

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

JOÃO PAULO BASSO-ALVES

**TÍTULO: “DESENVOLVIMENTO FLORAL E EXPRESSÃO SEXUAL EM ESPÉCIES
DE *FICUS* L. (MORACEAE)”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
JOAO PAULO BASSO-ALVES
Teixeira
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia para obtenção do Título
de Mestre em Biologia Vegetal.

ORIENTADORA: PROF^a. DR^a. SIMONE DE PÁDUA TEIXEIRA

CAMPINAS, 2011

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

B295d

Basso-Alves, João Paulo
Desenvolvimento floral e expressão sexual em espécies
de Ficus L. (Moraceae) / João Paulo Basso-Alves –
Campinas, SP: [s.n.], 2011.

Orientador: Simone de Pádua Teixeira.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ginodioécia. 2. Ficus (Botânica). 3. Ontogenia
floral. 4. Monoécia. 5. Sistema sexual. I. Teixeira,
Simone de Pádua. II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

(scs/ib)

Título em inglês: Floral development and sex expression in species of Ficus L. (Moraceae).

Palavras-chave em inglês: Gynodioecy; Ficus (Botanicals); Floral ontogeny; Monoecy; Sexual system.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Mestre em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Simone de Pádua Teixeira, Sandra Maria Carmello-Guerreiro, Vidal de Freitas Mansano.

Data da defesa: 18/02/2011.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 18 de fevereiro de 2011.

BANCA EXAMINADORA

Profª. Drª. Simone de Pádua Teixeira (Orientadora)

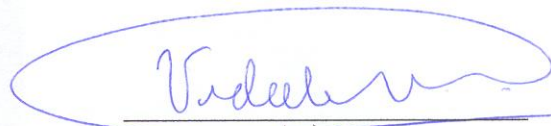


Assinatura

Prof. Dr. André Olmo Simões.

Assinatura

Prof. Dr. Vidal de Freitas Mansano

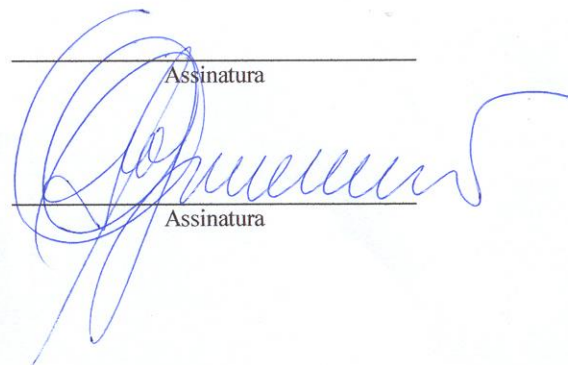


Assinatura

Prof. Dr. Milton Groppo Junior

Assinatura

Profª. Drª. Sandra Maria Carmello-Guerreiro



Assinatura

Aos Amigos, afinal...

"Ah, não; amigo, para mim, é diferente. Não é um ajuste de um dar serviço ao outro, e receber, e saírem por este mundo, barganhando ajudas, ainda que sendo com o fazer a injustiça dos demais. Amigo, para mim, é só isto: é a pessoa com quem a gente gosta de conversar, do igual o igual, desarmado. O de que um tira prazer de estar próximo. Só isto, quase; e os todos sacrifícios. Ou - amigo - é que a gente seja, mas sem precisar de saber o porquê é que é."

João Guimarães Rosa, *Grande Sertão: Veredas*

Agradecimentos

Ao CNPq e FAPESP (processo 2009/04435-6) pelo apoio financeiro a este trabalho. Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Unicamp.

Ao Departamento de Ciências Farmacêuticas da Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto por permitir a realização deste trabalho em suas dependências físicas.

Aos Dr. Yang Da Rong e Dr. Peng Yan-Qiong do Jardim Botânico Tropical de Xishuangbanna (China), por permitirem as coletas dos figos chineses.

À Simone de Pádua Teixeira pelo apoio constante e carinho com que conduziu minha formação, muito além do mestrado.

A André Olmo Simões, Marília de Moraes Castro e Silvana Aparecida Pires Godoy, membros da banca de qualificação, e André Olmo Simões, Milene Faria Vieira, Rodrigo Augusto Santinelo Pereira e Vidal de Freitas Mansano, membros da pré-banca, pelas sugestões e críticas.

