UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**“Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de
Moraceae”.**

VIVIANE GONÇALVES LEITE

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a
obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Biologia
Comparada

RIBEIRÃO PRETO - SP

2016

VIVIANE GONÇALVES LEITE

**“Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de
Moraceae”.**

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a
obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Biologia
Comparada

Orientadora: Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira

RIBEIRÃO PRETO - SP

2016

Autorizo a reprodução e/ou divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Catálogo na Publicação

Serviço de Documentação

Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto

Leite, Viviane Gonçalves

Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de Moraceae. Ribeirão Preto, 2016. 135p.

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientadora: Simone de Pádua Teixeira.

1. análise de superfície, 2. arquitetura do receptáculo, 3. morfologia, 4. ontogenia floral, 5. pseudomonomeria.

Leite, V. G. Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de Moraceae. Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, para obtenção do título de Doutor em Ciências – Área de Concentração: Biologia Comparada

Aprovado em:

Ribeirão Preto, _____ de 2016.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

À minha família, pelo incentivo e apoio dedicados em todos os momentos de minha vida, em especial àquela que me fez digna de ser sua filha.

Agradecimentos

A Deus por conceder-me a vida e oportunidade de evoluir e pelas pessoas enviadas a me auxiliarem nesta trajetória.

À Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira, pela orientação, parceria, incentivo e exemplo de entusiasmo pelo trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada pela oportunidade de realizar o desenvolvimento desta tese. À secretária do programa Vera Cassia de Lucca pelo auxílio das questões burocráticas.

À Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, pelo espaço físico concedido para a realização deste trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP processos nºs 2012/1544-8 e 2014/07453-3) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq processo nº 156638/2012-0) pelo auxílio financeiro.

Aos Professores e funcionários do Departamento de Biologia, Programa de Biologia Comparada, pela contribuição à minha formação científica.

Ao técnico do laboratório de botânica da Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, Edimárcio da Silva Campos, pelo auxílio durante os experimentos.

Aos técnicos Maria Dolores Seabra, José Augusto Maulin (Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto), Rodrigo Ferreira Silva (Departamento de Química de Ribeirão Preto) pela competência e auxílio durante a fase de experimentos.

*Ao Arnaldo Donizete Santana, André Paviotti Fontana e Juliana Villela Paulino pela ajuda da coleta das espécies *Brosimum gaudichaudii*, *Clarisia ilicifolia* e *Castilla elastica* em Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro, respectivamente, muito obrigada pela ajuda e empenho.*

Ao Bruno Garcia Simões Favaretto pelas ilustrações e esquemas das inflorescências e flores das espécies estudadas.

Ao João Paulo Basso Alves pelo auxílio imprescindível na busca de artigos científicos.

Aos meus pais, Valdir Leite (in memoriam) e Valentina Gonçalves Leite, pelo incentivo, apoio e sua indiscutível amizade e companheirismo.

Aas minhas irmãs Valéria Leite e Vanessa Leite pelo apoio e incentivo.

Ao meu filho (Pedro Henrique), pela oportunidade de estar mãe, e me tornar uma pessoa melhor.

Aos amigos do laboratório de Botânica da Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, onde desenvolvi este trabalho de pesquisa (Aline Gualberto, Ana Paula Caetano, Camila Devicaro, Carimi Ribeiro, Cristina Marinho, Flávia Leme, Giseli Pedersoli, Isabel Nascimento, João Paulo Basso Alves, Juca San Martin, Juliana Milani, Juliana Paulino, Marina Bortolin, Priscila Cortez e Thais Cury) pelo companheirismo e pelos momentos de descontração.

E a todos que participaram direta ou indiretamente deste trabalho.

“Por vezes sentimos que aquilo que fazemos não é senão uma gota de água no mar. Mas o mar seria menor se lhe faltasse uma gota.” (Madre Teresa de Calcutá).

Resumo

Leite, V. G. **Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de Moraceae**. 2016. Tese (Doutorado)
- Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo.

As flores das espécies de Moraceae são díclinas (= unissexuais), aclamídeas ou monoclamídeas, pequenas e chama a atenção o gineceu por ser unilocular e unio vulado, mas com aspecto tubular no decorrer do desenvolvimento, resultado de pseudomonomeria. Estas flores estão inseridas em inflorescências consideravelmente diversas em termos estruturais, além de apresentarem síndromes de polinização diferentes. Assim, os objetivos deste trabalho foram esclarecer as vias que originam as diferentes formas de inflorescências e elucidar condições florais enigmáticas como a ausência de perianto e gineceu pseudomonômero, utilizando sete espécies de linhagens diferentes de Moraceae como modelos de estudo: *Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Ficus citrifolia*, *F. pertusa*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*. Inflorescências em vários estádios de desenvolvimento, botões florais e flores foram processados para exames de superfície e anatômico. O meristema da inflorescência é semelhante quanto à forma entre as espécies apenas nos estádios iniciais. Em *Ficus pertusa* a inflorescência se fecha pelas margens devido à presença de orobrâcteadas; em *Castilla elastica* a inflorescência forma uma depressão central (inflorescência pistilada), podendo se tornar bivalvar (inflorescência estaminada), sendo rodeada por brâcteadas involucrais; em *Brosimum gaudichaudii* o meristema torna-se plano, e as flores estaminadas e pistiladas ficam imersas no receptáculo e cobertas por brâcteadas interflorais; em *Clarisia ilicifolia* e *Maclura tinctoria* os meristemas das inflorescências estaminadas e pistiladas tornam-se planos e alongam-se, porém, na pistilada adquire uma forma globosa; em *Morus nigra* o meristema se alonga. Brâcteadas interflorais estão ausentes apenas em *Morus nigra*. A morfologia e desenvolvimento florais diferem entre as espécies estudadas em especial quanto ao número de órgãos florais. O perianto é constituído de sépalas robustas, verdes, presentes na maioria das espécies estudadas, com exceção de *Brosimum gaudichaudii*, cuja flor estaminada exibe uma bractéola que envolve os órgãos florais e a flor pistilada é aclamídea, assim como a flor estaminada de *Castilla elastica*. Em todas as espécies as sépalas variam em número (dois a cinco), sendo sua iniciação assincrônica. Não há iniciação de primórdios de pétalas, individualizados ou oriundos de divisão dos primórdios de estames. Os primórdios de estames iniciados na flor estaminada (1-5, dependendo da espécie) tornam-se funcionais; portanto, não há aborto de estames na flor estaminada. Na flor pistilada de

Castilla elastica raramente iniciam estaminódios. A estrutura anatômica das sépalas e dos estames varia entre as espécies, representando possíveis adaptações à entomofilia ou anemofilia descritas para a família. A epiderme pode apresentar tricomas tectores e secretores, dependendo da espécie. O mesofilo varia em número de camadas nas espécies, e esta variação é refletida na união entre os órgãos. Laticíferos e idioblastos fenólicos e cristalíferos ocorrem no mesofilo das sépalas e conectivo dos estames em todas as espécies, provavelmente atuando na proteção da flor contra herbívoros e radiação UV. Os estames apresentam variação na forma dos filetes e no conectivo. Nas flores estaminadas de *Morus nigra* e *Maclura tinctoria* as células do mesofilo são maiores com espaços intercelulares; e na estrutura final da flor, as quatro sépalas são acompanhadas de estames inflexos e um pistilódio, os quais compõem uma complexa estrutura que atua na dispersão dos grãos de pólen. O gineceu pseudomonômero é modificado em pistilódio na flor estaminada de *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*. Os carpelos são iniciados como um único primórdio central que se divide, originando dois outros, que se alongam assimetricamente. Os próximos estádios diferem entre as espécies e foram resumidos em duas vias ontogenéticas: (1) contribuição total dos dois carpelos na formação do ovário, estilete e estigma, porém, apenas um dos carpelos inicia um óvulo em seu ovário unilocular - encontrado na maioria das espécies. (2) contribuição parcial dos dois carpelos, sendo que o carpelo de maior comprimento participa da formação do ovário, estilete e estigma e inicia um óvulo, enquanto o de menor comprimento participa apenas da formação do ovário - encontrado em *Maclura tinctoria*. As espécies de Moraceae compartilham estádios iniciais do desenvolvimento da inflorescência, do perianto, androceu e gineceu pseudomonômero, sendo que as principais diferenças ocorrem nos estádios intermediários, o que altera a estrutura da flor e inflorescência. Essas vias de desenvolvimento parecem ser estáveis dentro do clado urticoide e contribuem para a redução da estrutura floral neste grupo de rosídeas.

Palavras chaves: análise de superfície, arquitetura do receptáculo, morfologia, ontogenia floral, pseudomonomeria.

Abstract

Leite, V. G. **Flower and inflorescence development of Moraceae species**. 2016. Tese (Doutorado) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo.

The flowers of the species of Moraceae are diclinous (= unisexual), achlamydeous or monochlamydeous, small, drawing attention the gynoecium for being unilocular and uniovular but with tubular shape in the course of development, a result of pseudomonomery. These flowers are inserted in structurally diverse inflorescences, and show different pollination syndromes. The objectives of this study were to clarify the pathways that cause the different forms of inflorescences, and to elucidate enigmatic floral conditions as the absence of perianth and pseudomonomerous gynoecium in Moraceae, by using seven species of different lineages of the family as study models: *Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Ficus citrifolia*, *F. pertusa*, *Maclura tinctoria* and *Morus nigra*. Inflorescences, buds and flowers in several developmental stages were prepared for examination under scanning electron and light microscopies. The meristem of the inflorescence is similar in shape among the species only in the early stages of development. In *Ficus pertusa* the inflorescence closes along the margins due to the presence of orobracts. The inflorescence of the *Castilla elastica* forms a central depression (pistillate inflorescence) and may become bivalvar (staminate inflorescence), being surrounded by involucre bracts. In *Brosimum gaudichaudii* the meristem becomes flat, and the staminate and pistillate flowers are immersed in the receptacle and covered by interfloral bracts; in *Clarisia ilicifolia* and *Maclura tinctoria* the meristem of the staminate and pistillate inflorescences becomes flat and lengthens, however, the pistillate inflorescence acquires a globose shape; in *Morus nigra* the meristem is elongated. Interfloral bracts are absent only in *Morus nigra*. The floral morphology and development differ among the species studied especially in terms of number of floral organs. The perianth consists of robust green sepals, present in the majority of the species studied, with the exception of *Brosimum gaudichaudii*, whose staminate flower exhibits a bract involving the floral organs and the pistillate flower is achlamydeous, as well as the staminate flower of *Castilla elastica*. In all species the sepals vary in number (two to five), and show asynchronous initiation. There is no initiation of petal primordia, individualized or originated from division of stamen primordia. The stamen primordia initiated in the staminate flower (1-5, depending on the species) become functional; so there is no stamen abortion in the staminate flower. The pistillate flower of *Castilla elastica* rarely initiates staminodes. The anatomical structure of the sepals and

stamens varies among species, representing possible adaptations to the entomophily or anemophily described for the family. The epidermis may have glandular and/or non glandular trichomes, depending on the species. The mesophyll varies in number of layers in the species, and this variation is reflected in the union of the organs. Laticifers and crystal and phenolic idioblasts occur in the mesophyll of the sepals and connective of the stamens in all species, probably acting on flower protection against herbivores and UV radiation. The stamens vary in terms of filament and connective shape. In the staminate flowers of *Morus nigra* and *Maclura tinctoria* the cells of the mesophyll are larger with intercellular spaces; and in the final structure of the flower, the four sepals are accompanied by inflexed stamens and a pistillode, which compose a complex structure that acts in the pollen grain dispersal. The pseudomonomerous gynoecium is transformed into pistillodes in the staminate flowers of *Maclura tinctoria* and *Morus nigra*. The carpel initiates as a single central primordium which divides and originates two others, which elongate asymmetrically. The next stages differ among species and have been summarized in two ontogenetic pathways: (1) the total contribution of the two carpels in the formation of the ovary, style and stigma, however, in only one of the carpels an ovule arises at the single locule - found in most species. (2) Partial contribution of the two carpels, wherein the carpel with greater length participates in the formation of the ovary, style, stigma and ovule, while the carpel with shortest length is only involved in the formation of ovary - found in *Maclura tinctoria*. The species of Moraceae share early stages of development of the inflorescence, the perianth, androecium and pseudomonomerous gynoecium, and the main differences occur in the intermediate stages, which alters the structure of the flower and inflorescence. These developmental pathways seem to be stable within the urticalean rosids and contribute to the reduction of the floral structure in this group.

Keywords: floral ontogeny, morphology, pseudomonomery, receptacle architecture, surface analysis.

Sumário

Introdução Geral	14
Referências Bibliográficas	17
PARTE 1: DESENVOLVIMENTO DA INFLORESCÊNCIA EM ESPÉCIES DE MORACEAE	21
Resumo	21
Introdução	22
Materiais e Métodos	25
Resultados	28
<i>Brosimum gaudichaudii</i> (monoica, inflorescência bissexuada)	29
<i>Castilla elastica</i> (monoica, inflorescência unissexuada)	31
<i>Clarisia ilicifolia</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	34
<i>Ficus pertusa</i> (monoica, inflorescência bissexuada)	38
<i>Maclura tinctoria</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	40
<i>Morus nigra</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	44
Discussão	50
Referências Bibliográficas	54
PARTE 2. MORFOLOGIA E DESENVOLVIMENTO DO ENVOLTÓRIO FLORAL E ANDROCEU EM ESPÉCIES DE MORACEAE	62
Resumo	62
Introdução	64
Materiais e Métodos	66
Resultados	68
<i>Brosimum gaudichaudii</i> (monoica, inflorescência bissexuada)	70
<i>Castilla elastica</i> (androdioica, inflorescência unissexuada)	72
<i>Clarisia ilicifolia</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	76
<i>Maclura tinctoria</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	80
<i>Morus nigra</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	83
Discussão	88
Referências Bibliográficas	97
PARTE 3: DESENVOLVIMENTO DO GINECEU PSEUDOMONÔMERO EM MORACEAE	106
Resumo	106
Introdução	107
Materiais e Métodos	109
Resultados	110

Via 1 (<i>Brosimum gaudichaudii</i> , <i>Castilla elastica</i> , <i>Clarisia ilicifolia</i> , <i>Ficus citrifolia</i> e <i>Morus nigra</i>):	112
Via 2 (<i>Maclura tinctoria</i>):	118
Discussão	121
Considerações finais	134

Introdução Geral

Moraceae, a família da amora ou do figo, compõe com outras oito famílias a ordem Rosales (*sensu* APG IV 2016). É uma família monofilética que forma o clado urticoide juntamente com Urticaceae e Cannabaceae, tendo Ulmaceae como grupo irmão (Zhang et al. 2011). Compreende 39 gêneros distribuídos em seis tribos: Artocarpeae (*Artocarpus*, *Batocarpus*, *Clarisia*, *Hulletia*, *Parartocarpus*, *Prainea* e *Treculia*), Castilleae (*Antiaris*, *Antiaropsis*, *Castilla*, *Helicostylis*, *Maquira*, *Mesogyne*, *Naucleopsis*, *Perebea*, *Poulsenia*, *Pseudolmedia* e *Sparattosyce*), Dorstenieae (*Bleekrodea*, *Bosqueiopsis*, *Broussonetia*, *Brosimum*, *Dorstenia*, *Fatoua*, *Helianthostylis*, *Malaisia*, *Scyphosyce*, *Sloetia*, *Trilepisium*, *Trymatococcus* e *Utsetela*), Ficeae (*Ficus*), Maclureae (*Maclura*) e Moreae (*Bagassa*, *Milicia*, *Morus*, *Sorocea*, *Streblus* e *Trophis*) (Clement & Weiblen 2009). A filogenia de Moraceae mostra que as tribos Moreae e Artocarpeae formam um clado que é irmão de outro composto pelas demais tribos. Dentro deste clado, a tribo Maclureae aparece como irmã de um grupo composto por Dorstenieae. Dorstenieae é irmã do clado incluindo as tribos Castilleae e Ficeae (Clement & Weiblen 2009) (ver fig. 1).

A família compreende 1.100 espécies (Berg 2005a) amplamente distribuídas em regiões tropicais e temperadas (Corner 1962; Berg & Dewolf 1975; Berg 2005a; Judd et al. 2009), com mais de 50% dos gêneros na região neotropical, desde o México até a Argentina. No Brasil ocorrem 19 gêneros e aproximadamente 200 espécies (Romaniuc Neto et al. 2016). Seus representantes apresentam hábito arbóreo, arbustivo, escandente ou, raramente, herbáceo (Judd et al. 2009), com predominância do arbóreo; sendo que apenas os gêneros *Fatoua* e *Dorstenia* são herbáceos (Berg 2001; Clement & Weiblen 2009).

Moraceae se destaca por sua importância econômica, com gêneros muito conhecidos como *Artocarpus* (jaqueiras), *Brosimum* (mamas-cadela), *Ficus* (figueiras) e *Morus* (amoreiras). Representantes de *Maclura* (amoreira branca), *Brosimum* e *Clarisia* fornecem madeira e as folhas de algumas espécies de *Morus* são utilizadas como alimento para o bicho-da-seda. Os gêneros *Ficus*, *Maclura* e *Dorstenia* (carapiã) compreendem espécies ornamentais (Rohwer 1993; Judd et al. 2009).

As espécies de Moraceae são caracterizadas por apresentarem estípulas terminais conspicuas e látex, mas são as estruturas reprodutivas as mais informativas para a delimitação de tribos e gêneros (Ribeiro 2007;

Clement & Weiblen 2009). De fato, as sinapomorfias de Moraceae incluem flores exclusivamente díclinas (= unissexuais) e óvulos apicais a subapicais e pêndulos (Ribeiro 2007).

Há muitos trabalhos de cunho taxonômico para a família (Berg 1990, 2001; Datwyler & Weiblen 2004; Berg 2005b; Ribeiro 2007; Clement & Weiblen 2009); porém, estudos anatômicos detalhados são escassos, com registros em *Ficus* (desenvolvimento floral: Johri & Konar 1956; Beck & Lord 1988; Verkerke 1988; Basso-Alves et al. 2014; anatomia do sicônio: Galil et al. 1970; Verkerke 1986, 1987; desenvolvimento da inflorescência: Golenkin 1894), *Brosimum* (morfologia e anatomia da inflorescência, fruto e semente: Jacomassi et al. 2010), *Broussonetia* (desenvolvimento da inflorescência: Baillon 1861) *Dorstenia* (desenvolvimento do ovário e óvulo: Granville 1971; morfologia e anatomia do cenanto e da flor: Araújo 2008; desenvolvimento da inflorescência: Golenkin 1894), *Sorocea* (morfo-anatomia do fruto: Souza & Rosa 2005), *Maclura* (desenvolvimento floral: Maier et al. 1997), *Morus* (desenvolvimento floral: Maier et al. 1997; desenvolvimento da inflorescência: Baillon 1861) e *Artocarpus* (anatomia do fruto: Sharma 1964; desenvolvimento da flor e da inflorescência: Sharma 1962; Moncur 1985; Golenkin 1894).

Moraceae exibe uma diversidade morfológica surpreendente, particularmente na arquitetura da inflorescência, no sistema reprodutivo e síndrome de polinização (Berg 1990, 1998; Sakai et al 2000; Sakai 2001; Zerega et al 2004). Em Artocarpeae, a tribo da fruta-pão, a arquitetura da inflorescência varia de espigas simples a cabeças globosas com numerosas brácteas interflorais e fusão completa ou parcial do perianto (Clement & Weiblen 2009). Castilleae tem inflorescências unissexuais involucrais, discoides a globosas ou urceoladas, frequentemente são uniflorais nas pistiladas e raramente nas estaminadas (Berg 1977). Dorstenieae exibe inflorescências também bastante variáveis, desde discoides a globosas ou urceoladas, embora a maioria dos gêneros seja bissexual (Berg 1977). Ficeae têm inflorescências bissexuais ou funcionalmente unissexuais e urceoladas (Berg 1977). Maclureae exibe inflorescências estaminadas que variam de espiga ou racemo a globosa capitada, e as inflorescências pistiladas são tipicamente globosas (Clement & Weiblen 2009). Moreae é caracterizada pela presença de inflorescências simples (espigas ou racemos) (Berg 1977; Clement & Weiblen 2009).

Em oposição a esta variedade de arquitetura das inflorescências, as flores são extremamente pequenas, pouco vistosas, díclinas (= unissexuais), pediceladas ou sésseis. Flores pistiladas são

frequentemente conatas ou adnatas ao receptáculo da inflorescência (Berg 2001). O perianto pode ser ausente (ex. *Brosimum*) ou constituído de um único verticilo com número variável de peças. O androceu é constituído por um único verticilo com número igual ou menor de estames que as peças do perianto, com filetes livres, retos ou curvos, e anteras geralmente basifixas (Rohwer 1993). O gineceu é bicarpelar, frequentemente com um dos carpelos não iniciado e reduzido a um traço vascular (= pseudomonômero), às vezes transformado em pistilódio na flor estaminada, atrofiado na flor pistilada, ovário súpero com um óvulo funcional, placentação apical a subapical (Payer 1857; Eckardt 1937; Bechtel 1921; Berg 1977).

O objetivo deste trabalho foi estudar a morfologia da inflorescência e da flor em desenvolvimento de sete espécies de diferentes linhagens de Moraceae, a fim de elucidar questões estruturais, como variações no tipo de inflorescência, ausência de órgãos e mesmo de verticilos florais inteiros. Os dados obtidos foram organizados em três partes intituladas: (1) “Desenvolvimento da inflorescência em espécies de Moraceae”, (2) “Morfologia e desenvolvimento do envoltório floral e androceu em espécies de Moraceae” e (3) “Desenvolvimento do gineceu pseudomonômero em Moraceae”.

Figura 1. Cladograma ilustrado e simplificado de Moraceae, modificado de Clement & Weiblen (2009). **A.** Tribo Ficeae representada por *Ficus*. I. *F. citrifolia*, II. *F. pertusa*. **B.** Tribo Castilleae representada por *Castilla elastica*. I. Inflorescência estaminada, II. Inflorescência pistilada. **C.** Tribo Dorstenieae representada por *Brosimum*

gaudichaudii. D. Tribo Maclureae representada por *Maclura tinctoria*. I. Inflorescência estaminada, II. Inflorescência pistilada. E. Tribo Artocarpeae representada por *Clarisia ilicifolia*. I. Inflorescência estaminada, II. Inflorescência pistilada. F. Tribo Moreae representada por *Morus nigra*. I. Inflorescência estaminada, II. Inflorescência pistilada. Escalas: 0,5 cm. Créditos da imagem A (I) para Marina Fernanda Bortolin Costa e B (I) para Shoko Sakai (2001).

Referências Bibliográficas

- APG IV. 2016. Byng, J. W.; Chase, M. W.; Christenhusz, M. J. M.; Fay, M. F.; Judd, W. S.; Mabberley, D. J.; Sennikov, A. N.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S.; Stevens, P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society, 181: 1-20.
- Araújo, L. M. 2008. Biologia reprodutiva de espécies raras e ameaçadas de extinção de *Dorstenia* L. (Moraceae). Tese de doutorado. Universidade Federal de Viçosa.
- Baillon, H. 1861. Mémoire sur le développement du fruit des Morées. Adansonia, 1: 214-231.
- Basso-Alves, J. P.; Pereira, R. A. S.; Peng, Y. Q.; Teixeira, S. P. 2014. Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). Acta Oecologica, 57:5-16.
- Bechtel, A. R. 1921. The floral anatomy of the Urticales. American Journal of Botany, 8: 386-410.
- Beck, N. G.; Lord, E. M. 1988. Breeding system in *Ficus carica*, the common fig. I. Floral diversity. American Journal of Botany, 75: 1904-1912.
- Berg, C. C. 1977. Urticales, their differentiation and systematic position. Plant Systematics & Evolution, 1: 349-374.
- Berg, C. C. 1990. Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. Memoirs of the New York Botanical Garden, 55: 169-185.
- Berg, C. C. 1998. 27B. Moraceae. pp. 1 – 128 in Flora of Ecuador vol. 60, eds. Harling, B.; Andersson, L. Arlov, Sweden: Elanders Berlings.

- Berg, C. C. 2001. Flora Neotropica Monograph 83: Moreae, Artocarpeae, *Dorstenia* (Moraceae); with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to Flora Neotropica Monograph 7. The New York Botanical Garden, New York. pp. 1-346
- Berg, C. C. 2005a. Moraceae diversity in a global perspective. *Biologiska Skrifter*, 55: 423 – 440
- Berg, C. C. 2005b . Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 8: Other genera than *Ficus*. *Blumea*, 50: 535 – 550 .
- Berg, C. C.; Dewolf, G. P. 1975. Moraceae. The Netherlands : E. J. Brill .
- Clement, W. L.; Weiblen, G. D. 2009. Morphological Evolution in the Mulberry Family (Moraceae). *Systematic Botany*, 34: 530-552.
- Corner, E. J. H. 1962. The classification of Moraceae. *The Gardens' bulletin, Singapore* 19: 187–252.
- Datwyler, S. L.; Weiblen, G. D. 2004. On the origin of the fig: Phylogenetic relationships of Moraceae from *ndhF* sequences. *American Journal of Botany*, 91: 767-777.
- Eckardt, T. 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina*, 8-34.
- Galil, J.; Dulberger, R.; Rosen, D. 1970. The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia in *Ficus sycomorus* L. *New Phytologist*, 69: 103-111.
- Granville de, J. J. 1971. Notes sur la biologie florale de quelques espèces du genre *Dorstenia* (Moracées). *Cah. Orstom, Série Biologie*, 15: 61-97.
- Golenkin, M. I. 1894. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen der Urticaceen und Moraceen. *Flora*, 78: 97-132.
- Jacomassi, E.; Moscheta, I. S.; Machado, S. R. 2010. Morfoanatomia e histoquímica de órgãos reprodutivos de *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *Revista Brasileira de Botânica*. 33: 115-129.

- Johri, B. M.; Konar, R. N. 1956. The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. *Phytomorphology*, 6: 97-111.
- Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellogg, E. A.; Stevens, P. F. 2009. *Sistemática Vegetal, um enfoque filogenético*. 3ª ed. Artmed, Porto alegre.
- Maier, C. G. A.; Chapman, K. D.; Smith, D. W. 1997. Phytoestrogens and floral development in dioecious *Maclura pomifera* (Raf.) Schneid. and *Morus rubra* L. (Moraceae). *Plant Science*, 130: 27–40.
- Moncur, M. W. 1985. Floral Ontogeny of the Jackfruit, *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae) *Australian Journal of Botany*, 33: 585-593.
- Payer, J. B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. 2 vols. Paris.
- Ribeiro, J. E. L. S. 2007. Estudos sobre a filogenia, taxonomia e evolução de caracteres reprodutivos em Moraceae Gaudich. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Rohwer, J. G. 1993. Moraceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. II: Flowering Plants. Dicotyledons- Magnoliid, Hamamelid and Acryophyllid Families, ed. Kubitzki, K., Rohwer, J. G., Bittrich, Springer-Verlag, Berlin, pp. 438-452. 4to. Cloth.
- Romaniuc Neto, S.; Carauta, J. P. P.; Vianna Filho, M. D. M.; Pereira, R. A. S.; Ribeiro, J. E. L.; Machado, A. F. P.; Santos, A.; Pelissari, G.; Pederneiras, L. C. 2016. Moraceae In *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB167>>. Acesso em: 29 Ago. 2016.
- Sakai, S. 2001. Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal tropical rainforest. *American Journal of Botany*, 88: 1527 – 1534.
- Sakai, S.; Kato, M.; Nagamasu, H. 2000. *Artocarpus* (Moraceae) – gall midge pollination mutualism mediated by a male-flower parasitic fungus. *American Journal of Botany*, 87: 440 – 445.
- Sharma, M. R. 1962. Morphological and anatomical investigations on *Artocarpus* forst. II. The Inflorescence. Research contribution nº. 43, from the School of Plant Morphology, Meerut, India, Vol. 29, B, nº 1, 77-92.

- Sharma, M. R. 1964. Morphological and anatomical investigations on *Artocarpus* forst. IV. The Fruit. Research contribution n°. 65, from the School of Plant Morphology, Meerut, India, 380-392.
- Souza, L. A.; Rosa, S. M. 2005. Morfo-anatomia do fruto em desenvolvimento de *Sorocea bonplandii* (Baill.) Burger, Lanjow & Boer (Moraceae). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 27: 423-428.
- Verkerke, W. 1986. Anatomy of *Ficus ottoniifolia* (Moraceae) syconia and its role in the fig-fig wasp symbiosis. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C*, 89: 443-469.
- Verkerke, W. 1987. Syconial anatomy of *Ficus asperifolia* (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C*, 90: 461-492.
- Verkerke, W. 1988. Flower development in *Ficus sur* Forsskål (Moraceae). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C*, 91: 175-195.
- Zerega, N. J. C.; Mound, L. A.; Weiblen, G. D. 2004. Pollination in the New Guinea endemic *Antiaropsis decipiens* (Moraceae) is mediated by a new species of thrips, *Thrips antiaropsidis* spec. nov. (Thysanoptera:Thripidae). *International Journal of Plant Sciences*, 165:1017 – 1026.
- Zhang, S.; Soltis, D. E.; Yang, Y.; Li, D.; Yi, T. 2011. Multi-gene analysis provides a well-supported phylogeny of Rosales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60: 21-28.

PARTE 1: DESENVOLVIMENTO DA INFLORESCÊNCIA EM ESPÉCIES DE MORACEAE.

Resumo

Moraceae é uma família singular, em especial, por seus representantes exibirem uma grande diversidade na arquitetura da inflorescência, que engloba tipos (capítulo, cenanto, espiga, sicônio, racemo) e formas (globosa, discoide, bivalvar, alongada, urceolada) diversas. Assim, este trabalho teve por objetivo estudar o desenvolvimento das diversas formas de inflorescência exibidas por seis espécies de diferentes linhagens em Moraceae: *Brosimum gaudichaudii* (globosa – capítulo), *Castilla elastica* (bivalvar, discoide - capítulo), *Clarisia ilicifolia* (alongada, globosa – espiga e capítulo), *Ficus pertusa* (urceolada - sicônio), *Maclura tinctoria* (alongada, globosa – espiga e capítulo) e *Morus nigra* (alongada, ovalada – racemo e espiga). Inflorescências em vários estádios de desenvolvimento foram processadas para exames de superfície e anatômico. *Brosimum gaudichaudii*, *F. pertusa* e *M. tinctoria* apresentam tríades de meristemas, sendo um meristema vegetativo entre dois meristemas de inflorescência. Nas demais espécies o meristema vegetativo é ausente. A forma do meristema em algumas inflorescências é semelhante entre as espécies nos estádios iniciais, mas diferente nos estádios intermediários. Em especial, em *F. pertusa*, *C. elastica* e *B. gaudichaudii*, parece que pressões seletivas atuam no encerramento das flores no interior da inflorescência, culminando com o sicônio em *Ficus*. Nota-se um estágio intermediário visível deste fechamento em *C. elastica*, em que o receptáculo da inflorescência pistilada é discoide, com brácteas involucrais nas margens, e flores unidas entre si por suas sépalas. Na inflorescência estaminada as brácteas tornam-se imbricadas e fecham o receptáculo bivalvar. Em *B. gaudichaudii* as flores pistiladas e estaminadas ficam imersas no receptáculo expandido, formando uma inflorescência globosa. O desenvolvimento da inflorescência de *F. pertusa* envolve a forma discoide em estádios intermediários para culminar na forma urceolada. Brácteas interflorais, originadas do meristema da inflorescência, estão presentes em quase todas as espécies. Exceções são as inflorescências estaminadas e pistiladas de *M. nigra*. Os dados obtidos mostram que a diversidade das formas da inflorescência origina-se nos estádios intermediários do desenvolvimento, sendo os estádios iniciais bastante semelhantes. A estrutura do receptáculo e a disposição das flores são os caracteres variáveis das inflorescências em Moraceae. Já a presença de brácteas externas ao receptáculo e interflorais é uma condição compartilhada por membros de algumas tribos da família.

