ao segundo tipo de célula epidérmica descrita. **i.** Grão de pólen de anteras em antese, notar as células generativa e vegetativa. **j.** Grão de pólen com o tubo polínico formado dentro antera fechada. asterisco: rompimento do conectivo entre os lóculos, ca: célula arquesporial, cg: célula generativa, ci: célula mãe de microsporo (microsporocito), cm: camada média, cr: cristal, cv: célula vegetativa, di: díade de microsporos, ed: endotécio, ep: epiderme, es: estômio, gp: grão de pólen, nu: núcleo, ml: microsporos livres, ponta de seta: espessamento de parede, seta: divisão da camada parietal, sp: septo, st: secreção do tapete, ta: tapete, tm: tétrade de microsporos, tp: tubo polínico.

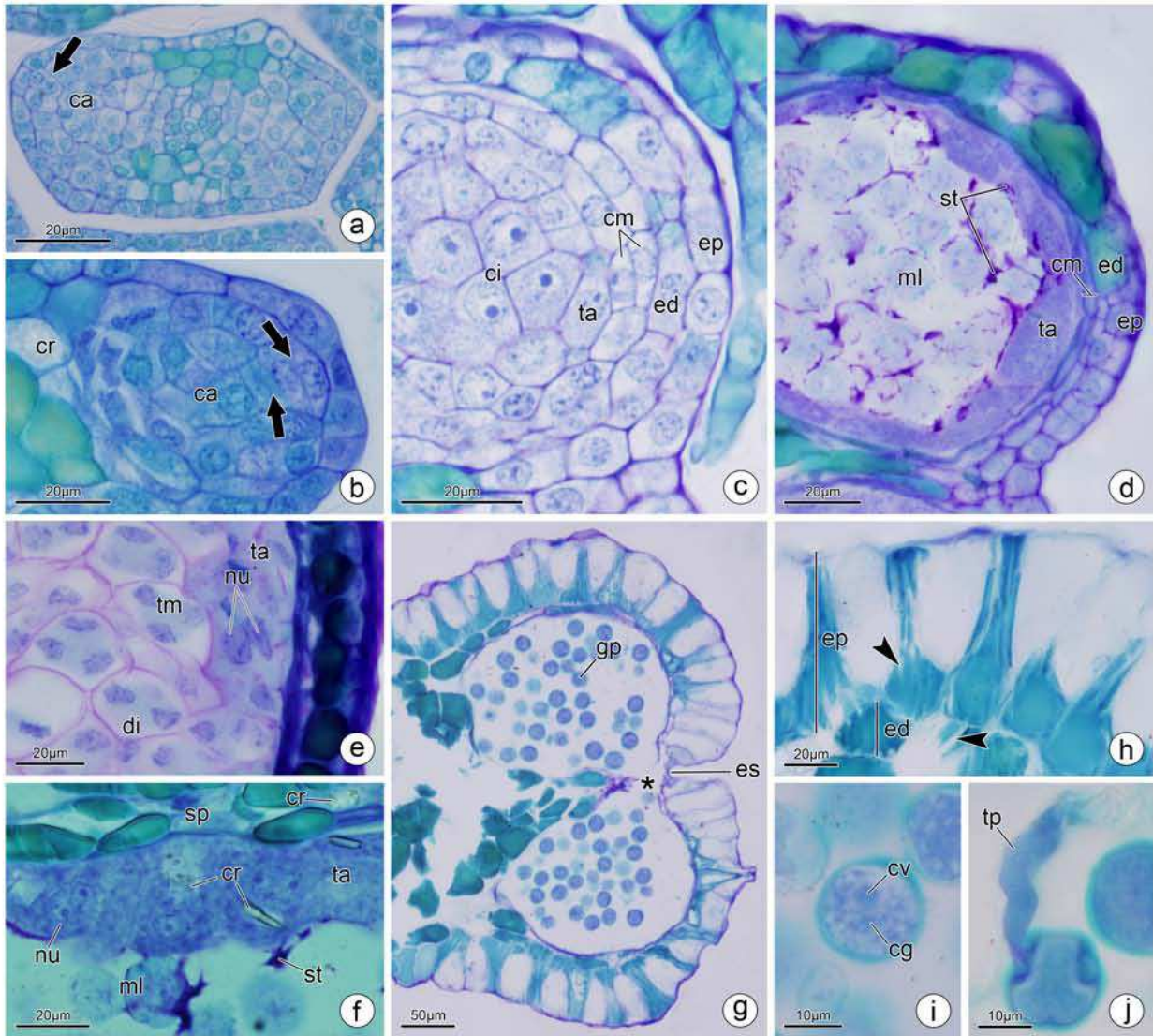


Figura 3. Secções transversais (a–b) e longitudinal (c) de inflorescências pistiladas de *Pera glabrata*, mostrando o ovário. **a.** Visão geral do ovário. **b–c.** Detalhe da parede ovariana, onde é possível observar a presença de compostos fenólicos na epiderme, nas camadas mais externas, em algumas células da camada mais interna do mesofilo e em algumas células da epiderme interna. ee: epiderme externa ovariana, ei: epiderme interna ovariana, me: mesofilo ovariano, ov: óvulo, po: parede ovariana, seta: primórdio do tecido de separação.

