

Embriogênese adventícia em *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae).

André Luiz Silva¹, Bruno Cardoso Lopes², Lygia Doleres Ribeiro de Santiago Fernandes²

Resumo – O óvulo de *Eugenia uniflora* é hemicampilótropo, unitegmentado, crassinucelado, com obturador tegumentar. O óvulo é vascularizado por um feixe que penetra no funículo e sofre bifurcação formando dois ramos, um deles estende-se até a calaza enquanto o outro segue até as proximidades da micrópila. O nucelo tem o ápice estendido formando uma caliptro nucelar estreita e pontiaguda. O gametófito maduro de *Eugenia uniflora* enquadra-se no tipo *Polygonum*. A embriogênese tem início no período compreendido entre 48 e 72 horas pós-polinização. A partir do terceiro dia foram observados dois tipos de desenvolvimento seminal em diferentes óvulos. Em certas sementes o processo é convencional, com a presença de um embrião globular, endosperma nuclear volumoso e nucelo com células vacuoladas e citoplasma denso no quarto dia pós-polinização. No outro tipo de desenvolvimento, foram encontradas estruturas volumosas de contornos circulares, pluricelulares, com protoderme e circundadas pelo endosperma em sementes de sete dias pós-polinização. Estas estruturas foram interpretadas como embriões de origem nucelar. O desenvolvimento destes embriões adventícios é muito veloz e dependente da fecundação o que sugere a ocorrência de competição por recursos maternos. Esta hipótese, caso confirmada, poderia explicar a baixa relação semente/óvulo em *Eugenia uniflora*.

Adventitious embryogenesis in *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae).

Abstract-The ovule of *Eugenia uniflora* is hemicampylotropous, unitegmic, crassinucellate with obturator tegumentary obturator. Vascularization of the ovule is formed by a bundle which penetrates the funiculus and suffers split forming two branches, one of which extends to the chalaza while the other goes to the vicinity of the micropyle. The nucellus has the extended apex forming a nucellar calyptra narrow and pointed. The mature gametophyte of *Eugenia uniflora* is the *Polygonum* type. The Embryogenesis begins in the period between 48 and 72 hours post-pollination. From the third day was observed two kinds of developing seminal in different ovules. In certain seeds the process is conventional, with a globular embryo, endosperm nuclear bulky, nucellus with vacuolated cells and dense cytoplasm on the fourth day after pollination. In other development type, were found bulky structures of circular contours, multicellular, with protoderm and surrounded by the endosperm in seeds of seven days post-pollination. These structures were interpreted as nucellar embryos. The development of these adventitious embryos is very fast and dependent fertilization suggesting the occurrence of competition for maternal resources. This hypothesis, if confirmed, could explain the low ratio seed / ovule in *Eugenia uniflora*.

INTRODUÇÃO

O estudo acerca da biologia reprodutiva de *Eugenia uniflora* evidenciou um crescimento diferencial entre as sementes de um mesmo fruto e, na maturidade, uma baixa razão semente/óvulo (S/O) (Silva & Pinheiro, 2009). Este fato é característico de várias espécies de *Eugenia* (Wyk & Lowrey, 1988, Beardsell et al., 1993a, b; Proença & Gibbs, 1994; Lughadha & Proença, 1996) assim como de outros gêneros de Myrtaceae (Arathi et al., 1996; Schimidt-Adam et al., 2000) e de

muitas espécies não aparentadas (Mohana et al., 2001). Características hereditárias ocasionadas por forças seletivas ao longo da evolução podem ser responsáveis pela baixa razão S/O em muitas espécies (Casper & Wiens, 1981, Charlesworth, 1989). Esse fenômeno pode também ser resultado de uma competição seletiva entre os embriões em desenvolvimento por recursos maternos (Arathi et al., 1996).