Palavras chaves: anatomia, arquitetura, receptáculo, sistema sexual, varredura.

Introdução

A diversidade da morfologia floral e arquitetura da inflorescência dentro de angiospermas ilustra a plasticidade evolutiva extrema de estruturas reprodutivas (Harder & Prusinkiewicz 2013). Embora a diversidade floral seja interpretada há mais de dois séculos (Baker 1983) e caracterizada desde Darwin (1862, 1877), a diversidade da inflorescência tem sido negligenciada (Wyatt 1982; Harder et al 2004; Prusinkiewicz et al 2007; Harder & Prusinkiewicz 2013). Tal fato é surpreendente, pois flores e inflorescências obviamente atuam em conjunto no decorrer da polinização, do desenvolvimento dos frutos e da dispersão de sementes (Harder & Prusinkiewicz 2013).

Uma compilação recente sobre a estrutura e função da inflorescência, englobando 11 estudos, merece destaque. Dois retrataram a função da inflorescência sob a forma de revisão (Harder & Prusinkiewicz 2013) ou como estudo experimental (Reuther & Claßen-Bockhoff 2013), três com questões de terminologia (Bull-Hereñu & Claßen-Bockhoff 2013; Claßen-Bockhoff & Bull-Hereñu 2013; Stützel & Trovó 2013), um introduziu um novo quadro conceitual para classificação das inflorescências com base na estrutura e no desenvolvimento do meristema (Claßen-Bockhoff & Bull-Hereñu 2013), um investigou a evolução dos caracteres em inflorescências de gramíneas (Reinheimer et al. 2013), um de controle genético da forma da inflorescência (Liu et al. 2013) e, finalmente, quatro com aspectos estruturais e de desenvolvimento de inflorescências (Bello et al. 2013; Prenner 2013; Remizowa et al. 2013; Weber 2013).

As inflorescências são moldadas por padrões de desenvolvimento, genéticos e por limitações ecológicas (Tucker & Grimes 1999; Singer et al. 1999) e as formas provavelmente por pressões seletivas exercidas por polinizadores (Ishii et al. 2008). São classificadas de acordo com vários critérios, como ontogenia, forma e tamanho do eixo (= receptáculo, neste caso) da inflorescência, e presença e tamanho do pedúnculo. São abordadas na literatura desde longa data, destacando-se Rickett (1944); Weberling (1965, 1988, 1989); Bell (1991); Greyson (1994); Weberling & Troll (1998); Tucker & Grimes (1999); Singer et al. (1999); Prenner et al. (2009); Endress (2010); Claßen-Bockhoff & Bull-Hereñu (2013); Kirchoff & Claßen-Bockhoff (2013).

O clado urticoide (= rosídeas urticoides), formado por Ulmaceae, Cannabaceae, Urticaceae e Moraceae, todas famílias monofiléticas (Zavada & Kim 1996, Sytsma et al. 2002, Zhang et al. 2011, Yang et al.

2013), é um excelente modelo para estudos da diversidade da arquitetura da inflorescência. Moraceae, em especial, conhecida como a família da amora ou do figo, exibe inflorescências extremamente diversas variando entre simples e ramificadas a complexas e condensadas (Berg 2001; Datwyler & Weiblen 2004, Ribeiro 2007). Dentre as condensadas figuram alguns dos tipos de inflorescências considerados mais avançados entre as angiospermas (Berg 1990).

As inflorescências dos representantes de Moraceae variam quanto à organização das flores no eixo ou receptáculo, na forma e no grau de condensação e união das flores, e no formato do receptáculo, o que se reflete na diversidade da infrutescência (Berg 2001). Tais variações podem ocorrer entre tribos, entre os táxons de uma mesma tribo ou, ainda, entre os táxons de um mesmo gênero (tabela 1). Na tribo Ficeae, a presença do sicônio, um tipo de inflorescência em forma de urna, revestida por flores díclinas, com uma abertura apical chamada ostíolo, é considerada uma sinapomorfia (Clement & Weiblen 2009). Da mesma forma, as inflorescências discoides, contendo flores díclinas distribuídas de várias formas, são típicas dos representantes de Dorstenieae (Berg 2001; Clement & Weiblen 2009).

Tabela 1. Caracterização dos representantes das seis tribos de Moraceae (Berg 2001, Berg et al. 2006; Ribeiro 2007; Clement & Weiblen 2009).

Tribo	Sistema sexual	Tipo de inflorescência	Expressão sexual na inflorescência
Artocarpeae	dioicia ou monoicia	espiga, capítulo	unissexuada ou bissexuada
Castilleae	monoicia, dioicia e androdioicia	capítulo	unissexuada
Dorstenieae	monoicia, dioicia ou androdioicia	capítulo, cenanto	unissexuada ou bissexuada
Ficeae	monoicia ou ginodioicia, funcionalmente dioica	sicônio	unissexuada ou bissexuada (funcionalmente estaminada)
Maclureae	dioicia	espiga, racemo	unissexuada
Moreae	dioicia	espiga, racemo	unissexuada

Mesmo a arquitetura das inflorescências estaminadas e pistiladas de Moraceae é muito variável, sendo encontrados na literatura relatos de racemo (flores pediceladas dispostas ao longo de um eixo), espiga (flores sésseis dispostas ao longo de um eixo), cimo (inflorescência determinada ramificada), sicônio (inflorescência

fechada com uma única abertura através de orobráceas e flores dispostas densamente sobre a superfície interior da inflorescência), capítulo (flores anexadas a um receptáculo esférico, elipsoide, discoide e cilíndrico) (Clement & Weiblen 2009). No entanto, a classificação e nomeação destes tipos é ainda muito polêmica, sendo a forma e o comprimento dos eixos primário e secundário, além da disposição das flores as características de distinção mais fáceis. Assim, se todos os eixos de primeira e segunda ordem são alongados a inflorescência é um racemo (Endress 2010). Se o eixo de primeira ordem é alongado e o segundo eixo é curto a inflorescência é uma espiga (Endress 2010). Se todos os eixos são curtos na região de ramificação, a inflorescência é um capítulo (Endress 2010). No capítulo o eixo é reduzido e pode ser cônico e amplo, ou mesmo discoide e plano, sendo que em alguns casos o eixo pode ser rodeado por bráceas involucrais (Troll 1928; Weberling 1989).

Estudos comparativos de desenvolvimento da inflorescência podem elucidar como ocorrem mudanças nas características morfológicas e seus efeitos possíveis sobre a diversificação de linhagens (Clement & Weiblen 2009). Raros são os estudos de desenvolvimento da inflorescência encontrados na literatura para Moraceae (ver Baillon 1861; Golenkin 1894; Bernbeck 1932; Moncur 1985), o que é surpreendente para uma família com tamanha diversidade de arquitetura de inflorescências e a segunda mais numerosa (1.100) no clado urticoide (Berg 2005). Mesmo em outras famílias são raros os relatos de desenvolvimento da inflorescência, com descrições focadas apenas na morfologia da estrutura já completamente desenvolvida (ver Harris 1995; Harris 1999; Charlton & Posluszny 1999; Tucker & Grimes 1999; Doust & Kellogg 2002).

Diante da diversidade na arquitetura da inflorescência em Moraceae (Berg 2001; Datwyler & Weiblen 2004; Ribeiro 2007; Clement & Weiblen 2009), bem como das relações filogenéticas bem estabelecidas para a família (Berg 2001; Datwyler & Weiblen 2004; Berg 2005; Ribeiro 2007; Clement & Weiblen 2009), o objetivo deste trabalho é estudar comparativamente a morfologia da inflorescência em desenvolvimento em seis espécies de linhagens independentes de Moraceae (um representante de cada tribo, ver figura 1). Pretende-se compreender as vias ontogenéticas que resultam na diversidade encontrada nos tipos de inflorescências e verificar se tais vias são homólogas, refletindo a história evolutiva do grupo. Com base em uma análise detalhada do desenvolvimento da inflorescência o presente estudo pretende responder em qual fase do desenvolvimento são observadas as principais alterações que resultam na morfologia variada das inflorescências. Os dados obtidos foram comparados aos já existentes na literatura para a família (Baillon 1861

(*Morus*, *Broussonetia*), Golenkin 1894 (*Artocarpus*, *Dorstenia* e *Ficus*), Bernbeck 1932 (*Ficus*), Sharma 1962, Moncur 1985 (*Artocarpus*) e grupos próximos (ver Payer 1857; Golenkin 1894; Shephard et al. 2000).

Materiais e Métodos

Seis espécies de Moraceae pertencentes a seis gêneros de diferentes tribos foram amostradas (tabela 2).

O material botânico utilizado incluiu inflorescências em vários estádios de desenvolvimento, coletadas de pelo menos dois indivíduos, no caso de espécies monoicas, e quatro, no caso de espécies dioicas. Para *Castilla elastica*, espécie androdioica, o material foi coletado do indivíduo monoico, ou seja, que apresenta uma inflorescência pistilada cercada por duas inflorescências estaminadas. As plantas foram georreferenciadas e o material testemunha está depositado nos herbários SPFR e MBLM (tabela 2).

Os materiais foram fixados em FNT (formalina neutra tamponada) (Lillie, 1948 apud Clark, 1981) e em solução de Karnovsky (Karnovsky 1965, modificado), dissecados com o auxílio de lupa estereomicroscópio Leica MZ 75, e processados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz - ML).

Para a delimitação e definição dos estádios que foram analisados em MEV e em ML, parte dos materiais fixados foi desidratada até o álcool 70% e observada em lupa estereoscópica.

Para o exame de superfície (MEV), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica (Tucker 1993), submetidos ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita adesiva de Carbono e, então, cobertos com Ouro em um metalizador Bal Tec SCD 050. As observações e ilustrações foram efetuadas em um microscópio eletrônico de Varredura Zeiss EVO-50 e Jeol JSM 6610LV.

Para o exame anatômico (ML), os materiais foram desidratados em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (1 a 5 µm de espessura). As seções seriadas foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato (pH = 4,4) (O'Brien et al. 1964), montadas em resina sintética e observadas em microscópio de luz. As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM 4500 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 320 e as escalas nas mesmas condições ópticas.

A terminologia para brácteas seguiu Berg (1989) com modificações. As brácteas são classificadas quanto à ordem em que são iniciadas no decorrer do desenvolvimento da inflorescência em: bráctea do receptáculo da inflorescência (primeira a surgir); bráctea interfloral (presentes entre as flores); orobrácteas (presentes na abertura do sicônio em *Ficus*), involucrais (presentes ao redor do receptáculo em *Castilla*). Ressalta-se que todas estas brácteas têm origem no meristema da inflorescência. As brácteas interflorais são ainda classificadas quanto à forma em simples ou peltada, de acordo com Ribeiro (2007).

Tabela 2. Informações sobre as espécies estudadas de Moraceae.

Espécie	Tribo	Sistema sexual	Inflorescência				Local de coleta	Voucher	Data da coleta
			Expressão sexual	Forma da bissexuada	Forma da estaminada	Forma da pistilada			
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Dorstenieae	monoica	bissexuada	globosa			Sacramento–MG (Sitio Tapera)	V.G.Leite 01 & V.G.Leite (SPFR)	VIII/2012; X/2012; VI/2013
<i>Castilla elastica</i> Sessé	Castilleae	monoica	unissexuada		bivalvar	discoide	Campinas-SP (Instituto Agrônomo de Campinas)	V.G.Leite 04 (SPFR)	X/2012; III/2013
<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	Artocarpeae	dioica	unissexuada		alongada	globosa	Aracruz-ES (Serra do Cavalo, Picuã)	A.P.Fontana 7845 (MBLM)	X/2013
<i>Ficus pertusa</i> L. f.	Ficeae	monoica	bissexuada	urceolada			Ribeirão Preto-SP (Campus da USP)	R.A.S.Pereira et al. 127 (SPFR 9959)	X/2012; II/2013
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud	Maclureae	dioica	unissexuada		alongada	globosa	Ribeirão Preto-SP (Campus da USP)	V.G.Leite 06 & E.S. Campos (SPFR); V.G.Leite 07 & E.S.Campos (SPFR)	IX/2012; II/2013; V/2013
<i>Morus nigra</i> L.	Moreae	dioica	unissexuada		alongada	ovalada	Ribeirão Preto-SP (Campus da USP)	V.G.Leite 03 & E.S.Campos (SPFR); V.G.Leite 05 & E.S.Campos (SPFR)	VII/2012; II/2013

Resultados

Os resultados são apresentados separadamente para as espécies estudadas e subdivididos em organografia (fig. 1) e desenvolvimento (figs. 2- 12).

Figura 1. Fotografias de inflorescências de espécies de Moraceae. **A.** Inflorescência bissexuada de *Brosimum gaudichaudii*. **B-C.** Inflorescência estaminada (B) e pistilada (C) de *Castilla elastica*. **D-E.** Inflorescência estaminada (D) e pistilada (E) de *Clarisia ilicifolia*. **F.** Inflorescência bissexuada de *Ficus pertusa*. **G-H.** Inflorescência estaminada (G) e pistilada (H) de *Maclura tinctoria*. **I-J.** Inflorescência estaminada (I) e pistilada (J) de *Morus nigra*. Escalas: 5 mm. Créditos da imagem B para Shoko Sakai (2001).

Brosimum gaudichaudii (monoica, inflorescência bissexuada)

Organografia: A inflorescência é capitada, cabeça globosa, pedunculada, bissexuada, e ocorre aos pares nas axilas foliares (fig. 1A). Cada inflorescência é protegida por brácteas involucrais peltadas e contém uma flor pistilada imersa no centro do receptáculo carnososo, rodeada por cerca de 10 flores estaminadas. As flores pistiladas e estaminadas são protegidas por brácteas interflorais peltadas, sobrepostas que, na antese, permitem a exposição das flores estaminadas.

Desenvolvimento da inflorescência: Cada gema (fig. 2A) inicia três meristemas: dois laterais de inflorescência e um vegetativo no centro (figs. 2B-F). O primeiro primórdio a surgir é o da bráctea do receptáculo, o qual protege a inflorescência em desenvolvimento (figs. 2B-D). O meristema da inflorescência começa a se achatar (fig. 2D) e inicia assincronicamente mais dois primórdios de brácteas do receptáculo (figs. 2E-G). Estas brácteas se alongam e surge a flor pistilada, como uma protuberância no ápice do meristema da inflorescência (fig. 2G). Posteriormente surgem vários primórdios de brácteas interflorais peltadas associados à inflorescência (figs. 2H), seguidos por meristemas de flores estaminadas (figs. 2H-I). Depois, a inflorescência alonga-se e forma um longo pedúnculo com extremidade plana (figs. 2I-J). Em resumo, as estruturas na inflorescência surgem na seguinte sequência: primórdios de brácteas do receptáculo, meristema da flor pistilada, primórdios de brácteas interflorais peltadas, meristema de flores estaminadas, pedúnculo da inflorescência. À medida que o receptáculo da inflorescência se desenvolve, o pedúnculo da inflorescência se alonga (figs. 2I-J, 2L). Após o surgimento de todos os órgãos florais, as brácteas interflorais peltadas se alargam e cobrem completamente o pistilo na flor pistilada e os estames nas flores estaminadas (fig. 2K). Ao final do desenvolvimento há cerca de 9-10 flores estaminadas na inflorescência. As brácteas do receptáculo da inflorescência permanecem diminutas no decorrer do desenvolvimento. As brácteas interflorais peltadas permanecem recobrimdo as flores estaminadas e pistilada (fig. 2L).

Figura 2. Estádios do desenvolvimento da inflorescência em *Brosimum gaudichaudii* (A-K = MEV, L = desenho). **A.** Meristema da inflorescência. **B-C.** Triade de meristemas, com dois meristemas de inflorescências laterais e um meristema vegetativo. Note o desenvolvimento lateral do primeiro primórdio de bráctea externa. **D.** Triade de meristema. Note o alongamento do primeiro primórdio de bráctea externa. **E-F.** Triade de meristema. Note o surgimento assíncrono de dois primórdios de brácteas externas à inflorescência. **G.** Vista frontal da inflorescência. Note o surgimento do meristema da flor pistilada. **H-I.** Vista da inflorescência, surgimento de primórdios de brácteas interflorais peltadas e da flor estaminada. Note o surgimento de primórdios de brácteas interflorais peltadas (asterisco) em H. **J.** Alongamento do pedúnculo da inflorescência. Note o desenvolvimento sincrônico das duas inflorescências. **K.** Vista da inflorescência em estádios finais. **L.** Aspecto geral da inflorescência. Note as brácteas peltadas encobrendo as flores estaminadas e pistilada. Símbolos: bir1, bir2 e bir3 = bráctea do receptáculo, bip = bráctea da inflorescência interfloral peltada, c = carpelo, e = estame, me = primórdio da flor estaminada, mp = primórdio da flor pistilada, im = primórdio da inflorescência, p = pedúnculo, vm = primórdio vegetativo. Escalas: A = 100 µm, B = 50 µm, C-J = 100 µm e K-L = 200 µm.

Castilla elastica (monoica, inflorescência unissexuada)

Organografia: As inflorescências estaminadas no indivíduo monoico são pedunculadas, bivalentes (fig. 1B), com aproximadamente 400 flores estaminadas, cada uma com três estames, acompanhados de uma bráctea trilobada. As inflorescências pistiladas são acompanhadas por duas ou mais inflorescências estaminadas no mesmo ramo, são sésseis, discoides, com uma depressão central rasa, contendo aproximadamente 16 flores pistiladas unidas entre si e com o receptáculo na base; brácteas involucrais externas envolvem o receptáculo (fig. 1C). Não foram observadas brácteas interflorais nas flores pistiladas.

Desenvolvimento da inflorescência estaminada: A inflorescência origina-se de um meristema arredondado protegido por brácteas (figs. 3A-B). No meristema surgem vários primórdios de brácteas involucrais assincronicamente (fig. 3C), que recobrem e fecham o receptáculo bivalvar (figs. 3D-E). Após o alongamento das brácteas involucrais, vários meristemas florais emergem nos pontos de menor pressão deixados pelos outros meristemas do lado oposto do receptáculo (fig. 3F). Cada meristema floral é associado a uma bráctea trilobada interestaminal. Em cada meristema floral, surgem três estames. As flores estaminadas se desenvolvem assincronicamente no interior do receptáculo (figs. 3J-K). O receptáculo tem formato bivalvar (figs. 3G-H) e, em estádios intermediários do desenvolvimento, é aberto por uma fenda (fig. 3I), a qual expõe as flores estaminadas com os estames protegidos pelas brácteas interestaminais (figs. 3J-K). No final do desenvolvimento, o receptáculo bivalvar se abre completamente expondo os estames (fig. 3L). Não foi possível visualizar o desenvolvimento do pedúnculo.

Figura 3. Aspectos do desenvolvimento da inflorescência estaminada de *Castilla elastica* (A-K = MEV, L = desenho). **A.** Meristema da inflorescência recoberto por brácteas. Note presença de tricomas tectores (seta). **B.** Primórdios das inflorescências. Note meristema da inflorescência com formato arredondado. Bráctea foi removida. **C.** Primórdio da inflorescência surgindo os primórdios de brácteas involucrais na borda. **D.** Duas inflorescências em estádios intermediários. Note as brácteas involucrais (seta) envolvendo os primórdios. **E.** Brácteas involucrais. Note a estrutura bivalvar do receptáculo resultante da formação de uma fenda central. **F.** Primeiros meristemas florais iniciados no interior do receptáculo (asterisco). **G.** Estrutura bivalvar da inflorescência. Note a estrutura completamente fechada por sobreposição das brácteas involucrais (seta). **H.** Estrutura bivalvar da inflorescência. Note as brácteas involucrais com tricomas tectores (seta). **I.** Estrutura bivalvar da inflorescência. Note a abertura expondo parcialmente os estames. **J.** Desenvolvimento dos estames associados a uma bráctea interestaminal trilobada (seta) no interior do receptáculo. Note as brácteas involucrais na borda. **K.** Desenvolvimento assincrônico dos estames associados a uma bráctea interestaminal trilobada no interior do receptáculo. **L.** Aspecto geral da inflorescência. Note o receptáculo bivalvar completamente aberto expondo os estames (seta). Símbolos a = antera, b = bráctea involucral, bi = bráctea interestaminal trilobada, e = estame, f = filete, im = meristema da inflorescência. Escalas: A-C = 100µm, D = 500 µm, E = 200 µm, F = 100 µm, G = 500 µm, H = 1mm, I-K = 500 µm e L = 200 µm.

Desenvolvimento da inflorescência pistilada: A inflorescência origina-se de um meristema arredondado (figs. 4A-B), protegido por uma bráctea. No meristema surgem assincronicamente três primórdios de brácteas do receptáculo (figs. 4C-D) que recobrem o meristema (fig. 4E) e, posteriormente, vários primórdios de brácteas involucrais na borda do receptáculo (figs. 4E-G). O meristema expande-se e desenvolve uma depressão central (fig. 4G). Após o alongamento das brácteas involucrais, aproximadamente 16 meristemas florais arredondados surgem assincronicamente na região onde foi formada a depressão (figs. 4H-J). Após a iniciação de todos os órgãos em todos os meristemas florais, as brácteas involucrais recobrem os meristemas florais. Ao final do desenvolvimento as flores pistiladas crescem e as brácteas involucrais permanecem ao redor do receptáculo da inflorescência (figs. 4K-L).

Figura 4. Aspectos do desenvolvimento da inflorescência pistilada de *Castilla elastica* (A-K = MEV, L = desenho). **A-B.** Primórdio da inflorescência. Note meristema da inflorescência com formato arredondado (bráctea

removida). **C-D.** Meristema da inflorescência com iniciação de três brácteas do receptáculo em ordem assincrônica. **E-F.** Surgimento dos primeiros primórdios de brácteas involucrais na borda do primórdio. **G.** Meristema da inflorescência com uma depressão central e brácteas involucrais ao redor. **H.** Primeiros meristemas florais iniciados no interior do receptáculo (asterisco). **I.** Meristemas florais com desenvolvimento assincrônico no interior do meristema da inflorescência. **J.** Desenvolvimento das flores no interior do receptáculo. Note brácteas involucrais na borda. **K.** Sépalas em alongamento recobertas por grande quantidade de tricomas tectores. Note os tricomas tectores (seta). **L.** Aspecto geral da inflorescência. Note as brácteas involucrais circundando o receptáculo. Símbolos b = bráctea involucral, bir = bráctea do receptáculo, im = primórdio da inflorescência. Escalas: A-B = 50µm, C-I = 100 µm e J-L = 200 µm.

Clarisia ilicifolia (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia: A inflorescência estaminada é alongada, pedunculada, com flores sésseis dispostas ao longo de um eixo (fig. 1D) e a inflorescência pistilada é capitada, globosa e pedunculada (fig. 1E). As inflorescências estaminadas exibem brácteas peltadas e brácteas interflorais simples associadas à aproximadamente 150 flores estaminadas. As inflorescências pistiladas exibem apenas brácteas interflorais peltadas associadas à aproximadamente 15 flores pistiladas, as quais se unem caracterizando uma inflorescência globosa.

Desenvolvimento da inflorescência estaminada: O meristema da inflorescência é alongado em sentido vertical (fig. 5A). Os primeiros primórdios a surgir são os de brácteas interflorais simples ou peltadas nas laterais do meristema da inflorescência (fig. 5B). Os meristemas de flores estaminadas desenvolvem-se da base para o ápice na inflorescência (figs. 5C-E). Depois, a inflorescência alonga-se e forma um pedúnculo coberto por tricomas tectores (figs. 5D-E). Brácteas interflorais simples e peltadas estão espalhadas pelo receptáculo (figs. 5E-G) e alongam-se após a iniciação de todos os órgãos das flores estaminadas (fig. 5G). No final do desenvolvimento os estames se alongam (fig. 5H) e encontram-se espalhados pelo eixo alongado/ovalado da inflorescência (fig. 5I).

Figura 5. Estádios do desenvolvimento da inflorescência estaminada de *Clarisia ilicifolia* (A-E, G-H = MEV, F = ML, I = desenho). **A.** Meristema da inflorescência alongado. Brácteas removidas. **B.** Meristema da inflorescência com primórdios de brácteas simples ou peltadas. Note a iniciação assincrônica dos primórdios (asterisco). **C:** Meristema da inflorescência com iniciação assincrônica dos primórdios (asterisco). Brácteas removidas. **D-E.** Inflorescência com brácteas interflorais simples e peltadas. Note em D e E os primórdios das flores estaminadas (elipse) e a presença de tricomas tectores (seta) no pedúnculo em D. **F.** Seção longitudinal da inflorescência. Note a presença de brácteas interflorais peltadas dispersos entre as flores estaminadas (elipse). **G.** Inflorescência com as flores estaminadas totalmente recobertas por brácteas peltadas. **H.** Inflorescência em estádios finais do desenvolvimento. Note os estames expostos e as brácteas interflorais peltadas (seta). **I.** Aspecto geral da inflorescência. Note o receptáculo alongado com as flores estaminadas completamente desenvolvidas (seta). Símbolos: bis = bráctea interfloral simples, bip = primórdio bráctea peltada, e = estame, im

= meristema da inflorescência, p = pedúnculo. Escalas: A = 50 μm , B-C = 100 μm , D = 200 μm , E = 500 μm , F = 50 μm , G = 500 μm , H = 500 μm e I = 200 μm .

Desenvolvimento da inflorescência pistilada: Os primeiros primórdios a surgir são os três da bráctea do receptáculo, que protegem a inflorescência em desenvolvimento (figs. 6A-B). O meristema da inflorescência é ligeiramente alongado em sentido horizontal e levemente arredondo (fig. 6C). As flores pistiladas são as primeiras a surgir (figs. 6D-F). Em seguida, a inflorescência desenvolve um pequeno pedúnculo (figs. 6D, 6F). Os meristemas de flores pistiladas desenvolvem primórdios de sépalas (fig. 6G) que se unem posteriormente (figs. 6H-I). A forma do receptáculo, a disposição das flores e a união das sépalas dá a inflorescência uma forma globosa (figs. 6H-I). O pedúnculo se alonga e é recoberto por tricomas tectores (fig. 6H). Brácteas interflorais peltadas são raras, encontradas em estádios intermediários e finais do desenvolvimento (figs. 6G-H), porém sua iniciação não foi visualizada.

Figura 6. Estádios do desenvolvimento da inflorescência pistilada de *Clarisia ilicifolia* (A-H = MEV, I = desenho). **A.** Meristema da inflorescência com iniciação de brácteas do receptáculo. Note os tricomas glandulares (seta) na bráctea. **B.** Meristema da inflorescência com três brácteas do receptáculo. **C.** Meristema da inflorescência levemente arredondado. **D.** Inflorescência com vários primórdios de flores pistiladas em diferentes estádios de desenvolvimento (asterisco). **E.** Diferenciação dos meristemas florais na inflorescência. **F.** Vista lateral da inflorescência. Note a presença do pedúnculo da inflorescência: **G.** Diferenciação dos meristemas florais na inflorescência. As brácteas interflorais peltadas foram removidas (asterisco). **H.** Vista da inflorescência em fase final do desenvolvimento. Note os tricomas tectores no pedúnculo (seta) e as brácteas interflorais peltadas entre as flores (cabeça de seta). **I.** Aspecto geral da inflorescência. Note o receptáculo arredondado com as flores pistiladas completamente desenvolvidas. Símbolos: br1, br2, br3 = bráctea do receptáculo, im = meristema da inflorescência, mp = primórdio da flor pistilada, p = pedúnculo. Escalas: A = 50 μ m, B = 100 μ m, C = 50 μ m, D = 100 μ m, E-F = 50 μ m, G = 100 μ m, H = 1mm e I = 200 μ m.

Ficus pertusa (monoica, inflorescência bissexuada)

Organografia: A inflorescência é urceolada, com o receptáculo fechado, protegendo aproximadamente 210 flores em seu interior, caracterizando o tipo sicônio (fig. 1F). Orobrácteas fecham a abertura (= ostíolo) do receptáculo, que dá acesso ao interior do sicônio. As flores pistiladas (~190) são em número maior que as estaminadas (~20). Ambos os morfos florais estão dispersos de forma densa por todo interior do sicônio. Um par de brácteas interflorais está associado a cada flor.

Desenvolvimento da inflorescência: O meristema da inflorescência é recoberto por duas brácteas (fig. 7A); inicialmente tem formato alongado (fig. 7B), e inicia-se aos pares, laterais a um meristema vegetativo (figs. 7B-G). Os meristemas da inflorescência adquirem formato hemisférico (figs. 7D-E). Os primeiros primórdios a se desenvolverem são de duas brácteas, assincronicamente (figs. 7F-H) que, posteriormente, recobrem o sicônio (fig. 7I). Numerosas brácteas (orobrácteas - 2ª a surgir) preenchem a cavidade siconial em formação (figs. 7J-K), fazendo pressão em seu interior (fig. 7L). Os primeiros meristemas florais emergem nos pontos de menor pressão exercidos pelas orobrácteas na região interna, onde existem lacunas (figs. 7J-L). As regiões submetidas à intensa compressão pelas orobrácteas também formam meristemas florais tardios. A emergência de meristemas florais (pistilados e estaminados) e primórdios de brácteas interflorais associados ocorrem ao acaso no interior do sicônio (figs. 7L-M). Durante este estágio, os meristemas das flores pistiladas são indistinguíveis daqueles das flores estaminadas. Meristemas de flores pistiladas são mais abundantes que de flores estaminadas (fig. 7N). No decorrer do desenvolvimento as flores pistiladas e estaminadas se desenvolvem no interior do sicônio associadas a brácteas interflorais simples. As margens do sicônio crescem tornando-o circular e fechado pelas orobrácteas (figs. 7L, 7O-P). No estágio final do desenvolvimento o sicônio apresenta um pedúnculo e é totalmente fechado pelas orobrácteas (figs. 7O-Q).