A Maria "Tuca" Dolores S. Ferreira, Maria Teresa Picinoto Maglia e José Augusto Maulin, do Laboratório de Microscopia Eletrônica da (FMRP-USP) e Rodrigo Ferreira Silva do Departamento de Química (FFCLRP-USP) pelo imenso apoio técnico nesse trabalho e solicitude extrema.

A Larissa Galante Elias por sua ajuda inestimável com a coleta e preparação dos longínquos figos chineses. A Giseli Pedersoli, Juliana Villela Paulino, Marcelo Dias Machado Vianna Filho e Viviane G. Leite pelo auxílio com as coletas no Rio de Janeiro. A Anayra, Ludmila Rattis, Luis Coelho, Michele, Paulo Furini (Laboratório de Ecologia Vegetal – FFCLRP) pelas frequentes coletas de *Ficus citrifolia*,

Aos amigos anfitriões Marcelo “Monge”, Raphael Rincon de Oliveira, Rubens Queiroz e a acolhedora família de Simeão Moraes pelas estadias em Campinhas durante as diversas disciplinas do mestrado.

A Juliana Villela pelas diversas discussões sobre desenvolvimento floral e revisões de manuscritos (mesmo em cima da hora). A Marina Costa por sua parceria por todo o mestrado.

Ao Edimárcio Campos, pelo apoio técnico durante as etapas de bancada no laboratório e tantos momentos de descontração.

A Renato Soares Capellari pelo auxílio com a confecção dos esquemas dos sicônios, ricas discussões (sobre tantas coisas) e sua franca amizade.

A Dewey Litwiller (University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canadá) pela revisão gramatical do abstract.

As minhas queridas amigas de laboratório: Ana Paula, Camila, Cristina, Giseli, Ju Milani, Juzinha, Liana, Marina, Priscila, Thais, Viviane pelo ótimo ambiente de trabalho e companheirismo. Especialmente pela amizade tão constitutiva e cafés maravilhosos.

Aos amigos queridos, de perto e de longe, Carool, Fernanda, Joelho, Julieta, Lazarous, Pedro, Pimenta, Simeão, Tuiú, e tantos outros...

Aos irmãos Tati e Sandro, por sua presença inquestionável na minha vida.

Aos meus pais, Elza e João Batista, pelo seu imenso amor e suporte inabalável. Aos meus familiares, especialmente na figura de tios e tias, sem os quais jamais chegaria até aqui. A todos vocês devo essa conquista.

Sumário

Resumo	9
Abstract	10
Introdução.....	11
Moraceae	14
<i>Ficus</i> L.....	16
Materiais e Métodos.....	21
Espécies estudadas	21
Desenvolvimento floral	25
Terminologia.....	26
Resultados	27
<i>Ficus citrifolia</i>	27
<i>Ficus religiosa</i>	35
<i>Ficus racemosa</i>	39
<i>Ficus hispida</i>	45
Discussão.....	51
Emergência dos meristemas florais.....	56
Flores neutras.....	56
Carpelo	57
Perianto.....	58
Sinestigma	59
Considerações Finais.....	60
Referências bibliográficas	61

