Augusto Giaretta de Oliveira

Sistemática de *Eugenia* (Myrtaceae, Myrteae):
evolução da flor e da inflorescência e implicações
taxonômicas

Systematics of *Eugenia* (Myrtaceae, Myrteae):
flower and inflorescence evolution, and taxonomic
implications

São Paulo

2018

Augusto Giaretta de Oliveira

Sistemática de *Eugenia* (Myrtaceae, Myrteae):
evolução da flor e da inflorescência e implicações
taxonômicas

Systematics of *Eugenia* (Myrtaceae, Myrteae):
flower and inflorescence evolution, and taxonomic
implications

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo,
para obtenção de Título de Doutor em
Ciências, na Área de Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Takeo Sano

Co-orientadora: Profa. Dra. Evelyn Lucas

São Paulo

2018

Giaretta de Oliveira, Augusto

Sistemática de *Eugenia* (Myrtaceae, Myrteae): evolução da flor e
da inflorescência e implicações taxonômicas.
238 páginas

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de
São Paulo, Departamento de Botânica

1. Taxonomia. 2. Sistemática. 3. Myrtaceae. 4. *Eugenia*. 5.
Evolução. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Botânica

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Paulo Takeo Sano

Orientador

Dedico à Lena (*in memoriam*),
minha querida mãe, que
demonstrou vigor espiritual em
situações que exigiam debilidade

Quem me dera
um mapa de tesouro
que me leve a um velho baú
cheio de mapas de tesouro

Paulo Leminski

Trecho original: Quarenta clics em
Curitiba, retirado de Toda Poesia

Agradecimentos

Muitas pessoas estiveram envolvidas, em diferentes fases, para realização deste trabalho. Assim, isto representa um retrospecto de todos aqueles que foram fundamentais para a realização desta tese. Gosto de comparar os agradecimentos a sequência de uma procissão. Assim, imensamente agradeço:

Ao meu orientador, Paulo Takeo Sano, por me receber e me aceitar como orientado sem mesmo me conhecer. Seus ensinamentos ultrapassaram os aspectos acadêmicos e me fizeram enxergar que a construção de um bom profissional é eterna, enquanto durar.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa de estudos pelo meu primeiro ano; à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa de estudos no país (2014/04043-9) e pela bolsa BEPE no exterior (2016/04678-0); ao International Association for Plant Taxonomy (IAPT) pelo auxílio financeiro recebido.

À minha co-orientadora, Eve Lucas, por me receber no Royal Botanic Gardens, Kew, Inglaterra, por me introduzir à cultura inglesa, e por ensinar mais uma maneira de orientar. Suas contribuições são, e foram, de extrema relevância.

À Universidade de São Paulo pela estrutura fornecida para o desenvolvimento da minha pesquisa e pelas oportunidades para a minha formação.

Aos professores do Laboratório de Sistemática Vegetal, profa. Lúcia Garcez Lohmann, prof. José Rubens Pirani e prof. Renato de Mello Silva. Agradeço também aos funcionários do herbário Roberta Figueiredo, Viviane Jono e Abel Ribeiro pela presteza e auxílio.

Aos colegas e amigos de laboratório, de aprendizado, e por compartilhar memoráveis momentos no HH Andressa Cabral, Alexandre Zuntini, Annelise Frazão, Anselmo Nogueira, Beatriz Gomes, Benoît Loeiulle, Caetano Trancoso, Camila Monje, Carolina Siniscalchi, Caroline Andrino, Cíntia Luz, Eduardo Leal, Luana Sauthier, Luiz Fonseca, Eric Kataoka, Gisele Alves, Guilherme Antar, Gustavo Heiden, Jenifer Lopes, Jéssica Carvalho, Juan Pablo Nárvaez, Juliana Rando, Juliana El Ottra, Leonardo Borges, Maila Beyer, Marcelo Devecchi, Marcelo Kubo, Mateus Cota, Matheus Santos, Maurício Watanabe, Pâmela Santana, Paulo Gonella, Rebeca Viana, Rebeca Gama, Renato Ramos.