Figura 7. Estádios iniciais do desenvolvimento do sicônio em *Ficus pertusa* (A-N, O-P = MEV, L = ML, Q = desenho). **A:** Duas brácteas protegendo a gema que dará origem a uma tríade de meristemas: dois de inflorescência e um vegetativo. **B:** Tríade de meristemas, sendo o vegetativo localizado entre os dois de inflorescência. **C-E:** Meristemas de inflorescências e vegetativo em desenvolvimento. **F:** Meristema floral com a inflorescência. **G-H:** Meristemas de inflorescências e vegetativo em desenvolvimento. **I:** Meristema floral com a inflorescência. **J-K:** Meristemas de inflorescências e vegetativo em desenvolvimento. **L:** Meristema floral com a inflorescência. **M-N:** Meristemas de inflorescências e vegetativo em desenvolvimento. **O-P:** Meristemas de inflorescências e vegetativo em desenvolvimento. **Q:** Desenho do sicônio.

formação assincrônica de duas brácteas da inflorescência, em posição perpendicular à das brácteas da tríade de meristemas. **G.** Brácteas recobrindo o meristema da inflorescência. **H-I.** Detalhe do sicônio envolvido pelas brácteas. **J-K.** O meristema da inflorescência se expande lateralmente, tornando-se plano. Note a emergência dos meristemas florais (asterisco), as orobrâcteas recobrindo o sicônio e o alargamento da parede do sicônio (pontilhado) em K. **L.** Seção longitudinal da inflorescência. Note a emergência dos meristemas florais onde as orobrâcteas não exercem pressão direta (asterisco) e o alargamento da parede do sicônio (pontilhado). **M.** Vista de dois sicônios. Note desenvolvimento sincrônico entre os meristemas florais. **N.** Desenvolvimento das flores dentro do sicônio. **O.** Vista do sicônio completamente fechado e protegido pelas duas brácteas da inflorescência. **P.** Vista longitudinal do sicônio. Note que as orobrâcteas fecham a abertura do sicônio, as margens do receptáculo expandem-se e o pedúnculo também compõe a estrutura da inflorescência. **Q.** Aspecto geral da inflorescência. Símbolos br = bráctea da tríade de meristemas, br1, br2 = primórdio de bráctea do receptáculo (1ª ordem), im = primórdio da inflorescência, or = orobrâctea (2ª ordem), p = pedúnculo, vm = primórdio vegetativo. Escalas: A = 20 µm, B = 10 µm, C = 20 µm, D-E = 10 µm, F = 20 µm, G = 100 µm, H = 10 µm, I = 500 µm, J-K = 100 µm, L-N = 200 µm, O = 500 µm, P = 1mm e Q = 200 µm.

Maclura tinctoria (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia: As inflorescências estaminadas são alongadas, com as flores sésseis dispostas ao longo do eixo (fig. 1G) e as inflorescências pistiladas são globosas e pedunculadas (fig. 1H). As inflorescências estaminadas exibem brácteas interflorais simples associadas à cerca de 150 flores estaminadas. As inflorescências pistiladas exibem brácteas interflorais simples associadas à cerca de 40 flores pistiladas. Não há brácteas externas ao receptáculo (involucrias) em ambas as inflorescências.

Desenvolvimento da inflorescência estaminada: O meristema da inflorescência é elíptico, localizado na base de uma bráctea (figs. 8A-B). Posteriormente, ele se alonga em sentido vertical (fig. 8C). Os primeiros primórdios a surgir são os de brácteas interflorais simples nas laterais do meristema da inflorescência (fig. 8D) e, posteriormente, adaxialmente (figs. 8E-F) associados aos meristemas florais (figs. 8E-H). Os meristemas de flores estaminadas desenvolvem-se da base para o ápice (figs. 8E-G), cada um associado a uma bráctea interfloral simples (fig. 8H), concomitante ao alongamento do pedúnculo da inflorescência (fig. 8E). Após a iniciação de todos os órgãos florais, as brácteas interflorais simples encontram-se espalhadas pela inflorescência entre as flores estaminadas (figs. 8H-I). No final do desenvolvimento os estames se alongam (fig. 8J) e encontram-se espalhados pelo eixo alongado da inflorescência (fig. 8K).

Figura 8. Estádios do desenvolvimento da inflorescência estaminada de *Maclura tinctoria* (A-G, I-J = MEV, H = ML, K = desenho). **A.** Meristema da inflorescência recoberto por bráctea. **B.** Meristema da inflorescência alongado recoberto por bráctea. **C.** Meristema da inflorescência alongado (bráctea removida). **D.** Meristema da inflorescência com primórdios laterais de brácteas interflorais simples. **E.** Iniciação assíncrona dos meristemas florais (elipse). Note as brácteas interflorais simples (asterisco) entre os meristemas florais e iniciação do alongamento do pedúnculo. **F-G.** Iniciação assíncrona dos meristemas florais. Note as brácteas interflorais simples na lateral do receptáculo e entre os meristemas florais (asterisco). **H.** Seção longitudinal da

inflorescência. Note a flor estaminada (elipse) e as brácteas interflorais simples. **I.** Inflorescência em vista lateral. Note tricomas tectores nas sépalas (seta). **J.** Inflorescência em estádios finais do desenvolvimento. Note os estames expostos. **K.** Esquema geral da inflorescência. Note o eixo alongado com a inserção das flores estaminadas. Símbolos: bis = bráctea interfloral simples, br = bráctea do meristema, e = estame, im = primórdio da inflorescência. Escalas: A = 50 μm , B = 25 μm , C = 200 μm , D = 25 μm , E = 200 μm , F-H = 100 μm , I = 250 μm , J = 500 μm e K = 200 μm .

Desenvolvimento da inflorescência pistilada: Cada gema inicia dois meristemas: um de inflorescência e um vegetativo (figs. 9A-B). O meristema da inflorescência é arredondado e localiza-se na base de uma bráctea (figs. 9B-C). Posteriormente, ele se alonga em sentido horizontal (figs. 9D-E). Os primeiros primórdios a surgir são os de brácteas interflorais no ápice do meristema da inflorescência (figs. 9E-F). Os meristemas de flores pistiladas também surgem no ápice, na base de uma bráctea interfloral simples (figs. 9G-J), concomitante ao alongamento do pedúnculo da inflorescência (figs. 9H-K). Tricomas tectores surgem nas brácteas interflorais simples e no pedúnculo da inflorescência (figs. 9J-H, 9K). Após a iniciação de todos os órgãos florais, as brácteas interflorais cobrem o botão floral (fig. 9K). Ao final do desenvolvimento os carpelos se alongam (figs. 9L-M) e a inflorescência adquire um formato globoso (fig. 9M).

Figura 9. Estádios do desenvolvimento da inflorescência pistilada de *Maclura tinctoria*. (A-H, J-L = MEV, I = ML, M = Desenho). **A.** Meristemas da inflorescência e vegetativo. **B.** Meristema da inflorescência localizado na base de uma bráctea. **C.** Detalhe do meristema da inflorescência. **D.** Alongamento do meristema da inflorescência. **E.** Surgimento de primórdios de brácteas interflorais simples. **F-G.** Surgimento assíncrono de vários meristemas florais (asterico) e primórdios de brácteas interflorais simples. **H.** Vista da inflorescência. Note as brácteas interflorais simples e o surgimento dos meristemas florais (elipse) e pedúnculo da inflorescência. **I.** Seção

longitudinal da inflorescência com o pedúnculo diferenciado. Note em brácteas interflorais simples intercaladas com as flores pistiladas. **J.** Ápice da inflorescência com meristemas florais associados a brácteas interflorais simples. Note os tricomas tectores nas brácteas interflorais. **K.** Vista lateral da inflorescência. Note tricomas tectores nas brácteas interflorais (seta) e pedúnculo. **L.** Inflorescência com flores pistiladas desenvolvidas. **M.** Aspecto geral da inflorescência. Note o formato globoso da cabeça. Símbolos: br = bráctea do meristema, bis = bráctea interfloral simples, im = meristema da inflorescência, mv = meristema vegetativo e p = pedúnculo. Escalas: A-B = 10 μ m, C-D = 25 μ m, E = 100 μ m, F-H = 50 μ m, I = 200 μ m, J = 250 μ m e K-M = 200 μ m.

Morus nigra (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia: As inflorescências estaminadas são alongadas, pedunculadas com cerca de 30 flores pediceladas dispostas ao longo do eixo (fig.1I). As inflorescências pistiladas são ovaladas, pedunculadas com aproximadamente 50 flores sésseis dispostas ao longo do eixo (fig.1J).

Desenvolvimento da inflorescência estaminada: O meristema da inflorescência é alongado verticalmente (fig. 10A), localizado na base de uma bráctea. Meristemas de flores estaminadas surgem primeiro lateralmente no meristema da inflorescência (figs. 10B-D) e, posteriormente, no lado adaxial (figs. 10E-G). Tricomas tectores surgem entre os meristemas florais (figs. 10B-C, 10F). O pedúnculo se alonga com o desenvolvimento da inflorescência (figs. 10G-H). O desenvolvimento destes meristemas é assincrônico na inflorescência (figs. 10G-H), ocorrendo do ápice para a base (figs. 10G-I). No final do desenvolvimento os estames se alongam e encontram-se espalhados pelo eixo alongado da inflorescência (fig.10I).

Figura 10. Estádios do desenvolvimento da inflorescência estaminada de *Morus nigra* (A-H = MEV, I = desenho). **A.** Meristema de inflorescência em expansão vertical (bráctea removida). **B-D.** Surgimento dos meristemas florais nas laterais do meristema de inflorescência (asterisco). Note tricomas tectores em formação em B e C (seta). **E-F.** Meristemas florais assumem formato arredondado. **G.** Meristemas florais em desenvolvimento assincrônico na inflorescência (elipse). Note o pedúnculo da inflorescência e os tricomas tectores (seta) entre os meristemas. **H.** Inflorescência em estágio intermediário de desenvolvimento (elipse). Note os tricomas (seta) entre as flores. **I.** Esquema geral da inflorescência. Note o eixo alongado onde as flores estaminadas estão distribuídas. Símbolos: im = primórdio da inflorescência, me = primórdio da flor estaminada e p = pedúnculo. Escalas: A = 50 µm, B-F = 100 µm, G = 200 µm, H = 500 µm e I = 200 µm.

Desenvolvimento da inflorescência pistilada: Dois meristemas de inflorescência surgem como protuberâncias arredondadas protegidas por uma bráctea (figs. 11A-B). Posteriormente, alongam-se em sentido vertical (figs. 11C-E). Meristemas de flores pistiladas surgem primeiro nas laterais do meristema da inflorescência (figs. 11C) e, posteriormente, no lado adaxial (figs. 11D-E). Tricomas tectores surgem no lado abaxial do meristema da inflorescência (fig. 11C) e posteriormente entre os meristemas florais (figs. 11D-E, 11G). O desenvolvimento destes meristemas florais é assincrônico na inflorescência (figs. 11D-F), ocorrendo do ápice para a base. No entanto, ao final do desenvolvimento, as flores encontram-se praticamente no mesmo estágio (figs. 11H-I). O pedúnculo se alonga no decorrer do desenvolvimento da inflorescência (figs. 11F-I).

Figura 11. Estádios do desenvolvimento da inflorescência pistilada de *Morus nigra* (A-E, G-H = MEV; F = ML, I = desenho). **A.** Meristema da inflorescência protegido por uma bráctea. **B.** Dois primórdios de inflorescência com forma arredondada. Bráctea removida. **C.** Iniciação de meristemas florais na lateral do eixo em desenvolvimento (asterisco). Note a presença de tricomas (seta) na região abaxial. **D-E.** Meristemas de flores pistiladas, com desenvolvimento assíncrono, distribuídos lateral e adaxialmente no eixo em desenvolvimento. Note os tricomas tectores entre os meristemas florais. **F.** Seção longitudinal da inflorescência. Note a flor pistilada (elipse) e o pedúnculo. **G.** Vista lateral da inflorescência mostrando os meristemas de flores pistiladas, rodeados por tricomas tectores. **H.** Flores pistiladas sésseis em mesmo estágio de desenvolvimento. Note o pedúnculo da inflorescência. **I.** Aspecto geral da inflorescência mostrando o eixo onde as flores pistiladas estão inseridas. Símbolos: br = bráctea do meristema, im = primórdio da inflorescência e p = pedúnculo. Escalas: A = 50 μm , B = 20 μm , C-G = 100 μm , H = 500 μm e I = 200 μm .

Caracteres da organografia, como a forma final assumida pelo receptáculo e a ocorrência de brácteas, e do desenvolvimento das inflorescências, como as formas assumidas pela inflorescência em desenvolvimento (figs. 12A-F), e a ordem de iniciação das flores, apresentaram diferenças entre as espécies estudadas (tabela 3). Já os estádios iniciais da inflorescência são muito semelhantes entre as espécies (ver I em figs. 12A-F).

Figura 12. Desenhos esquemáticos resumindo as informações sobre três estádios do desenvolvimento da inflorescência, plotados em cladograma recente de Moraceae (Clement & Weiblen 2009). Cada espécie plotada representa uma tribo. **A.** *Ficus pertusa* (Ficeae). I. meristema com formato hemisférico, II. meristema adquire forma abaulada e emergem os primeiros meristemas florais, III. as margens do receptáculo se alongam e fecham a inflorescência. **B.** *Castilla elastica* (Castilleae). I. meristema com formato circular, II. meristema desenvolve uma depressão central e emergem os meristemas florais, III. as margens do receptáculo não se fecham, adquire forma bivalvar (estaminada) e discoide (pistilada). **C.** *Brosimum gaudichaudii* (Dorstenieae). I. meristema com forma achatada, II. meristema adquire forma circular e surge o meristema floral central, III. receptáculo adquire forma circular onde as flores ficam imersas. **D.** *Maclura tinctoria* (Maclureae). I. meristema com formato elíptico, II. meristema alonga-se em sentido vertical/horizontal e surgem os meristemas florais nas laterais, da base para o ápice, III. receptáculo adquire forma alongada (estaminada) ou globosa (pistilada). **E.** *Clarisia ilicifolia* (Artocarpeae). I. meristema alongado, II. meristema alonga-se em sentido horizontal e surgem os meristemas florais nas laterais, da base para o ápice, III. receptáculo adquire forma alongada (estaminada) ou globosa (pistilada). **F.** *Morus nigra* (Moreae). I. meristema alongado verticalmente, II. meristema alonga-se em sentido vertical e surgem meristemas de flores lateralmente, III. receptáculo adquire forma alongada (estaminada) ou ovalada (pistilada). Símbolos: *(asterisco) = meristema floral; I. estágio inicial, forma do meristema; II. estágio intermediário, localização dos primeiros meristemas florais; III. estágio final, forma final da inflorescência com disposição das flores no receptáculo.

Tabela 3. Caracteres diagnósticos da morfologia da inflorescência nas espécies estudadas. Células vazias indicam ausência de informações. Símbolos: U = unissexuada, B = bissexuada, + = presença e - = ausência.

Espécie	Tipo de inflorescência segundo a composição floral	Forma do receptáculo	Bráctea externa ao receptáculo	Bráctea interfloral simples	Bráctea interfloral peltada	Ordem de iniciação das flores
<i>Brosimum gaudichaudii</i>	B	globosa	+	-	+	centrífuga
	U (estaminada)	bivalvar	-(involucral)	-	-	
<i>Castilla elastica</i>	U (pistilada)	discoide com depressão central	+(involucral)	-	-	centrífuga
<i>Clarisia ilicifolia</i>	U (estaminada)	ovalada		+	+	acrópeta
	U (pistilada)	globosa	+		+	centrípeta
<i>Ficus pertusa</i>	B	circular (fechada)	+(orobráctea)			centrífuga
<i>Maclura tinctoria</i>	U (estaminada)	alongada	-	+	-	acrópeta
	U (pistilada)	globosa	-	+	-	acrópeta
<i>Morus nigra</i>	U (estaminada)	alongada	-	-	-	centrípeta
	U (pistilada)	ovalada	-	-	-	centrípeta

Discussão

Estudos sobre a diversidade morfológica de inflorescências e flores dentro de clados revelam quais as formas predominantes em determinados grupos (Endress 2010). Algumas famílias, diferente de Moraceae, são caracterizadas por apresentar um tipo exclusivo de inflorescência, como por exemplo, tirsos e panículas em Papaveraceae, Berberidaceae e Ranunculaceae (Weberling & Troll 1998 *apud* Endress 2010), racemos, espigas (sem flores terminais) ou panículas em Hamamelidaceae (Endress 1970 *apud* Endress 2010), tirsos em Betulaceae (Abbe 1974), inflorescências compostas com espiguetas como unidades em Poaceae e Cyperaceae (Vegetti & Anton 1995; Doust & Kellogg 2002; Vrijdaghs et al. 2010) e capítulos em Asteraceae (Harris 1999).

A diversidade de formas de inflorescências nas espécies estudadas de Moraceae (urceolada, discoide, bivalvar, alongada, globosa e ovalada) reflete as variações morfológicas nas vias de desenvolvimento da inflorescência. As variações são encontradas, sobretudo, na forma do meristema (abaulada, depressão central, hemisférica e alongada), no surgimento e na disposição das flores (central e lateral) ao longo do eixo da inflorescência, e nos padrões de ramificação do eixo, seja de primeira ordem ou de segunda ordem. O alongamento do eixo é visto em Moreae (*Morus*: Baillon 1861; presente estudo; *Broussonetia*: Baillon 1861), Maclureae (*Maclura*: presente estudo), Artocapeae (*Artocarpus*: Golenkin 1894; Sharma 1962; Moncur 1985; presente estudo) e *Clarisia*: presente estudo), já o encurtamento do eixo é relatado para as tribos Dorstenieae (*Dorstenia*: Golenkin 1894; *Brosimum*: presente estudo), Castilleae (*Castilla*: presente estudo) e Ficeae (*Ficus*: Payer 1857; Golenkin 1894; Bernbeck 1932; presente estudo). A diversidade nas vias ontogênicas da inflorescência ocorre nas etapas intermediárias do desenvolvimento, alinhando-se às interpretações de Tucker (1997) para a flor, em que a expressão da forma dos órgãos florais ocorre nos estádios intermediários.

Exemplos mais extremos da variação das flores em iniciação ao longo do eixo da inflorescência são encontrados nas espécies próximas *Maclura tinctoria*, *Clarisia ilicifolia* e *Morus nigra*. As variações podem, inclusive, ser intra-específicas, com os meristemas florais iniciando-se da base para o ápice (inflorescências estaminada e pistilada de *Maclura tinctoria* e estaminada de *Clarisia ilicifolia*) ou das margens para o centro (inflorescência estaminada e pistilada de *Morus nigra* e pistilada de *Clarisia ilicifolia*) (ver tabela 3).

O clado que reúne *Ficus pertusa*, *Castilla elastica* e *Brosimum gaudichaudii* (Clement & Weiblen 2009) compartilha várias etapas no desenvolvimento da inflorescência (ver fig. 12). Interessante notar que, nestas

espécies, as inflorescências iniciam seu desenvolvimento como estruturas planas e abertas (hemisférica), sugerindo que pressões seletivas, em especial aquelas exercidas por polinizadores, atuam no sentido de fechar as flores no interior da inflorescência, culminando com o sicônio em *Ficus*, aqui ilustrado por *F. pertusa*. O receptáculo em forma de urna com numerosas flores unissexuais é fechado no vértice pelas orobracteas formando uma passagem estreita (ostíolo) que é acessível apenas a vespas de figo (Hymenoptera Agaonidae), caracterizando um mutualismo obrigatório (Moe et al 2012). Nota-se um estágio intermediário visível deste fechamento em *Castilla elastica*, em que o receptáculo da inflorescência pistilada é discoide, com bracteas involucrais nas margens, e flores unidas entre si por suas sépalas, sendo que na inflorescência estaminada estas bracteas fecham o receptáculo bivalvar, que em estágio final de desenvolvimento é exposto. Neste caso, o receptáculo não encerra completamente as flores, a polinização é feita por tripes, associadas com as inflorescências estaminadas. Porém, a semelhança e o odor das inflorescências pistiladas atraem os tripes promovendo polinização passiva sobre os estigmas expostos (Zerega et al. 2004). Já nas espécies de *Ficus*, as mais estudadas quanto à diversidade de estruturas secretoras nas inflorescências (glândulas de odor ou osmóforos, laticíferos, idioblastos, epiderme e tricomas secretores - Souza et al. 2015), a presença de tais estruturas confirma o papel da inflorescência na atração de polinizadores e também na proteção contra fitófagos (Souza et al. 2015).

Ficeae e Castilleae são grupos-irmãos e compartilham características florais, modos de polinização, e tempo de divergência do ancestral comum recente (65 milhões de anos) (Zerega et al. 2005). O fato de tripes visitar diversas inflorescências enquanto as vespas de figo visitam uma única inflorescência por geração afeta a evolução, o isolamento reprodutivo e especiação entre Castilleae e Ficeae (Moe et al 2012).

Em *Brosimum gaudichaudii* as flores pistiladas e estaminadas não ficam encerradas no interior da inflorescência, mas ficam imersas no receptáculo expandido, formando uma inflorescência globosa; em *Dorstenia* o receptáculo tem formato de copo ("cup or flask shaped") com as flores distribuídas no interior (Golenkin 1894). Pouco se sabe sobre a polinização na tribo Dorstenieae, à qual *Brosimum* e *Dorstenia* estão incluídas (Berg et al 2006). Besouros foram encontrados visitando as flores de *Dorstenia*, mas seu papel na polinização ainda não foi demonstrado (Hoen & Punt 1989; Berg & Hijman 1999). Alguns autores sugerem polinização por moscas (Berg & Hijman 1999; Araújo 2008).

A origem evolutiva do sicônio (aqui representado por *Ficus pertusa*) parece mostrar uma fase transitória do capítulo de *Castilla elastica* (flor pistilada). A inflorescência de *Ficus pertusa* manteve o padrão de iniciação centrífuga dos meristemas florais, a forma inicial discoide do receptáculo. Por outro lado, as flores pediceladas intercalam-se com as sésseis e entrenós (= pedúnculo da inflorescência). No capítulo de *Castilla elastica* não há entrenós e pedicelo alongado da flor (ver Harris, 1999; Pozner et al. 2012 - Asteraceae).

As inflorescências do tipo capítulo aqui descritas em *Castilla elastica* (inflorescência pistilada), assemelha-se em termos de desenvolvimento ao capítulo homogâmico de *Anacyclus*, uma espécie de Asteraceae (ver Bello et al 2013), em que os primórdios mais externos originam brácteas involucrais, enquanto que os meristemas florais são centrais. Ordem semelhante ocorre também na inflorescência estaminada de *Castilla elastica*, porém, com formato final (bivalvar) diferente da forma discoide da inflorescência pistilada. Os capítulos em Moraceae variam em termos de iniciação de flores (acrópeta, centrífuga e centripeta) e nas formas globosa/discoide do receptáculo de *Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia* e *Maclura tinctoria*.

A inflorescência racemosa está presente em *Morus nigra* (inflorescência estaminada). O encurtamento dos pedicelos das flores a caracteriza como uma espiga, tipo descrito em *Clarisia ilicifolia*, *Maclura tinctoria* (inflorescência estaminada) e *Morus nigra* (inflorescência pistilada).

Artocarpeae e Moreae, aqui representadas por *Clarisia ilicifolia* e *Morus nigra*, são consideradas grupo-irmão das demais Moraceae e exibem condições simplesiomórficas, como inflorescências estaminadas alongadas. Em Moreae há perda das brácteas interflorais peltadas, o perianto é tetrâmero, há pistilódio, estames inflexos e polinização por vento. Artocarpeae apresenta inflorescências que variam de alongadas a globosas, além de união completa ou parcial do perianto, variação no número de órgãos do perianto, persistência de brácteas interflorais peltadas e polinização por vento ou insetos (Clement & Weiblen 2009).

A presença e o desenvolvimento do pedúnculo da inflorescência são perceptíveis já nos estádios intermediários de desenvolvimento da inflorescência na maioria das espécies estudadas (presente estudo, Moncur 1985). A presença de pedúnculo garante que as inflorescências se mantenham em destaque em relação à folha por um período prolongado de tempo, promovendo, assim, a polinização (Marshall 1995). *Maclura tinctoria* e *Morus nigra* apresentam inflorescências estaminadas alongadas, flexíveis e projetadas em pedúnculos, ficando expostas ao fluxo de ar e propensas à agitação, o que facilita a remoção de pólen, já que

exibem polinização anemófila. São raras as espécies de Moraceae que não apresentam inflorescências pedunculadas. As exceções são a inflorescência pistilada de *Castilla elastica*, a inflorescência estaminada de *Pseudolmedia* e as pistiladas de *Naucleopsis* e *Pseudolmedia* (Ribeiro 2007). Variações de sésseis a pedunculadas ocorrem em *Maquira sclerophylla*, *M. calophylla*, *Perebea mollis* e *Helicostylis tomentosa* (Ribeiro 2007), todas da tribo Castilleae. A inflorescência de *Castilla elastica* é discoide e ampla, e fica totalmente exposta nos ramos quando as flores estão em antese, já que as folhas são decíduas. Além disso, essas inflorescências adquirem o aspecto de uma flor (Berg 1972), ou seja, unidades funcionais, servindo de local de abrigo, alimentação e reprodução de insetos (Sakai 2001; Zerega et al. 2005), como visto também em *Naucleopsis caloneura* (Ribeiro 2007).

A posição do meristema da inflorescência na base de uma bráctea é característica compartilhada por todas as espécies de Moraceae estudadas neste trabalho. Brácteas já foram citadas para a maioria dos gêneros de Moraceae (Berg 1972, Moncur 1985, Berg 2001, Mello-Filho et al. 2001, Ribeiro 2007, Clement & Weiblen 2009, Basso-Alves et al. 2014). No entanto, sua terminologia é exclusiva de cada grupo taxonômico (ver Berg 1972, 2001, Mello-Filho et al. 2001, Ribeiro 2007, Clement & Weiblen 2009, Basso-Alves et al. 2014), o que dificulta a correta utilização e compreensão dos termos: bráctea interfloral, periférica, involucral, ostiolar, simples, subpeltada, peltada ou clavada e bractéolas.

A presença destes diferentes tipos de brácteas em espécies de Moraceae tem gerado confusão terminológica que, acreditamos, pode ser solucionada com estudos de desenvolvimento da inflorescência e da flor. Nossos dados mostram que todas estas brácteas, sejam de 1ª ou 2ª ordem, peltadas ou simples, externas ou interflorais, são originadas no meristema da inflorescência e, portanto, homólogas em origem. Endress (1994) já havia descrito que bráctea e bractéola não são órgãos florais, derivados do meristema floral, mas sim, órgãos com importância morfogenética e ecológica durante o desenvolvimento floral inicial, porém podem se tornar estreitamente associadas com flores e, até mesmo, serem incluídas como parte do perianto (Ronse De Craene 2007).

As funções atribuídas às brácteas também são numerosas. Brácteas são citadas como elemento protetor, seja do meristema floral seja do meristema da inflorescência (Berg 1972, 2001, Clement & Weiblen 2009, presente estudo). Em *Ficus*, as oróbrácteas revestem o ostíolo, fechando a abertura do sicônio, com papel

importante na polinização do grupo por vespas polinizadoras (Berg 1972, 2001, Mello-Filho et al. 2001). Em *Maclura*, brácteas interflorais contêm anexos glandulares globosos ou elípticos, com conteúdo amarelo, sugerindo função de defesa contra fitófagos (Berg 2001). Em *Ficus pertusa* e *Brosimum gaudichaudii*, espécies que compartilham a presença de uma tríade de meristemas (um meristema vegetativo entre os reprodutivos), brácteas de 1ª ordem, externas, são observadas nos estádios iniciais apenas na margem lateral do meristema reprodutivo, onde não há contato entre os meristemas na tríade, sugerindo a função protetora das brácteas.

As brácteas interflorais em Moraceae podem atuar como barreira contra a invasão de fitófagos (Berg 1990), ilustrado em *Brosimum gaudichaudii* e em *Clarisia ilicifolia* (na flor pistilada), nas quais os ápices das brácteas peltadas ficam imbricados. Já as brácteas interflorais simples possuem os ápices mais finos, mas, recobrem parcialmente os meristemas florais em *Clarisia ilicifolia* (flor estaminada) e *Maclura tinctoria* (estaminada e pistilada). Em *Morus nigra* as inflorescências estaminadas e pistiladas são protegidas pelos tricomas tectores numerosos espalhados entre as flores (Berg 1989, 1990, 2001).

Interessante observar que bráctea e bractéola não estão incluídas no modelo ABC de identidade floral e seus derivativos, nem em modelos de arquitetura da inflorescência (Prenner et al. 2009), embora alguns autores sugiram que cada flor e sua bráctea associada representa uma unidade modular (Long & Barton 2000).

A grande diversidade na arquitetura da inflorescência de Moraceae continua sendo um campo de pesquisa a ser explorado. A grande lacuna ainda é a compreensão abrangente da estrutura e função destas inflorescências na família, que poderia ser preenchida por estudos que relacionem aspectos morfológicos e ecológicos.

Referências Bibliográficas

- Abbe, E. C. 1974. Flowers and inflorescences of the "Amentiferae". *Botanical Review*, 40: 159–261.
- Araújo, L. M. 2008. Biologia reprodutiva de espécies raras e ameaçadas de extinção de *Dorstenia* L. (Moraceae). Tese de doutorado. Universidade Federal de Viçosa.
- Baillon, H. 1861. Mémoire sur le développement du fruit des Morées. *Adansonia*, 1: 214-231.

- Basso-Alves, J. P.; Pereira, R. A. S.; Peng, Y. Q.; Teixeira, S. P. 2014 Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). *Acta Oecologica*, 57: 5-16.
- Baker, H. G. 1983. An outline of the history of anthecology, or pollination biology. In: Real LA. ed. *Pollination biology*. Orlando, FL: Academic Press, 7–28.
- Bell, A. D. 1991. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford, Oxford University Press.
- Bello, M. A.; Álvarez, I.; Torices, R.; Fuertes-Aguilar, J. 2013. Floral development and evolution of capitulum structure in *Anacyclus* (Anthemideae, Asteraceae). *Annals of Botany*, 112: 1597–1612.
- Berg, C. C. 1972. *Olmedieae Brosimeae (Moraceae)*. *Flora Neotropica*. New York: Hafner Publishing Company.
- Berg, C. C. 1989. Systematic and phylogeny of the Urticales. In: Crane, P. R.; Blackmore, S. (eds.), *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae 2. "Higher" Hamamelidae*. Clarendon Press, Oxford, pp. 193-220.
- Berg, C. C. 1990. Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55: 169-185.
- Berg, C. C. 2001. *Flora Neotropica Monograph 83: Moreae, Artocarpeae, Dorstenia (Moraceae)*; with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to *Flora Neotropica Monograph 7*. The New York Botanical Garden, New York, pp. 1-346.
- Berg, C. C. 2005. *Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 8: Other genera than Ficus*. *Blumea*, 50: 535 – 550.
- Berg, C. C.; Corner, E. J. H.; Jarrett, F. M. 2006. *Moraceae genera other than Ficus*. *Malesiana. Flora Malesiana*, 17: 1–152.
- Berg, C. C.; Hijman, M. E. E. 1999. The genus *Dorstenia* (Moraceae). *Illicifolia*, 2: 1-211.
- Bernbeck, F. 1932. Vergleichende Morphologie der Urticeen- und Moraceen-Infloreszenzen. *Botanische Abhandlungen*, 19:1100.