Índice de figuras

Figura 1: Filogenia de <i>Ficus</i> . Relacionamento infra-genérico de <i>Ficus</i>	19
Figura 2. Ramos e sicônios das espécies estudadas de <i>Ficus</i>	24
Figura 3. Eixo adaxial/abaxial em inflorescências..	26
Figura 4. Arranjo das flores estaminadas e carpeladas no sicônio de <i>Ficus citrifolia</i>	27
Figura 5. Estádios iniciais do desenvolvimento do sicônio em <i>Ficus citrifolia</i>	29
Figura 6. Estádios iniciais do desenvolvimento da flor carpelada em <i>Ficus citrifolia</i>	31
Figura 7. Estádios intermediários e finais do desenvolvimento da flor carpelada em <i>Ficus citrifolia</i>	32
Figura 8. Estádios do desenvolvimento da flor estaminada em <i>Ficus citrifolia</i>	34
Figura 9. Arranjo das flores estaminadas e carpeladas no sicônio de <i>Ficus religiosa</i>	35
Figura 10. Estádios do desenvolvimento de flores carpeladas em <i>Ficus religiosa</i>	37
Figura 11. Estádios do desenvolvimento de flores estaminadas em <i>Ficus religiosa</i>	38
Figura 12. Arranjo das flores estaminadas e carpeladas no sicônio de <i>Ficus racemosa</i>	39
Figura 13. Estádios iniciais do desenvolvimento do sicônio em <i>Ficus racemosa</i>	40
Figura 14. Estádios do desenvolvimento da flor carpelada em <i>Ficus racemosa</i>	42
Figura 15. Estádios do desenvolvimento da flor estaminada em desenvolvimento de <i>Ficus racemosa</i>	44
Figura 16. Arranjo das flores estaminadas e carpeladas nos sicônios de <i>Ficus hispida</i>	45
Figura 17. Estádios iniciais do desenvolvimento do sicônio e da flor carpelada de <i>Ficus hispida</i> (MEV).....	47
Figura 18. Estádios finais do desenvolvimento da flor carpelada de <i>Ficus hispida</i>	49
Figura 19. Estádios do desenvolvimento da flor estaminada e da flor neutra de <i>Ficus hispida</i>	50

Resumo

A ausência de um dos verticilos reprodutivos em algumas flores pode decorrer da perda ou supressão de primórdios, o que pode ser elucidado por meio de estudos morfológicos do desenvolvimento floral. *Ficus* L. é um ótimo modelo para estes estudos, uma vez que possui representantes com sistemas sexuais diversos. Assim, o presente trabalho teve por objetivo comparar a morfologia da flor em desenvolvimento em *Ficus citrifolia* (monóica), *F. hispida* (ginodióica), *F. racemosa* (monóica secundária) e *F. religiosa* (monóica), a fim compreender as vias ontogenéticas que promovem a condição flor imperfeita. Para tal, sicônios em diversos estádios de desenvolvimento foram coletados, fixados em FAA 50, dissecados em lupa e preparados para observações de superfície em microscopia eletrônica de varredura (MEV) e histológicas em microscopia de luz. A organização dos meristemas florais e das flores no interior do sicônio é muito congesta na maioria das espécies estudadas, sendo menos acentuada em *F. hispida* (ginodióica). Diferenças no tempo de emergência dos meristemas e de alongamento do pedicelo em flores carpeladas foram observadas nas espécies monóicas (*F. citrifolia*, *F. racemosa* e *F. religiosa*) e parecem ser cruciais para a formação da heterostilia incompleta, típica de espécies monóicas deste gênero. As flores carpeladas de todas as espécies exibiram formação de sinestigma ao final do desenvolvimento (exceto aquelas do sicônio produtores de galha em *F. hispida*). Nossos dados, comparados aos de literatura, indicam que a ausência de estames nas flores carpeladas, tanto em espécies monóicas quanto em ginodióicas de *Ficus*, deve-se a um processo de perda, ou seja, os primórdios de estames não são iniciados no meristema floral. As flores estaminadas de *F. hispida* apresentaram supressão carpelar. A perda de primórdios estaminais é difundida no gênero e em Moraceae; já o carpelo pode ser perdido ou suprimido nestes grupos. Aspectos do desenvolvimento floral também são discutidos em relação à reprodução e biologia floral de *Ficus*.

Palavras-chave: ginodioicia, *Ficus*, ontogenia floral, monoicia, sistema sexual, unissexualidade.

Abstract

The absence of reproductive organs in some flowers may ontogenetically arise by organ loss or suppression. *Ficus* L. is an interesting model for floral developmental studies, due to its diversity in sexual systems. The aim of this study was to compare the morphology of the floral development in *Ficus citrifolia* (monoecious), *F. hispida* (gynodioecious), *F. racemosa* (secondary monoecious) and *F. religiosa* (monoecious), to help understanding the ontogenetic pathways that promote the condition “imperfect flower”. Thus, figs at various developmental stages were collected, fixed in FAA 50 and prepared for surface (scanning electron microscopy) and histological observations (light microscopy). The organization of the floral meristem and flowers inside the syconium is quite compressed, although *F. hispida* (gynodioecious) exhibits a less compressed floral arrangement inside the syconium. Variation in meristem inception time and pedicel elongation were observed in carpellate flowers of monoecious species (*F. citrifolia*, *F. racemosa* and *F. religiosa*) and should be crucial for establishment of incomplete heterostyly. The carpellate flowers of all species showed a stigmatic in the later developmental stages (except the gall-producing syconium in *F. hispida*). The staminate flowers of *F. hispida* showed carpel suppression. Our data, compared with those in the literature, indicate that the absence of stamens in carpellate flowers is due to loss of stamen primordium, both in gynodioecious and monoecious species. This condition is present in the genus and in Moraceae as a whole, while the carpel primordium may be lost or suppressed in this group. Aspects of floral development observed in *Ficus* are discussed in relation to their systematic and reproductive biology.