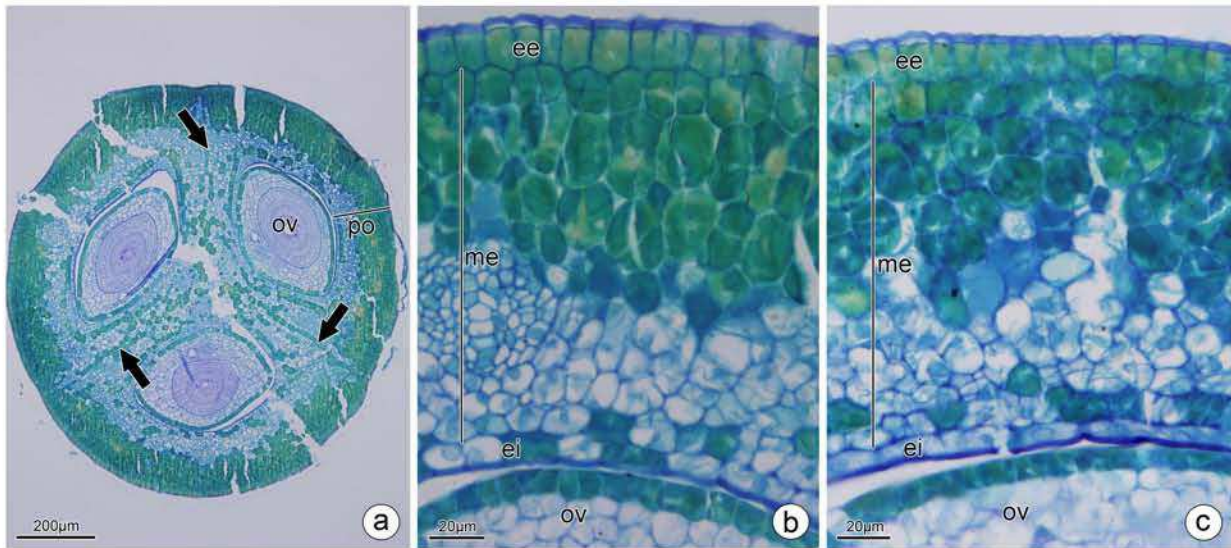


Figura 4. Secções transversal (b) e longitudinais (a, c–g) de inflorescências pistiladas de *Pera glabrata*, mostrando o desenvolvimento do óvulo e megagametofito. **a–b.** Detalhe do óvulo onde pode ser observado compostos fenólicos na porção externa da epiderme do tegumento externo, notar que o feixe fica restrito à rafe terminando na calaza, note também que a camada mais interna do tegumento interno é alongada radialmente (endotélio). **c.** Detalhe da região micropilar do óvulo, mostrando que a endostoma (orifício gerado pelo fechamento do tegumento interno) e exostoma (orifício gerado pelo fechamento do tegumento externo) não coincidem, note que a endostoma é obstruída pelo obturador funicular. **d–f.** Detalhe do óvulo, mostrando o desenvolvimento dos megasporos. **d.** Célula mãe de megasporo diferenciando, note que há quatro camadas de células entre a epiderme e a célula referida (óvulo crassinucelado). **e.** Tétrade de megasporos dispostos de maneira linear. **f.** Megasporo funcional calazal e os demais degenerando. **g.** Gametofito feminino com sete células e oito núcleos (*Polygonum*). an: antípoda, cl: calaza, cg: célula mãe de megasporo, cm: célula média, ed: endotélio, fr: feixe rafeal, md: megasporos degenerados, mf: megasporo funcional, nd: endostoma, nu: nucelo, ob: obturador, oo: oosfera, seta: megasporo, si: sinérgide, te: tegumento externo, ti: tegumento interno, xo: exostoma.