Aos companheiros de campo Amélia Tuller, Annelise Frazão, Beatriz Gomes, Eduardo Leal, Luiz Fonseca, Jenifer Lopes, Jéssica Carvalho, Marcelo Devecchi, Marcelo Kubo, Paulo Sano e Thais Vasconcelos. Em especial a Eduardo Leal, companheiros para as viagens para a Colômbia e Guiana Francesa. Agradeço também a Duban Canal e Nils Köster sem os quais a viagem para Colômbia não seria possível.

Aos mirtólogos, companheiros de aprendizado, Amélia Tuller, Ana Raquel, Bruno Amorim, Carolyn Proença, Duane Lima, Eve Lucas, Fiorella Mazine, Jair Faria, Thaís Vasconcelos, Leidiana, Matheus Santo, Marcelo Kubo, Marcelo Souza, Mariana Bünger, Vanessa Staggemeier, Maria Anália Souza, Karine Valdemarin. Em especial, à Thais Vasconcelos que muito me auxiliou enquanto eu estava no Kew, muito me ensinou sobre o R e, sobretudo, pela estreita amizade.

Aos amigos que fizeram passar rápido o tempo em que passei no Kew, Andrea, Cintia Sothers, Demétrius, Eve Lucas, Felix, Gabrielle, Guilherme, Karina, Laís, Laszlo, Leidiana, Maria Conejero, Maurizio, Pepijn, Rafaela, Ricardo, Robertina, Rosalia, Samuel, Sidoní, Thaise Emílio, Thaís Vasconcelos, Vanessa Stagemeyer e Yee Wen. Em especial à minha landlady, Mary, pelas ótimas conversas. Aos membros do grupo Integrated Monograph pelas edificantes discussões. Aos coordenadores de laboratórios Dion Devey e Chrissie Prychid que muito me auxiliaram desde as questões práticas até as burocráticas.

Aos curadores dos herbários visitados, que me receberam com grande presteza e atenção.

Aos membros da banca examinadora, que se dispuseram a investir seu precioso tempo durante a defesa.

Como eu havia dito, os agradecimentos são como uma procissão, e por último, vem o padre. Aos meus familiares, em especial minha mãe, meu irmão e meu pai, pelo carinho e amor. À Mariana, minha companheira desta e de outras, que me suportou em todos os momentos e humores. A sua coragem e sabedoria ilumina cada um de meus dias. Agradeço também aos seus familiares que me receberam como parte da família desde o início, em especial aos meus sogros Fátima e Geraldo, por me considerarem como um segundo filho.

Resumo

Myrtaceae possui cerca de 4.600-5.800 espécies, distribuídas em áreas tropicais e subtropicais. Myrteae é uma das tribos mais ricas da família, com ca. de 2.500 espécies. Estudos sobre desenvolvimento e evolução de flor em Myrteae têm mostrado a condição homoplástica de caracteres anteriormente considerados diagnósticos, culminando em um melhor entendimento taxonômico. O hiper-diverso gênero *Eugenia*, com ca. de 1.050 espécies, está incluído nessa tribo e tem se mostrado morfológicamente homogêneo. Contudo, gêneros previamente segregados de *Eugenia* pelo grau de fusão do cálice são fontes de controvérsia taxonômica. A filogenia molecular baseada em cinco regiões de DNA reconstruiu que o cálice fundido evoluiu independentemente diversas vezes em *Eugenia*. A investigação morfológica da fusão do cálice revelou cinco padrões de desenvolvimento, além da condição dos lobos livres. Embora os padrões de desenvolvimento sejam homoplásticos, o sinal filogenético indicou que eles podem ser utilizados para complementar caracteres e sustentar clados. O padrão *membranissépalo* é uma exceção, sendo exclusivo e diagnóstico de um clado Amazônico. Espécies tradicionalmente reconhecidas com seis pétalas são interpretadas como padrão *petaloide*, isto é, quatro pétalas são precedidas por duas sépalas internas e petaloídes, e duas sépalas externas e fundidas entre si. Padrão *longohipanto* é reconhecido como uma condição extremamente rara em *Eugenia*, em que o hipanto se alonga estende, bem como os verticilos estaminais, resultando em estames curvos no botão em vez de eretos. Mudanças nomenclaturais e uma recircunscrição e revisão taxonômica de *Eugenia* sect. *Schizocalomyrtus* derivam destes resultados. Dez espécies são descritas e comentadas em suas distribuições, sua conservação e taxonomia. A inflorescência de *Eugenia* também é analisada sob uma abordagem integrativa, que revela arranjos previamente ignorados como relevantes para a sistemática e taxonomia. Sete padrões foram descritos, e cinco deles são considerados para uma análise evolutiva. O padrão *auxotélico* foi recuperado em linhagens que primeiro divergiram. Isso sugere que o seu ancestral hipotético é similar ao padrão *auxotélico*. O padrão *fasciculiforme* é amplamente distribuído na seção de maior riqueza, *Eugenia* sect. *Umbellatae*, indicando que altas taxas de diversificação podem estar relacionadas com a aquisição desse padrão. Este estudo também fornece novas hipóteses para a evolução dos arranjos da inflorescência, indicando que flexibilidade no padrão racemoso de ramificação é, provavelmente, a inovação chave que promoveu a diversificação de *Eugenia*.