- Bull-Hereñu, K.; Claßen-Bockhoff, R. 2013. Testing the ontogenetic base for the transient model of inflorescence development. *Annals of Botany*, 112: 1543–1551.
- Claßen-Bockhoff, R.; Bull-Hereñu, K. 2013. Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity. *Annals of Botany*, 1: 1-20
- Charlton, W. A.; Posluszny, U. 1999. Morphological Traffic between the Inflorescence and the Vegetative Shoot in Helobial Monocotyledons. *The Botanical Review*, 65: 370-384.
- Clark, G. 1981. Staining procedures. 4th Baltimore, Williams & Wilkins.
- Clement, W. L.; Weiblen, G. D. 2009. Morphological Evolution in the Mulberry Family (Moraceae). *Systematic Botany*, 34: 530-552.
- Darwin, C. R. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects. London: John Murray.
- Darwin, C. R. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. London: John Murray.
- Datwyler, S. L.; Weiblen, G. D. 2004. On the origin of the fig: Phylogenetic relationships of Moraceae from *ndhF* sequences. *American Journal of Botany*, 91: 767-777.
- Doust, A. W.; Kellogg, E. A. 2002. Inflorescence diversification in the Panicoid "bristle grass" clade (Paniceae, Poaceae): evidence from molecular phylogenies and developmental morphology. *American Journal of Botany*, 89: 1203-1222.
- Endress, P. K. 1970. Die Infloreszenzen der apetalen Hamamelidaceen, ihre grundsätzliche morphologische und systematische Bedeutung. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, 90: 1–54.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge University Press.
- Endress, P. K. 2010. Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution*, 48: 225–239.

- Golenkin, M. I. 1894. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen der Urticaceen und Moraceen. *Flora*, 78:97-132.
- Greyson, R. I. 1994. Inflorescences. In: Greyson, R.I. (ed). *The development of flowers*. Oxford, Oxford University Press.
- Gerrits, P. O. 1991. The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands.
- Harder, L. D.; Jordan, C. Y.; Gross, W. E.; Routley, M. B. 2004. Beyond floricentrism: the pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology* 19: 137–148.
- Harder, L. D.; Prusinkiewicz, P. 2013. The interplay between inflorescence development and function as the crucible of architectural diversity. *Annals of Botany*, 112: 1477–1493.
- Harris, E. M. 1995. Inflorescence and floral ontogeny in Asteraceae: A synthesis of historical and current concepts. *Botanical Review*, 61: 93-278.
- Harris, E. M. 1999. Capitula in the Asteridae: A Widespread and Varied Phenomenon. *Botanical Review* 65: 348-369.
- Hoen, P. P.; Punt, W. 1989. Pollen morphology of the tribe Dorstenieae (Moraceae). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 57: 187-220.
- Ishii, H. S.; Hirabayashi, Y.; Kudo, G. 2008. Combined effects of inflorescence architecture, display size, plant density and empty flowers on bumble bee behaviour: experimental study with artificial inflorescences. *Oecologia*, 156: 341–350.
- Long, J.; Barton, M. K. 2000. Initiation of axillary and floral meristems in *Arabidopsis*. *Developmental Biology*, 218: 341–353.
- Liu, J.; Franks, R. G.; Feng, C-M.; Liu, X.; Fu, C-X.; Xiang, Q-Y. 2013. Characterization of the sequence and expression pattern of LFY homologues from dogwood species (*Cornus*) with divergent inflorescence architectures. *Annals of Botany*, 112: 1629–1641.

- Karnovsky, M. J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology*, 27: 137–138.
- Kirchoff, B. K.; Claßen-Bockhoff, R. 2013. Inflorescences: concepts, function, development and evolution. *Annals of Botany*, 112: 1471–1476, 2013.
- Marshall, A. H. 1995. Peduncle characteristics, inflorescence survival and reproductive growth of white clover (*Trifolium repens* L.). *Grass and Forage Science*, 50: 324–330.
- Mello-Filho, L. E.; Neves, L. J.; Carauta, J. P. P.; Diaz, B. E. 2001. Morfologia de certos sicônios de *Ficus* (Moraceae). *Albertoa*, 3: 17–18.
- Moe, A. M.; Clement, W. L.; Weiblen, G. D. 2012. Rapid evolution of pollinator-mediated plant reproductive isolation. In: Singh, R. S., Xu, J., Kulathinal, R. J (eds). *Rapidly Evolving Genes and Genetic Systems*, vol. 1. Oxford University Press, pp 266–273.
- Moncur, M. W. 1985. Floral ontogeny of the Jackfruit, *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae). *Australian Journal of Botany*, 33: 585–593.
- O'Brien, T. P.; Feder, N.; Mccull, Y. M. E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma*, 59: 368–373.
- Payer, J. B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. 2 vols. Paris.
- Pozner, R.; Zanolini, C.; Johnson, L. A. 2012. Evolutionary origin of the Asteraceae capitulum: insights from Calyceraceae. *American Journal of Botany*, 99: 1–13.
- Prenner, G. 2013. Papilionoid inflorescences revisited (Leguminosae- Papilionoideae). *Annals of Botany*, 112: 1567–1576.
- Prenner, G.; Vergara-Silva, F.; Rudall, P. J. 2009. The key role of morphology in modelling inflorescence architecture. *Trends in Plant Science*, 14: 302–309.

- Prusinkiewicz, P.; Erasmus, Y.; Lane, B.; Harder, L. D.; Coen, E. 2007. Evolution and development of inflorescence architectures. *Science*, 316: 1452–1456.
- Reinheimer, R.; Vegetti, A. C.; Rua, G. H. 2013. Macroevolution of panicoid inflorescences: a history of contingency and order of trait acquisition. *Annals of Botany*, 112: 1613–1628.
- Remizowa, M. V.; Rudall, P. J.; Choob, V. V.; Sokoloff, D. D. 2013. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower inflorescence level. *Annals of Botany*, 112: 1553–1566.
- Reuther, K.; Claßen-Bockhoff, R. 2013. Andromonoecy and developmental plasticity in *Chaerophyllum bulbosum* (Apiaceae–Apioidae). *Annals of Botany*, 112: 1495–1503.
- Ribeiro, J. E. L. S. 2007. Estudos sobre a filogenia, taxonomia e evolução de caracteres reprodutivos em Moraceae Gaudich. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 1-122.
- Rickett, H. W. 1944. The Classification of Inflorescences. *Botanical Review*, 10: 187-231.
- Ronse De Craene, L. P. 2007. Are petals sterile stamens or bracts? The origin and evolution of petals in the core eudicots. *Annals of Botany*, 100: 621–630.
- Sakai, S. 2001. Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal Tropical forest. *American Journal of Botany*, 88: 1527–1534.
- Sharma, M. R. 1962. Morphological and anatomical investigations on *Artocarpus* forst. II. The Inflorescence. Research contribution n°. 43, from the School of Plant Morphology, Meerut, India, Vol. 29, B, n° 1, 77-92.
- Shepherd, H. L.; Parker, J. S.; Darby, P.; Ainsworth, C. C. 2000. Sexual development and sex chromosomes in hop. *New Phytologist*, 148: 397-411.
- Singer, S.; Sollinger, J.; Maki, S.; Fishbach, J.; Short, B.; Reinke, C.; Fick, J.; Cox, L.; McCall, A.; Mullen, H. 1999. Inflorescence architecture: A developmental genetics approach. *Botanical Review*, 65: 385–410.
- Souza, C. D.; Pereira, R. A. S.; Marinho, C. R.; Kjellberg, F.; Teixeira, S. P. 2015. Diversity of fig glands is associated with nursery mutualism in fig trees. *Annals of Botany*, 102: 1-14.

- Stützel, T.; Trovó, M. 2013. Inflorescences in Eriocaulaceae: taxonomic relevance and practical implications. *Annals of Botany*, 112: 1505–1522.
- Sytsma, K. J.; Morawetz, J.; Pires, J. C.; Nepokroeff, M.; Conti, E.; Zjhra, M.; Hall, J. C.; Chase, M. W. 2002. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL*, *trnLF*, and *ndhF* sequences. *American Journal of Botany*, 89: 1531–1546.
- Troll, W. 1928. *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*. Berlin: Springer.
- Tucker, S. C. 1993. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae, Papilionoideae). I *Myroxylon* (*Myroxylon* group) and *Castanospermum* (*Angylocalyx* group). *American Journal of Botany*, 80: 65-75.
- Tucker, S. C. 1997. Floral evolution, development, and convergence: The hierarchical-significance hypothesis. *International Journal of Plant Sciences*, 156: 143-161.
- Tucker, S. C.; Grimes, J. 1999. The inflorescence: Introduction. *Botanical Review*, 65: 303–316.
- Vegetti, A.; Anton, A. M. 1995. Some evolution trends in the inflorescence of Poaceae. *Flora*, 190: 225–228.
- Vrijdaghs, A.; Reynders, M.; Larridon, I.; Muasya, A. M.; Smets, E.; Goetghebeur, P. 2010. Spikelet structure and development in Cyperoideae (Cyperoideae): A monopodial genera model based on ontogenetic evidence. *Annals of Botany*, 105: 555– 571.
- Wyatt, R. 1982. Inflorescence architecture: how flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. *American Journal of Botany*, 69: 585–594.
- Weber, A. 2013. Pair-flowered cymes in the Lamiales: structure, distribution and origin. *Annals of Botany*, 112: 1577–1595.
- Weberling, F. 1965. Typology of inflorescences. *Journal of the Linnean Society Botany*, 59: 215-221.
- Weberling, F. 1988. Inflorescence structure in primitive angiosperms. *Taxon*, 37: 657-690.
- Weberling, F. 1989. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press.

- Weberling, F.; Troll, W. 1998. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Vol. 2, Part 2. Jena: Fischer.
- Yang M.-Q.; Van Velzen, R.; Bakker, F. T.; Sattarian, A.; Li, D.-Z.; Yi, T.-S. 2013. Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. *Taxon*, 62: 473–485.
- Zhang, S.; Soltis, D. E.; Yang, Y.; Li, D.; Yi, T. 2011. Multi-gene analysis provides a well-supported phylogeny of Rosales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60: 21-28.
- Zavada, M.S.; Kim, M. 1996. Phylogenetic analysis of Ulmaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 200: 13-20.
- Zerega, N. J. C.; Clement, W. L.; Datwyler, S. L.; Weiblen, G. D. 2005. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 402–16.
- Zerega, N. J. C.; Mound, L. A.; Weiblen, G. D. 2004. Pollination in the New Guinea endemic *Antiaropsis decipiens* (Moraceae) is mediated by a new species of thrips, *Thrips antiaropsidis* sp. nov. (Thysanoptera: Thripidae). *International Journal of Plant Sciences*, 165: 1017–1026.

PARTE 2. MORFOLOGIA E DESENVOLVIMENTO DO ENVOLTÓRIO FLORAL E ANDROCEU EM ESPÉCIES DE MORACEAE.

Resumo

Questões pertinentes sobre a estrutura floral reduzida de Moraceae, a família da amora e do figo, permanecem sem solução. Assim, este trabalho visa a elucidar a ausência de perianto ou de um dos seus verticilos, o número pequeno de órgãos por verticilo e a relação estreita entre o envoltório floral (brácteas e perianto) e o androceu, utilizando cinco espécies de Moraceae como modelos de estudo: *Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*. Para tal, botões em diferentes estádios de desenvolvimento e flores foram processados para exames de superfície e anatômico. O perianto é constituído por sépalas na maioria das espécies, exceto nas flores aclamídeas estaminada e pistilada de *Brosimum gaudichaudii* e estaminada de *Castilla elastica*. A flor estaminada de *Brosimum gaudichaudii* exibe uma bractéola (bráctea 3ª ordem) que envolve os órgãos florais. Em todas as espécies as sépalas variam em número de dois a cinco, sendo sua iniciação assincrônica. Não há iniciação de primórdios petalares individualizados ou oriundos de divisão dos primórdios de estames. O cálice apresenta diferentes graus de sinorganização, podendo as sépalas ser unidas apenas pela base ou completamente. Variações anatômicas interespecíficas também foram encontradas nas sépalas. As sépalas dos dois tipos de morfos florais (pistilado e estaminado) diferem quanto ao número de camadas do mesofilo e aos tipos de apêndices da epiderme. A epiderme pode apresentar tricomas tectores e secretores, como em *Clarisia ilicifolia* e *Morus nigra*, ou apenas tricomas tectores, como nas demais espécies. O mesofilo das sépalas varia em número de camadas (5-24), sendo mais espesso nas espécies em que as sépalas são unidas, como em *Castilla elastica* e *Clarisia ilicifolia* (flores pistiladas). Em *Maclura tinctoria*, *Morus nigra* (flores estaminada e pistilada) e *Clarisia ilicifolia* (flor estaminada), o número de camadas do mesofilo é menor e a união entre as sépalas é restrita à base. Laticíferos, idioblastos fenólicos e cristalíferos ocorrem no mesofilo das sépalas em todas as espécies, provavelmente atuando na proteção da flor contra herbívoros e radiação UV. As estruturas secretoras presentes nas sépalas parecem mais relacionadas à proteção que à polinização. Estames iniciam-se concomitante ao pistilódio em *Brosimum gaudichaudii*, após a iniciação do pistilódio em *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*. Em *Clarisia ilicifolia* não há pistilódio e os estames iniciam-se após as sépalas. Os estames apresentam variação na estrutura dos filetes e do conectivo. Os filetes

são inflexos em *Maclura tinctoria* e *Morus nigra* e retos nas demais espécies, embora sejam anatomicamente semelhantes. O conectivo é amplo (exceções de *Morus nigra* e *Clarisia ilicifolia*) com várias camadas de células parenquimáticas, idioblastos fenólicos e laticíferos em todas as espécies. As flores inconspícuas e diminutas das espécies estudadas de Moraceae resultam de ausência de órgãos do desde o início do desenvolvimento e aborto, mecanismo esse que atua na diminuição do número de verticilos e também no número de órgãos em cada verticilo.

Palavras-chave: anatomia, bráctea, estame, estrutura secretora, morfologia, sépala, varredura.

Introdução

As rosídeas incluem cerca de 70.000 espécies, representando 25% de todas as espécies de angiospermas e 40% das eudicotiledôneas (Schönenberger & von Balthazar 2006; Wang et al. 2009). Esta riqueza é refletida na grande variedade de organização e arquitetura floral (Schönenberger & von Balthazar 2006). Assim, não existe um diagrama floral generalizado para esse grande grupo (Ronse De Craene 2010), pois seus membros são morfologicamente diversos, aparentemente sem sinapomorfias (Zhu et al 2007).

Flores muito diferentes da *Rosa*, gênero que dá o nome ao grande clado das rosídeas, são encontradas no clado urticoide, inserido na ordem Rosales. Neste clado, formado por Ulmaceae, Cannabaceae, Urticaceae e Moraceae (Zavada & Kim 1996; Sytsma et al. 2002; Zhang et al. 2011; Yang et al. 2013), as flores são monoclamídeas ou aclamídeas (Kubitzki 1993; Friis 1993; Rohwer 1993; Todzia 1993; Ronse De Craene 2007; Ribeiro 2007; Ronse De Craene 2010; Ronse De Craene & Brockington 2013), não possuem hipanto (com exceção de Ulmaceae), e são extremamente reduzidas em tamanho e em número de órgãos por verticilo (ver Eyde 1975; Fahn 1990; Endress 1994; Lersten 2004; Ronse De Craene 2010). Embora estudos genéticos mostrando a identidade dos órgãos do perianto não sejam encontrados na literatura, os autores acreditam que o clado é apetalóide (Rao 1974; Tomlinson 1980; Endress & Matthews 2006). Em famílias próximas, como Dirachmaceae, Rhamnaceae e Rosaceae, a flor exibe corola, mas a identidade das pétalas é duvidosa, pois elas compartilham seus primórdios de origem com os estames (Beille 1901; Bennek 1958; Sattler 1973; Ronse De Craene 2003, 2007).

As famílias do clado urticoide são pouco numerosas em espécies, sendo Urticaceae a mais rica (cerca de 2.000 – Wu et al. 2013), seguida por Moraceae (1.100 – Berg 2005), Cannabaceae (109 -Yang et al. 2013) e Ulmaceae (63 - The Plant List). São amplamente distribuídas ocorrendo em regiões tropicais e temperadas (Zavada & Kim 1996; Zerega et al. 2005; Clement & Weiblen 2009; Judd et al. 2009; Yang et al. 2013).

Moraceae, a família da amora ou do figo, destaca-se por sua importância econômica, com gêneros muito conhecidos como *Artocarpus* (jaqueiras), *Brosimum* (mamas-cadela), *Ficus* (figueiras) e *Morus* (amoreiras). Representantes de *Maclura* (amoreira branca), *Brosimum* e *Clarisia* fornecem madeira e as folhas de algumas espécies de *Morus* são utilizadas como alimento para o bicho-da-seda. Os gêneros *Ficus*, *Maclura* e

Dorstenia (carapiã) compreendem espécies ornamentais (Judd et al. 2009), *Brosimum gaudichaudii* se destaca por suas propriedades medicinais (Vieira & Silva 2002).

As flores de Moraceae são pequenas, inconspícuas, díclinas (Clement & Weiblen 2009), monoclamídeas (Bechtel 1921), às vezes aclamídeas (Berg 1972), androceu iso ou oligostêmone, estames com filetes retos ou curvos, anteras basifixas (Rohwer 1993), bitecas (ex: *Ficus* spp.) ou monotecas (Simpson 2010), gineceu pseudomonômero, uniovulado (Payer 1857; Eckardt 1937; Galil et al. 1970; Granville 1971; Jacomassi et al. 2010), com estiletos longos e superfície estigmática bastante exposta (Leite & Teixeira 2016 – parte 3).

Acredita-se que a presença de estames flexionados e encaixados nas sépalas compõe um mecanismo de liberação explosiva dos grãos de pólen que são, então, dispersos pelo vento (Corner 1962; Berg 1977; Berg 1989; Rohwer 1993; Berg 2001; Datwyler & Weiblen 2004). Já estames retos no botão floral sugerem polinização por insetos (Berg 1989; Datwyler & Weiblein 2004), descrita para *Antiaropsis* (Zerega et al. 2004), *Artocarpus* (Sakai et al 2000), *Castilla* (Sakai 2001), *Dorstenia* (Araújo 2008), *Ficus* (Cook & Rasplus 2003; Kjellberg et al. 2005; Cruaud et al. 2012) e *Mesogyne* (Olotu et al 2011).

Do ponto de vista taxonômico, Moraceae tem sido bastante estudada (Berg 1990, 2001; Datwyler & Weiblen 2004; Ribeiro 2007; Clement & Weiblen 2009), porém, sua morfologia floral tão interessante tem sido pouco explorada na literatura, com registros em *Artocarpus* (desenvolvimento da flor e da inflorescência: Golenkin 1894; Sharma 1962; Moncur 1985; anatomia do fruto: Sharma 1964), *Brosimum* (morfologia e anatomia da inflorescência, fruto e semente: Jacomassi et al. 2010), *Broussonetia* (desenvolvimento da inflorescência: Baillon 1861) *Dorstenia* (desenvolvimento do ovário e óvulo: Granville 1971; morfologia e anatomia do cenanto e da flor: Araújo 2008; desenvolvimento da inflorescência: Golenkin 1894), *Ficus* (desenvolvimento floral: Johri & Konar 1956; Beck & Lord 1988; Verkerke 1988; Basso-Alves et al. 2014; anatomia do sicônio: Galil et al. 1970; Verkerke 1986, 1987; desenvolvimento da inflorescência: Golenkin 1894), *Maclura* (anatomia floral: Bechtel 1921; desenvolvimento floral: Maier et al. 1997), *Morus* (anatomia floral: Bechtel 1921; desenvolvimento floral: Maier et al. 1997; desenvolvimento da inflorescência: Baillon 1861) e *Sorocea* (morfo-anatomia do fruto: Souza & Rosa 2005). Os estudos sobre as etapas que dão origem a essa estrutura floral tão reduzida são quase completamente desconhecidos, destacando-se o trabalho de Bechtel (1921).

Assim, esta proposta tem por objetivo comparar a morfologia e as vias de desenvolvimento do envoltório floral (bráctea + perianto) e do androceu em cinco espécies de linhagens independentes de Moraceae (*Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*) a fim de propor respostas às seguintes questões: (1) A condição flor monoclamídea (*Castilla elastica* - flor pistilada, *Clarisia ilicifolia*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*) ou aclamídea (*Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica* - flor estaminada) decorre de aborto ou ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento? (2) A ontogenia do envoltório floral (bráctea + perianto) é similar nas flores estaminadas e pistiladas? (3) Comparações entre brácteas e órgãos do perianto quanto à diferença no tempo de iniciação entre um tipo de órgão e outro (plastocrono) e à morfologia permitem inferir funções de proteção para o conjunto de órgãos que forma o envoltório floral? (4) Órgãos do perianto e estames originam de primórdios comuns? (5) Qual a extensão da variação morfológica dos estames? Essa variação se reflete na origem e nas vias de desenvolvimento? (6) Quais características podem ser relacionadas aos tipos de polinização registrados para as espécies?

Materiais e Métodos

Cinco espécies de Moraceae pertencentes a cinco gêneros diferentes foram amostradas (tabela 1). O material botânico utilizado inclui botões florais em vários estádios de desenvolvimento e flores pistiladas e estaminadas coletados de pelo menos dois indivíduos. As plantas foram georreferenciadas e o material testemunha depositado nos herbários MBML, RB e SPFR (tabela 1).

Tabela 1. Informações sobre as espécies estudadas de Moraceae.

Espécie	Tribo	Sistema sexual	Tipo de polinização	Local de coleta	Número do coletor
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Dorstenieae	monoica	anemófila ou entomófila ?	Sacramento–MG (Sítio Tapera)	V.G.Leite 01 & V.G.Leite (SPFR)
<i>Castilla elastica</i> Sessé	Castilleae	monoica	entomófila	Campinas-SP (Instituto Agrônomo de Campinas); Rio de Janeiro –RJ (Jardim Botânico do Rio de Janeiro)	V.G.Leite 04 (SPFR) J.C.Gomes (RB 291386)
<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	Artocarpeae	dioica	anemófila (?)	Aracruz-ES (Serra do Cavalo, Picuã)	A.P.Fontana 7845 (MBLM)
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud	Maclureae	dioica	anemófila	Ribeirão Preto-SP (Campus da USP)	V.G.Leite 07 & E.S. Campos (SPFR); V.G.Leite 06 & E.S.Campos (SPFR)
<i>Morus nigra</i> L.	Moreae	dioica	anemófila	Ribeirão Preto-SP (Campus da USP)	V.G.Leite 03 & E.S.Campos (SPFR); V.G.Leite 05 & E.S.Campos (SPFR)

Os materiais foram fixados em FNT (formalina neutra tamponada) (Lillie 1948 apud Clark 1981) ou em solução de Karnovsky (Karnovsky 1965, modificado), dissecados com o auxílio de lupa estereoscópica Leica MZ 75, e processados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz - ML).

Para o exame de superfície (MEV), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica (Tucker 1993), submetidos ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita adesiva de Carbono e, então, cobertos com Ouro em um metalizador Bal Tec SCD 050. As observações e ilustrações foram efetuadas nos microscópios eletrônico de Varredura Jeol JSM 6610LV e Zeiss EVO-50.

Para o exame anatômico (ML), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (1 a 5 µm de espessura). As seções seriadas foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato (pH = 4,4) (O'Brien et al. 1964), montadas em resina sintética e observadas em microscópio de luz. As

fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM 4500 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 320 e as escalas nas mesmas condições ópticas.

Resultados

O envoltório floral nas espécies estudadas pode ser constituído de bractéolas (=brácteas de 3ª ordem) e/ou de órgãos do perianto (fig. 1A-B, 1G-T), ou totalmente ausente (figs. 1C-D, 1E-F). Nas espécies com flores monoclamídeas o perianto varia em número de peças (1-5), e os órgãos podem ser livres ou unidos (figs. 1A-B, 1G-T), cobertos por tricomas tectores ou glandulares. Os estames estão presentes em flores estaminadas, sendo raramente encontrados como estaminódios nas flores pistiladas. Variam em número de 1 a 5, estão dispostos em um único verticilo, são antessépalos nas flores monoclamídeas, exibem filetes curtos ou longos e conectivos estreitos ou expandidos (figs. 1A-B, 1E-F, 1I-J, 1M-N, 1Q-R). As anteras são introrsas e tetraesporangiadas em flores em antese.

Aspectos da morfologia do envoltório floral e do androceu em desenvolvimento são apresentados por espécie a seguir (figs. 1-10, tabela 2). O perianto já será descrito como sepal.

Figura 1. Desenhos, diagramas e fórmulas florais de espécies de Moraceae. **A-D.** *Brosimum gaudichaudii*. A e B. Flor estaminada. C e D. Flor pistilada. **E-H.** *Castilla elastica*. E e F. Flor estaminada. G e H. Flor pistilada. **I-L.** *Clarisia ilicifolia*. I e J. Flor estaminada. K e L. Flor pistilada. **M-P.** *Maclura tinctoria*. M e N. Flor estaminada. O e P. Flor pistilada. **Q-T.** *Morus nigra*. Q e R. Flor estaminada. S e T. Flor pistilada. Símbolos: A = estame, A⁰ = estaminódio, G = pistilo, G⁰ = pistilódio e K = sépala. Desenhos A, C, E, G, I, K, M, O, Q e S: Bruno Garcia Simões Favaretto. Escalas: A = 200µm, C = 250 µm, E = 0,5mm, G = 1 mm, I = 100µm, K = 500µm, M = 500 µm, O = 200 µm, Q = 250 µm e P = 0,5mm.

Brosimum gaudichaudii (monoica, inflorescência bissexuada)

Organografia – Tanto as flores estaminadas quanto pistiladas são aclamídeas, sendo as estaminadas protegidas apenas por uma bractéola (=bráctea de 3ª ordem) (figs. 1A-D). Apenas um estame está presente na flor estaminada. Não há estames na flor pistilada. O estame possui filete curto (0,3 – 0,8 mm de comprimento), conectivo amplo e anteras (0,4 mm de comprimento e 0,3 – 0,4 mm de largura) bitecas com deiscência longitudinal.

Ontogenia - O meristema da flor estaminada inicia um primórdio de bractéola (=bráctea de 3ª ordem) (figs. 2A-B). Posteriormente, surge um primórdio de estame concomitante ao primórdio de carpelo (fig. 2C). Não há iniciação de sépalas, pétalas e subdivisão do primórdio de estame. O primórdio de bractéola (=bráctea de 3ª ordem) alonga-se (figs. 2C-D) e envolve o primórdio de estame e o primórdio do carpelo (fig. 2D). O carpelo não se alonga ou diferencia, tornando-se rudimentar (figs. 2E-H). A diferenciação da antera é marcada pela hipertrofia do conectivo, devido ao aumento no número de células (figs. 2F-I). Posteriormente, o filete se alonga e permanece reto (figs. 2H-I). A antera é tetraesporangiada (fig. 2I). O conectivo é amplo composto de células parenquimáticas numerosas, idioblastos fenólicos, laticíferos no parênquima e um feixe vascular (fig. 2I). A parede da antera é formada por uma epiderme unisseriada e pelo endotécio unisseriado, com células volumosas (fig. 2J). A base do filete permanece unida à base do carpelo rudimentar (fig. 2K). Ao final do desenvolvimento a bractéola (=bráctea de 3ª ordem) continua envolvendo o estame e carpelo rudimentar (figs. 2L-M), sendo apenas as porções superior e ventral da antera expostas (figs. 2L-M). Na superfície abaxial da bractéola surgem tricomas glandulares e tectores (fig. 2L). A bráctea exibe epiderme unisseriada e cuticularizada. O mesofilo é homogêneo, constituído de cerca de oito camadas de células, poucos espaços intercelulares e idioblastos fenólicos e laticíferos.

A flor pistilada é única e central e está imersa no eixo da inflorescência globosa. Não inicia bractéolas, pétalas, sépalas ou estames, apenas um primórdio carpelar (fig. 1C).

Figura 2. Estádios do desenvolvimento da flor estaminada de *Brosimum gaudichaudii* (A-H, K-L = MEV, I-J = ML). **A-B.** Meristema da flor estaminada no momento da iniciação de um primórdio de bractéola. **C.** Iniciação de um único primórdio de estame e um primórdio de carpelo. Note o alongamento da bractéola. **D.** Vista do meristema da flor com seus órgãos iniciados (bractéola, estame e carpelo). Note que a bractéola protege o primórdio de estame. **E.** Alongamento do estame. Note que o carpelo não prossegue em seu alongamento, tornando-se vestigial. **F.** Alongamento do estame. Note a antera em diferenciação (seta). **G.** Vista do estame mostrando a hipertrofia do conectivo, o filete ainda curto e o carpelo rudimentar. Note a hipertrofia do conectivo da antera. **H.** Vista do estame mostrando a hipertrofia do conectivo e o alongamento do filete. Note que a carpelo não se alonga como o filete. **I.** Estame com conectivo hipertrofiado devido ao aumento de número células (asterisco) (seção longitudinal). **J.** Detalhe da antera expondo os grãos de pólen. Observe a epiderme (seta)

colapsada e o endotécio com espessamentos parietais (seta-direita) (seção transversal). **K.** Estame em antese. Observe o carpelo vestigial aderido ao filete e a antera com deiscência longitudinal (seta). Bractéola removida. **L.** Vista da flor. Note que a bractéola expande lateralmente para rodear as tecas, deixando exposto apenas o conectivo. Observe os tricomas tectores (cabeça de seta) e glandulares (seta) na superfície abaxial da bractéola. **M.** Vista da flor mostrando a bractéola rodeando o estame. Note que a bractéola permanece na flor em antese. Símbolos: bl = bractéola, c = primórdio de carpelo, e = primórdio de estame, en = endotécio, f = filete, mf = meristema floral. Escalas: A = 20 µm, B = 50 µm, C = 20 µm, D = 50 µm, E = 20 µm, F = 50 µm, G = 100 µm, H = 200µm, I = 500µm, J = 500 µm. K = 200µm e L-M = 50 µm.