Key-words: gynodioecy, *Ficus*, floral ontogeny, monoecy, sexual system, unisexuality.

Introdução

A expressão sexual nas plantas é definida pela combinação de morfos sexuais distintos em inflorescências e indivíduos. Indivíduos com flores perfeitas ou bissexuais caracterizam espécies hermafroditas; espécies monóicas são caracterizadas pela presença de flores carpeladas e estaminadas no mesmo indivíduo, e espécies dióicas pela presença de flores carpeladas e estaminadas em indivíduos distintos (Richards 1997). Não obstante, combinações destes tipos de indivíduos numa mesma espécie proporcionam diversidade sexual ainda maior, como a existência de espécies igualmente hermafroditas, monóicas e dióicas, além de andromonóicas (indivíduos com flores estaminadas e outros com flores perfeitas), ginomonóicas (indivíduos com flores carpeladas e outros com flores perfeitas), trimonóicas (flores perfeitas, carpeladas e estaminadas no mesmo indivíduo), androdioicas (indivíduos com flores estaminadas e outros com estames e carpelos, na mesma flor ou não), ginodioicas (indivíduos com flores carpeladas e outros com estames e carpelos, na mesma flor ou não) e trióicas (indivíduos com flores perfeitas, outros com flores carpeladas e outros com flores estaminadas) (Richards 1997, Ainsworth 2000).

Flores carpeladas e estaminadas (unissexuais ou imperfeitas) são aquelas que portam apenas um verticilo reprodutivo, o gineceu e o androceu, respectivamente (Endress 1994), e contribuem com o componente feminino (oosfera) e masculino (células espermáticas) na fertilização (Ainsworth 2000, Perl-Treves & Rajagopalan 2006). A formação destas flores pode ocorrer devido à perda ou supressão de carpelos ou estames (Tucker 1988), por perda de funcionalidade devido a anomalias durante a esporogênese ou gametogênese, bem como por dificuldades na fecundação que acarretam esterilidade (Dellaporta & Calderón-Urrea 1993, Ainsworth 2000, Matsunaga & Kawano 2001, Tanurdzic & Banks 2004, Zhou *et al.* 2006). Dessa forma, em qualquer fase do seu desenvolvimento, uma flor potencialmente perfeita pode ser convertida em imperfeita (Dellaporta & Calderón-Urrea 1993, Zhou *et al.* 2006).

Embora as análises filogenéticas ainda sejam incertas quanto à ancestralidade da condição flor imperfeita para as angiospermas (Endress & Doyle 2009, Specht & Bartlett 2009), sabe-se que sua ocorrência é difusa no grupo. Pouco mais de 20% das angiospermas

produzem flores imperfeitas (Richards 1997, Ainsworth 2000), condição que pode ter surgido mais de 100 vezes dentre as cerca de 160 famílias em que é relatada (Charlesworth & Guttman 1999).

Tradicionalmente são reconhecidas duas categorias de flor imperfeita (p.ex. Heslop-Harrison 1957, Tucker 1988, Dellaporta & Calderón-Urrea 1993, Ainsworth 2000), de acordo com seu processo de formação: por supressão, denominada tipo I e por perda do verticilo reprodutivo, denominada tipo II (Mitchell & Diggle 2005). Embora essa tipologia mascare a diversidade de mecanismos reprodutivos encontrada nas angiospermas (Mitchell & Diggle 2005), ela é bastante útil para o reconhecimento de padrões morfológicos que permitam estudos posteriores sobre expressão gênica (Caporali *et al.* 2000, Adam *et al.* 2007, Sather *et al.* 2010), reconstruções filogenéticas (Tucker *et al.* 1993, Lin *et al.* 2010) e mecanismos fisiológicos (Chailakhan 1979, Maier *et al.* 1997, Talamali *et al.* 2003) envolvendo flores imperfeitas (Perl-Treves & Rajagopalan 2006).