Abstract

Myrtaceae has about 4600-5800 species distributed in tropical and subtropical areas. Myrteae is one of the most species rich tribe in Myrtaceae with ca. 2500 species. Studies on Myrteae flower development and evolution have shown the homoplastic nature of characters previously considered diagnostic that are now culminating in much-improved taxonomic understanding. The hyper-diverse *Eugenia* with ca. 1050 species is nested in this tribe, and have been shown as morphologically homogeneous. However, genera previously segregated from *Eugenia* by the degree of calyx fusion are source of controversy. Molecular phylogeny based on five DNA regions reconstructed fused calyx as evolved several times independently in *Eugenia*. Morphological assessment of the calyx fusion revealed five development patterns besides the standard condition of the free lobes. Although the development patterns are homoplastic, phylogenetic signal indicates that they can be used in combination to complementary characters to support clades. *Membranisepalous* pattern is an exception, recovered as exclusive allowing to be used to diagnose an Amazonian clade. Traditionally six-petal species are newly interpreted as *petaloid* pattern, i.e. four petals are followed by two internal petal-like sepals, and two external fused sepals. *Longohypanthium* pattern is recognized as an extremely rare condition in *Eugenia* which hypanthium extends as the stamens whorl resulting in a display of curved stamens in the bud instead the standard straight. Nomenclatural changes and a taxonomic revision of *Eugenia* sect. *Schizocalomyrtus* newly circumscribed follow these results. Ten species are detailed described and commented under distribution, conservation, and taxonomy. The inflorescence of *Eugenia* was also analysed under an integrative approach that revealed arrangements previously ignored as relevant for systematic and taxonomy. Seven patterns were described but five are regarded to an evolutionary assessment. *Auxotelic* pattern was recovered in the early lineages. It suggests that a hypothetical ancestral is similar to the *auxotelic* pattern. *Fasciculiform* pattern is widely found in the most speciose *Eugenia* sect. *Umbellatae*, indicating that high rates of diversification may be related to the acquisition of this pattern. This study also provides insights in the evolution of inflorescence arrangement by indicating that flexibility in the racemose branching pattern is likely the innovative key that promoted the diversification of *Eugenia* in the Neotropics.

Introdução Geral

Myrtaceae é uma das maiores famílias de angiospermas, com 132 gêneros e cerca de 5.500 espécies (WCSP 2017), ocupando a terceira posição como a família arbórea com maior riqueza de espécies (Beech *et al.* 2017). Myrtaceae é distribuída principalmente nas regiões tropicais e subtropicais, com centros de diversidade na Austrália, sudeste da Ásia e América tropical (Wilson *et al.* 2001). Myrtaceae pode ser reconhecida pelas folhas aromáticas, bem como demais estruturas vegetativas e reprodutivas, com numerosas glândulas de óleos essenciais; flores polistêmones com ovário epígeno, geralmente actinomorfas, e tronco com ritidoma esfoliante (Wilson 2011).