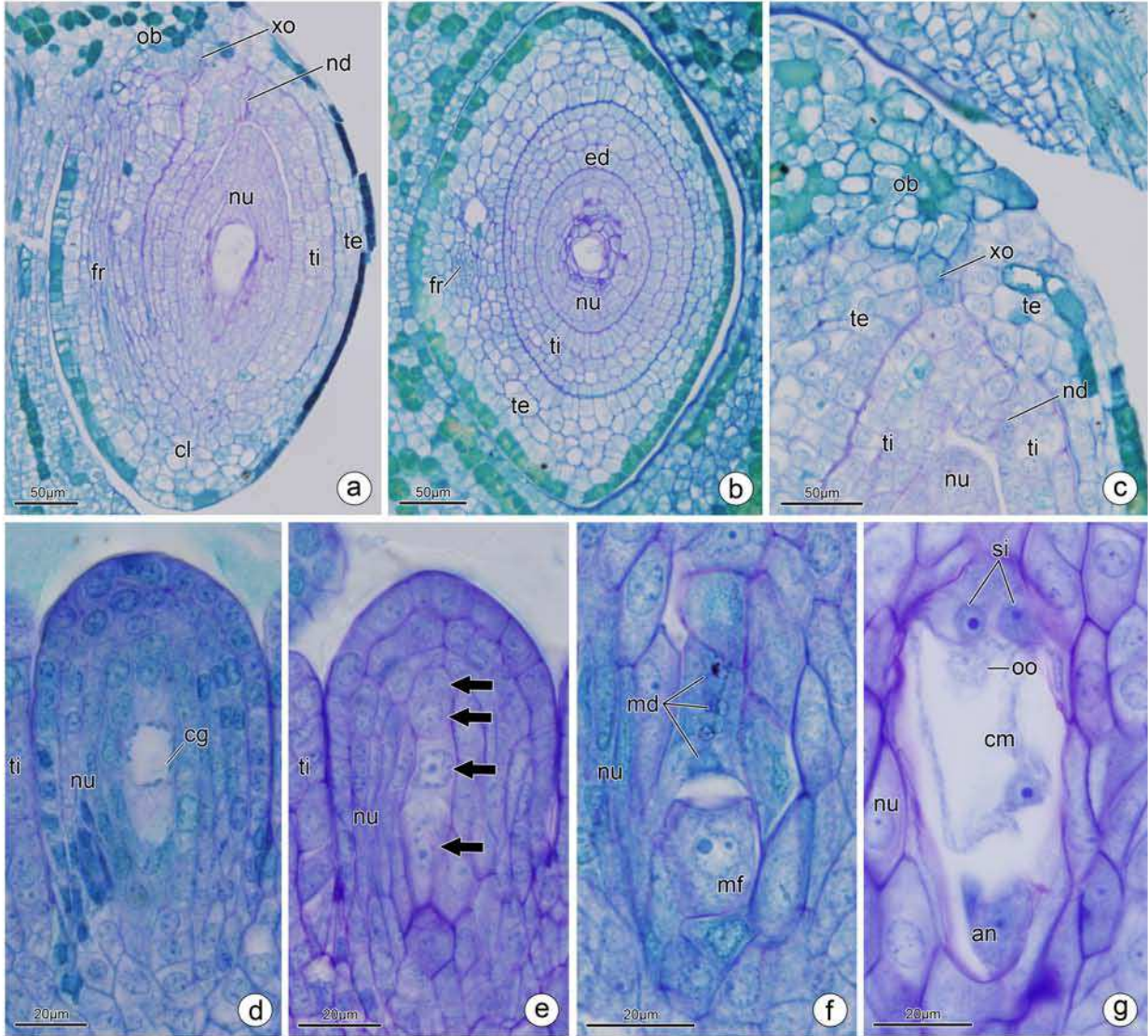


Figura 5. Secções transversais de frutos de *Pera glabrata*, mostrando o desenvolvimento do pericarpo **a.** Visão geral do fruto em pós antese. **b.** Detalhe da figura anterior, notar o alongamento das células do mesocarpo interno e a presença de espaços intercelulares nas células do septo. **c.** Fruto em deiscência, observe que as camadas alongadas do fruto jovem deram origem a esclerênquima dispostos de maneira perpendiculares entre si no pericarpo maduro e o espaços celulares encontrados no septo do fruto jovem ficaram mais conspícuos dando origem a um aerênquima no fruto maduro. asterisco: espaço intercelular, cs: cavidade seminal, ec: exocarpo, er: endocarpo, mc: mesocarpo, pe: pericarpo, se: semente, sp: septo.