A redução do número de sementes por fruto pode ser uma vantagem para

¹Centro de Ciências Agrárias e Ambientais – Universidade Federal do Maranhão. E-mail para correspondência: andrebotanico@gmail.com

²Departamento de Botânica – Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro

espécies que investem em recursos para estabelecimento das plântulas em ambientes com pouca concentração de nutrientes no solo (Casper & Wiens l.c .; Sedgley, 1989; Charlesworth l.c .; Dalling & Hubbell, 2002). Por outro lado, caso haja a perda de uma semente nestas condições, por aborto ou predação, isso pode significar uma perda considerável do investimento energético feito em uma flor (Mitchel, 1977; Ramirez 1992). Não há para *Eugenia*, no entanto, trabalhos anatômicos referentes ao desenvolvimento comparado das sementes de um mesmo fruto, de modo a permitir o registro da etapa em que se dá a divergência no desenvolvimento, definindo quais sementes chegarão à maturidade e quais terão seu desenvolvimento abortado. Roy (1953,1955,1960,1961,1962a, b) descreveu as características do óvulo e do saco embrionário e registrou sucintamente variações nas mesmas em *Eugenia jambos* L., *E. bracteata* Roxb., *E. malaccensis* L., *E. fruticosa* L. e *E. myrtifolia* Roxb, respectivamente. Em *E. bracteata* e *E. malaccensis*, registrou a existência de sacos embrionários anormais, os quais considerou como possivelmente apospóricos. Descreveu os óvulos de *E. bracteata* como bitegumentados e os de *E. malaccensis* como unitegumentados. Entretanto, em razão de alterações propostas por Schmid (1972) atualmente quatro destas espécies estão incluídas em *Syzygium* como *S. jambos* (L.) Alston, *S. malaccense* (L.) Merr. & L.M. Perry. *S. fruticosum* (Roxb.) DC., *S. myrtifolium* (Roxb.) DC. Miq.. *Eugenia bracteata* Rich. foi transferida para o gênero *Myrcia* como *M. bracteata* (Rich.) DC.

A literatura registra, ainda a ocorrência de poliembrião e de embriões nucelares em algumas espécies também identificadas à época das publicações como pertencentes à *Eugenia* e atualmente incluídas em

Syzygium. Tiwari (1926 *apud* Pijl, 1934), analisando *Eugenia cumini* (L.) Druce. (= *S. cumini* (L.) Skeels) verificou pela primeira vez a ocorrência de poliembrião no grupo. Posteriormente, Pijl (1934) registrou poliembrião em *Eugenia malaccensis* L., (= *S. malaccense* (L.) Merr. & L.M. Perry), *E. aquea* Burm. (= *S. aqueum* (Burm.) F. Alston) e *E. jambos* L. (= *S. jambos* (L.) Alston), nesta última com início do desenvolvimento anterior à fertilização. Johnson (1936, *apud* Johansen, 1950) registrou “dois a vinte embriões de origem presumivelmente nucelar” em *E. hookeri*.

Outros trabalhos sobre tecnologia de sementes e biologia reprodutiva também relatam sementes poliembriônicas, em algumas espécies de Myrtaceae (Silva et al., 2003; Lughadha & Proença, 1996). Neste artigo analisou-se o desenvolvimento das sementes de *Eugenia uniflora*, com o intuito de fornecer subsídios para a compreensão do fenômeno da baixa produção de sementes e verificar a possibilidade da ocorrência de embriogênese adventícia durante as duas primeiras semanas pós-polinização.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram realizadas polinizações xenogâmicas manuais em flores ensacadas um dia antes do início de sua antese na restinga de Grumari, Rio de Janeiro – RJ, Brasil e em plantas cultivadas no Horto Botânico do Museu Nacional/UFRJ, São Cristóvão, Rio de Janeiro – RJ, Brasil. As flores foram marcadas e ovários e frutos foram coletados em vários estágios do desenvolvimento, desde a pré-antese até 14 dias após a polinização. Testes de apomixia foram realizados retirando-se o estilete de algumas flores previamente ensacadas na fase de botão (Richards, 1986) e marcadas para posterior observação e coleta em plantas

cultivadas no Horto Botânico do Museu Nacional/UF RJ.