Myrtaceae era tradicionalmente dividida em duas subfamílias, segundo características do fruto. Espécies principalmente paleotropicais com frutos secos e deiscentes pertenciam à Leptospermoideae, dividida em três tribos; enquanto espécies principalmente distribuídas em regiões tropicais, com frutos carnosos e indeiscentes, compreendiam Myrtoideae, com apenas uma tribo, Myrteae (Niedenzu 1893). O primeiro indício de inconsistência dessa classificação surgiu por meio de uma análise cladística construída com dados morfológicos (Briggs & Johnson 1979). Análises filogenéticas baseadas em dados moleculares reforçaram a necessidade de uma nova circunscrição infrafamiliar. Uma nova classificação foi amplamente adotada, dividindo Myrtaceae nas subfamílias Psiloxylloideae, com apenas duas tribos, e Myrtoideae com 15 tribos, dentre elas, Myrteae (Wilson *et al.* 2001, 2005).

A tribo Myrteae

Myrteae é a maior tribo de Myrtaceae em riqueza, com cerca de 2.500 espécies, bem como em número de gêneros (51 gêneros), o que representa aproximadamente metade da diversidade de Myrtaceae (Vasconcelos *et al.* 2017b; Wilson 2011). Myrteae é majoritariamente tropical, com cerca de 80% de sua diversidade na região Neotropical (WCSP 2017). Tradicionalmente, Myrteae era dividida em três subtribos (Eugeniinae O.Berg, Myrciinae O.Berg e Myrtinae O.Berg) segundo aspectos do embrião (Berg 1856, 1857). Reconstruções filogenéticas com base em dados moleculares sugeriram o abandono dessa classificação, considerando a condição homoplástica relativa ao tipo dos embriões (Lucas *et al.* 2005, 2007). Incluindo 46 de um total de 51 gêneros, a mais

representativa filogenia molecular de Myrteae recuperou 10 grupos informais (Vasconcelos *et al.* 2017b) que serão formalizados em breve dentro de uma nova classificação para a tribo (Vasconcelos *et al.* em prep.). A filogenia de Myrteae trouxe um grande avanço para o entendimento das relações supragenéricas. Contudo, a datação da filogenia foi um dos maiores desafios enfrentados, devido à escassez de fósseis confiáveis. Nesse contexto, microfósseis (principalmente pólen) foram avaliados como mais parcimoniosos para datar a filogenia de Myrteae em relação aos macrofósseis. Com isso, a linhagem que originou Myrteae possivelmente surgiu há cerca de 60 Ma. e começou a diversificar por volta de 40 Ma. (Vasconcelos *et al.* 2017b).

Diversidade e aspectos morfológicos

Eugenia P.Micheli ex Linnaeus foi recuperado pela filogenia da tribo Myrteae (Vasconcelos *et al.* 2017b), bem como por outras filogenias (Bünger *et al.* 2016; Faria 2014; Mazine *et al.* 2014), com alto suporte estatístico. *Eugenia* tem distribuição pantropical e compreende cerca de 1.050 espécies, principalmente encontradas na região Neotropical (Mazine *et al.* 2014; Wilson 2011), o que compreende metade da diversidade da tribo Myrteae. *Eugenia* também figura dentre os gêneros arbóreos do mundo de maior riqueza, ocupando a segunda colocação, atrás apenas de outra Myrtaceae, *Syzigium* Yehns (Beech *et al.* 2017). Além disso, *Eugenia* é o gênero mais rico no Brasil, com cerca de 390 espécies, e um dos maiores em número de espécies endêmicas (BGF 2015). As espécies estão principalmente distribuídas na costa leste Atlântica (Flora do Brasil 2020), o que permite afirmar que seu centro de diversidade encontra-se na Floresta Atlântica, onde *Eugenia* é ecologicamente importante, sendo frequentemente o gênero arbóreo dominante (Oliveira-Filho & Fontes 2000). Tais características fazem de *Eugenia* um excelente modelo tanto para avaliação do estado de conservação da Floresta Atlântica (Rigueira *et al.* 2013), como para estudos evolutivos na região Neotropical (Lucas & Bünger 2015).