Figura 6. Secções longitudinais da semente em pós antese de *Pera glabrata*, mostrando a fecundação e o desenvolvimento do tegumento. **a.** Visão geral, note a projeção do tegumento externo na região da micrópila. **b.** Detalhe da região calazal da figura anterior, mostrando a desorganização dos feixes na calaza, a presença do endotélio fenólico e as divisões do nucelo. **c.** Detalhe da região micropilar da figura a, notar divisões na testa e tégmen, a presença de tubo polínico na endóstoma e o acúmulo de amiloplastos na porção micropilar do nucelo. **d.** Detalhe da região central da figura a, onde é possível observar cristais no nucelo próximo ao megametofito, o endosperma nuclear e as antípodas, as sinérgides e o zigoto em processo de degeneração. an: antípoda, ap: amiloplasto, cl: calaza, cr: cristal, ed: endotélio, em: endosperma, nu: nucelo, ponta de seta: projeção da testa, si: sinérgide, seta: divisões, te: testa, tg: tégmen, tp: tubo polínico, zi: zigoto.

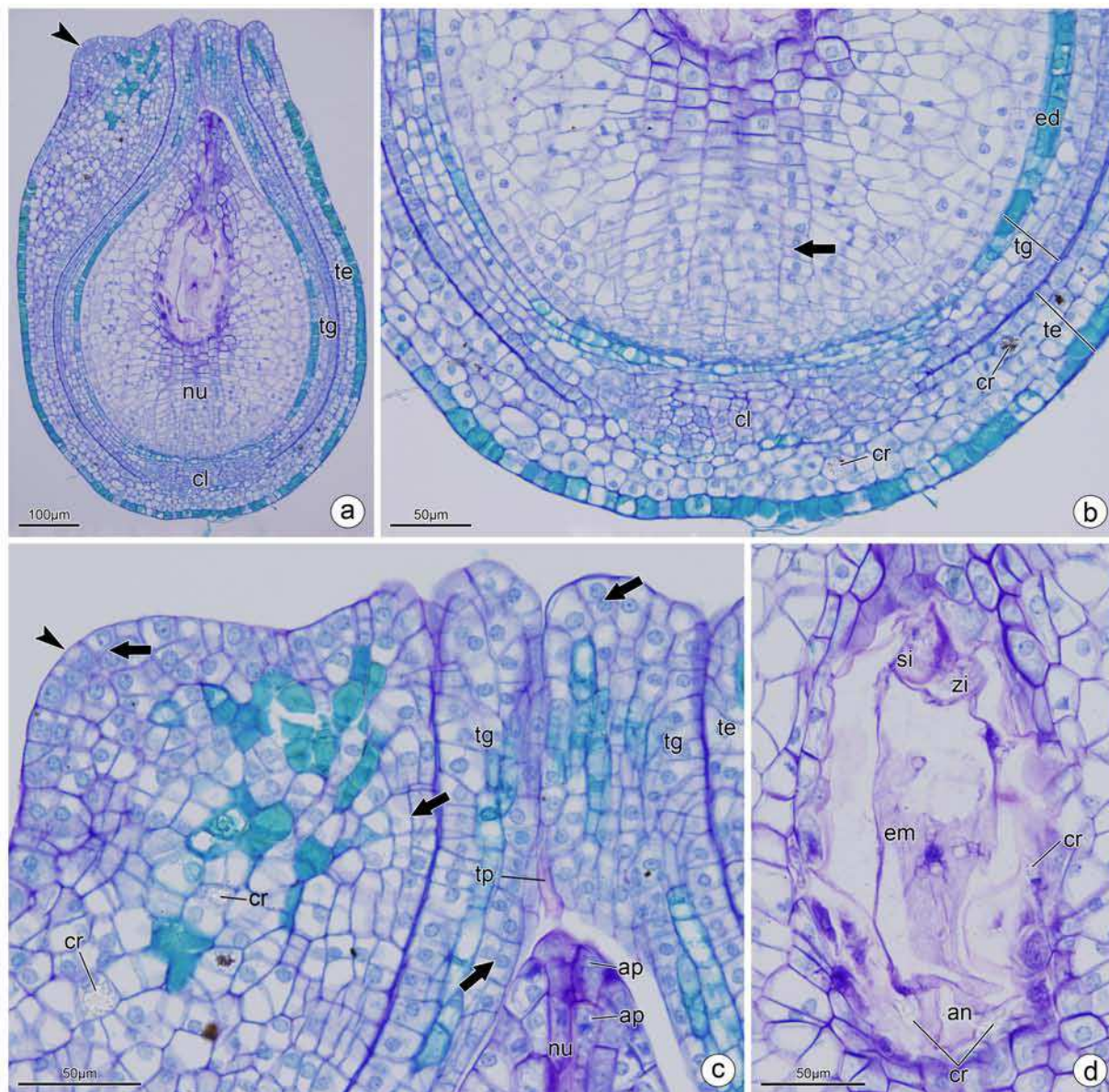


Figura 7. Secções transversais (c–d) e longitudinais (a–b, e–g) de sementes jovem e madura de *Pera glabrata*, mostrando o desenvolvimento dos tegumento e do endosperma. **a–c** Semente jovem. **a.** Vista geral. **b.** Detalhe da figura anterior sob luz polarizada, mostrando os cristais no tegumento e nucelo. **c.** Detalhe da figura a, mostrando as camadas do tegumento, notar o início de alongamento da exotesta. **d–g.** Sementes maduras. **d.** Detalhe da região mediana, mostrando o alongamento da exotesta, notar que não há aumento significativo no número de camadas em relação ao número de camadas do tegumento do óvulo (vide figura 2d–e). **e.** Detalhe da região calazal, note a presença de células com conteúdo fenólico constituindo a hipóstase. **f.** Detalhe da região micropilar, notar o endosperma, parte celularizado e parte nuclear. **g.** Detalhe da figura f, mostrando o endosperma nuclear. ca: carúncula, cl: calaza, em: endotégmen, en: endosperma, es: endotesta, et: exotégmen, ex: exotesta, mt: mesotesta, mg: mesotégmen, nu: nucelo, ponta de seta: cristais, te: testa, tg: tégmen, to: tegumento.