Castilla elastica (androdioica, inflorescência unissexuada)

Organografia – As flores estaminadas são aclamídeas com três estames (figs. 1E-F) envoltos por uma bráctea trilobada. Os estames possuem filetes retos de diferentes comprimentos (1,41 – 3,25 mm de comprimento), conectivo amplo e anteras (0,75 – 1,35 mm de comprimento) bitecas com deiscência longitudinal. As flores pistiladas são monoclamídeas, apresentam cinco sépalas unidas, um carpelo (figs. 1G-H) e podem ou não apresentar estaminódio. O estilete mede aproximadamente 1,5 mm de comprimento e o estigma 3,6 – 4,54 mm de comprimento.

Ontogenia - O meristema da flor estaminada inicia três primórdios de estames assincronicamente, que são envoltos por uma bráctea trilobada (figs. 3A-D). Não há iniciação de bractéola (= bráctea de 3ª ordem), sépalas, pétalas ou subdivisão dos primórdios de estames. A bráctea trilobada alonga-se e recobre parcialmente os primórdios de estames (figs. 3D-E, 3G-H). Posteriormente o filete se alonga e permanece reto (figs. 3F, 3H-I). A antera possui duas tecas, é tetraesporangiada e apresenta deiscência longitudinal (figs. 3I-J). O conectivo é amplo e constituído por epiderme unisseriada, células parenquimáticas, idioblastos fenólicos, laticíferos no parênquima e um feixe vascular (fig. 3J). A parede da antera é formada por uma epiderme unisseriada e pelo endotécio unisseriado e volumoso (fig. 3K). Nos estádios intermediários e finais do desenvolvimento é possível visualizar estames com conectivo amplo ou estreito (figs. 3E, 3I), assim como filetes de diferentes comprimentos (figs. 3H, 3L).

Figura 3. Estádios do desenvolvimento do androceu da flor estaminada de *Castilla elastica* (A-D, F-I, L = MEV, E, J-K = ML). **A.** Iniciação dos meristemas florais. Note a bráctea interestaminal. **B.** Iniciação de um primórdio de estame. **C.** Alongamento da bráctea interestaminal trilobada recobrindo dois primórdios de estames. **D.** Vista paronâmica da flor. Note a disposição de três primórdios de estames em estádios diferentes. **E.** Seções transversais da flor. Note os três estames envolvidos pela bráctea interestaminal trilobada. **F-G.** Alongamento e desenvolvimento do estame. O filete se alonga e a antera se diferencia. **H.** Vista lateral da flor. Note a diferença de tamanho entre os estames. **I.** Estame em antese. Observe o filete longo e o conectivo amplo. **J.** Estame com antera tetraesporangiada e conectivo amplo (seção longitudinal). **K.** Detalhe da antera expondo seus grãos de pólen. Note na seta a epiderme colapsada e o endotécio com células grandes (seção longitudinal). **L.** Vista

panorâmica da inflorescência com várias flores estaminadas. Observe a diferença de comprimento dos filetes de uma mesma flor. Símbolos: a = antera, b = primórdio de bráctea interestaminal, co = conectivo, e = estame, en = endotécio, f = filete, fm = primórdio floral. Escalas: A-B = 20 µm, C = 20 µm, D = 50 µm, E = 200 µm, F = 100 µm, G = 50 µm, H-I = 500 µm, J = 200 µm e K- L = 500 µm.

O meristema da flor pistilada inicia cinco primórdios de sépalas em ordem helicoidal (figs. 4A-C). Um ou dois primórdios de estames iniciam-se posteriormente à iniciação do primórdio carpelar (figs. 4D, 4F). Em alguns poucos casos, o primórdio de estame é iniciado. A presença de estaminódios foi observada em apenas cinco dos 250 meristemas florais analisados. Não há iniciação de bractéola (= bráctea de 3ª ordem), de pétalas ou subdivisão dos primórdios de estames. As sépalas se alongam e recobrem o primórdio carpelar (figs. 4E-H) e primórdios de estames quando presentes. Posteriormente, ocorre união margem a margem das sépalas, formando um verticilo com órgãos completamente unidos (figs. 4G-H). As sépalas exibem epiderme unisseriada (fig. 4I); na superfície abaxial, as células são menores, cuticularizadas e ocorrem tricomas tectores unicelulares (figs. 4J-K) de parede espessa (fig. 4K) e estômatos (fig. 4J). O mesofilo é homogêneo, constituído de várias camadas (cerca de 20) de células, poucos espaços intercelulares (fig. 4I) e idioblastos fenólicos, com drusas (fig. 4K) e laticíferos. Vários feixes vasculares são observados no mesofilo. No estágio final de desenvolvimento, o estame, quando presente (figs. 4L-M), é constituído por antera biteca, com linha de deiscência (fig. 4M) e grãos de pólen (fig. 4N).

Figura 4. Estádios do desenvolvimento da flor pistilada de *Castilla elastica* (A-H, L-N = MEV, I-K = ML). **A.** Iniciação do primórdio floral. **B-C.** Série de imagens mostrando a iniciação helicoidal dos primórdios de sépalas. Note a iniciação do primórdio de carpelo. **D.** Alongamento dos primórdios de sépalas, de carpelo e de estame. **E.** Alongamento dos primórdios de sépalas. Note o início da união margem a margem das sépalas (seta). **F.** Vista lateral do carpelo. Note dois primórdios de estames. **G.** Vista do estigma e sépalas. Note que apenas o estigma fica exposto e as sépalas estão unidas. **H.** Vista longitudinal da flor mostrando a sépala encobrindo parcialmente o carpelo. Note o espessamento das sépalas (pontilhado) **I.** Superfície adaxial da sépala. Note as células epidérmicas pequenas e as células do mesofilo em divisão (seção transversal) **J.** Vista do lado abaxial da

sépala. Note tricomas tectores (seta) e estômato (elipse). **K.** Superfície abaxial da sépala. Note as células epidérmicas em projeções (seta). Observe as células parenquimáticas do mesofilo, as células fenólicas (seta) e células com drusas (elipse). **L.** Vista panorâmica da flor pistilada. Observe dois estaminódios. **M.** Vista ventral do estaminódio em estágio final do desenvolvimento. Note linha de deiscência longitudinal da antera (seta). **N.** Vista da antera. Note os grãos de pólen (elipse) em formação. Símbolos: a = antera, c = carpelo, e = estame, f = filete, s, s1, s2, s3, s4 e s5 = primórdio de sépala. Escalas: A–D = 10 µm, E = 50 µm, F = 100 µm, G–H = 1mm, I = 200 µm, J = 50 µm, K = 100 µm, L = 500 µm, M = 500µm e N = 50µm.

Clarisia ilicifolia (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia – Tanto as flores estaminadas quanto as pistiladas são monoclamídeas. A flor estaminada apresenta um estame envolto por duas sépalas unidas apenas na base (figs. 1I–J). O estame possui filete reto (1,18 mm de comprimento), conectivo estreito e antera biteca com deiscência longitudinal. Não há carpelo na flor estaminada. A flor pistilada apresenta duas sépalas unidas e um carpelo (figs. 1K–L). O estilete possui cerca de 1 mm de comprimento e o estigma 2,05 mm. Não há estame na flor pistilada.

Ontogenia - O meristema da flor estaminada inicia um anel periférico largo (fig. 5A), onde surgem dois primórdios de sépalas em ordem assincrônica (fig. 5B) e, posteriormente, um primórdio de estame central (figs. 5C–D). Não há iniciação de bractéola (=bráctea de 3ª ordem), de pétalas, de carpelo ou subdivisão dos primórdios de estames. O alongamento do primórdio de estame (figs. 5E–I) é concomitante ao das sépalas. Os primórdios de sépalas se expandem, permanecendo unidos apenas na base e recobrem o único primórdio de estame (fig. 5E). O estame se diferencia primeiro a antera e, então, o filete curto alonga-se (figs. 5F–G). O filete torna-se robusto (figs. 5H–J) pelo aumento no volume de células (fig. 5J). A antera é biteca e tetrasporangiada (fig. 5J) e apresenta deiscência longitudinal. O conectivo é estreito e constituído por epiderme unisseriada, células parenquimáticas, idioblastos fenólicos, laticíferos no parênquima e um feixe vascular (fig. 5J). A parede da antera é formada por uma epiderme unisseriada e pelo endotécio (fig. 5K). As sépalas exibem epiderme unisseriada (fig. 5L) e cuticularizada. Na superfície abaxial e na margem ocorrem tricomas tectores e estômatos (figs. 5M–N). O mesofilo é homogêneo, constituído de cerca de 10 camadas de células, poucos espaços intercelulares e idioblastos fenólicos e laticíferos (fig. 5L). Alguns feixes vasculares são observados no mesofilo. Nos estádios finais de desenvolvimento a antera e o filete são expostos (figs. 5M–N).

Figura 5. Estádios do desenvolvimento da flor estaminada de *Clarisia ilicifolia* (A-I, M-N = MEV, J-L = ML). **A.** Vista lateral da base anelar meristemática. **B.** Alongamento assíncrono dos dois primórdios de sépalas. **C-D.** Alongamento dos dois primórdios de sépalas ao redor do primórdio de estame. Note divisão superficial na base em D. **E.** Alongamento das sépalas recobrando o primórdio de estame. Note a união na base das sépalas (seta). **F.** Estame com as tecas em diferenciação (seta) e o filete curto. **G.** Estame com as tecas formadas e o filete

curto. **H.** Estame com as tecas. Note o filete expandido. **I.** Alongamento e expansão do filete. **J.** Estame com filete robusto onde as tecas estão apoiadas, e conectivo reduzido (seção longitudinal) **K.** Detalhe da antera expondo seus grãos de pólen. Note a epiderme já colapsada e o endotécio com células maiores e com paredes espessadas (seção longitudinal). **L.** Seção transversal da sépala. Observe as células parenquimáticas do mesofilo, as células fenólicas (elipse) e as células com drusas (seta). **M.** Alongamento das sépalas recobrimdo o estame. Note as anteras expostas. **N.** Vista panorâmica da flor. Note que as sépalas permanecem recobrimdo parcialmente o filete. Observe a superfície abaxial da sépala, as células epidérmicas em projeções (seta) do tricoma tector e o estômato (elipse). Símbolos: co = conectivo, e = primórdio de estame, en = endotécio, f = filete, s1, s2 = sépala. Escalas: A-B = 20 μm , C = 50 μm , D = 50 μm , E = 200 μm , F = 50 μm , G = 100 μm , H-J = 100 μm , K = 50 μm , L = 100 μm e M-N = 100 μm .

O meristema da flor pistilada inicia dois primórdios de sépalas em ordem assincrônica (figs. 6A-C). Então, alarga-se e inicia um primórdio de carpelo central (figs. 6D-E). Não há iniciação de bractéola (= bráctea de 3ª ordem), de pétalas ou de estames. O alongamento do primórdio de carpelo é concomitante ao das sépalas. Os primórdios de sépalas se alongam assincronicamente (fig. 6F), formando um verticilo com órgãos completamente unidos (fig. 6G) e sobrepostos, recobrimdo parcialmente o carpelo (figs. 6H-J). As sépalas exibem epiderme unisseriada (fig. 6K); na superfície abaxial, as células são menores, cuticularizadas e ocorrem tricomas secretores (figs. 6K-K'), tectores e estômatos (figs. 6K-L); na superfície adaxial as células são pequenas e justapostas. O mesofilo é homogêneo, constituído de várias camadas de células (cerca de 20), poucos espaços intercelulares, idioblastos fenólicos, idioblastos com drusas (fig. 6K) e laticíferos. Vários feixes vasculares são observados no mesofilo.

Figura 6. Estádios do desenvolvimento do perianto da flor pistilada de *Clarisia ilicifolia* (A-H, J, L = MEV, I, K, K' = ML). **A.** Vista frontal do meristema floral antes da iniciação dos órgãos. **B.** Iniciação do primeiro primórdio de sépala. **C.** Dois primórdios de sépalas iniciados assincronicamente. **D.** Iniciação do alargamento da base do cálice (elipse). **E.** Alargamento da base do cálice. **F.** Dois primórdios de sépalas em alongamento desigual. **G.** Cálice unido na base, com as sépalas sobrepostas, protegendo o botão floral. **H.** Vista frontal da flor mostrando o cálice cobrindo parcialmente o carpelo. **I.** Sépalas recobrimdo parcialmente o carpelo (seção longitudinal). **J.** Vista frontal da flor mostrando o cálice totalmente unido. **K.** Sépala com idioblastos fenólicos (elipse) e cristalíferos (drusas - asterisco) no mesofilo. Observe estômatos na face abaxial (seta) (seção transversal). **K'.** Tricoma secretor na face abaxial da sépala. **L.** Superfície abaxial da sépala. Note os estômatos (seta) e tricomas não glandulares. Símbolos: mf = meristema floral, s1, s2 = primórdio de sépala. Escalas: A = 100 µm, B-D = 20 µm, E = 50 µm, F = 20 µm, G = 100 µm, H = 200 µm, I-J = 500 µm, K = 200 µm, K' = 500 µm e L = 50 µm.

Maclura tinctoria (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia – Tanto as flores estaminadas quanto pistiladas são monoclamídeas. A flor estaminada apresenta cinco estames envoltos por cinco sépalas unidas apenas basalmente (figs. 1M-N). O estame possui filete curvo (3,26 mm de comprimento) no botão floral e reto em antese, conectivo amplo e anteras bitecas com deiscência longitudinal (0,99 mm de comprimento). Há pistilódio na flor estaminada. A flor pistilada apresenta quatro a cinco sépalas unidas basalmente e um carpelo (região estigmática: 6,81 mm de comprimento) (figs. 1O-P). Não há estame na flor pistilada.

Ontogenia - O meristema da flor estaminada inicia cinco primórdios de sépalas em ordem helicoidal (figs. 7A-B). Posteriormente, inicia um primórdio de carpelo e cinco primórdios de estames (fig. 7C). Não há iniciação de bractéola, pétalas ou subdivisão dos primórdios de estames. Após a iniciação de todos os órgãos florais, os primórdios de sépalas se alongam, unem-se apenas na base (fig. 7C) e cobrem o botão floral (figs. 7C-F). Os primórdios de estames se alongam concomitantemente aos de sépalas (figs. 7D-E). O carpelo não se alonga, tornando-se rudimentar (fig. 7F). As anteras diferenciam-se em duas tecas (figs. 7E-F). Os filetes encontram-se flexionados no botão floral com as anteras apoiadas no carpelo rudimentar (figs. 7F-G). Ao final do desenvolvimento os estames estão eretos (fig. 7H). A epiderme da superfície ventral do filete possui sulcos paralelos alinhados (fig. 7H), constituídos de células em paliçada (fig. 7I); na superfície dorsal a epiderme é constituída por células menores e por células colenquimáticas subepidérmicas (fig. 7J). A antera é biteca e tetrasporangiada (fig. 7K) e apresenta deiscência longitudinal. O conectivo é amplo e constituído por epiderme unisseriada, células parenquimáticas, idioblastos fenólicos, laticíferos no parênquima e um feixe vascular (fig. 7K). A parede da antera é formada por uma epiderme unisseriada e pelo endotécio (fig. 7K). Em antese as sépalas recobrem a base dos filetes. As sépalas exibem epiderme unisseriada; na superfície abaxial, as células são menores, cuticularizadas e na superfície adaxial as células são maiores (fig. 7L). Tricomas tectores (fig. 7F) e estômâtos ocorrem na face abaxial. O mesofilo é homogêneo, constituído de oito camadas de células, idioblastos fenólicos, idioblastos com drusas (fig. 7L) e laticíferos. Alguns feixes vasculares são observados no mesofilo.

Figura 7. Estádios do desenvolvimento do perianto e do androceu da flor estaminada de *Maclura tinctoria* (A-H = MEV; I-L = ML) **A-B:** Meristema floral com iniciação de sépalas em ordem helicoidal. **C.** Vista lateral da flor. Note as sépalas unidas apenas na base (seta). **D-E.** Alongamento dos estames. Note em E diferenciação da antera (seta). **F.** Vista panorâmica da flor estaminada. Observe as sépalas recobrendo os estames. Note a superfície abaxial das sépalas recobertas por tricomas tectores (seta). **G.** Vista do estame. Note que o filete é curvo e a antera está apoiada próximo ao carpelo rudimentar. **H.** Estame com filete flexionado e antera com duas tecas. Note os sulcos paralelos alinhados na superfície ventral (seta). **I.** Filete flexionado. Note na superfície abaxial da epiderme as células em paliçada (cabeça de seta) (seção longitudinal). **J.** Filete curvo. Note as células colenquimáticas (seta) subepidérmicas na superfície adaxial (seção trasversal) **K.** Estame com duas tecas formadas (seção longitudinal). Note a antera expondo os grãos de pólen. Observe as células do endotécio maiores, e a células da epiderme e da camada média já estão degradadas (seta). **L.** Sépala com células mais papilosas na epiderme na face abaxial. Note no mesofilo os idioblastos fenólicos (seta) e com drusas (elipse). Símbolos: a = antera, c = carpelo, co = conectivo, e = estame, f = filete, s, s1, s2, s3, s4 = sépala. Escalas: A = 50µm, B = 10µm, C = 25µm, D-E = 50µm, F = 500µm, G-H = 200µm, I = 100µm, J = 50µm, K = 200µm e L = 50µm.

O meristema da flor pistilada inicia quatro primórdios de sépalas em ordem helicoidal (figs. 8A-D). Em alguns casos, cinco primórdios de sépalas são iniciados. Posteriormente inicia um primórdio de carpelo central (fig. 8E). Não há iniciação de bractéola (= bráctea de 3ª ordem), de pétalas ou estames. As sépalas se expandem, alongam-se e unem-se apenas na base (figs. 8E-G) recobrando o carpelo (fig. 8F). No final do desenvolvimento as sépalas envolvem parcialmente o carpelo (fig. 8H). Exibem epiderme unisseriada (fig. 8I), cuticularizada; na superfície abaxial ocorrem tricomas tectores na margem (fig. 8G). O mesofilo é homogêneo, constituído de várias camadas (cerca de 20) que diminuem em número em direção ao ápice, poucos espaços intercelulares, idioblastos fenólicos, idioblastos com drusas e laticíferos (fig. 8I). Poucos feixes vasculares são observados no mesofilo.

Figura 8. Estádios do desenvolvimento do perianto da flor pistilada de *Maclura tinctoria*. (A-H = MEV; I = ML). **A.** Meristema floral e a bráctea interfloral associada. **B-D.** Iniciação de quatro primórdios de sépalas em ordem helicoidal. **E.** Alongamento dos quatro primórdios de sépalas, envolvendo o carpelo. **F-G.** Alongamento dos primórdios de sépalas. Note a união na base das sépalas (seta) e tricomas tectores na margem (cabeça de seta) em G. **H.** Vista externa do cálice. Note que as sépalas cobrem parcialmente o carpelo. **I.** Sépala com idioblastos

fenólicos (elipse), com drusas (seta) e laticíferos (cabeça de seta) no mesofilo. Símbolos: c = carpelo, mf = meristema floral, s, s1, s2, s3 = sépala. Escalas: A-E = 20 µm, F = 50 µm, G = 200 µm, H = 500 µm e I = 200 µm.

Morus nigra (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia – Tanto as flores estaminadas quanto as pistiladas são monoclamídeas. A flor estaminada apresenta quatro estames envoltos por quatro sépalas unidas apenas basalmente (figs. 1Q-R). O estame possui filete curvo no botão floral e reto em antese (2,50 mm de comprimento), conectivo estreito e anteras bitecas com deiscência longitudinal (1 mm de comprimento). Há pistilódio na flor estaminada. A flor pistilada apresenta quatro sépalas unidas basalmente e um carpelo (figs. 1S-T). Não há estame na flor pistilada.

Ontogenia - O meristema da flor estaminada inicia quatro primórdios de sépalas assincronicamente (figs. 9A-C) seguidos de um primórdio de carpelo e de quatro primórdios de estames (figs. 9C-E). Não há iniciação de bractéola (=bráctea de 3ª ordem), de pétalas ou subdivisão dos primórdios de estames. Após a iniciação de todos os órgãos florais, os primórdios de estames se alongam concomitantemente aos de sépalas (figs. 9F-H). O carpelo não se alonga, tornando-se rudimentar. As sépalas unem-se apenas basalmente (fig. 9F). Cada sépala acomoda completamente um estame (fig. 9F). O estame diferencia-se em antera com duas tecas e em um filete curto (figs. 9G-I). Posteriormente, o filete se alonga, mas se mantém curvo com a antera apoiada no carpelo rudimentar (figs. 9J-K). Ao final do desenvolvimento os estames estão eretos (fig. 9L). A epiderme na superfície ventral do filete contém sulcos paralelos alinhados (fig. 9L), formados por células em paliçada e parênquima amilífero subepidérmico com grande quantidade de amido próximo à região ventral; na superfície dorsal a epiderme é constituída por células menores e células colenquimáticas subepidérmicas (fig. 9N). A antera é biteca e tetrasporangiada (fig. 9M) e apresenta deiscência longitudinal. O conectivo é estreito e constituído por epiderme unisseriada, células parenquimáticas, idioblastos fenólicos no parênquima e um feixe vascular (fig. 9M). A parede da antera é formada por uma epiderme unisseriada e pelo endotécio (fig. 9N). Em antese as sépalas recobrem a base dos filetes (fig. 9L). As sépalas exibem epiderme unisseriada; na superfície adaxial, as células são menores quando comparadas as células da superfície abaxial (fig. 9O). A epiderme na superfície abaxial exibe tricomas tectores (figs. 9K-L) e estômatos (fig. 9O). O mesofilo é homogêneo, constituído de cinco

camadas de células com parede fina e idioblastos fenólicos (fig. 9O). Alguns feixes vasculares são observados no mesofilo.

Figura 9. Estádios do desenvolvimento do perianto e do androceu da flor estaminada de *Morus nigra* (A-L = MEV, M-O = ML). **A.** Meristema floral arredondado antes da iniciação dos primórdios de órgãos florais. **B.**

Iniciação de quatro primórdios de sépalas em ordem helicoidal. **C.** Meristema floral com primórdios de sépalas e de carpelo formados. **D.** Alongamento dos primórdios de sépalas. **E.** Iniciação dos primórdios de estames. **F.** Alongamento das sépalas. Note que as sépalas recobrem os outros órgãos florais e unem-se apenas na base (seta). **G.** Diferenciação das anteras (seta) concomitante ao alongamento dos primórdios carpelares. **H.** Vista da flor com as anteras rodeando o carpelo. Note que o carpelo permanece rudimentar. **I.** Estame com filete curto e antera diferenciada. **J.** Estame com filete curvo. **K.** Vista da flor mostrando as quatro sépalas envolvendo os estames. Note os filetes longos e curvos. Observe a superfície abaxial das sépalas recobertas por tricomas tectores (seta). **L.** Estame com filete reto e antera com duas tecas. Note na superfície ventral do filete sulcos paralelos alinhados (seta). **M.** Estame com duas tecas formadas (seção longitudinal). Note o conectivo estreito. **N.** Sépala envolvendo o filete e a antera. Note no filete, na superfície adaxial, as células colenquimáticas subepidérmicas (cabeça de seta), o parênquima amilífero (asterisco) e na superfície abaxial as células epidérmicas em paliçada (seção transversal). Note na parede da antera as células da epiderme (seta) já colapsadas pelo endotécio (seção transversal). **O.** Sépala com mesofilo homogêneo formado por células parenquimáticas grandes. Note os estômatos elevados (seta) na superfície abaxial e idioblastos fenólicos (seta) no mesofilo (seção transversal). Símbolos: c = carpelo rudimentar, co = conectivo, e = estame, en = endotécio, f = filete, mf = meristema floral, s, s1, s2, s3, s4 = sépala. Escalas: A-B = 10 µm, C = 20 µm, D = 50 µm, E = 20 µm, F = 100 µm, G = 50 µm, H = 100 µm, I = 100 µm, J = 200 µm, K-M = 500 µm e N-O = 100 µm.

O meristema da flor pistilada inicia quatro primórdios de sépalas assincronicamente (fig. 10A) seguidos de um primórdio de carpelo (fig. 10B). Não há iniciação de bractéola (=bráctea de 3ª ordem), pétalas ou estames. As sépalas se alongam, unem-se basalmente (fig. 10C) e cobrem parcialmente o carpelo (figs. 10D-E). Tricomas tectores ocorrem nas margens e na região basal da superfície adaxial (fig. 10F). A epiderme das sépalas é unisseriada e cuticularizada (fig. 10H), com estômatos e tricomas glandulares na superfície abaxial (figs. 10G-G'). O mesofilo é homogêneo, constituído de cerca de quatro camadas de células com poucos espaços intercelulares e idioblastos fenólicos (fig. 10H). Alguns feixes vasculares são observados no mesofilo.

Figura 10. Estádios do desenvolvimento do perianto da flor pistilada de *Morus nigra* (A-G' = MEV, H = ML). **A.** Meristema floral com primórdios de sépalas e de carpelo formados. **B.** Alongamento dos primórdios de sépalas. **C.** Vista lateral do botão floral. Note a união das sépalas apenas na base (seta). **D.** Flor pistilada mostrando o carpelo envolto por quatro sépalas. **E.** Vista panorâmica da flor. Note que em antese o cálice permanece recobrendo parcialmente o carpelo. **F.** Superfície adaxial da sépala. Note os tricomas tectores (seta) na margem e base das sépalas e a união das sépalas apenas na base (cabeça de seta). **G.** Superfície abaxial da sépala. Note os estômatos (elipse) e tricoma glandular (seta). **G'.** Tricoma glandular na superfície abaxial da sépala. **H.** Sépala com mesofilo homogêneo formado por células parenquimáticas grandes. Note idioblastos fenólicos no mesofilo (elipse) (seção transversal). Símbolos: c = carpelo, s = primórdio de sépala. Escalas: A-B = 50µm, D = 100 µm, E-F = 200 µm, G= 100 µm, G'= 20 µm e H = 200 µm.

Tabela 2. Aspectos morfológicos, dos órgãos florais das espécies estudadas de Moraceae. Símbolos: ab = superfície abaxial, es = estômato, ts = tricoma secretor, tt = tricoma tector, ? = ausência de dados anatômicos, células vazias = não se aplica.

Espécie	Morfo floral	Número de bractéolas	Número de sépalas	Ordem de iniciação das sépalas	União das sépalas	Apêndices epidérmicos (sépala/ bractéola)	Nº de camadas do mesofilo (sépala/ bractéola)	Ocorrência de idioblastos (sépala/ bractéola)	Ocorrência de laticíferos (sépala/ bractéola)	Número de estames	Forma do filete no botão floral	Tamanho do conectivo
<i>Brosimum gaudichaudii</i>	estaminada	1	0			tt, es (ab)	8	fenólicos	+	1	reto	muito amplo
	pistilada	0	0									
<i>Castilla elastica</i>	estaminada	0	0							3	reto / encurvado	amplo
	pistilada	0	5	helicoidal	completa	tt, es (ab)	20	fenólicos e cristalíferos (drusas)	+	0-2	reto	?
<i>Clarisia ilicifolia</i>	estaminada	0	2	assincrônica	base	tt, es (ab)	10	fenólicos e cristalíferos (drusas)	+	1	reto	estreito
	pistilada	0	2	assincrônica	completa	ts, tt, es (ab)	24	fenólicos e cristalíferos (drusas)	+			
<i>Maclura tinctoria</i>	estaminada	0	5	helicoidal	base	tt, es (ab)	8	fenólicos e cristalíferos (drusas)	+	5	curvo	amplo
	pistilada	0	4-5	helicoidal	base	tt, es (ab)	18	fenólicos e cristalíferos (drusas)	+			
<i>Morus nigra</i>	estaminada	0	4	assincrônica	base	tt, es (ab)	5	fenólicos	-	4	curvo	estreito
	pistilada	0	4	assincrônica	base	tt (margem), ts, es (ab)	9	fenólicos	-			

Discussão

Processos ontogênicos que levam à redução floral

Ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento e aborto são os dois processos que acarretam redução estrutural ou funcional na flor (Mitchell & Diggle 2005) e parecem atuar na estruturação do plano floral em Moraceae.

A ausência de perianto (flor aclamídea), de pelo menos um dos verticilos do perianto (flor monocládea), ou de órgãos do perianto (flor dímera ou tetrâmera), por exemplo, resulta de ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento. Parece que esta condição é compartilhada pelas espécies estudadas de Moraceae. Casos de aborto de órgãos são completamente desconhecidos no perianto. A ausência de órgãos florais e de verticilos inteiros nas espécies de Moraceae analisadas até o momento parece ter surgido várias vezes, independente do sistema sexual (ver tabela 3).

Flores aclamídeas são encontradas em *Brosimum gaudichaudii* (presente estudo; Jacomasi et al 2010), *B. alicastrum*, *B. guianense*, *Helianthostylis sprucei* e *Trymatococcus amazonicus* (Ribeiro 2007), provavelmente por estas flores se encontrarem totalmente imersas e protegidas no receptáculo.

Já a diclinia resulta tanto de ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento quanto de aborto (Mitchell & Diggle 2005; Basso-Alves et al. 2014; presente trabalho). Em flores estaminadas de espécies monoicas é comum a ausência de pistilo desde o início do desenvolvimento, enquanto em espécies ginodioicas/dioicas o aborto do pistilo ocorre com maior frequência (ver tabela 3). Exceções ocorrem em *Ficus sycomorus*, espécie monoica com pistilo abortado, em *Maclura pomifera*, espécie dioica com pistilo ausente desde o início do desenvolvimento, e *Maclura tinctoria*, espécie dioica com pistilo abortado, demonstrando que variações podem ocorrer independentes do sistema sexual da espécie (Baillon 1861; Bechtel 1921; Condit 1932; Johri & Konar 1956; Galil et al. 1970; Granville 1971; Moncur 1985; Verkerke 1987,1988; Beck & Lord 1988; Maier et al. 1997; Basso-Alves et al. 2014; presente estudo). O aborto de estames, em geral, leva à formação de uma estrutura rudimentar, aparentemente não funcional na flor, como em *Castilla elastica*. Os estames rudimentares são extremamente instáveis em número (0-2) e forma, pois as restrições funcionais aplicadas são perdidas (Endress 2006). Ainda em *C. elastica* é interessante notar que ambos os processos, aborto ou ausência de estames, pode ocorrer em uma mesma flor.

A presença de tricomas tectores concentrados em certas áreas das flores, como na porção basal das sépalas de *Morus nigra* (flor pistilada), na porção adaxial das sépalas de *Castilla elastica*, deve ser ressaltada como um indicador da existência de espaços irregulares no botão floral, aqui decorrentes da ausência de órgãos (pétalas + estames) desde o início do desenvolvimento. Tais tricomas também estão presentes no carpelo rudimentar das flores estaminadas de *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*, atuando como material de preenchimento, na proteção contra herbivoria e fatores físicos (Endress 2006). De um modo geral, é comum a ocorrência de tricomas entre órgãos florais e flores nas espécies de Moraceae (Berg 1990).