Alguns frutos coletados foram dissecados em diferentes fases para a observação do desenvolvimento seminal. Os ovários e frutos restantes foram fixados em formaldeído 4% e glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 50mM pH 7,2, desidratados em série alcoólica e emblocados em Histo-resina (Leica®) (Feder & O'Brien, 1968). Secções de 1-3 µm de espessura foram obtidas com navalha de vidro em micrótomo rotativo Spencer e coradas com Azul de Toluidina. Secções seriadas dos óvulos foram observadas e fotografadas em microscópio Orthoplan – Leitz.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O óvulo de *Eugenia uniflora* é hemicampilótropo, unitegumentado, crassinucelado, com obturador tegumentar (figura 1A, B e 2). Estas características não se enquadram totalmente no padrão de *Eugenia s.l.*

cujos óvulos diferem por serem citados como anátropos e bitegumentados (Davis, 1966 apud Schmid, 1972). No entanto, como não tivemos acesso ao trabalho de Davis (*loc. cit.*), não dispomos de informações sobre quais espécies foram analisadas, havendo inclusive a possibilidade de pertencerem atualmente a outros gêneros, face às grandes revisões realizadas na taxonomia do grupo neste período. *Syzygium*, cujas quatro espécies estudadas apresentam óvulos unitegumentados (Roy, 1953, 1960, 1961, 1962) e pertenciam a *Eugenia s.l.* à época da publicação do trabalho de Davis (Davis, 1966 apud Schmid, 1972), é a única exceção conhecida para toda a família. Diante da escassez de estudos embriológicos em Myrtaceae, Tobe & Raven (1983) já consideravam a informação embriológica disponível baseada em informações inadequadas e que provavelmente a unitegmia viria a ser encontrada em outros gêneros.

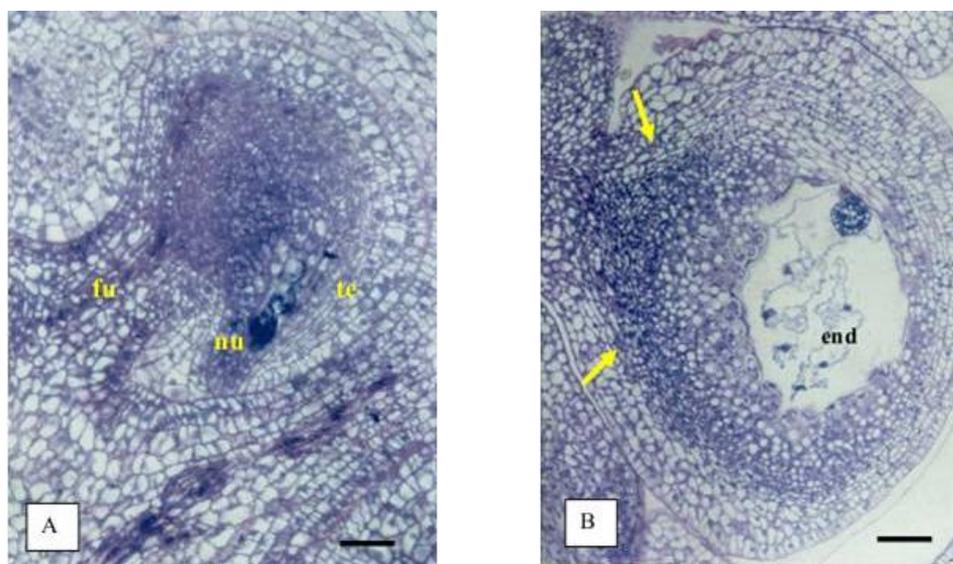


Figura 1 – Secção longitudinal de óvulo: A) 2 dias pós-polinização evidenciando o tipo hemicampilótropo (fu = funículo, nu = nucelo, te = tegumento), barra = 34,9 µm; B) 4 dias pós-polinização evidenciando a vascularização com ramo ascendente e descendente no tegumento (setas), (end = endosperma), barra = 53,6 µm.