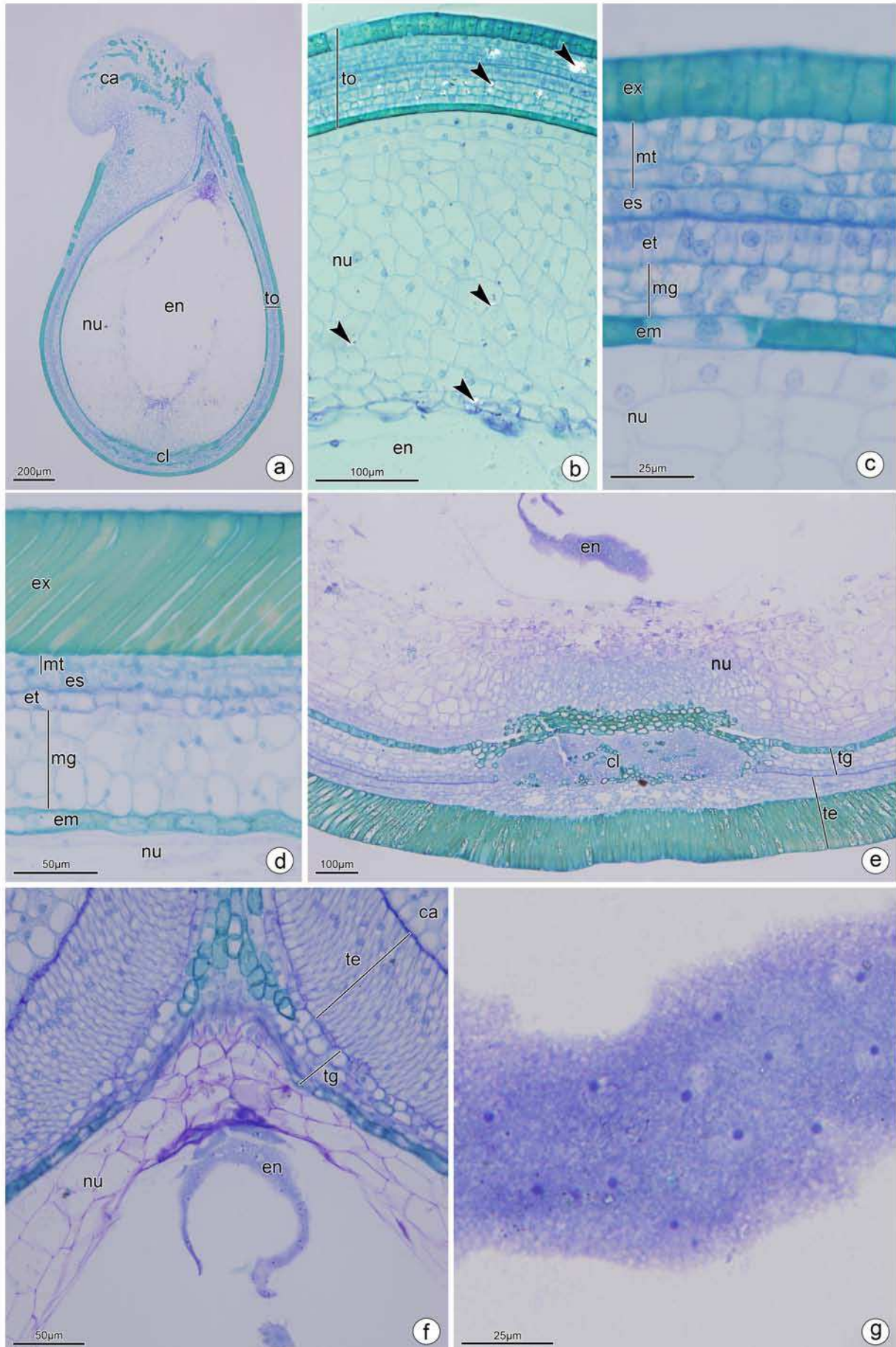


Tabela 1. Dados comparativos da embriologia de Peraceae, Rafflesiaceae e Euphorbiaceae.

caráter		<i>Pera glabrata</i>		Euphorbiaceae		Rafflesiaceae	
		estado de caráter	autor(es)	estado de caráter	autor(es)	estado de caráter	autor(es)
antera	filete	presente	neste estudo	presente	Radcliffe-Smith 2001	ausente	Meijer 1993, Nikolov et al. 2014
		simples	neste estudo	simples, raramente ramificado	Radcliffe-Smith 2001	não se aplica	
	quantidade de esporângios	tetrasporangiada	neste estudo	tetrasporangiada	Davis 1966, Kapil e Bhatnagar 1994	polisporangiada	Ernst e Schmidt 1913, Meijer 1993, Nikolov et al. 2014
	tipo de desenvolvimento da antera	básico	neste estudo	básico e dicotiledóneo	Nair e Maitreyi 1962, Bhanwra 1987, Liu et al. 2007, De-Paula e Sajo 2011	desconhecido	
	epiderme	persistente na maturidade (dois tipos de células)	neste estudo	persistente na maturidade (um tipo de célula)	Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	persistente na maturidade?	Nikolov et al. 2014
	endotécio	fibroso	neste estudo	fibroso	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	não fibroso?	Nikolov et al. 2014
	camadas médias	efêmeras	neste estudo	efêmeras	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	efêmeras?	Nikolov et al. 2014
	tapete	uma camada	neste estudo	uma camada	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	3–4 camadas	Nikolov et al. 2014
		secretor	neste estudo	secretor	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	secretor	Nikolov et al. 2014
		binucleado	neste estudo	uni ou binucleado	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	uninucleado	Nikolov et al. 2014
		crístais estilóides e prismáticos	neste estudo	crístais estilóides raramente encontrados	De-Paula e Sajo 2011	desconhecido	
	citocinese	simultânea	neste estudo	simultânea	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	sucessiva	Ernst e Schmidt 1913
	disposição das tétrades de microsporos	tetraédrica	neste estudo	tetraédrica , decussada ou isobilateral	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	tetraédrica	Ernst e Schmidt 1913
	deiscência	longitudinal	neste estudo	longitudinal (raramente poricida)	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	poricida	Meijer 1993
	camada mecânica	epiderme	neste estudo	endotélio	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	ausente	Nikolov et al. 2014
grão de pólen	tricolporado	neste estudo	predominantemente tricolporado	Johri et al. 1992	inaperturado	Furness 2007	
número de células do grão de pólen	2	neste estudo	2 ou 3	Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	2	Ernst e Schmidt 1913	
ovário	posição	súpero	neste estudo, Radcliffe-Smith 2001	súpero	Radcliffe-Smith 2001	ínfero	Nikolov et al. 2014
	carpelos	3	neste estudo, Radcliffe-Smith 2001	3	Radcliffe-Smith 2001, Kapil e Bhatnagar 1994	ausente	Nikolov et al. 2014