O processo de formação de flores imperfeitas do tipo I é caracterizado pela iniciação de ambos os verticilos esporogênicos na flor, sendo que apenas um deles atinge a maturidade funcional como consequência da supressão do verticilo não funcional. Esse fenômeno é mais frequente (Mitchell & Diggle 2005) e está documentado em diversas espécies, como *Zea mays* L. (Poaceae; Cheng *et al.* 1983), *Bauhinia* spp. (Leguminosae; Tucker 1988), *Ceratonia siliqua* L. (Leguminosae; Tucker 1992), *Asparagus officinalis* L. (Asparagaceae; Caporali *et al.* 1994), *Silene latifolia* L. (Caryophyllaceae; Grant *et al.* 1994), *Rhus hirta* Harv. ex Engl. (Anacardiaceae; Gallant *et al.* 1998) e *Cannabis sativa* L. (Cannabaceae; Moliterni *et al.* 2004). No caso do tipo II, as flores são imperfeitas desde o início do desenvolvimento, ou seja, apenas iniciam primórdios de carpelos ou de estames, não havendo nenhum vestígio ou rudimento do verticilo não-funcional. Esse caso foi descrito em *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae; Durand & Durand 1991), *Spinacia oleracea* L. (Amaranthaceae; Sherry *et al.* 1993) e *Thalictrum dioicum* L. (Ranunculaceae; Di Stilio *et al.* 2005). Existem também casos nos quais perda e supressão podem ser observadas em uma mesma espécie, como em *Carica papaya* L. (Caricaceae; Ronse-Decrane & Smets 1999).

Os mecanismos de inibição de crescimento celular e apoptose desempenham um papel central na formação de flores imperfeitas (Mitchell & Diggle 2005, Perl-Treves &

Rajagopalan 2006). Em algumas espécies de Poaceae (Le Roux & Kellogg 1999), as células do primórdio carpelar na flor estaminada passam por vacuolização, perda de organelas e dissolução do núcleo, que levam à supressão do gineceu. Esterilidade masculina em flores carpeladas de *Actinidia deliciosa* (A. Chev.) C.F. Liang & A.R. Ferguson (Actinidiaceae) é resultado de apoptose durante a formação do grão de pólen em estames já formados (Coimbra *et al.* 2004). Em *Phoenix dactylifera* L. (Arecaceae) a supressão de um dos verticilos envolvidos na reprodução ocorre por interrupção do ciclo de proliferação celular (Daher *et al.* 2010). Estes poucos exemplos conhecidos mostram que a condição flor imperfeita pode ser atingida por caminhos ontogenéticos independentes (Kinney *et al.* 2008).

A abordagem ontogenética pode ser muito útil em estudos evolutivos que envolvam grupos com expressões sexuais diversas. Em Annonaceae, por exemplo, ocorrem flores perfeitas e imperfeitas e a androdioicia é comumente encontrada (Saunders 2010). Neste caso, as flores imperfeitas mostram origens múltiplas dentro da família (Saunders 2010), resultantes da substituição de estames por carpelos em algumas flores carpeladas (Xu & Ronse de Craene 2010). Assim, análises morfológicas complementam o panorama obtido por trabalhos filogenéticos para surgimentos múltiplos da condição flor imperfeita.

Em um mesmo contexto, Moraceae constitui um grupo relevante para estudos ontogenéticos comparativos. A suposta condição ancestral da família é a dioicia, com surgimentos múltiplos de monoicia, androdioicia e ginodioicia em vários níveis hierárquicos (como tribos e gêneros) (Datwyler & Weiblen (2004). Soma-se à diversidade de expressão sexual a diversidade estrutural de inflorescências (Weberling 1992, Clement & Weiblen 2009) nesta família, o que proporciona uma ampla variedade de mecanismos de polinização, alguns bem especializados (Berg 2001, Ribeiro 2007). Assim, o entendimento da história natural e diversidade reprodutiva de Moraceae torna a família um bom modelo para estudos de cunho ontogenético em um contexto evolutivo.