Não foram encontrados trabalhos

referentes à anatomia da flor,

esporogênese ou gametogênese de *Eugenia* s.s.. Apenas um estudo (Roy, 1955) em relação ao óvulo, que o descreve como bitegumentado em *E. bracteata* Roxb. Ocorre, porém que este binômio deve corresponder, na verdade a *E. bracteata* Rich. a qual, por sua vez, passou a *Myrcia bracteata* (Rich.) DC. Neste contexto, o presente estudo adquire características inéditas, sendo a primeira descrição anatômica de aspectos reprodutivos em *Eugenia*.

A vascularização do óvulo é formada por um feixe que penetra no funículo e sofre bifurcação formando dois ramos (figura 1B). Um deles estende-se até a calaza enquanto o outro segue até as proximidades da micrópila. Apenas no tegumento único de *Syzygium* há registro de vascularização semelhante (Tobe & Raven, 1983; Pijl, 1934). O nucelo tem o ápice estendido formando uma caliptra nucelar estreita e pontiaguda (figura 1A), característica descrita em *Syzygium malaccense* por Roy (1960), mas não registrada para Myrtaceae na extensa revisão sobre caracteres embriológicos de Myrtales

(Tobe & Raven, 1983), sendo descrita apenas em Trapaceae, família pertencente a esta mesma ordem.

Nas primeiras 48 horas após a polinização, a caliptra nucelar apresenta-se interrompida por um canal formado pelo afastamento de duas fileiras de células em frente ao aparelho fibrilar (figura 2A, B). O saco embrionário, nesta secção que atravessa a micrópila e o funículo, é estreito e recurvado, com as sinérgides em contato direto com o nucelo. A porção do nucelo adjacente ao funículo apresenta maior número de células do que na região oposta, como em *Syzygium jambos* (Pijl, 1934). Em secções mais afastadas deste plano, o canal nucelar alarga-se e o saco embrionário, amplo, mostra a porção basal da sinérgide e a oosfera posicionadas junto a um dos lados do nucelo. A célula média ocupa uma grande área.

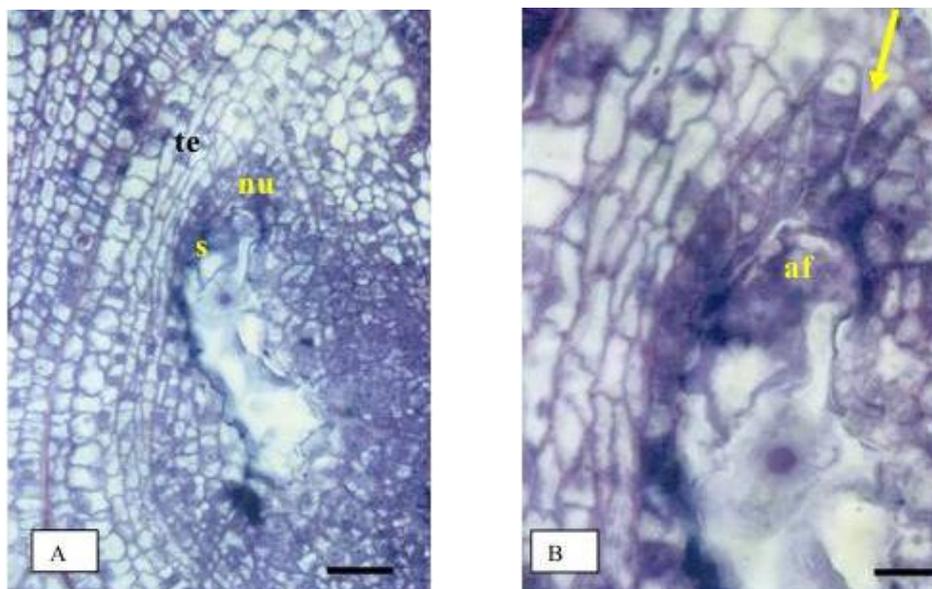


Figura 3 – Secção longitudinal de óvulo de 2 di as pós-polinização. A) Tegumento único (te), o nucelo (nu) e o saco embrionário com as sinérgides (s), barra = 3 µm; B) Detalhe evidenciando o afastamento de duas séries de células nucelares em frente à

micrópila (seta) e o aparato fibrilar (af), barra = 6,7 μm .