Ontogenia esclarece condição aperiantada da flor estaminada de *Castilla elastica*

A flor estaminada de *Castilla elastica* é aclamídia, ou seja, os estames estão rodeados apenas por uma bráctea trilobada (Berg 1972; presente estudo). Permanecia duvidoso se tal bráctea interestaminal seria considerada verdadeira ou parte do perianto, devido a sua posição. Brácteas não são consideradas órgãos florais, mas contém uma flor em sua base, e geralmente estão envolvidas na proteção do botão floral (Endress 1994).

As brácteas atuam na proteção dos órgãos já que o perianto está totalmente ausente nessas flores estaminadas, além disso, o receptáculo da inflorescência é bivalvar mantendo os estames protegidos até a antese. O espaço interno da inflorescência é preenchido pelas brácteas de formatos irregulares com grande quantidade de tricomas tectores de modo que os estames não sigam um padrão em disposição dentro da inflorescência. Essa grande quantidade de tricomas tectores na epiderme, provavelmente atua como material de preenchimento entre as flores (Endress 2006), de modo que não fiquem lacunas entre as flores.

Berg (2001) sugere que a redução do perianto nas flores estaminadas de espécies de *Castilla* e também de *Pseudolmedia* é relacionada a um processo de perda da posição fixa das partes florais, resultando em estames dispersos no receptáculo entre brácteas. Este arranjo atípico deve ser contrabalanceado pela bráctea trilobada que envolve três estames desiguais em *C. elastica*. Este arranjo atípico é encontrado também em inflorescências estaminadas de *Clarisia* e *Botocarpus* (Berg 2001).

Interessante, que as inflorescências de *Castilla elastica*, sejam elas estaminadas ou pistiladas, constituem um pseudanto, ou seja, uma inflorescência com diversas flores pequenas e reduzidas que se

assemelha a uma flor (Eames 1961; Weberling 1989; Endress 1994; Ronse De Craene 2010). Um pseudanto pode ser uma estrutura transitória (Rudall & Bateman 2003) em que as flores individuais mantêm a identidade, ou a identidade da flor pode ser perdida (Sokoloff et al. 2006). Na inflorescência pistilada (discoide) de *C. elastica* a identidade das flores é mantida, ou seja, cada flor exibe seu perianto; já na inflorescência estaminada (bivalvar) a identidade das flores não é mantida pelo perianto, mas sim por uma bráctea trilobada iniciada no mesmo meristema que produziu os três estames. Em antese estas duas inflorescências adquirem o aspecto de uma flor rodeada por brácteas involucrais, assim como relatado para espécies das tribos Dorstenieae e Moreae (Berg 1977). Em *C. elastica* o pseudanto passa a ser uma unidade funcional (Sakai 2001; Zerega et al 2005).

Constituição e organização do perianto

O perianto das espécies estudadas de Moraceae parece constituído de sépalas, como proposto para o ancestral da família (Ronse De Craene 2003) e descrito para *Morus alba* (Bechtel 1921), já que exibe as seguintes evidências morfológicas: iniciação assincrônica dos primórdios, alongamento rápido, base ampla (ver Endress 1994; Soltis et al 2005), coloração esverdeada, pequena atratividade, estômatos, mesofilo homogêneo e posição antessépala dos estames na flor estaminada. Muitas destas características estão relacionadas à proteção de órgãos arranjados em verticilos mais internos (Endress 1994), como verificado aqui em estádios intermediários e finais de desenvolvimento floral. Outra característica relacionada à natureza sepalar é a persistência e o aumento de tamanho após a polinização (Ronse De Craene 2010), observada principalmente na flor da inflorescência pistilada de *Castilla elastica* e *Clarisia ilicifolia*.

Estudos de vascularização, muito utilizados para checar a identidade de órgãos florais (Endress 1994; Ronse De Craene 2010), têm se mostrado inconclusivos para o perianto de Moraceae. Se considerarmos que o número de feixes vasculares esperado para sépala é três (Puri 1951), algumas espécies de Moraceae exibem várias inconsistências. *Morus alba*, por exemplo, exibe flores pistiladas com sépalas vascularizadas por três feixes e flores estaminadas com um feixe; *Maclura pomifera* também apresenta número de feixes vasculares inconstante (Bechtel 1921). Os órgãos petalares, portanto, sequer iniciam seu desenvolvimento na flor das espécies estudadas de Moraceae. Nossos dados apoiam autores que sugerem uma tendência para a apetalia na maioria das famílias de Rosales (Barbeyaceae: Friis 1993; Cannabaceae: Kubitzki 1993; Elaeagnaceae: Rao

1974; Bartish & Swenson 2004; Moraceae: Rohwer 1993; Ronse De Craene 2010; Ulmaceae: Bechtel 1921; Todzia 1993; Urticaceae: Friis 1993). É preciso considerar, no entanto, que existem variações, como em Rosaceae, em que as pétalas podem estar ausentes ou presentes (Endress & Matthews 2006). Já em Rhamnaceae as pétalas são atípicas, apresentando se pequenas e estreitas (Bennek 1958). Em *Dirachma* (Dirachmaceae) as pétalas são modificadas, contendo um nectário na base na porção ventral (Link 1991; Ronse De Craene & Miller 2004).

Especializações/elaborações do perianto

A união completa ou incompleta entre sépalas foi uma das especializações observada nos estádios intermediários e finais do desenvolvimento da flor de *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*. A sinorganização, seja por conação ou adnação, forma um aparato floral funcional que, muitas vezes, está associado diretamente aos mecanismos de polinização (Endress 1994). Considerando que a polinização em Moraceae está mais relacionada à estrutura da inflorescência que da flor, sugere-se que a sinorganização tenha um papel na proteção dos órgãos florais envolvidos na reprodução, de forma que apenas os estigmas permaneçam expostos.

Outros indícios estruturais de que as sépalas das espécies estudadas de Moraceae estariam relacionadas principalmente à proteção são a presença de laticíferos, idioblastos fenólicos e cristalíferos (ver tabela 2), comumente encontrados no receptáculo da inflorescência de espécies de *Ficus* (Souza et al. 2015). Tais estruturas certamente compõem um sistema de defesa bioquímica/mecânica para proteger as flores destas espécies.

Tricomas secretores também têm sido registrados em Moraceae e sua função pode tanto estar associada à proteção quanto à atração. Foram encontrados nas sépalas (superfície abaxial) de *Clarisia ilicifolia* e *Morus nigra* (flor pistilada, presente estudo) e de *Sorocea briquetii*, *S. guilleminiana* e *S. ruminata* (flor pistilada) (Berg 2001), e nas sépalas e hipanto (flor e fruto) de *Sorocea bonplandii* (Souza & Rosa 2005), nas brácteas e pedúnculo da inflorescência de *Brosimum gaudichaudii* (Jacomassi et al. 2010), no receptáculo de cenantos de *Dorstenia arifolia* e *D. bonijesu* (Araújo 2008), entre as brácteas ostiolares e entre as sépalas e o ovário de flores de *Ficus enormis* (Machado et al. 2013), *F. citrifolia* e *F. microcarpa* (Souza et al. 2015) e dispersos por toda a

parede externa do receptáculo da inflorescência de *F. obtusiuscula* , *F. microcarpa* , *F. lyrata* , *F. citrifolia* , *F. variegata*, *F. auriculata*, *F. tikoua* e *F. montana* (Souza et al. 2015).

Em *Sorocea briquetii*, *S. guilleminiana* e *S. ruminata*, os tricomas secretores exsudam substâncias nutritivas para fungos, os quais podem ser encontrados como manchas brancas na porção alargada do perianto (Berg 2001). Tricomas secretando substâncias de natureza diversa (polissacarídeos, pectinas, proteínas, alcaloides e óleos) foram encontrados nas sépalas e no pedicelo floral de *Sorocea blonplandii* e *Dorstenia caypia* (Schnetzler et al *in press*). Em *Pourouma cecropiifolia* (Urticaceae - grupo próximo de Moraceae) tricomas presentes nas inflorescências secretam substâncias que atraem abelhas, consideradas, inclusive, um recurso que substitui o pólen (Falcão & Lleras 1980; Berg 1990). Já os tricomas secretores presentes nas sépalas de *Morus nigra* devem atuar na proteção da flor, pois esta espécie é anemófila. Algumas das espécies estudadas aqui, como *Clarisia ilicifolia*, também exibem tricomas secretores, mas a ausência de dados sobre a composição química do exsudato e de biologia de polinização dificulta a inferência de funções.

Associação entre perianto e androceu

O número de sépalas parece estar associado ao de estames, variando de quatro (*Maclura tinctoria* e *Morus nigra*) a cinco (*Maclura tinctoria*), provavelmente em função da sépala atuar na proteção do estame nos estádios iniciais do desenvolvimento floral e no mecanismo de liberação explosiva do pólen na antese, no caso dos estames serem flexionados (ver estames urticáceos, Rohwer 1993). Exceções são *Clarisia ilicifolia*, que apresenta duas sépalas e um único estame. Apesar do número reduzido de estames estarem relacionado com a redução do número de sépalas, exceções ocorre em alguns gêneros com em *Naucleopsis*, em que o perianto pode estar ausente nas flores periféricas e conter quatro ou mais elementos nas flores centrais (Berg 1972).

A ausência de perianto protetor em *Brosimum gaudichaudii* deve ser contornada pela presença de bractéola (= bráctea de 3ª ordem) que envolve o estame em estádios iniciais, intermediários e finais do desenvolvimento. Já em *Castilla elastica*, a ausência do perianto nas flores estaminadas parece ser compensada pelo receptáculo de forma bivalvar, que promove a proteção dos estames nos estádios anteriores à antese (Berg 2001).

Embora perianto e androceu estejam estreitamente relacionados em algumas espécies de Moraceae, nas espécies aqui estudadas eles não se originam do mesmo primórdio (ver início do desenvolvimento floral), como observado em espécies de Rhamnaceae (Beille 1901; Bennek 1958) e Rosaceae (Ronse De Craene 2003, 2007).

A sinorganização dos estames e sépalas nas flores de Moraceae maximiza a polinização pelo vento, pelo menos em *Morus nigra* e *Maclura tinctoria*. A associação filetes inflexos, anteras encaixadas nas sépalas em *Morus nigra* e *Maclura tinctoria*, espécies anemófilas, mostra que existe um mecanismo de liberação explosiva dos grãos de pólen, levados depois pelo vento, como registrado principalmente para Urticaceae (Friis 1993; G. D. Pedersoli, comunicação pessoal) e outras espécies de Moraceae, como *Broussonetia papyrifera*, *Morus alba* (Ribeiro 2007), *M. rubra* (Maier et al. 1997), *Maclura cochinchinensis* (Ribeiro 2007), *M. pomifera* (Maier et al. 1997), *Streblus pendulinus*, *Helianthostylis tomentosa*, *H. turbinata* e *Trymatococcus amazonicus* (Ribeiro 2007). Na antese, o filete curvo se eleva, provavelmente devido à presença de células colenquimáticas logo abaixo da epiderme, e atua como uma alavanca impulsionando as anteras, antes seguras pelas sépalas, na direção oposta direcionando a liberação do pólen.

De fato, em *Clarisia ilicifolia*, o perianto é composto por duas sépalas e os estames têm filetes retos no botão floral, distendidos gradualmente na antese, sugerindo que a polinização não deve ser anemófila. Em espécies de *Trymatococcus* e *Helianthostylis* (Dorstenieae) os estames são retos e as sépalas são unidas entre si (Ribeiro 2007), e não há liberação explosiva do pólen. Geralmente, os estames de flores polinizadas pelo vento exibem filetes longos e flexíveis que se movimentam com mais facilidade (Friedman & Barrett 2009).

Em *Castilla elastica* (espécie entomófila: ver Sakai 2001) os estames têm filetes gradualmente distendidos na antese e a inflorescência bivalvar se abre gradativamente. Os estames de diferentes comprimentos e as anteras assimétricas encontrados nesta espécie resultam mais de pressão mútua durante o desenvolvimento (Endress 2006) e também da pressão exercida pelo receptáculo bivalvar da inflorescência (Endress 1975) que de pressões de seleção exercidas pelo polinizador.

Nem sempre a relação tipo de estame e de polinização é válida. Na tribo Moreae, *Bagassa guianensis* apresenta estames retos e a polinização é feita pelo vento; porém, sabe-se que tripses (Thripidae) são coadjuvantes neste processo (Maués et al. 2007). Outro exemplo é encontrado em *Sorocea* em que os estames

são flexionados, mas a polinização é feita por insetos (Ribeiro 2007). Interessante notar que tanto o cálice de *Sorocea* quanto o de *Bagassa* é gamossépalo, o que permite concluir que o conjunto sépalas e estames flexionados apenas se torna eficiente para a polinização anemófila quando as sépalas são unidas apenas parcialmente.

Diversidade morfológica dos estames

A forma das anteras (simétrica ou assimétrica), conectivo (amplo, estreito) e filete (curto, longo, reto, flexionado) merecem destaque nas espécies de Moraceae. Todas estas variações foram encontradas em nossa amostragem de cinco espécies e podem ser, inclusive, intraespecíficas, como em *Brosimum rubescens* (Dorstenieae-Berg 1972), *Helicostylis tomentosa* e *Poulsenia armata* (Castilleae-Berg 1972, 2001), a forma do conectivo varia entre as espécies de diferentes gêneros (ver Berg 1972). São resultados de processos que ocorrem nos estádios intermediários e finais do desenvolvimento de acordo com as interpretações de Tucker (1997).

Acredita-se que as formas diversas dos estames em Moraceae estejam relacionadas ao tipo de polinização encontrado em cada espécie. O conectivo de *Brosimum gaudichaudii*, por exemplo, se destaca em forma e exposição na antese quando comparado ao das outras espécies. É extremamente largo e impede que toda a antera seja exposta. Ainda, as anteras são exsertas, propícias para insetos que se alimentam de pólen, a inflorescência é globosa, há uma bractéola coberta por tricomas secretores. Todas essas características permitem indicar que *Brosimum gaudichaudii* seja uma espécie entomófila, o que concorda com Croat (1978) e Berg (1990), que sugerem que as inflorescências de *Brosimum* são adaptadas à polinização por insetos.

A estrutura interna do conectivo (presença de idioblastos fenólicos, laticíferos) também permite inferir funções associadas à proteção contra herbívoros ou na proteção contra radiação ultravioleta (Harborne 1989; Pourcel et al. 2006; Carvalho et al. 2007; Haslam 2007; Castro & Demarco 2008). Outras funções como recompensa para os visitantes florais na forma de corpos de alimentação ou nectários, liberação de odor para atração de polinizadores também foram registradas (Endress 1994), mas um fato interessante são dois relatos para a tribo Artocarpeae relatando um conectivo glandular em *Batocarpus amazonicus* (Berg 2001; Ribeiro 2007) e *Clarisia biflora* (Berg 2001), porém sem inferências de funcionalidade.

Conclusões

A miniaturização das flores de Moraceae é efetuada em nível ontogênico por processo de ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento e/ou aborto que atua na diminuição do número de verticilos e no número de órgãos em cada verticilo. Estas características permitem uma arquitetura estável nestas flores inconspícuas. A posição antessépala dos estames tende a ser conservada na flor monoclamídea. A interpretação do envoltório floral indica que brácteas e sépalas atuam na proteção dos órgãos florais internos.

Descrever os processos de desenvolvimento dos órgãos florais trouxe novas evidências para a compreensão da construção e arquitetura floral, especialmente as estruturas controversas que compõem o envoltório floral e a diversificação dos órgãos florais em gêneros distintos.

Tabela 3. Ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento (I) ou por aborto (A) em verticilos reprodutivos de algumas espécies de Moraceae, classificadas de acordo com a expressão sexual (An= androdioicia, D= dioicia, G= ginodioicia, M= monoicia). Células vazias significam ausência de dados disponíveis.

Tribo	Espécie	Sistema sexual	Flor pistilada	Flor estaminada	Referência
Ficeae	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	M	I	I	Basso-Alves et al. (2014)
	<i>F. carica</i> L.	G	I	A	Condit (1932); Beck & Lord (1988)
	<i>F. asperifolia</i> Miq.	G	I	A	Verkerke (1987)
	<i>F. hispida</i> L.	G	I	A	Basso-Alves et al. (2014)
	<i>F. racemosa</i> L.	M	I	I	Basso-Alves et al. (2014)
	<i>F. sycomorus</i> L.	M	I	A	Galil et al. (1970)
	<i>F. sur</i> Forssk.	M	I	I	Verkerke (1988)
	<i>F. religiosa</i> L.	M	I	I	Johri & Konar (1956), Basso-Alves et al. (2014)
Castilleae	<i>Castilla elastica</i> Sessé	An	I, A	I	Presente estudo
Dorstenieae	<i>Broussonetia papyrifera</i> (L.) L'Hér. ex Vent.	D	I		Baillon (1861)
	<i>Dorstenia astyanactis</i> Aké Assi	M		A	Granville (1971)
	<i>D. contrajerva</i> L.	M		A	Granville (1971)
	<i>D. embergeri</i> Mangenot	M		A	Granville (1971)
	<i>D. volkensii</i> Engl.	M		A	Granville (1971)
	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	M	I	A	Presente estudo
	<i>Maclura pomifera</i> (Raf.) C.K. Schneid.	D	I	I	Bechtel (1921), Maier et al. (1997)
Maclureae	<i>M. tinctoria</i> (L.) D.Don	D	I	A	Presente estudo
Artocarpeae	<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	M	I	I	Moncur (1985)
	<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	D	I	I	Presente estudo
Moreae	<i>Morus alba</i> L.	D	I	A	Bechtel (1921)
	<i>M. nigra</i> L.	D	I	A	Baillon (1861), Presente estudo
	<i>M. rubra</i> L.	D	I	A	Maier et al. (1997)

Referências Bibliográficas

- Araújo, L. M. 2008. Biologia reprodutiva de espécies raras e ameaçadas de extinção de *Dorstenia* L. (Moraceae). Tese, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa/ MG.
- Baillon, H. 1861. Mémoire sur le développement du fruit des Morées. *Adansonia*, 1: 214-231.
- Bartish, I.V.; Swenson, U. 2004 Elaeagnaceae. In: Kubitzki, K.; Rohwer, J.; Bittrich, V. (eds.) The families and genera of vascular plants, Vol. VI. Springer, Berlin, pp.131–134.
- Basso-Alves, J. P.; Pereira, R. A. S.; Peng, Y. Q.; Teixeira, S. P. 2014. Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). *Acta Oecologica*, 57: 5-16.
- Bechtel, A. R. 1921. The floral anatomy of the Urticales. *American Journal of Botany*, 8: 386-410.
- Beck, N. G.; Lord, E. M. 1988. Breeding system in *Ficus carica*, the common fig. I. Floral diversity. *American Journal of Botany*, 75: 1904-1912.
- Beille, M. L. 1901. Recherches sur le développement floral des Disciflores. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 56, ser. 6, t. 6: 235–410.
- Bennek, C. 1958. Die morphologische Beurteilung der Staub- und Blumenblätter der Rhamnaceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 77: 423–457.
- Berg, C. C. 1972. Olmedieae and Brosimeae. *Flora Neotropica* 7. Hafner Publishing Company, New York.
- Berg, C. C. 1977. Urticales, their differentiation and systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 1: 349-374.
- Berg, C. C. 1989. Systematic and phylogeny of the Urticales. In: Crane, P.R.; Blackmore, S. (eds.), *Evolution, Systematics, and fossil history of the Hamamelidae. "higher" Hamamelidae*, vol. 2. Clarendon Press, Oxford, pp. 193-220.
- Berg, C. C. 1990. Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. *Memorial of the New York Botanical Garden*, 55: 169-185.

- Berg, C. C. 2001. Flora Neotropica Monograph 83: Moreae, Artocarpeae, *Dorstenia* (Moraceae); with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to Flora Neotropica Monograph 7. The New York Botanical Garden, New York, pp. 1-346.
- Berg, C. C. 2005. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 8: Other genera than *Ficus*. Blumea, 50: 535 – 550.
- Carvalho, J. C. T.; Gosmann, G.; Schenkel, E. P. 2007. Compostos fenólicos simples e heterosídicos. In Simões, C. M. O.; Schenkel, E. P.; Gosmann, G.; Mello, J. C. P.; Mentz, L. A.; Petrovick, P. R. (Org.). Farmacognosia: da planta ao medicamento. 6ª ed. Porto Alegre: Editora UFRGS; Florianópolis: Editora da UFSC, 519–535.
- Castro, M. M.; Demarco, D. 2008. Phenolic compounds produced by secretory structures in plants: a brief review. Natural Product Communications, 3: 1273-1284.
- Clark, G. 1981. Staining procedures. 4ª ed. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Clement, W. L.; Weiblen, G. D. 2009. Morphological Evolution in the Mulberry Family (Moraceae). Systematic Botany, 34: 530-552.
- Condit, I. J. 1932. The structure and development of flowers in *Ficus carica* L. Hilgardia, 6: 443-481.
- Cook, J. M.; Rasplus, J.-Y. 2003. Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. Trends in Ecology & Evolution, 18: 241-248.
- Corner, E. J. H. 1962. The classification of Moraceae. Gardens Bulletin, Singapore 19: 187-252.
- Croat, T. B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, California, USA.
- Cruaud, A.; Ronsted, N.; Chantarasuwan, B.; Chou, L. S.; Clement, W. L.; Couloux, A.; Cousins, B.; Genson, G.; Harrison, R. D.; Hanson, P. E.; Hossaert-Mckey, M.; Jabbour-Zahab, R.; Jousset, E.; Kerdelhué, C.; Kjellberg, F.; Lopez-Vaamonde, C.; Peebles, J.; Peng, Y.-Q.; Pereira, R. A. S.; Schramm, T.; Ubaidillah, R.; Van Noort, S.; Weiblen, G. D.; Yang, D.-R.; Yodpinyanee, A.; Libeskind-Hadas, R.; Cook, J. M.; Rasplus, J.-Y.; Savolainen, V. 2012. An extreme case of plant-insect codiversification: figs and fig-pollinating wasps. Systematic Biology, 61: 1029-1047.

- Datwyler, S. L.; Weiblen, G. D. 2004. On the origin of the fig: Phylogenetic relationships of Moraceae from *ndhF* sequences. *American Journal of Botany*, 91: 767-777.
- Eames, A. J. 1961. *Morphology of the angiosperms*. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Eckardt, T. 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina* 8-34.
- Endress, P. K. 1975. Nachbarliche Formbeziehungen mit Hußlfunktion im Infloreszenz-und Blütenbereich. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, 96:1–44.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge University Press.
- Endress, P. K. 2006. Angiosperm Floral Evolution: Morphological Developmental Framework. In *Advances in Botanical Research Incorporating Advances in Plant Pathology*. Vol. 44, (eds.) Soltis, D. E.; Leebens-Mack, J. H.; Soltis P. S.; Callow, J. A., Elsevier, United States of America, pp. 2–46.
- Endress, P. K.; Matthews, M. L. 2006. First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Systematics and Evolution*, 260: 223–251.
- Eyde, R. H. 1975. The foliar theory of the flower. *American Scientist*, 63: 430.
- Fahn, A. 1990. *Plant Anatomy*. 4th ed. Oxford, Pergamon Press.
- Falcão, M. de Aguiar.; Lleras, E. 1980. Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade de *Mapati* (*Pourouma cecropiifolia* Mart.). *Acta amazônica*, 10: 711-724.
- Friedman, J.; Barrett, S. C. 2009. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany*, 103: 1515-1527.
- Friis, I. 1993. Urticaceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. II: Flowering Plants. Dicotyledons- Magnoliid, Hamamelid and Acryophyllid Families, (eds). Kubitzki, K.; Rohwer, J. G.; Bittrich, Springer-Verlag, Berlin, pp. 612-630. 4to. Cloth.

- Galil, J.; Dulberger, R.; Rosen, D. 1970. The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia in *Ficus sycomorus* L. *New Phytologist*, 69: 103-111.
- Gerrits, P. O. 1991. The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University of Groningen, Netherlands.
- Golenkin, M. I. 1894. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen der Urticaceen und Moraceen. *Flora*, 78: 97-132.
- Granville, J. J. 1971. Notes sur la biologie florale de quelques espèces du genre *Dorstenia* (Moracées). *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.* 15: 61-97.
- Harborne, J.B. 1989. Recent advances in chemical ecology. *Natural Product Reports*, 16: 509-523.
- Haslam, E. 2007. Vegetable tannins – lessons of a phytochemical lifetime. *Phytochemistry*, 68: 2713–2721.
- Jacomassi, E.; Moscheta, I. S.; Machado, S. R. 2010. Morfoanatomia e histoquímica de órgãos reprodutivos de *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *Revista Brasileira Botânica*, 33: 115-129.
- Johri, B. M.; Konar, R. N. 1956. The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. *Phytomorphology*, 6: 97-111.
- Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellog, E. A.; Stevens, P. F.; Donoghue, M. J. 2009. *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. 3ª ed. Porto Alegre, Artmed.
- Karnovsky, M. J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology*, 27: 137–138.
- Kjellberg, F.; Jouselin, E.; Hossaert-Mckey, M.; Rasplus, J.-Y. 2005. Biology, ecology and evolution of fig pollinating wasps (Chalcidoidea: Agaonidae). In: Raman, A.; Schaefer, C.W.; Withers, T.M. (eds.), *Biology, Ecology and Evolution of Gall Inducing Arthropods*. Science Publishers Inc, Plymouth, UK, pp. 539 – 572.
- Kubitzki, K 1993. Cannabaceae. In: Kubitzki K.; Rohwer J.; Bittrich V. (eds.) *The families and genera of vascular plants*, Vol. II. Springer, Berlin, pp.204-206.

- Leite, V. G. & Teixeira, S. P. 2016. "Desenvolvimento do gineceu pseudomonômero em Moraceae" – parte 3. In: Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de Moraceae. Tese de doutorado. Programa de Biologia Comparada da FFCLRP-USP.
- Lersten, N. R. 2004. Flowering Plant Embryology. Iowa, Blackwell Publishing.
- Link, D. 1991. *Dirachma somalensis* D.A. Link sp. nov. A new species of a remarkable and highly endangered monogeneric family. Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique, 61: 3–13.
- Machado, A. F. P.; Souza, A. M.; Leitão, C. A. E. 2013. Secretory structures at syconia and flowers of *Ficus enormis* (Moraceae): a specialization at ostiolar bracts and the first report of inflorescence colleters. Flora, 208: 45–51.
- Maués, M. M.; Oliveira, P. E. A. M.; Kanashiro, M. 2007. Polinização anemófila em *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae). Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil. Caxambu, MG.
- Maier, C. G. A.; Chapman, K. D.; Smith, D. W. 1997. Phytoestrogens and floral development in dioecious *Maclura pomifera* (Raf.) Schneid. and *Morus rubra* L. (Moraceae). Plant Science, 130: 27–40.
- Mitchell, C. H.; Diggle, P. K. 2005. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. American Journal of Botany, 92: 1068-1076.
- Moncur, M. W. 1985. Floral Ontogeny of the Jackfruit, *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae). Australian Journal of Botany, 33: 585-593.
- O'Brien, T. P.; Feder, N.; Mccull, Y M. E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. Protoplasma, 59: 368-373.
- Olotu, M. I.; Ndangalasi, H J.; Nyundo B. A. 2011. Effects of forest fragmentation on pollination of *Mesogyne insignis* (Moraceae) in Amani Nature Reserve forests, Tanzania. African Journal of Ecology, 50:109–116.
- Payer, J. B. 1857. Traité d'organogénie comparée de la fleur. 2 vols. Paris.
- Puri, V. 1951. The role of floral anatomy in the solution of morphological. The Botanical Review 7: 472-553.

- Pourcel, L.; Routaboul, J.; Cheynier, V.; Lepiniec, L.; Debeaujon, I. 2006. Flavonoid oxidation in plants: from biochemical properties to physiological functions. *Trends in Plant Science*, 12: 29-36.
- Rao, V. S. 1974. The nature of the perianth in *Elaeagnus* on the basis of floral anatomy, with some comments on the systematic position of Elaeagnaceae. *Journal of the Indian Botanical Society*, 53: 156–161.
- Ribeiro, J. E. L. S. 2007. Estudos sobre a filogenia, taxonomia e evolução de caracteres reprodutivos em Moraceae Gaudich. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 1-122.
- Rohwer, J. G. 1993. Moraceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. II: Flowering Plants. Dicotyledons- Magnoliid, Hamamelid and Acryophyllid families*, eds. Kubitzki, K.; Rohwer, J. G.; Bittrich, V. Springer-Verlag, Berlin, pp. 438-453.
- Ronse De Craene, L. P. 2003. The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *International Journal Plant Science*, 164: 225-235.
- Ronse De Craene L. P. 2007. Are petals sterile stamens or bracts? The origin and evolution of petals in the core eudicots. *Annals of Botany*, 100: 621–630.
- Ronse De Craene, L. P. 2010. *Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution*. Royal Botanic Garden, Edinburgh.
- Ronse De Craene, L. P.; Brockington, S. F. 2013. Origin and evolution of petals in angiosperms. *Plant Ecology and Evolution*, 146: 5-25.
- Ronse De Craene, L. P.; Miller, A. G. 2004. Floral development and anatomy of *Dirachma socotrana* (Dirachmaceae), a controversial member of the Rosales. *Plant Systematics and Evolution*, 249: 111–127.
- Rudall, P. J.; Bateman, R. M. 2003. Evolutionary change in flowers and inflorescences: evidence from naturally occurring terata. *Trends in Plant Science*, 8: 76–82.
- Sakai, S. 2001. Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal Tropical forest. *American Journal of Botany*, 88: 1527–1534.

- Sakai, S., Kato, M.; Nagamasu, H. 2000. *Artocarpus* (Moraceae) – gall midge pollination mutualism mediated by a male-flower parasitic fungus. *American Journal of Botany*, 87: 440–445.
- Sattler, R. 1973. *Organogenesis of flowers, a photographic text-atlas*. University of Toronto Press, Toronto.
- Schnetzler, B. N.; Teixeira, S. P.; Marinho, C. P. xxx. Estudo comparativo dos tricomas secretores em órgãos vegetativos e reprodutivos de espécies de Moraceae. *in press*.
- Schönenberger, J.; von Balthazar, M. 2006. Reproductive structures and phylogenetic framework of the rosids: progress and prospects. *Plant Systematics and Evolution*, 260: 87–106.
- Simpson, M. G. 2010. *Plant Systematics*. 2th ed. Elsevier.
- Sharma, M. R. 1962. Morphological and anatomica investigations on *Artocarpus* forst. II. The Inflorescence. Research contribution nº. 43, from the School of Plant Morphology, Meerut, India, Vol. 29, B, nº 1, 77-92.
- Sharma, M. R. 1964. Morphological and anatomica investigations on *Artocarpus* forst. IV. The Fruit. Research contribution nº. 65, from the School of Plant Morphology, Meerut, India, 380-392.
- Sokoloff, D.; Rudall, P. J.; Remizowa, M. 2006. Flower-like terminal structures in racemose inflorescences, a tool in morphogenetic and evolutionary research. *Journal of Experimental Botany*, 57: 3517–3530.
- Soltis, De.; Soltis, P. S.; Endress, P. K.; Chase, M. W. 2005. *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates 370 pp.
- Souza, C. D.; Pereira, R. A. S.; Marinho, C. R.; Kjellberg, F.; Teixeira, S. P. 2015. Diversity of fig glands is associated with nursery mutualism in fig trees. *Annals of Botany*, 102: 1-14.
- Souza, L. A.; Rosa, S. M. 2005. Morfo-anatomia do fruto em desenvolvimento de *Sorocea bonplandii* (Baill.) Burger, Lanjow & Boer (Moraceae). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 27: 423-428.
- Sytsma, K. J.; Morawetz, J.; Pires, J. C.; Nepokroeff, M.; Conti, E.; Zjhra, M.; Hall, J. C.; Chase, M. W. 2002. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on rbcL, trnLF, and ndhF sequences. *American Journal of Botany*, 89: 1531–1546.