	quantidade de lóculos	trilocular	neste estudo, Radcliffe-Smith 2001	trilocular	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	plurilocular	Nikolov et al. 2014
	formação	fechamento dos carpelos	neste estudo	fechamento dos carpelos	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	separação de células do receptáculo	Nikolov et al. 2014
	quantidade de óvulos	1 por carpelo	neste estudo, Radcliffe-Smith 2001	1 por carpelo	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	muitos	Nikolov et al. 2014
	primórdio de tecido de separação entre os carpelos	presente	neste estudo	presente	Oliveira e Oliveira 2009, Gagliardi et al. 2014, Gagliardi et al. 2012	ausente?	Nikolov et al. 2014
óvulo	curvatura	anátropo	neste estudo	anátropo ou hemianátropo	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	anátropo	Bouman e Meijer 1994
	quantidade de tegumentos	2	Tokuoka e Tobe 2003, neste estudo	2	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	1 (testa reduzida)	Bouman e Meijer 1994
	vascularização	rafe	Tokuoka e Tobe 2003, neste estudo	rafe, tegumento externo e tegumento interno	Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003	ausente	Bouman e Meijer 1994
	endotélio	presente	neste estudo	raramente presente	Gopinath e Gopalkrinan 1949, Gagliardi et al. 2012, Oliveira e Paoli 2014	ausente	Bouman e Meijer 1994
	nucelo	crassinucelado	neste estudo	crassinucelado	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	tenuinucelado	Bouman e Meijer 1994
		amido na porção mais distal	neste estudo	amido na porção mais distal!	De-Paula e Sajo 2011	amido ausente	Bouman e Meijer 1994
	protrusão do nucelo	ausente	neste estudo	presente ou ausente	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	ausente	Bouman e Meijer 1994

carácter		<i>Pera glabrata</i>		Euphorbiaceae		Rafflesiaceae	
		estado de carácter	autor(es)	estado de carácter	autor(es)	estado de carácter	autor(es)
	micrópila	exóstoma e endóstoma	neste estudo	exóstoma e endóstoma	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	endóstoma	Bouman e Meijer 1994
	exostoma e endostoma	não coincidem (zig-zague)	neste estudo	coincidem	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	não se aplica	
	obturador	presente	neste estudo	presente	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	ausente	Bouman e Meijer 1994
		funicular	neste estudo	placentário	Landes 1946, Bhanwra 1987, De-Paula e Sajo 2011	não se aplica	
	tétrade de megasporos	linear	neste estudo	linear ou T	Johri et al. 1992, De-Paula e Sajo 2011	linear	Ernst e Schmid 1909, Ernst e Schmid 1913, Bouman e Meijer 1994
	megasporo funcional	calazal	neste estudo	calazal ou raramente micropilar	Johri et al. 1992	calazal	Ernst e Schmid 1909, Ernst e Schmid 1913, Bouman e Meijer 1994
	megagametofito	monospórico	neste estudo	monospórico , bispórico ou tetraspórico	Johri et al. 1992	monospórico	Ernst e Schmid 1909, Ernst e Schmid 1913, Bouman e Meijer 1994