O gametófito maduro de *Eugenia uniflora* enquadra-se no tipo *Polygonum*, característica comum às espécies de Myrtaceae (Tobe & Raven, 1983).

A embriogênese tem início no período compreendido entre 48 e 72 horas pós-polinização, quando então o canal no nucelo não é mais encontrado. Nas flores testadas para ocorrência de apomixia independente de polinização, todos os óvulos tiveram o saco embrionário colapsado e degeneraram, com abscisão por volta do terceiro dia após o ensacamento.

A partir do terceiro dia foram observados em flores polinizadas manualmente (xenogamia), dois tipos de desenvolvimento seminal em diferentes ovários. Em um dos tipos de desenvolvimento, o processo é convencional, com a presença de um embrião globular, endosperma nuclear volumoso e nucelo com células vacuoladas e citoplasma denso no quarto dia pós-polinização. O tegumento tem cerca de cinco camadas de células e o limite com o nucelo é bem definido (figura 3 A, B).

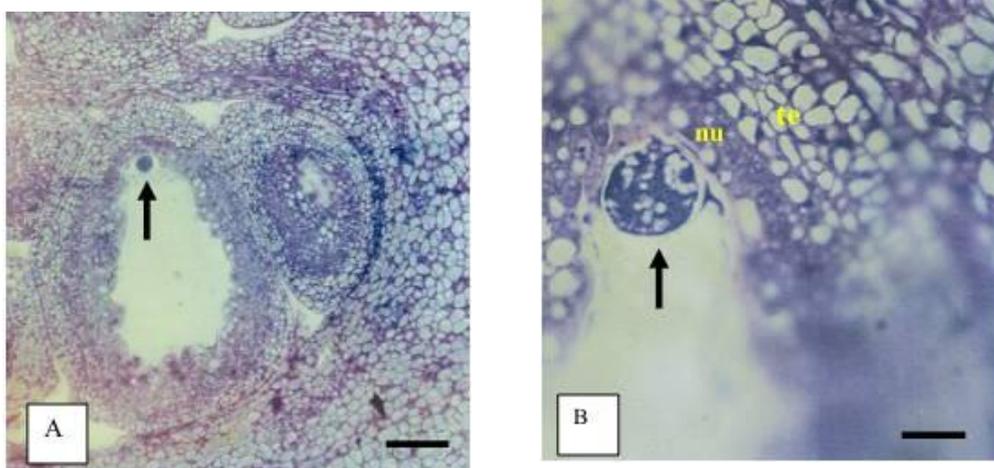


Figura 3 – A) Secção longitudinal de embrião e endosperma nuclear em semente de 4 dias pós-polinização (seta), barra = 91,1 μm ; B) Detalhe do embrião globular (seta), (nu = nucelo, te = tegumento), barra = 19,3 μm .

Em outros rudimentos a partir de três dias pós-polinização o nucelo é constituído por células que, durante a primeira semana pós-polinização, assumem progressivamente, a partir da porção adjacente ao feixe vascular, um padrão característico: são ovadas, com grandes vacúolos de contorno em geral circular e citoplasma denso. Mesmo nos

óvulos em que o gametófito ainda persiste íntegro pode ser observada essa mudança. Quando em contato com o endosperma estas células nucelares são maiores que as demais e projetam-se em direção centrípeta invadindo o espaço ocupado pelo mesmo (Figura 4).

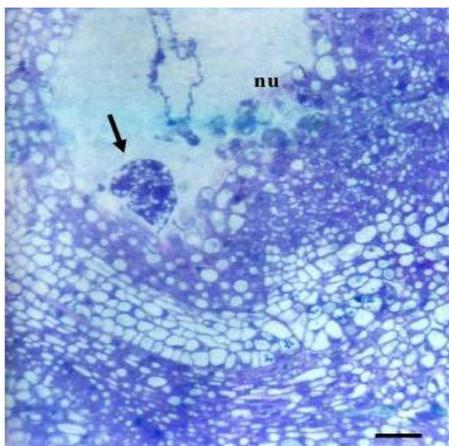


Figura 4 – Secção longitudinal de óvulo com três dias pós-polinização evidenciando o nucelo proliferativa (nu) invadindo o espaço correspondente ao saco embrionário e embrião globular (seta), barra = 25,6 μ m.