- The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).
- Todzia, C. A. 1993. Ulmaceae. In: Kubitzki K., Rohwer J., Bittrich V. (eds.) The families and genera of vascular plants, Vol. II. Springer, Berlin, pp.603-611.
- Tomlinson, P. B. 1980. The biology of trees native to tropical Florida. P. B. Tomlinson, Allston, MA.
- Tucker, S. C. 1993. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae, Papilionoideae). I *Myroxylon* (Myroxylon group) and *Castanospermum* (Angylocalyx group). American Journal of Botany 80: 65-75.
- Tucker, S. C. 1997. Floral evolution, development, and convergence: The hierarchical-significance hypothesis. International Journal of Plant Sciences, 156: 143-161.
- Verkerke, W. 1986. Anatomy of *Ficus ottoniifolia* (Moraceae) syconia and its role in the fig-fig wasp symbiosis. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C. 89: 443-469.
- Verkerke, W. 1987. Syconial anatomy of *Ficus asperifolia* (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C. 90: 461-492.
- Verkerke, W. 1988. Flower development in *Ficus* sur Forsskal (Moraceae). Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C. 91: 175-195.
- Vieira, R. F.; Silva, S. R. 2002. Estratégias para conservação e manejo de recursos genéticos de plantas medicinais e aromáticas: resultados da 1ª reunião técnica. Brasília: Embrapa/Ibama/CNPq, Vilegas, W., Pozetti, G. L., Vilegas, J. H. Y. 1993. Coumarins from *Brosimum gaudichaudii*. Journal Natural Products, 56: 416-417.
- Wang, H.; Moore, M. J.; Bell, C. D.; Brockington, S. F.; Alexandre, R.; Davis, C. C.; Latvis, M.; Manchester, S. R.; Soltis, D. E. 2009. Rosid radiation and the rapid rise of angiosperm-dominated forests. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States, 106: 3853–3858.
- Weberling, F. 1989. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press.

- Wu, Zeng-Yuan.; Monro, A. K.; Milne, R. I.; Wang, H.; Yi, Ting-Shuang.; Liu, J.; Li, De- Zhu. 2013. Molecular phylogeny of the nettle family (Urticaceae) inferred from multiple loci of three genomes and extensive generic sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69: 814-827.
- Yang, M.-Q.; Van Velzen, R.; Bakker, F. T.; Sattarian, A.; Li, D.-Z.; Yi, T.-S. 2013. Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. *Taxon*, 62: 473–485.
- Zavada, M. S.; Kim, M. 1996. Phylogenetic analysis of Ulmaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 200: 13-20.
- Zerega, N. J. C.; Clement, W. L.; Datwyler, S. L.; Weiblen, G. D. 2005. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 402–16.
- Zerega, N. J.; Mound, L. A.; Weiblen, G. D. 2004. Pollination in the New Guinea endemic *Antiaropsis decipiens* (Moraceae) is mediated by a new species of thrips, *Thrips antiaropsidis* (Thysanoptera: Thripidae). *International Journal of Plant Science*, 165:1017–1026.
- Zhang, S.; Soltis, D. E.; Yang, Y.; Li, D.; Yi, T. 2011. Multi-gene analysis provides a well-supported phylogeny of Rosales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60: 21-28.
- Zhu, X. Y.; Chase, M. W.; Qiu, Y.-L.; Kong, H.-Z.; Dilcher, D. L.; Li, J.-H.; Chen, Z.-D. 2007. Mitochondrial matR sequences help to resolve deep phylogenetic relationships in rosids. *BMC Evolutionary Biology*, 217: 1-15.

PARTE 3: DESENVOLVIMENTO DO GINECEU PSEUDOMONÔMERO EM MORACEAE

Resumo

Moraceae, a conhecida família da amora ou do figo, exhibe flores estruturalmente similares, pequenas, inconspícuas e díclinas, muito diferentes de outras espécies de rosídeas. Um verticilo que chama a atenção é o do gineceu, caracterizado pela presença de dois ou mais carpelos, sendo que apenas um deles inicia um óvulo, caracterizando a pseudomonomeria. A presença de gineceu pseudomonômero em Moraceae já foi confirmada em algumas espécies, mas as vias que levam à sua formação ainda são desconhecidas. Portanto, este trabalho visa a elucidar o desenvolvimento deste tipo intrigante de gineceu em seis espécies de Moraceae: *Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Ficus citrifolia*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra*. Botões em diferentes estádios de desenvolvimento e flores foram processados para exames de superfície e anatômico. O meristema floral inicia um único primórdio carpelar ao centro, que se divide, originando dois primórdios. Os dois primórdios se alongam, mas apenas um inicia um óvulo no único lóculo do ovário. Após o alongamento dos primórdios, duas vias ontogenéticas distintas são encontradas nas espécies estudadas: (1) os dois carpelos participam da formação do ovário, do estilete e do estigma, porém, apenas um dos carpelos inicia um óvulo em seu ovário, via encontrada na maioria das espécies; (2) o carpelo de maior comprimento participa da formação do ovário com iniciação do óvulo, do estilete e do estigma enquanto o de menor comprimento participa apenas do ovário, via encontrada em *Maclura tinctoria*. Ao final do desenvolvimento, observa-se que o ovário de todas as espécies recebe dois traços vasculares dorsais, comprovando a participação de dois carpelos. Todas as espécies exibem dois ramos estigmáticos, que, no momento da exposição, podem diferir em comprimento. Apenas *Maclura tinctoria* apresenta um único ramo estigmático. A formação de um gineceu pseudomonômero contribui com a redução da estrutura floral nas espécies de Moraceae. Sua ocorrência é comum no clado urticoide, no qual Moraceae está inserida, embora as vias que levam à formação de um gineceu pseudomonômero sejam plásticas na família.

Palavras-chave: anatomia, *Brosimum*, *Castilla*, carpelo, *Clarisia*, desenvolvimento, *Ficus*, *Maclura*, *Morus*, varredura.

Introdução

Moraceae, a conhecida família da amora ou da figueira, está incluída na ordem Rosales (*sensu* APG IV 2016) e, juntamente com Ulmaceae, Cannabaceae e Urticaceae, forma o clado urticoide (= rosídeas urticoides) (Zavada & Kim 1996; Sytsma et al. 2002; Zhang et al. 2011; Yang et al. 2013). Apresenta cerca de 1100 espécies (Berg 2005), distribuídas em 39 gêneros e seis tribos: Artocarpeae, Castilleae, Dorstenieae, Ficeae, Maclureae e Moreae (Clement & Weiblen 2009), e com registros de ocorrência em regiões tropicais e temperadas (Corner 1962; Berg & Dewolf 1975; Berg 2005). É uma família com grande importância econômica, com destaque para gêneros como *Artocarpus*, *Brosimum*, *Ficus*, *Maclura* e *Morus*, cujas espécies são utilizadas como ornamentais ou na indústria alimentícia (Rohwer 1993). Ainda, a família se destaca por sua ampla diversidade na arquitetura da inflorescência, nos tipos de sistema sexual e de síndromes de polinização (Berg 2001; Datwyler & Weiblen 2004; Ribeiro 2007).

Diferente das inflorescências, as flores das espécies de Moraceae e das outras famílias do clado urticoide apresentam estrutura semelhante (Berg 1989). São pequenas, inconspícuas, díclinas (Clement & Weiblen 2009), sem hipanto, com número reduzido de órgãos no perianto (Ronse de Craene 2010) e no androceu (Barroso et al. 1978). Tais características são atípicas, se comparadas às de flores de Rosaceae, por exemplo, a família-tipo de Rosales (ver Eyde 1975; Fahn 1990; Endress 1994).

Na flor de Moraceae o gineceu chama a atenção por ser unilocular e uniovulado, mas com aspecto tubular no decorrer do desenvolvimento (Basso-Alves et al. 2014), resultado de pseudomonomeria (Payer 1857; Eckardt 1937; Granville 1971). O gineceu pseudomonômero aparenta ser constituído por um carpelo único, porém mais de um primórdio carpelar participa de sua formação (Takhtajan 1991). Isso quer dizer que o gineceu é originalmente sincárpico, embora apenas um dos carpelos inicie óvulo, sendo os demais carpelos não ovulados, ou não iniciados, ou ainda reduzidos a um traço vascular (Eckardt 1937; Granville 1971; Weberling 1989; Ronse de Craene & Smets 1998; Ronse De Craene 2010). Nos casos em que o gineceu pseudomonômero atinge um alto grau de redução, a presença de um segundo carpelo apenas pode ser detectada por estudos de vascularização, como por exemplo a presença de mais de um traço vascular dorsal na base do gineceu (Bechtel 1921; Weberling 1989; Takhtajan 1991; Sokoloff 2016).

Os registros de pseudomonomeria para Moraceae são bem antigos (ver Payer 1857 e Eckardt 1937). Ilustrações esquemáticas e anatômicas de estádios finais do desenvolvimento do gineceu pseudomonômero, com ênfase na vascularização, são encontradas para *Artocarpus* (Eckardt 1937), *Broussonetia* (Eckardt 1937; Singh & Dublisch 1974), *Dorstenia* (Eckardt 1937; Granville 1971) *Ficus* (Eckardt 1937) e *Morus* (Payer 1857; Eckardt 1937). Poucos registros das vias iniciais do desenvolvimento do gineceu foram encontrados, destacando-se algumas espécies de *Ficus* (Payer 1857; Treub 1902; Condit 1932; Beck & Lord 1988; Verkerke 1987, 1988; Basso-Alves et al. 2014) e *Dorstenia* (Payer 1857; Granville 1971). Estádios intermediários foram encontrados para *Broussonetia* (Baillon 1861), *Dorstenia* (Baillon 1861) e *Morus* (Payer 1857; Baillon 1861).

Além de Moraceae, gineceu pseudomonômero, atestado por estudos de vascularização principalmente (Bechtel 1921; Eckardt 1937; Johri & Konar 1956; Singh & Dublisch 1974), foi relatado em outras famílias próximas, como Cannabaceae (Payer 1857; Eckardt 1937), Ulmaceae (Eckardt 1937; Okamoto et al. 1992; Omori & Terabayashi 1993) e Urticaceae (Payer 1857; Eckardt 1937), e em outras rosídeas (Eckardt 1937), em famílias menos relacionadas, como Anacardiaceae (Payer 1857; Sattler 1973; Wannan & Quinn 1991; Bachelier & Endress 2007, 2009), Casuarinaceae (Flores & Moseley 1982), Chrysobalanaceae (Eichler 1878; Cronquist 1981; Matthews & Endress; 2008), Krameriaceae (Milby 1971; Cronquist 1981), Polygalaceae (Krüger & Robbertse 1988) e Vochysiaceae (Litt & Stevenson 2003). Assim, pode-se dizer que essa é uma condição pouco rara entre as Angiospermae (Takhtajan 1991; Ronse de Craene & Smets 1998; Sokoloff 2016), embora controversa (Rudall et al. 2007; Gonzáles & Rudall 2010).

A pseudomonomeria é considerada um estado de caráter enigmático, tipológico, que não necessariamente reflete uma homologia (Litt & Stevenson 2003; Rudall et al. 2007; Gonzáles & Rudall 2010). Portanto, requer uma maior clarificação, seja quanto a sua detecção nos grupos de plantas em que ocorre, seja quanto ao esclarecimento das vias que a originam. Assim, este trabalho tem por objetivo elucidar as vias que originam o gineceu pseudomonômero em seis espécies de Moraceae: *Brosimum gaudichaudii* Trécul, *Castilla elastica* Sessé, *Clarisia ilicifolia* (Spreng.) Lanj. & Rossberg, *Ficus citrifolia* Mill., *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud e *Morus nigra* L., por meio caracterização morfológica da flor pistilada em desenvolvimento. Pretende-se entender como e em que momento no desenvolvimento se dá a redução carpelar em uma flor díclina e se tal via é estável no grupo.

Materiais e Métodos

Seis espécies de Moraceae, pertencentes a seis gêneros e seis tribos foram amostradas (tabela 1). O material botânico utilizado inclui botões florais em vários estádios de desenvolvimento e flores pistiladas coletados de pelo menos dois indivíduos por espécie. As plantas foram georreferenciadas e o material testemunha depositado nos herbários MBML, RB e SPFR. (tabela 1).

Os materiais foram fixados em FNT (formalina neutra tamponada) (Lillie 1948 apud Clark 1981) e em solução de Karnovsky (Karnovsky 1965, modificado), dissecados com o auxílio de lupa estereoscópica Leica MZ 75, e processados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz - ML).

Para o exame de superfície (MEV), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica (Tucker 1993), submetidos ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita adesiva de Carbono e, então, cobertos com Ouro em um metalizador Bal Tec SCD 050. As observações e ilustrações foram efetuadas no microscópio eletrônico de Varredura Jeol JSM 6610LV e Zeiss EVO-50.

Para o exame anatômico (ML), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (1 a 5 μ m de espessura). As seções seriadas foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato (pH = 4,4) (O'Brien et al. 1964), montadas em resina sintética e observadas em microscópio de luz. As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM 4500 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 320 e as escalas nas mesmas condições ópticas.

Tabela 1. Informações sobre as espécies estudadas de Moraceae.

Espécie	Tribo	Sistema sexual	Local de coleta	Número do coletor / Herbário
<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	Dorstenieae	monoica	Sacramento – MG (Sítio Tapera)	V.G.Leite 01 & V.G.Leite (SPFR)
<i>Castilla elastica</i> Sessé	Castilleae	monoica	Campinas – SP (Instituto Agrônômico de Campinas); Rio de Janeiro – RJ (Jardim Botânico do Rio de Janeiro)	V.G.Leite 04 (SPFR); J.C.Gomes (RB 291386)
<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	Artocarpeae	dioica	Aracruz – ES (Serra do Cavalo, Picuã)	A.P.Fontana 7845 (MBML)
<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	Ficeae	monoica	Ribeirão Preto-SP (Campus da USP)	J.P.Basso-Alves 18 (SPFR)
<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud	Maclureae	dioica	Ribeirão Preto-SP (Campus da USP)	V.G.Leite 07 & E.S. Campos; V.G.Leite 06 & E.S.Campos (SPFR)
<i>Morus nigra</i> L.	Moreae	dioica	Ribeirão Preto-SP (Campus da USP)	V.G.Leite 03 & E.S.Campos; V.G.Leite 05 & E.S.Campos (SPFR)

Resultados

Organografia

O gineceu de todas as espécies é pseudomonômero e constituído de ovário súpero com um único óvulo. Dois estiletes unidos, cada um com sua superfície estigmática, ocorrem na maioria das espécies, exceto em *Maclura tinctoria* que exibe um estilete e um estigma. Os estigmas são cobertos por papilas ou tricomas unicelulares (ver figs. 1A-F).

Figura 1. Desenhos esquemáticos do gineceu completamente desenvolvido em espécies de Moraceae. **A.** Gineceu com ovário amplo, dois ramos estigmáticos retos e próximos em *Brosimum gaudichaudii*. **B.** Gineceu com ovário amplo, dois ramos estigmáticos expostos em *Castilla elastica*. **C.** Gineceu com ovário amplo, estilete curto e dois ramos estigmáticos longos em *Clarisia ilicifolia*. **D.** Gineceu com ovário lateralizado, estilete longo e dois ramos estigmáticos em *Ficus citrifolia*. Note flor de estilete curto (D') e estilete longo (D''). **E.** Gineceu com ovário amplo e dois ramos estigmáticos em *Morus nigra*. **F.** Gineceu com ovário amplo e um ramo estigmático longo em *Maclura tinctoria*. Ilustrações: Bruno Garcia Simões Favaretto. Escalas: A = 100 μ m, B = 1 mm, C = 250 μ m, D', D'' = 100 μ m e E-F = 200 μ m.

Desenvolvimento

Duas vias de desenvolvimento foram encontradas para o gineceu nas espécies estudadas: uma em *Brosimum gaudichaudii* (figs. 2A-I), *Castilla elastica* (figs. 3A-I), *Clarisia ilicifolia* (figs. 4A-F), *Ficus citrifolia* (figs. 5A-I) e *Morus nigra* (figs. 6A-I); e outra via em *Maclura tinctoria* (figs. 7A-L).

Via 1 (*Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Ficus citrifolia* e *Morus nigra*):

O primórdio carpelar surge no centro do meristema floral como uma protuberância única que, posteriormente, divide-se parcialmente (do ápice ao meio) em dois primórdios que permanecem unidos pela base (figs. 2A-B, 3A-B, 4A, 5A-B, 6A-B). Em *Ficus citrifolia* o primeiro carpelo iniciado desenvolve precocemente um óvulo, nos estádios iniciais do desenvolvimento da flor (fig. 5C); já em *Morus nigra* é o segundo carpelo iniciado que desenvolve um óvulo precocemente (figs. 6A, D). Os primórdios carpelares alongam-se desigualmente e unem-se pelas suas margens começando pela região mediana (figs. 2C-F, 3C-D, 4B-C, 5C-F, 6C-E). Cada carpelo desenvolve uma fenda que, por estarem unidas, aparentam um orifício (figs. 2D, 3C, 5D, 6C). O carpelo de menor comprimento geralmente não inicia óvulo, mas participa na composição do ovário, estilete e estigma. O carpelo com maior comprimento geralmente inicia um óvulo e também contribui com a estrutura final do gineceu (figs. 2D, G, H, 4D, 5C-G). Pode ocorrer iniciação do óvulo nos carpelos de menor comprimento, como em *Castilla elastica* e *Morus nigra* (figs. 3E-F, 6D-G). Os dois estiletos se diferenciam e se unem, seguido da diferenciação dos estigmas em uma ampla superfície ventral dos carpelos. Os estigmas e estiletos podem atingir comprimentos diferentes (figs. 2F-G, I, 3D, 4B, 5F-G, H, 6E, H-I). Os estiletos se entrelaçam em *Morus nigra* (fig. 6E). No final do desenvolvimento o gineceu apresenta um ovário contendo um óvulo ereto e lateralizado cuja placenta está inserida nas margens do carpelo (figs. 2G-H, 3E-F, 4D, 5G, 6G). O carpelo portador do óvulo é constituído de feixes vasculares ventrais e dorsais; já o outro carpelo possui apenas um feixe dorsal (figs. 3G, 4F, 5I, 6F). O óvulo torna-se volumoso, ocupando todo o lóculo do ovário (figs. 2G-H, 3F, 4D, F, 5I), com exceção de *Morus nigra* (fig. 6G), em que o óvulo permanece diminuto. Os dois estiletos são longos, unidos e retos em *Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica* e *Ficus citrifolia* (figs. 2G, 3H, 5H), muito curtos e amplos em *Clarisia ilicifolia* (figs. 4C-D), e curtos em *Morus nigra* (figs. 6H-I). Os estigmas são papilosos (figs. 2I, 3H-I, 4D-E, 5H), com exceção de *Morus nigra*, em que é constituído de tricomas unicelulares (figs. 6H-I).

Os estigmas são de comprimentos diferentes (figs. 2I, 3H, 4C, 5H, 6I), retos e próximos em *Brosimum gaudichaudii* e *Ficus citrifolia* (figs. 2I, 5H), retorcidos em *Castilla elastica* (fig. 3H), horizontais em *Clarisia ilicifolia* (figs. 4C-D) ou retorcidos com apenas as faces ventrais expostas em *Morus nigra* (figs. 6H-I).

Figura 2. Estádios do desenvolvimento do gineceu em *Brosimum gaudichaudii* (A-G, I = MEV, H = ML). **A.** Primórdio carpelar único. **B.** Dois primórdios carpelares laterais formados pela divisão de uma protuberância carpelar inicial. **C-D.** Primórdios carpelares alongam-se desigualmente e unem-se pelas suas margens. Note o óvulo (asterisco) em D. **E-F.** Primórdios carpelares alongam-se desigualmente. **G.** Flor pistilada imersa no receptáculo da inflorescência. Detalhe do carpelo com um óvulo ereto e lateralizado. **H.** Ovário unilocular e parte do estilete imersos no tecido do receptáculo da inflorescência (seção longitudinal). **I.** Detalhe dos ramos estigmáticos papilosos (seta). Símbolos: c, c1 e c2 = primórdio de carpelo, ov = óvulo. Escalas: A = 50 μ m, B = 20 μ m, C-D = 50 μ m, E = 50 μ m e F-I = 100 μ m.

Figura 3. Estádios do desenvolvimento do gineceu em *Castilla elastica* (A-E, H-I = MEV, F-G = ML). **A.** Primórdio carpelar único. **B.** Primórdio de carpelo em divisão. **C.** Vista lateral do carpelo. Note que os dois primórdios de carpelos crescem desigualmente. **D.** Alongamento dos dois primórdios de carpelos unidos pela base. **E.** Vista do carpelo com um óvulo. **F.** Ovário com óvulo lateralizado (seção longitudinal). **G.** Seção transversal do carpelo na altura do ovário. Observe a presença de feixes vasculares dorsais e ventrais apenas em um dos carpelos. Note que o carpelo de menor comprimento é que contém o óvulo. **H.** Detalhe do carpelo com os ramos estigmáticos retorcidos e papilosos. **I.** Detalhe das papilas estigmáticas (seta). Símbolos: c, c1, c2 = primórdio de carpelo, fd1 e fd2 = feixe dorsal, fv2 = feixe ventral, ov = óvulo. Escalas: A = 20 μ m, B = 50 μ m, C-E = 100 μ m, F = 500 μ m, G = 500 μ m e H-I = 100 μ m.

Figura 4. Estádios do desenvolvimento do gineceu em *Clarisia ilicifolia* (A-E = MEV, F = ML). **A.** Iniciação do primórdio carpelar único. **B.** Flor pistilada com dois estiletes de comprimento desigual. **C.** Gineceu com dois estigmas (perianto removido). **D.** Óvulo único e ereto no ovário (gineceu dissecado). **E.** Vista de um estigma com superfície papilosa (seta). **F.** Seção transversal do carpelo na altura do ovário. Note a presença de feixes vasculares dorsais e ventrais em apenas um dos carpelos. Símbolos: c, c1, c2 = primórdio de carpelo, fd1 e fd2 = feixe dorsal, fv1 = feixe ventral, ov = óvulo. Escalas: A = 50 cm, B = 200 μ m, C = 500 μ m, D = 200 μ m, E = 100 μ m e F = 500 μ m.

Figura 5. Estádios do desenvolvimento do gineceu em *Ficus citrifolia* (A-F, H = MEV, G, I = ML). **A.** Primórdio carpelar em início de divisão. **B.** Dois primórdios carpelares. **C.** Gineceu com dois primórdios carpelares em alongamento. Note a presença do óvulo alojado no carpelo 1. **D-F.** Alongamento desigual dos dois primórdios de carpelo unidos pela base. **G.** Seção longitudinal do gineceu mostrando o óvulo lateralizado no ovário. Note que o carpelo de maior comprimento inicia um óvulo. **H.** Vista dos estiletes unidos e dos estigmas papilosos (seta). **I.** Seção transversal do carpelo na altura do ovário. Note a presença de feixes dorsais e ventrais em apenas um dos carpelos. Símbolos: c, c1 e c2 = primórdio de carpelo, fd1 e fd2 = feixe dorsal, fv1 = feixe ventral, ov = óvulo. Escalas: A = 10 μ m, B = 50 μ m, C = 100 μ m, D = 50 μ m, E = 100 μ m, F = 50 μ m, G = 200 μ m, H = 100 μ m e I = 200 μ m.

Figura 6. Estádios do desenvolvimento do gineceu de *Morus nigra* (A-C, E, H-I = MEV, D, F-G = ML). **A.** Meristema floral com dois primórdios de carpelo e um óvulo. **B-C.** Alongamento desigual dos primórdios de carpelos. Note que eles se mantêm unidos pela base. **D.** Seção longitudinal da flor em desenvolvimento mostrando os dois carpelos em alongamento e o único óvulo lateralizado. **E.** Entrelaçamento dos dois estiletes longos. Note que os estigmas começam a se diferenciar na porção apical ventral dos estiletes (seta). **F.** Seção transversal do carpelo na altura do ovário. Note a presença de feixes vasculares dorsais e ventrais em apenas um dos carpelos. **G.** Seção longitudinal do gineceu mostrando o ovário com um único óvulo lateralizado. Note que o carpelo de menor comprimento inicia o óvulo. **H.** Vista do gineceu com os estiletes unidos e curtos e os dois estigmas. **I.** Detalhe das papilas estigmáticas constituída de tricomas unicelulares (seta). Símbolos: c, c1 e c2 = carpelo, fd1 e fd2 = feixe dorsal, fv2 = feixe ventral ov = óvulo. Escalas: A = 50 μ m, B = 20 μ m, C = 50 μ m, D = 50 μ m, E = 200 μ m, F = 500 μ m, G = 200 μ m e H-I = 200 μ m.

Via 2 (*Maclura tinctoria*):

O primórdio carpelar surge no centro do meristema floral como uma protuberância única que, posteriormente, divide-se parcialmente (do ápice ao meio) em dois primórdios (figs. 7A-B). Os dois primórdios carpelares alongam-se de forma desigual (fig. 7C), permanecendo unidos pela base (figs. 7D-F). O carpelo de maior comprimento participa da formação do ovário com a iniciação do óvulo, do estilete e do estigma enquanto o de menor comprimento participa apenas da formação do ovário (figs. 7C-I). Papilas estigmáticas, constituído de tricomas unicelulares começam a se diferenciar no ápice do carpelo de maior comprimento (figs. 7E-F). Ao final do desenvolvimento o estilete torna-se filiforme e o estigma ocupa uma ampla superfície ventral no ápice do carpelo (figs. 7J-L). O óvulo é ereto e lateralizado (figs. 7G, I). O carpelo portador do óvulo é vascularizado por feixes ventrais e dorsais; já o outro carpelo apenas por um feixe dorsal (fig. 7H). O óvulo torna-se volumoso, ocupando todo o lóculo do ovário (figs. 7G, I).

Figura 7. Estádios do desenvolvimento do gineceu de *Maclura tinctoria*. (A-B, D-F, I-L = MEV, C, G, H = ML). **A.** Primórdio carpelar único. **B.** Primórdio de carpelo em divisão. **C.** Seção longitudinal da flor em desenvolvimento. Note a presença de dois carpelos e que apenas o de maior comprimento inicia um óvulo. **D-E.** Alongamento dos dois primórdios de carpelo unidos pela base. Início da diferenciação do estilete e estigma. Note que a união das duas fendas carpelares aparenta um orifício único no gineceu, na região em que um dos carpelos estaciona seu alongamento (pontilhado). **F.** Vista de um dos carpelos em alongamento. **G.** Seção longitudinal do gineceu. Note que o carpelo de maior comprimento participa da formação do ovário, do estilete e do estigma enquanto o de menor comprimento participa apenas da formação do ovário. Note que o carpelo de maior comprimento inicia o óvulo. **H.** Seção transversal do carpelo na altura do ovário. Observe a presença de feixes vasculares dorsais e ventrais em apenas um dos carpelos. **I.** Ovário dissecado para expor o óvulo único, ereto e lateralizado. **J-K.** Gineceu com um estilete filiforme e um estigma em diferenciação. **L.** Detalhe das papilas estigmáticas constituída de tricomas unicelulares (seta). Símbolos: c, c1 e c2 = primórdio de carpelo, fd1 e fd2 = feixe dorsal, fv1 = feixe ventral, ov = óvulo. Escalas: A = 50 µm, B = 20 µm, C-D = 50 µm, E- F = 100 µm, G = 20 µm, H = 200 µm, I = 100 µm, J-K = 200 µm e L = 20 µm.

Os estádios que diferem entre as espécies foram sintetizados em duas vias ontogenéticas:

- (1) contribuição total dos dois carpelos na formação do ovário, estilete e estigma, porém, apenas um dos carpelos inicia um óvulo em seu ovário uniloculado (figs. 8A-C, 8D'-F').
- (2) contribuição parcial dos dois carpelos; o carpelo de maior comprimento participa da formação do ovário, estilete e estigma e inicia um óvulo, enquanto o de menor comprimento participa apenas da formação do ovário (figs. 8A-C, 8D''-F'').

Figura 8. Esquemas das duas vias do desenvolvimento do gineceu pseudomonômero em espécies de Moraceae. A via 1 foi encontrada para a maioria das espécies. A via 2 foi encontrada apenas para *Maclura tinctoria*. **A-C**. Estádios comuns às duas vias. **A**. Iniciação de um primórdio carpelar. **B**. Divisão parcial do primórdio carpelar originando dois primórdios. **C**. Iniciação de um óvulo em um dos primórdios carpelares. **D'-E'**. Via 1. Alongamento dos carpelos. Note que eles se mantêm unidos pela base e a posição do óvulo é lateralizada. **F'**. Via 1. Os dois carpelos participam da formação do ovário, do estilete e do estigma; porém, apenas um dos carpelos inicia um óvulo em seu ovário. **D''-E''**. Via 2. Alongamento muito desigual dos carpelos. Note que eles se mantêm unidos pela base e a posição do óvulo é lateralizada. **F''**. Via 2. Note que o carpelo de maior comprimento participa da formação do ovário, do óvulo, do estilete e do estigma enquanto o de menor comprimento participa apenas do ovário. Ilustrações: Bruno Garcia Simões Favaretto.

Discussão

A condição gineceu pseudomonômero é comumente retratada como monômera porque, em estádios finais de desenvolvimento, a presença de um único lóculo no ovário sugere a presença de um carpelo. Apenas o estigma, mais de um por flor, geralmente, atesta que há mais de um carpelo no gineceu em antese. Assim, estudos de ontogenia e de vascularização floral são indispensáveis para uma interpretação adequada (Weberling 1989). Se a redução for muito extrema, a interpretação do gineceu é mais complexa (Eckardt 1937; Müller-Doblies 1970; Bachelier & Endress 2007), como visto principalmente para *Maclura tinctoria* em que a redução carpelar afeta o número de estiletes e de ramos estigmáticos.