Por um lado, a elevada diversidade de *Eugenia* é marcante; por outro, a relativa homogeneidade morfológica de flores e frutos é uma dificuldade recorrente para o reconhecimento das espécies. Isso se reflete na tradicional classificação de *Eugenia*: nela, caracteres marcantes da inflorescência e da flor foram utilizados para embasar classificações infragenéricas e, até mesmo, servir de justificativa para segregação de

gêneros (Berg 1857; Kiaerskou 1893; Niedenzu 1893). *Calycorectes* O.Berg e *Schizocalyx* O.Berg foram reconhecidos por Berg (1856) basicamente pelo botão com lobos do cálice fundidos, que se rasgam durante a antese. Outras características morfológicas que sugeriam relação com *Eugenia* foram ignoradas e *Calycorectes* foi reconhecido como um gênero à parte por mais de um século, embora a ampla variação no grau de fusão dos lobos do cálice tornasse sua delimitação taxonômica inconsistente, motivando o recorrente questionamento de sua circunscrição (Landrum & Kawasaki 1997; McVaugh 1969; Sobral 2003). A tal panorama, foram somadas evidências moleculares (Bünger *et al.* 2016; Faria 2014; Mazine *et al.* 2014) cujas hipóteses filogenéticas também sugeriram a inclusão de *Calycorectes* em *Eugenia*. Duas espécies de *Calycorectes* (atualmente *Eugenia brevistyla* D.Legrand e *E. subterminalis* DC.) foram amostradas em uma filogenia molecular ainda com dados preliminares (Mazine *et al.* 2014), que demonstrou que o evento de fusão do cálice surgiu apenas uma vez em *Eugenia*. Este clado, com alto suporte estatístico, foi mais tarde reconhecido como *Eugenia* sect. *Calycorectes* (Mazine *et al.* 2016). Contudo, nenhuma das análises incluiu a espécie-tipo, *Calycorectes grandifolius* O.Berg, procedente do Escudo das Guianas (Amshoff 1951). Além disso, a documentação de eventos de paralelismo no desenvolvimento de flores de *Myrcia s.l.* (Vasconcelos *et al.* 2017a) tem levantado dúvidas quanto a um cenário evolutivo de que o cálice fundido em *Eugenia* tenha surgido apenas uma vez.

Inflorescência de Eugenia

Aspectos arquiteturais da inflorescência foram tradicionalmente utilizados para classificação infragenérica de *Eugenia* (Berg 1856), bem como para segregar gêneros como *Stenocalyx* O.Berg. Nenhum estudo sobre arquitetura de inflorescência em Myrtaceae excedia a esfera taxonômica, exceto por uma análise com base no arranjo final da inflorescência de Myrtaceae sob uma ótica evolutiva realizada por Briggs & Johnson (1979). Se, por um lado, tal trabalho resultou na análise de uma gama de arranjos e foi um marco para os estudos de inflorescência em Myrtaceae; por outro lado, a especificidade e a complexidade da terminologia utilizada, bem como suas frequentes exceções, desfavoreceram sua adoção por parte dos estudiosos da família. Desde então,

nenhum estudo tratando de inflorescência em Myrtaceae sob uma ótica evolutiva foi realizado. É neste cenário que se desenvolve o trabalho desta tese de doutorado.