Por volta do sexto dia pós-polinização algumas destas células sofrem uma divisão desigual que dá origem a uma pequena célula sem vacúolo com citoplasma denso e a outra grande e vacuolada (Figura 5), indicando polarização de um processo embriogênico, como em *Syzigium jambos* (Pijl, 1934). Durante a segunda semana de desenvolvimento a situação descrita se mantém estável, com exceção do nucelo que exibe crescimento intrusivo através da micrópila. Quando o nucelo se desorganiza, estes embriões se originam das células do tegumento como referido por Maheshwari (1950). Confrontando-se estes dados com as informações provenientes da dissecação dos frutos verifica-se que a discrepância no desenvolvimento das sementes de uma mesma flor é perceptível ao final da

primeira quinzena após a polinização.

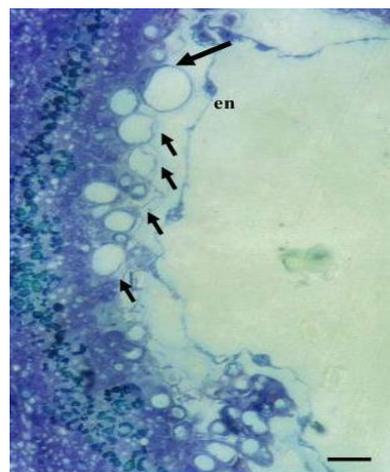
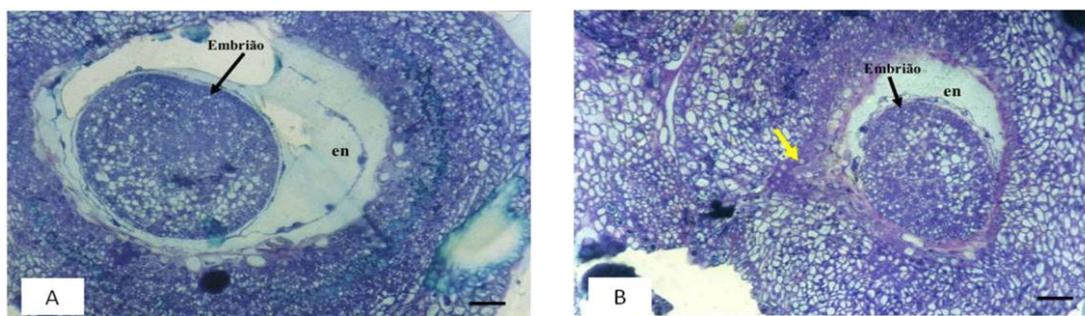


Figura 5 – Secção longitudinal de semente de 6 dias pós-polinização. Destaque para as células nucelares invasivas, com grandes vacúolos (setas menores) e a presença de endosperma (en). Na seta maior duas células irmãs após mitose desigual, barra = 20,8 μ m.

Em sementes com sete dias pós-polinização, foram encontradas estruturas pluricelulares, volumosas, de contornos circulares, com protoderme e circundadas pelo endosperma (figura 6 A, B). Estas estruturas foram interpretadas como embriões de origem nucelar. Como os experimentos para testar a ocorrência de eventos apomíticos independentes de polinização apresentaram resultados negativos conclui-se que o desenvolvimento destes embriões adventícios é dependente da fecundação. Este fato permite supor a possibilidade de o endosperma vir a nutrir este embrião.



6 – Secção longitudinal de semente de seis dias pós-polinização: A) Embrião nucelar desenvolvido e endosperma nuclear presente, barra = 42,7 µm; B) Região da micrópila com nucelo remanescente penetrando pela micrópila (seta amarela), em= endosperma. Barra = 40,8 µm.