		<i>Polygonum</i>	neste estudo	predominantemente <i>Polygonum</i> , mas ocorre também <i>Adoxa</i> , <i>Allium</i> , <i>Penaea</i> , <i>Chrysanthemum</i> , <i>Drusa</i> e <i>Peperomia</i>	Johri et al. 1992	<i>Polygonum</i>	Ernst e Schmid 1909, Ernst e Schmid 1913, Bouman e Meijer 1994
fruto	tipo	cápsula	neste estudo	cápsula ou esquizocarpo	Radcliffe-Smith 2001, Barroso et al. 1999	baga	Bouman e Meijer 1994
	abertura	presente	neste estudo	presente	Radcliffe-Smith 2001, Barroso et al. 1999	ausente	Bouman e Meijer 1994
		septo	neste estudo	septo/lóculo	Radcliffe-Smith 2001, Barroso et al. 1999	não se aplica	
	septo	ausente	neste estudo	presente	Radcliffe-Smith 2001, Barroso et al. 1999	ausente	
	columela	ausente	neste estudo	presente	Radcliffe-Smith 2001, Barroso et al. 1999	ausente	
	camadas mecânicas	2	neste estudo	3!	Toledo 1936, Oliveira e Souza 2009, Gagliardi et al. 2012, Gagliardi et al. 2014	ausente?	
	endocarpo	não multiplicativo	neste estudo	multiplicativo!	Toledo 1936, Oliveira e Souza 2009, Gagliardi et al. 2012, Gagliardi et al. 2014	ausente	
		não lignificado	neste estudo	lignificado!	Toledo 1936, Oliveira e Souza 2009, Gagliardi et al. 2012, Gagliardi et al. 2014	não se aplica	
semente	fertilização	porogâmica	neste estudo	porogâmica	Mukherjee 1961, Rao 1964	porogâmica	Ernst e Schmid 1909, Ernst e Schmid 1913, Bouman e Meijer 1994
	hipóstase	presente	neste estudo	presente	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	ausente	Bouman e Meijer 1994
	tegumento	parcialmente multiplicativo	neste estudo	multiplicativo ou não	Corner 1976, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003	não multiplicativo?	Bouman e Meijer 1994
	camada mecânica	exotesta	Tokuoka e Tobe 2003, neste estudo	exotégmen	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994, Corner 1976, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003	exotégmen	Bouman e Meijer 1994
	formato das células da camada mecânica	paliçada/traqueoidal?	Tokuoka e Tobe 2003, neste estudo	paliçada	Corner 1976, Tokuoka e Tobe 1998, Tokuoka e Tobe 2002, Tokuoka e Tobe 2003	u	Bouman e Meijer 1994
	carúncula	presente	Tokuoka e Tobe 2003, neste estudo	presente ou ausente	Tokuoka 2007	ausente	Bouman e Meijer 1994
	endosperma	nuclear	neste estudo	nuclear	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	nuclear	Ernst e Schmid 1913, Bouman e Meijer 1994
		persistente	neste estudo	persistente	Davis 1966, Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	persistente	Bouman e Meijer 1994
		não acumula substâncias	neste estudo	amido, lipídeos e proteínas	Johri et al. 1992, Kapil e Bhatnagar 1994	lipídeos e proteínas	Bouman e Meijer 1994
embrião	embriogênese	não formou embrião	neste estudo	Onagrad (predominante), mas ocorre Asterad, Chenopodiad, Solanad ou Piperad	Davis 1966, Johri et al. 1992	Solanad?	Bouman e Meijer 1994

?: indica dúvida nos dados, !: dados pouco representativos para o grupo, negrito: estados de carácter compartilhados entre a espécie estudada e as famílias relacionadas.