Bibliografia

- Amshoff, G.J.H. (1951) Myrtaceae. In: A. Pulle (Ed), *Flora of Suriname*. The Royal Institute for the Indies, Utrecht, pp. 56–158.
- Beech, E., Rivers, M., Oldfield, S. & Smith, P.P. (2017) GlobalTreeSearch: The first complete global database of tree species and country distributions. *Journal of Sustainable Forestry* 36(5): 454–489.
- Berg, O. (1856) Revisio Myrtacearum Americae D. F. L. Von Schlenchtendal (Ed). *Linnaea* 27: 1–799.
- Berg, O.C. (1857) Myrtaceae I C. F. P. de Martius (Ed). *Flora Brasiliensis* 14(1): 1–468.
- BGF (2015) Growing knowledge: An overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66(4): 1085–1113.
- Briggs, B.G. & Johnson, L.A.S. (1979) Evolution in the Myrtaceae - Evidence from inflorescence structure. *Proceedings of The Linnean Society of New South Wales* 102: 157–256.
- Bünger, M.O., Mazine, F.F., Forest, F., Bueno, M.L., Stehmann, J.R. & Lucas, E.J. (2016) The evolutionary history of *Eugenia* sect. *Phyllocalyx* (Myrtaceae) corroborates historically stable areas in the southern Atlantic forests. *Annals of Botany* 118: 1209–1223.
- Faria, J.E.Q. (2014) Revisão taxonômica e filogenia de *Eugenia* sect. *Pilotheceum* (Kiaersk.) D.Legrand (Myrtaceae). Tese de Doutorado. Universidade de Brasília
- Flora do Brasil 2020 (em andamento). *Projeto Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil*. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br> (acesso em 24 julho 2017).
- Kiaerskou, H. (1893) Enumeratio Myrtacearum Brasiliensium. In: E. Warming (Ed), *Symbolarum ad floram Brasiliae Centralis cognoscendam*, pp. 200.
- Landrum, L.R. & Kawasaki, M.L. (1997) The Genera of Myrtaceae in Brazil: An Illustrated Synoptic Treatment and Identification Keys. *Brittonia* 49(4): 508.
- Lucas, E.J., Belsham, S.R., Nic Lughadha, E.M., Orlovich, D. a., Sakuragui, C.M., Chase, M.W. & Wilson, P.G. (2005) Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae - Preliminary molecular evidence. *Plant Systematics and Evolution* 251(1): 35–51.
- Lucas, E.J. & Bünger, M.O. (2015) Myrtaceae in the Atlantic forest: their role as a ‘model’ group. *Biodiversity and Conservation* 24(9): 2165–2180.
- Lucas, E.J., Harris, S.A., Mazine, F.F., Belsham, S.R., Nic Lughadha, E.M., Telford, A., Gasson, P.E. & Chase, M.W. (2007) Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56(4): 1105–1128.
- Mazine, F.F., Bünger, M.O., Faria, J.E.Q., Lucas, E. & Souza, V.C. (2016) Sections in *Eugenia* (Myrteae, Myrtaceae): nomenclatural notes and a key. *Phytotaxa* 289(3):

- Mazine, F.F., Souza, V.C., Sobral, M., Forest, F. & Lucas, E. (2014) A preliminary phylogenetic analysis of *Eugenia* (Myrtaceae: Myrteae), with a focus on Neotropical species. *Kew Bulletin* 69(2): 1–14.
- McVaugh, R. (1969) The Botany of the Guyana Highland - Part VIII: Myrtaceae. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 18(2): 55–286.
- Niedenau, F. (1893) Myrtaceae. In: A. Engler and K. Prantl (Eds), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, pp. 57–105.
- Oliveira-Filho, A. & Fontes, M. (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *Biotropica* 32(March 1999): 793–810.
- Rigueira, D.M.G., da Rocha, P.L.B. & Mariano-Neto, E. (2013) Forest cover, extinction thresholds and time lags in woody plants (Myrtaceae) in the Brazilian Atlantic Forest: Resources for conservation. *Biodiversity and Conservation* 22(147): 3141–3163.
- Sobral, M. (2003) *A família Myrtaceae no Rio Grande do Sul*. Editora Unisinos, São Leopoldo.
- Vasconcelos, T.N.C., Prenner, G., Santos, M.F., Wingler, A. & Lucas, E.J. (2017a) Links between parallel evolution and systematic complexity in angiosperms — A case study of floral development in *Myrcia* s. l. (Myrtaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 24: 11–24.
- Vasconcelos, T.N.C., Proença, C.E.B., Ahmad, B., Aguilar, D.S., Aguilar, R., Amorim, B.S., Campbell, K., Costa, I.R., De-carvalho, P.S., Faria, J.E.Q., Giaretta, A., Kooij, P.W., Lima, D.F., Mazine, F.F., Peguero, B., Prenner, G., Santos, M.F., Soewarto, J., Wingler, A. & Lucas, E.J. (2017b) Myrteae phylogeny, calibration, biogeography and diversification patterns: Increased understanding in the most species rich tribe of Myrtaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 109: 113–137.
- WCSP (2017) World Checklist of Selected Plant Families. *Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew*. Disponível em: apps.kew.org/wcsp/myrtaceae (acesso em 26 Julho 2017).
- Wilson, P.G. (2011) Myrtaceae. In: K. Kubitzki (Ed), *The families and genera of vascular plants. Flowering plants, eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 436.
- Wilson, P.G., O’Brien, M.M., Heslewood, M.M. & Quinn, C.J. (2005) Relationships within Myrtaceae sensu lato based on a matK phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* 251(1): 3–19.
- Wilson, P.G., O’Brien, M.M., Gadek, P.A. & Quinn, C.J. (2001) Myrtaceae Revisited : a Reassessment of infrafamilial groups. *American journal of botany* 88(11): 2013–2025.