O registro de uma via de formação de embriões adventícios dependente de fecundação no desenvolvimento seminal sugere a ocorrência de competição por recursos maternos entre os embriões zigóticos e aqueles adventícios. Considerando que estes últimos apresentam crescimento muito mais veloz que os demais, é possível que ao final do desenvolvimento dos frutos apenas poucas sementes tenham obtido nutrientes suficientes para a maturação adequada do endosperma e conseqüentemente do embrião. Esta hipótese, caso confirmada, poderia explicar a baixa relação semente/óvulo. Para testá-la é necessário o acompanhamento anatômico do desenvolvimento seminal até a maturidade e a dissecação destas sementes para verificar a presença ou não de poliembrião.

Os dados obtidos indicaram a ocorrência de caracteres embriológicos semelhantes aos de espécies de Myrtaceae anteriormente incluídas em *Eugenia s.l.* e hoje pertencentes a *Syzygium*, como óvulos unitegmentados e embriões nucelares. *S. jambos* em especial, tem caracteres muito semelhantes aos observados em *E. uniflora*. Sendo *Eugenia* um dos gêneros de tratamento mais difícil

dentre as Angiospermas (Merwe & Botha, 2005), os resultados deste trabalho indicam que os caracteres embriológicos podem, talvez, contribuir para estudos taxonômicos da família carentes, até o momento, deste tipo de informação, como assinalado por Lucas, *et al.* (2005, 2007).

AGREDECIMENTOS

Agradecemos à CAPES pela concessão de bolsa de doutorado ao primeiro autor durante a realização deste trabalho. Ao Programa de Pós graduação em Botânica do Museu Nacional/UFRJ pelo apoio financeiro à realização deste projeto e a equipe do laboratório de Anatomia vegetal do Departamento de Botânica do Museu Nacional/UFRJ.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARATHI, H.S.; GANESHIAH K.N.; UM ASCHAANKER R. & HEGDE, S.G.. Factors affecting embryo abortion in *Syzygium cumnii* (L.) skeels (Myrtaceae). **International Journal of Plant Sciences**, n.157, p. 49–52, 1996
- BEARDSELL, D.V.; KNOX, R.B. & WILLIAMS, E.G.. Breeding system and reproductive success of *Thryptomene calycina* (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, v.41, p. 333-353, 1993a.
- BEARDSELL, D.V.; O'BRIEN, S.P.; Revista Trópica – Ciências Agrárias e Biológicas V. 7, N.1, pág. 103, 2013