Apesar de existir algumas controvérsias quanto à definição do termo, a pseudomonomeria *sensu* Eckardt (Eames 1961; Hufford 1989) refere-se a uma derivação evolutiva, não a uma condição morfológica, embora ele demonstre evidências morfológicas nos táxons observados (Litt & Stevenson 2003). O termo pseudomonomeria aqui adotado inclui a iniciação de dois ou raramente três carpelos no meristema floral, mas apenas um ou dois carpelos se desenvolve e o outro desaparece no tecido circundante (Ronse De Craene & Smets 1998).

Os dois carpelos plicados em alongamento, unidos, descritos para as espécies de Moraceae aqui estudadas, assemelham-se a um carpelo tubular, e poderiam ser descritos equivocadamente como ascidiado (*sensu* Greyson 1994, Ronse De Craene 2010). Tal aparência, no entanto, não condiz com a ontogenia do gineceu, constituída por dois carpelos unidos com formato de urna e não de um só, o que impede a aplicação do termo ascidiado tanto para as espécies de Moraceae quanto para outras do clado urticoide. Estudos de ontogenia floral de espécies do clado urticoide mostram que ocorre sincarpia de dois carpelos (ou cinco, no caso de *Brosimum gaudichaudii* - Jacomassi et al. 2010), embora o gineceu pareça unicarpelar (Payer 1857; Eckardt 1937; Granville 1971; Okamoto et al. 1992; Shephard et al. 2000). O fato do gineceu de algumas espécies de *Ficus* ter sido descrito como tubular (Basso-Alves et al. 2014) se deve à ausência de um estudo completo sobre a ontogenia deste verticilo, pois Payer (1857) mostra que, em *F. carica*, o gineceu também é bicarpelar. O aspecto ascidiado do gineceu pseudomonômero (durante os estádios iniciais/intermediários) é relatado com frequência para outras famílias, como Anacardiaceae (Bachelier & Endress 2007, 2009), Araceae (Igersheim et

al. 2001), Cyperaceae (Reynders et al. 2012), Piperaceae (Tucker 1982), Poaceae (Philipson 1985) e Restionaceae (Philipson 1985, Ronse De Craene et al 2002).

A pseudomonomeria nas espécies de Moraceae resulta de duas vias de desenvolvimento do gineceu (ver fig. 8), com semelhanças nos estádios iniciais do desenvolvimento: iniciação de um único primórdio carpelar, divisão do primórdio carpelar em dois, crescimento desigual dos dois carpelos, iniciação de um óvulo em apenas um dos carpelos. Até o presente momento a única via descrita para Moraceae (*Ficus carica* - Payer 1857; Beck & Lord 1988; e *Dorstenia psiluris* - Eckardt 1937) era a via 1, em que há contribuição de ambos os carpelos na composição de toda a estrutura final do gineceu. Tal via parece conservada no clado urticoide, tendo sido encontrada, pelo menos alguns estádios, para diferentes espécies de Cannabaceae, Moraceae e Ulmaceae por Payer (1857) (*Cannabis sativa*, *Ficus carica* e *Morus nigra*) e por Eckardt (1937) (*Artocarpus incisa*, *A. integra*, *A. altissima*, *Broussonetia papyrifera*, *Dorstenia contrajerva*, *D. psilurus*, *Ficus carica*, *F. hirta*, *Maclura pomifera*, *Morus alba*, *Ulmus montana*, *Cannabis sativa*, *Celtis tournefortii*). Apenas para Urticaceae (ver Payer 1857 e Eckardt 1937) não há relatos da iniciação de um segundo carpelo, embora ocorra mais de um ramo estigmático em algumas espécies, como *Girardinia zeylanica* (Eckardt 1937). Porém os únicos trabalhos que realmente descrevem todos os estádios do desenvolvimento é o de Okamoto et al. (1992) para *Zelkova serrata* (Ulmaceae), e o de Payer (1857) para *Ficus carica* (Moraceae) e *Cannabis sativa* (Cannabaceae) com iniciação de dois carpelos e surgimento de um óvulo nas margens de um deles.

A via de desenvolvimento 2 (contribuição parcial de um dos dois carpelos na constituição do gineceu), descrita aqui para *Maclura tinctoria*, foi encontrada apenas em *Girardinia zeylanica*, espécie de Urticaceae (Eckardt 1937), com a diferença na posição do óvulo, basal em *G. zeylanica* e subapical em *M. tinctoria*. *Girardinia zeylanica* é um caso interessante de formação do gineceu pseudomonômero, com ambas as vias co-ocorrendo. Nesta espécie, o gineceu com apenas um ramo estigmático é formado pela via 1; já nos casos de dois ou raramente três ramos estigmáticos serem encontrados, o gineceu é formado pela via 2.

Em outras famílias com gineceu pseudomonômero, os septos podem estar presentes, seja dividindo o ovário em dois lóculos incompletos, como em espécies de *Spathicarpa* (Araceae: Barabe & Chretien 1985), *Theligonum* (Rubiaceae: Rutishauser et al. (1997) e em *Zelkova* (Ulmaceae: Okamoto et al 2002). Já em *Dobera* (Salvadoraceae) um septo falso apical divide o ovário ao meio (Ronse De Craene & Wanntorp 2009). Carpelos

com sincarpia parcial, com formação de septos nectaríferos, ocorrem em *Corypha umbraculifera* (Arecaceae: Rudall et al 2011). Uma característica atípica ocorre em *Acrocomia aculeata* em que os carpelos que não se desenvolvem são incorporados ao tecido esclerenquimático do pirênio, contribuindo, assim, para a formação do fruto (Arecaceae: Mazzottini-dos-Santos et al 2015). Em espécies em que não há formação de septos, como as de Moraceae e *Actinotus* (Apiaceae: Magin 1977), os limites entre os carpelos são detectados por sua porção assimétrica (ver *Castilla elastica* fig. 3G).

Interessante que os ramos estigmáticos assumem tamanhos diferentes em algumas flores, tornando-se até mesmo muito diminutos e quase imperceptíveis no final do desenvolvimento, como em *Morus nigra*. Não é possível associar a presença de ramos estigmáticos à de óvulo, ou seja, o carpelo que aloja o óvulo não necessariamente é o que forma estigma. Da mesma forma, o estigma com superfície maior também não necessariamente pertence ao carpelo ovulado. *Brosimum gaudichaudii*, *Clarisia ilicifolia*, *Ficus citrifolia* e *Maclura tinctoria* são exemplos de espécies nas quais o óvulo é iniciado no carpelo com superfície estigmática maior; já em *Castilla elastica* e *Morus nigra* ocorre o contrário. Tais informações são importantes, pois mostram que o estigma de qualquer dos carpelos pode ser receptivo ao grão de pólen. Esta ideia contradiz a proposição de Eames (1961), em que o estigma receptivo pertenceria ao carpelo ovulado. Como o ovário e estilete são formados pelo concrecimento total dos carpelos e a placentação é parietal nas espécies aqui estudadas de Moraceae, acreditamos que não existam barreiras para o crescimento do tubo polínico em direção ao saco embrionário, seja o pólen depositado em um ou outro ramo estigmático. Nossa proposição concorda com Berg (1977), em que a redução de um dos ramos estigmáticos aparentemente não tem significado adaptativo.

O único ramo estigmático de *Maclura tinctoria* oriundo do carpelo maior (= carpelo ovulado) é oposto ao de *Broussonetia papyrifera* (Dorstenieae) no qual o carpelo maior (= carpelo ovulado) não contribui com a formação do estilete e estigma, sendo o ramo estigmático composto pelo carpelo menor (= carpelo não ovulado), porém no carpelo maior (= carpelo ovulado) é formado um pequeno estilete com 1 cm de comprimento recoberto por papilas estigmáticas (Eckardt 1937), pode ser que esta diminuição da contribuição dos dois carpelos para a estrutura final do gineceu (= único ramo estigmático) ainda possa ser visualizada em termos estruturais como em *Broussonetia papyrifera* notavelmente um resquício do ramo estigmático da contribuição do carpelo maior (= carpelo ovulado).

Em diferentes gêneros de Moraceae ocorre variação de comprimento dos ramos estigmáticos (ver Berg et al 2006). A maior parte da família apresenta dois ramos estigmáticos de tamanhos iguais (p.ex. Artocarpeae, Castilleae, Dorstenieae e Moreae), embora os maiores gêneros apresentem variações no comprimento do ramo (p.ex. *Artocarpus*, *Dorstenia* e *Ficus*), ou mesmo apenas um ramo (Rohwer 1993; Berg et al. 2006). *Maclureae* tem dois ramos desiguais ou apenas um (Berg 2001; Berg et al. 2006). A presença de apenas um ramo estigmático em *Maclura tinctoria*, oriundo do maior carpelo seria resultado da redução da contribuição do carpelo menor, semelhante à maioria dos relatos em que o ramo de maior comprimento é oriundo quase sempre do carpelo ovulado (= carpelo maior) (p. ex. *Ficus carica*: Payer 1857, Condit 1932, Eckardt 1937, Beck & Lord 1988). Em *Dorstenia* (Granville 1970), *Ficus hirta* (Treub 1902) e *Ficus asperifolia* (Verkerke 1987) parecem iguais. A presença de “um estigma” em *Ficus*, em contraposição aos bifidos (Berg & Corner 2005), pode ser atribuída a união de ambos carpelos “em proporções iguais”; o que é diferente do “único estigma” de *Maclura*.

A pseudomonomeria é um fenômeno correlacionado a um baixo número de carpelos e óvulos (Takhtajan 1991; Ronse de Craene & Smets 1998), o que, muitas vezes, resulta em extrema redução da flor (Ronse de Craene & Smets 1998). Moraceae é sempre descrita como uniovular (*Ficus*, *Morus* – Payer 1857; *Artocarpus*, *Dorstenia*, *Broussonetia*, *Ficus*, *Maclura*, *Morus* - Eckardt 1937), da mesma forma que Cannabaceae (*Cannabis*, *Celtis* - Payer 1857, Eckardt 1937, Cronquist 1981; *Aphananthe*, *Celtis*, *Gironniera*, *Lozanella*, *Parasponia*, *Pteroceltis*, *Trema* - Omeri & Terabayashi 1993), Ulmaceae (*Ulmus*, - Eckardt 1937, *Zelkova* - Okamoto et al. 1992; *Ampelocera*, *Chaetachme*, *Hemiptelea*, *Holoptelea*, *Phyllostylon*, *Planera*, *Ulmus*, *Zelkova* - Omeri & Terabayashi 1993) e Urticaceae (*Urtica*, *Laportea*, *Parietaria*, *Girardinia* - Payer 1857, Eckardt 1937, Cronquist 1981; *Laportea* - Sattler 1973), o que parece ser uma condição comum no clado urticoide.

A presença de ovários com dois ou três lóculos e/ou com três estiletes ocorrem raramente em Moraceae (Berg 1977), com um relato para *Brosimum gaudichaudii* (Jacomassi et al. 2010). Nesta espécie há iniciação de cinco carpelos, porém quatro atrofiam. Provavelmente essa condição é raramente encontrada para a espécie, pois não visualizamos a iniciação de mais de dois carpelos para esta espécie e para as outras investigadas.

Outro fato que merece destaque nas espécies estudadas é o óvulo visível desde o início do desenvolvimento, condição comum quando o carpelo tem apenas um óvulo, ou quando o botão floral é

totalmente coberto por órgãos de proteção adicionais (Endress 2015), como brácteas interflorais e/ou presença de tricomas (Berg 1989, 1990, 2001, parte 1). Essa condição pode ser vista funcionalmente como uma mudança heterocrônica, seja por uma mudança precoce no tempo da iniciação do óvulo ou um atraso no tempo de fusão das margens carpelares (Tucker & Kantz 2001). Payer (1857) e Sattler (1973) ilustraram vários táxons com óvulos visíveis em carpelos abertos.

No clado Urticoide é bastante comum a iniciação precoce do óvulo em Cannabaceae: *Cannabis sativa* (Payer 1857), *Celtis tournefortii* (Eckardt 1937); Urticaceae: *Urtica membranacea*, *Urtica cannabiana*, *Parietaria officinalis* (Payer 1857), *Laportea canadensis* (Sattler 1993), *Girardinia zeylanica* (Eckardt 1937); Ulmaceae: *Zelkova serrata* (Okamoto et al 1992), *Ulmus montana* (Eckardt 1937); Moraceae: *Ficus carica* (Payer 1857). Chama bastante atenção o local do meristema floral que dá origem ao óvulo. Em *Urtica cannabiana*, *Parietaria officinalis*, *Cannabis sativa* (Payer 1857), *Laportea canadensis* (MacDonald 1974) o óvulo se desenvolve como uma extensão do ápice floral e, no caso de *Parietaria officinalis*, *Cannabis sativa* e *Laportea canadensis* o óvulo, posteriormente, torna-se lateralmente disposto como resultado do crescimento diferencial (MacDonald 1974). Segundo Eckardt (1937), o óvulo parece estar ligado à parede lateral e o feixe ovular apresenta uma forma diferente de cordões típicos ventrais. A interpretação dos dados ontogenéticos de *Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Ficus citrifolia*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra* deixa claro que o óvulo origina nas margens, no limite entre dois carpelos, muito similar ao desenvolvimento de *Zelkova serrata* (Okamoto et al 1992). Em *Cannabis sativa* dois primórdios carpelares iniciam-se em lados opostos do ápice floral, posteriormente uma lacuna é formada no interior de cada primórdio carpelar, mas a lacuna posterior cessa seu desenvolvimento e é elevada por crescimento diferencial resultando no ovário; um óvulo inicia-se na porção basal do ovário e posteriormente é elevado e a lacuna é abortada em fases posteriores (Payer 1857). Já em *Urtica membranacea*, *Urtica cannabiana* e *Parietaria officinalis* o primórdio carpelar inicia-se em um lado do ápice floral cônico, desenvolve-se apicalmente dando origem ao estilete e desenvolve-se lateralmente abrangendo todo o ápice floral dando origem ao ovário (Payer 1857).

Nossos dados mostram que o gineceu das espécies de Moraceae aqui analisadas exibe uma morfologia pouco plástica apesar de ser formado por duas vias ontogenéticas distintas. São similares quanto à união dos

carpelos, à ausência de septos entre eles e à localização do óvulo, dados que complementam aqueles encontrados em trabalhos clássicos da literatura (ver Payer 1857 e Eckardt 1937) para Moraceae.

Referências Bibliográficas

- APG IV. 2016. Byng, J. W.; Chase, M. W.; Christenhusz, M. J. M.; Fay, M. F.; Judd, W. S.; Mabberley, D. J.; Sennikov, A. N.; Soltis, D. E.; Soltis, P. S.; Stevens, P. F. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1-20.
- Bachelier, J. B.; Endress, P. K. 2007. Development of inflorescences, cupules and flowers in *Amphipterygium* and comparison with *Pistacia* (Anacardiaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 168: 1237–1253.
- Bachelier, J. B.; Endress, P. K. 2009. Comparative floral morphology and anatomy of Anacardiaceae and Burseraceae (Sapindales), with a special focus on gynoecium structure and evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 159: 499–571.
- Baillon, H. 1861. Mémoire sur le développement du fruit des Morées. *Adansonia*, 1: 214-231.
- Basso-Alves, J. P.; Pereira, R. A. S.; Peng, Y.Q.; Teixeira, S. P. 2014. Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). *Acta Oecologica*, 57: 5-16.
- Barabe, D.; Chretien, L. 1985. Anatomie florale de *Spathicarpa sagittifolia* (Araceae). *Beitrage zur Biologie der Pflanzen*, 60: 403-412.
- Barroso, G. M.; Guimarães, E. F.; Ichaso, C. L. F.; Costa, C. G.; Peixoto, A. L. 1978. *Sistemática das Angiospermas do Brasil*. São Paulo, LTC/EDUSP, v.1. 255 p.
- Bechtel, A. R. 1921. The floral anatomy of the Urticales. *American Journal of Botany*, 8: 386-410.
- Beck, N. G.; Lord, E. M. 1988. Breeding system in *Ficus carica*, the common fig. I. Floral diversity. *American Journal of Botany*, 75: 1904-1912.

- Berg, C. C. 1977. Urticales, their differentiation and systematic position. *Plant Systematics and Evolution*, Suppl. 1: 349-374.
- Berg, C. C. 1989. Systematic and phylogeny of the Urticales. In: Crane, P. R.; Blackmore, S. (eds.), *Evolution, Systematics, and fossil history of the Hamamelidae*. "higher" Hamamelidae, vol. 2. Clarendon Press, Oxford.
- Berg, C. C. 1990. Reproduction and evolution in *Ficus* (Moraceae): traits connected with the adequate rearing of pollinators. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55: 169-185.
- Berg, C. C. 2001. *Flora Neotropica Monograph 83: Moreae, Artocarpeae, Dorstenia* (Moraceae); with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to *Flora Neotropica Monograph 7*. The New York Botanical Garden, New York. pp. 1-346.
- Berg, C. C. 2005. Moraceae diversity in a global perspective. *Biologiska Skrifter*, 55: 423 – 440.
- Berg, C. C.; Corner, E. J. H. 2005. Moraceae (Ficeae) *Flora Malesiana*, 17: 1-70.
- Berg, C. C.; Corner, E. J. H.; Jarrett, F. M. 2006. Moraceae genera other than *Ficus*. *Malesiana. Flora Malesiana*, 17: 1–152.
- Berg, C. C.; Dewolf, G. P. 1975. *Moraceae*. The Netherlands : E. J. Brill.
- Clark, G. 1981. *Staining procedures*. 4^a ed. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Clement, W. L.; Weiblen, G. D. 2009. Morphological Evolution in the Mulberry Family (Moraceae). *Systematic Botany*, 34: 530-552.
- Condit, I. J. 1932. The structure and development of flowers in *Ficus carica* L. *Hilgardia*, 6: 443-481.
- Corner, E. J. H. 1962. The classification of Moraceae. *The Gardens' bulletin, Singapore* 19: 187–252.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.

- Datwyler, S. L.; Weiblen, G. D. 2004. On the origin of the fig: phylogenetic relationships of Moraceae form ndhF sequences. *American Journal of Botany*, 91: 767-777.
- Eames, A. J. 1961. *Morphology of the angiosperms*. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Eichler, A. W. 1875-1878. *Blüthendiagramme I and II*. W. Engelmann, Leipzig.
- Eckardt, T. 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina*, 8-34.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge University Press.
- Endress, P. K. 2015. Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178: 556-591.
- Eyde, R. H. 1975. The foliar theory of the flower. *American Scientist*, 63: 430.
- Fahn, A. 1990. *Plant Anatomy*. 4th ed. Oxford, Pergamon Press.
- Flores, E. M.; Moseley, M. F. Jr. 1982. The anatomy of the pistillate inflorescence and flower of *Casuarina verticillata* Lamarck (Casuarinaceae). *American Journal of Botany*, 10: 1673-1684.
- Gerrits, P. O. 1991. The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University of Groningen, Netherlands.
- González, F. A.; Rudall, P. J. 2010. Flower and fruit characters in the early-divergent lamiid family Metteniusaceae, with particular reference to the evolution of pseudomonomery. *American Journal of Botany*, 97: 191–206.
- Granville de, J. J. 1971. Notes sur la biologie florale de quelques espèces du genre *Dorstenia* (Moracées). *Cah. ORSTOM, Sér. Biol.*, 15: 61-97.
- Greyson, R. I. 1994. Inflorescences. In: Greyson, R.I. (ed.). *The development of flowers*. Oxford, Oxford University Press.

- Hufford, L. D. 1989. Structure of the inflorescence and flower of *Petalonyx linearis* (Loasaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 163: 211–226.
- Igersheim, A.; Buzgo, M.; Endress, P. K. 2001. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136: 1–65.
- Jacomassi, E.; Moscheta, I. S.; Machado, S. R. 2010. Morfoanatomia e histoquímica de órgãos reprodutivos de *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *Revista Brasileira Botânica*, 33: 115-129.
- Johri, B. M.; Konar, R. N. 1956. The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. *Phytomorphology*, 6: 97-111.
- Karnovsky, M. J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology*, 27: 137–138.
- Krüger, H.; Robbertse, P. J. 1988. Floral ontogeny of *Securidaca longepedunculata* Fresen (Polygalaceae) including inflorescence morphology. In: Leins, P.; Tucker, S. C.; Endress, P. K (eds). *Aspects of floral development*, pp. 159-167, Cramer, Berlin.
- Litt, A.; Stevenson, D. W. 2003. Floral development and morphology of Vochysiaceae. I. The structure of the gynoecium. *American Journal of Botany* 90: 1533–1547.
- MacDonald, A. D. 1974. Theoretical problems of interpreting floral organogenesis of *Laportea canadensis*. *Canadian Journal of Botany*, 52: 639-644.
- Magin, N. 1977. Das Gynoeceum der Apiaceae — Modell und Ontogenie. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 90: 53-66.
- Matthews, M. L.; Endress, P. K. 2008. Comparative floral structure and systematics in Chrysobalanaceae s.l. (Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae, Euphroniaceae, Trigoniaceae; Malpighiales). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157: 249–309.

- Mazzottini-dos-Santos, H. C.; Ribeiro, L. M.; Mercadante-Simões, M. O.; Sant'Anna-Santos, B. F. 2015. Ontogenesis of the pseudomonomerous fruits of *Acrocomia aculeata* (Arecaceae): a new approach to the development of pyrenarium fruits. *Trees*, 29:199–214.
- Milby, T.H. 1971. Floral anatomy of *Krameria lanceolata*. *American Journal of Botany*, 58: 569-576.
- Müller-Doblies, D. 1970. Über die Verwandtschaft von *Typha* und *Sparganium* im infloreszenz- und Blütenbau. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, 89: 451–562.
- O'Brien, T. P.; Feder, N.; Mccull, Y. M. E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma*, 59: 368-373.
- Omori, Y.; Terabayashi, S. 1993. Gynoecial vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). *Journal of Plant Research*, 106: 249-258.
- Okamoto, M.; Kosuge, K.; Fukuoka, N. 1992. Pistil development and parietal placentation in the pseudomonomerous ovary of *Zelkova serrata* (Ulmaceae). *American Journal Botany*, 79: 921-927.
- Payer, J. B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. 2 vols. Paris.
- Philipson, W. R. 1985 . Is the grass gynoecium monocarpellary?. *American Journal of Botany*, 72: 1954-1961.
- Reynders, M.; Vrijdaghs, A.; Larridon, I.; Huygh, W.; Leroux, O.; Muasya, A. M.; Goetghebeur, P. 2012. Gynoecial anatomy and development in Cyperoideae (Cyperaceae, Poales): congenital fusion of carpels facilitates evolutionary modifications in pistil structure. *Plant Ecology and Evolution*, 145: 96-125.
- Ribeiro, J. E. L. S. 2007. Estudos sobre a filogenia, taxonomia e evolução de caracteres reprodutivos em Moraceae Gaudich. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 1-122.
- Ronse De Craene, L. P. 2010. *Floral diagrams An aid to understanding flower morphology and evolution*. Royal Botanic Garden, Edinburgh.
- Ronse De Craene, L. P.; Linder, H. P.; Smets, E. F. 2002. Ontogeny and evolution of the flowers of South African Restionaceae with special emphasis on the gynoecium. *Plant Systematics and Evolution*, 231: 225-258.

- Ronse De Craene, L. P.; Smets, E. F. 1998. Meristic changes in gynoecium morphology, exemplified by floral ontogeny and anatomy. In *Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany*, (eds.) Owens, S. J.; Rudall, P. J. Kew, UK: Royal Botanic Gardens, pp. 85–112.
- Ronse De Craene, L.; Wanntorp, L. 2009. Floral development and anatomy of Salvadoraceae. *Annals of Botany*, 104: 913–923.
- Rohwer, J. G. 1993. Moraceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. II: Flowering Plants. Dicotyledons- Magnoliid, Hamamelid and Acryophyllid families*, eds. Kubitzki, K.; Rohwer, J. G.; Bittrich, V. Springer-Verlag, Berlin, pp. 438-453.
- Rudall, P. J., Sokoloff, D. D.; Remizowa, M. V.; Conran, J. G.; Davis, J. I.; Macfarlane, T. D.; Stevenson, D. W. 2007. Morphology of Hydatellaceae, an anomalous aquatic family recently recognized as an early-divergent angiosperm lineage. *American Journal of Botany*, 94: 1073–1092.
- Rudall, P. J.; Ruth, A. R.; Baker, W. J. 2011. Comparative gynoecium structure and multiple origins of apocarpy in Coryphoid palms (Arecaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 172: 674–690.
- Rutishauser, R.; Ronse Decraene, L.P.; Smets, E.; Mendoza-Heuer, I. 1997. *Theligonum cynocrambe*: developmental morphology of a peculiar rubiaceous herb. *Plant Systematics and Evolution*, 210: 1-24.
- Sattler, R. 1973. *Organogenesis of flowers, a photographic text-atlas*. University of Toronto Press, Toronto.
- Shephard, H. L.; Parker, J. S.; Darby, P.; Ainsworth, C. C. 2000. Sexual development and sex chromosomes in hop. *New Phytologist*, 148: 397-411.
- Singh, V.; Dubliss, P. K. 1974. Floral anatomy of *Broussonetia papyrifera* Vent. (Moraceae) with special reference to its gynoecium. *Short Scientific Notes*, 43: 562-563.
- Sokoloff, D. D. 2016. Correlations between gynoecium morphology and ovary position in Angiosperm Flowers: Roles of Developmental and Terminological Constraints. *Biology Bulletin Reviews*. 6: 84–95. Original Russian Text. Sokoloff, D. D. 2015, published in *Zhurnal Obshchei Biologii*, 76: 146–160.

- Sytsma K. J.; Morawetz, J.; Pires, J.C.; Nepokroeff, M.; Conti, E.; Zjhra, M.; Hall, J. C.; Chase, M. W. 2002. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL*, *trnLF*, and *ndhF* sequences. *American Journal of Botany*, 89: 1531–1546.
- Takhtajan, A. L. 1991. *Evolutionary trends in flowering plants*. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Tucker, S. C. 1982. Inflorescence and flower development in the Piperaceae. III. Floral ontogeny of *Piper*. *American Journal of Botany*, 69: 1389-1401.
- Tucker, S. C. 1993. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae, Papilionoideae). I *Myroxylon* (Myroxylon group) and *Castanospermum* (Angylocalyx group). *American Journal of Botany*, 80: 65-75.
- Tucker, S. C.; Kantz, K. E. 2001. Open carpels with ovules in Fabaceae. *International Journal of Plant Sciences* 162: 1065–1073.
- Treub, M. 1902. L'organe femelle et l'embryogenese dans le *Ficus hirta* Vahl. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, 18: 124-154.
- Verkerke, W. 1987. Syconial anatomy of *Ficus asperifolia* (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C*. 90: 461-492.
- Verkerke, W. 1988. Flower development in *Ficus sur* Forsskal (Moraceae). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C*. 91: 175-195.
- Wannan, B.C.; Quinn, C. J. 1991. Floral structure and evolution in the Anacardiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 107: 349- 385.
- Weberling, F. 1989. *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge University Press.
- Yang M.-Q.; Van Velzen, R.; Bakker, F. T.; Sattarian, A.; Li, D.-Z.; Yi, T.-S. 2013. Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. *Taxon*, 62: 473–485.
- Zavada, M. S.; Kim, M. 1996. Phylogenetic analysis of Ulmaceae. *Plant Systematics and Evolution*, 200: 13-20.

Zhang, S.; Soltis, D. E.; Yang, Y.; Li, D.; Yi, T. 2011. Multi-gene analysis provides a well-supported phylogeny of Rosales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60: 21-28.

Considerações finais

Este trabalho agrupa informações sobre o estudo comparativo de desenvolvimento floral, usando técnicas de microscopia eletrônica de varredura e histológica, em diferentes gêneros de Moraceae. Sua importância reside em elucidar aspectos morfológicos da ontogenia da inflorescência, do envoltório floral, do androceu e do gineceu pseudomonômero a fim de contribuir para estudos futuros de caracteres florais em uma família relativamente pequena (39 gêneros e cerca de 1100 espécies), porém tão diversa em termos de arquitetura da inflorescência.

Uma das microscópias utilizadas aqui – microscopia eletrônica de varredura - é uma ferramenta importante para a investigação comparativa do desenvolvimento floral, permitindo uma análise tridimensional mais precisa e de melhor visualização das formas e dos eventos de desenvolvimento que a microscopia de luz.

As flores inconspícuas de Moraceae são decorrentes do processo ontogênico de ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento e/ou aborto, atuando na diminuição do número de verticilos e também no número de órgãos em cada verticilo (cálice, androceu, gineceu), promovendo a miniaturização da flor. Talvez uma das explicações para a escassez de estudos de desenvolvimento na família seja o tamanho extremamente reduzido das flores.

Um de nossos dados mais reveladores foi à descrição de duas vias ontogênicas (com participação total ou parcial dos dois carpelos envolvidos no processo) que levam à pseudomonomeria na família. Novos estudos seriam interessantes para ampliar nosso entendimento destas vias ontogênicas que levam a formação do gineceu pseudomonômero dentro do clado urticoide.

Diante desta variação de formas dos órgãos, seja em número ou organização, além de estruturas secretoras presentes nas flores, este estudo pode ser um dos possíveis modelos de investigação das estruturas florais. Nossos resultados poderão ser utilizados por projetos posteriores que abordem, por exemplo, a função dos tricomas secretores em alguns órgãos florais, relacionando a biologia de polinização. O papel que estas estruturas secretoras possam exercer na polinização merece ser investigado com maior atenção, visto que estas espécies não apresentam nectários e nem estruturas chamativas nas flores.

Outro ponto interessante é a ocorrência de estames inflexos em espécies anemófilas (*Maclura tinctoria* e *Morus nigra*) relatado por vários autores para a família, mas através da microscopia de luz descrevemos o

tecido flexível responsável no auxílio deste mecanismo de liberação explosiva do pólen na antese, mostrando a importância desta ferramenta nos estudos de desenvolvimento em conjunto com a microscopia de varredura. O pistilódio associado a quatro estames, apesar de exibir via ontogenética inicial similar ao gineceu pseudomonômero como nas outras flores pistiladas, em estádios intermediários mudam sua constituição (aerênquima- observação pessoal) para desempenhar outro papel relacionado à polinização anemófila. Tal fato indica a importância de estudos adicionais incluindo outras espécies que apresentam pistilódios para a compreensão deste assunto em termos evolutivos dentro do clado urticoide.

Depois de estudos tão dedicados e contribuição magnífica de Cornelis Christiaan Berg (1934-2012), que deixou centenas de artigos para a família Moraceae nas últimas décadas, esperamos de alguma forma ter contribuído para estudos futuros de evolução de caracteres florais em uma família tão diversa em termos estruturais de arquitetura da inflorescência.