Conclusão geral

Os resultados apresentados nestes trabalhos trouxeram uma nova perspectiva para a sistemática de *Eugenia*, sobretudo, criando um novo paradigma para interpretação da evolução da flor e da inflorescência no gênero. O cálice fundido em *Eugenia* foi revelado como um carácter homoplástico, embora seja diagnóstico para alguns clados como mostrado pelo sinal filogenético. Como consequência, hipóteses de homologia sobre os verticilos do perianto trouxeram uma reinterpretação das flores não usuais de *Eugenia*. A sinonimização de gêneros atualmente segregados, mas que emergiram incluídos na filogenia de *Eugenia*, possuem sustentação morfológica por meio desta nova interpretação. Além disso, espécies com circunscrição incerta, dado o elevado nível de mudanças em suas flores, também foram confirmadas como fazendo parte de *Eugenia*. Isso implica que processos de diversificação em *Eugenia*, embora tenham sido conservativos quanto à morfologia da flor para a maior parte das espécies, também foram importantes para que o cálice fundido pudesse se fixar em algumas linhagens, evoluindo diversas vezes. Nesse contexto, a diversificação de *Eugenia* é um processo complexo que culminou em flores não tão homogêneas como se pensava. Esse novo paradigma também foi incorporado ao âmbito taxonômico. Uma seção foi restabelecida, recircunscrita e revisada, sustentada por dados morfológicos e moleculares.

A inflorescência de *Eugenia* também foi foco desta tese, sendo analisada sob um ponto de vista evolutivo por meio de uma abordagem integrativa. A combinação da ontogenia com a morfologia madura da inflorescência, forneceu arcabouço suficiente para distinguir arranjos fundamentais daqueles que são resposta da influência exógena. Essa abordagem é sugerida para estudos futuros, pois, permitiu o reconhecimento do padrão racemoso de ramificação como ancestral e o padrão cimoso de ramificação como secundário na evolução de *Eugenia*. Além disso, o padrão de crescimento auxotélico está intimamente relacionado ao surgimento da fase reprodutiva. Assim, a reconstrução filogenética dos padrões descritos auxiliou a elaboração de hipóteses de homologia polarizadas. Isso resultou em uma nova proposta de terminologia de inflorescência de *Eugenia*, construída para harmonizar aspectos tipológicos sob uma óptica evolutiva, sem perder a perspectiva de aplicação prática. Aspectos particulares da inflorescência também foram revelados como recorrentes em clados altamente diversos, sugerindo que mudanças nos arranjos podem desempenhar um papel importante para os processos de

diversificação de *Eugenia* na região Neotropical. A flexibilidade e permuta entre os padrões básicos também parece ser um fator que influenciou sua adaptabilidade.