- WILLIAMS, E.G.; KNOX, R.B. & CALDER, D.M.. Reproductive biology of australian Myrtaceae. **Australian Journal of Botany**, v.41, p.511-526, 1993b.
- CASPER, B.B. & WIENS, D.. Fixed rates of random ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. **Ecology**, v.62, p.866-869, 1981.
- CHARLESWORTH, D.. Evolution of low female fertility in plants: Pollen limitation, resource allocation and genetic load. **Tree**, v.4, n.10, 289-292, 1989.
- DALLING, J.W. & HUBBELL, S.P.. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. **Journal of Ecology**, v.90, p.557-568, 2002.
- FEDER, N. & O'BRIEN, T. P., 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany**, v.55, p. 123-142.
- JOHNSON, A. M., 1936. Polyembryony in *Eugenia hookeri*. **American Journal of Botany**, v.23, p. 83-88.
- JOHANSEN, D.A.. **Plant embryology**. Chronica Botanica Company Waltham, Mass. USA, 1950.
- LANDROUM, L.R. & KAWASAKI, M.L.. The genera of Myrtaceae in Brazil: in illustrated synoptic treatment and identification keys. **Brittonia**, v.49, n.4, p.508-536, 1997.
- LUCAS, E.J.; BELSHAM, S.R.; NICLUGHADHA, E.M.; ORLOVICH, D.A.; SAKURAGUI, C.M.; CHASE, M.W. & WILSON, P.G. Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae – preliminary molecular evidence. **Plant Systematics and Evolution**, v.251, p.35-51, 2005.
- LUCAS, E.J.; HARRIS, S.A.; MAZINE, F.F.; BELSHAM, S.R.; LUGHADHA, E.M.N.; TELFORD, A.; GASSON, P.E. & CHASE, M.W.. Suprageneric phylogenetic of Myrteae, the generically richest tribe in
- ROY, S. K., 1961. Embriology of *Eugenia fruticosa* L. **Proceedings of National Academy of Science of India**, v.31, p.80-87.
- Myrtaceae (Myrtales). **Taxon**, v.56, p.1105-1128, 2007.
- LUGHADHA, E.N. & PROENÇA, C. A survey of the reproductive biology of the Myrtoideae (Myrtaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v.83, p.480-503, 1996.
- MAHESHWARI, P., 1950. An introduction to the Embryology of Angiosperms. **Mcgraw-Hill Book Company**, Inc. 220pp.
- MERWE, M.M., WYK, A.E. & BOTHA, A.M., 2005. Molecular phylogenetic analysis of *Eugenia* L. (Myrtaceae), with emphasis on southern Africa taxa. **Plant Systematic and Evolution**, v.251, p.21-34.
- MITCHEL, R., 1977. Bruchid beetles and seed packing by palo verde. **Ecology**, v.58, p.644-651.
- MOHANA, G.S.; UMA SHAANKER, R.; GANESHAIAH, K.N & DAYANANDAN, S., 2001. Genetic relatedness among developing seeds and intr a fruit seed abortion in *Dalbergia sisso* (Fabaceae). **American Journal of Botany**, v.88, n.7, p.1181-1188.
- PIJL L., 1934. Ubre die polyembryonie bei *Eugenia*. **Recueil des Travaux Botaniques néerlandais**, v.31, p.114-187.
- PROENÇA, C. & GIBBS, P. E., 1994. Reproductive biology of eight sympatric Myrtaceae from Central Brazil. **New Phytologist**, v.126, p.343-354.
- RAMIREZ, N., 1992. Las caracteristic as de las estructuras reproc uctivas, niveles de aborto y semillas producidas. **Acta Científica Venezolana**, v. 43, p.167-177.
- ROY, S. K., 1953. Embriology of *Eugenia jambos*. **Current Science**, v.22, p.609-621.
- ROY, S. K., 1955. Embriology of *Eugenia bracteata*. **Current Science**, v.24, p.249-250.
- ROY, S. K., 1960. Embriology of *Eugenia malaccensis*. **Current Science**, v.29, p.189-190.
- ROY, S. K., 1962a. A contribution to the embriology of *Myrtus communis* L. **Proceedings of National Academy of Science of India**, v.32, p.305-311.

- ROY, S. K., 1962b. Embriology of *Eugenia myrtifolia* Roxb. **Science & Culture**, v.28, p.376-378.
- SCHMID, R. 1972. A resolution of the Eugenia-*Syzygium* controversy (Myrtaceae). **American Journal of Botany**, v.59, p.423-436.
- SCHMIDT-ADAM, G.; YOUNG, A.G. & MURRAY, B.G., 2000. Low outcrossing rates and shift in pollinators in New Zealand Pohutukawa (*Metrosideros excelsa*, Myrtaceae). **American Journal of Botany**, v.87, n.9, p.1265-1271.
- SEDGLEY, M & SMITH, R.M., 1989. Pistil receptivity and pollen tube growth in relation to the breeding system of *Eucalyptus woodwardii* (Symphyomyrtus: Myrtaceae). **Annals of Botany**, v.64, p.21-31.
- SILVA, C.V.; BILIA, D.A.C.; MALUF, A.M. & BARBEDO, C.J., 2003. Fracionamento e germinação de sementes de uvaia (*Eugenia pyriformis* Cambess. - Myrtaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, n.2. p.213-221.
- SILVA, A.L.G. & PINHEIRO, M.C.B., 2009. Reproductive success of four species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). **Acta Botanica Brasílica**, v.23, n.2, p.526-534.
- TOBE, H. & RAVEN, P.H., 1983. An embryological analysis of Myrtales: Its definition and characteristics. **Annals of Missouri Botanical Garden**, v.70, p.71-94.
- WYK, A.E. & LOWREY, T.K., 1988. Studies on the reproductive biology of *Eugenia* L. (Myrtaceae) in Southern Africa. **Monography Systematic Botanic Missouri Botanical Garden**, v.25, p.279-293.