Moraceae

A família Moraceae Gaudich. compreende 37 gêneros e aproximadamente 1100 espécies distribuídas pelos trópicos e regiões temperadas do mundo todo, caracterizada pelo predomínio de espécies com flores imperfeitas, geralmente organizadas em inflorescências com flores carpeladas e/ou estaminadas (Smith *et al.* 2004, Judd *et al.* 2007). O Brasil conta com 198 espécies (65 delas endêmicas) distribuídas em 19 gêneros, distribuídas principalmente na região Amazônica (Forzza *et al.* 2010). Poucos estados de caracteres morfológicos são compartilhados pelo grupo, dentre eles o látex leitoso, o óvulo anátropo e a placentação apical (Sytsma *et al.* 2002). Entretanto, diversas análises macromoleculares confirmam o monofiletismo da família (Sytsma *et al.* 2002, Datwyler & Weiblen 2004, Zerega *et al.* 2005, Clement & Weiblen 2009).

Estudos cladísticos situam Moraceae dentro de Rosales, compondo um clado que engloba Cannabaceae, Cecropiaceae, Celtidaceae, Ulmaceae e Urticaceae. Estas famílias apresentam como sinapomorfias flores imperfeitas, embriões curvados e ausência de hipanto (Sytsma *et al.* 2002). Os grupos mais próximos a Moraceae seriam Cannabaceae e Urticaceae. Nessas três famílias, flores carpeladas e estaminadas ocorrem na mesma inflorescência (Datwyler & Weiblen 2004).

Moraceae apresenta uma enorme diversidade de histórias de vida e características morfológicas, particularmente na arquitetura da inflorescência, no sistema reprodutivo e na ecologia de polinização (Berg 2001, Datwyler & Weiblen 2004, Ribeiro 2007). Sua divisão taxonômica é feita em seis tribos: Artocarpeae, Castilleae, Dorstenieae, Ficeae, Moreae, e, recentemente, Maclureae (Ribeiro 2007, Clement & Weiblen 2009). Artocarpeae possui sete gêneros com representantes arbóreos, com diversos arranjos de inflorescências, variando de espigas simples a complexos globosos capitados. Apresenta espécies dióicas ou monóicas (Ribeiro 2007, Clement & Weiblen 2009). Castilleae (=Antiarideae) é formada por onze gêneros com representantes arbóreos dióicos, caracterizados pelas inflorescências com receptáculo discóide a cônico. As flores carpeladas e estaminadas podem ou não estar presentes na mesma inflorescência (Berg 2001, Ribeiro 2007, Clement & Weiblen 2009). Dorstenieae é diversificada, seus membros apresentam ampla gama de hábitos (como ervas, lianas, arbustos suculentos ou árvores), compondo oito gêneros. Ocorrem espécies

monóicas (maioria), dióicas ou androdióicas (raro) (Berg 2001, Ribeiro 2007, Clement & Weiblen 2009). Ficeae compreende um único gênero, *Ficus* L., que é o maior da família, com cerca de 750 espécies. Seus hábitos e morfologias podem ser bem distintos. Sua inflorescência típica é denominada sicônio (Berg 2001, Berg & Corner 2005). Macleurae possui apenas um gênero (*Maclura*) e hábitos variados (árvores ou lianas). Todas as espécies são dióicas e frequentemente exibem glândulas de coloração amarela na inflorescência (Ribeiro 2007, Clement & Weiblen 2009). Moreae é composta por oito gêneros, a maioria com representantes arbóreos e todos dióicos. Suas inflorescências portando flores carpeladas e estaminadas são simples, tais como espigas ou racemos. A maioria possui estames curvados, os quais são sustentados estruturalmente por pistilódios (estames urticáceos) (Berg 2001, Ribeiro 2007, Clement & Weiblen 2009).

Estudos de desenvolvimento floral são escassos para a família com um todo. As ilustrações de ontogenia floral de *Artocarpus heterophyllus* Lam. sugerem perda nas flores carpeladas e estaminadas, que ocorrem em inflorescências distintas, ambas com arranjo muito congestionado de primórdios florais (Moncur 1985). Em *Maclura pomifera* (Raf.) C.K. Schneid. ocorre perda do outro verticilo esporogênico em flores carpeladas e estaminadas (Maier *et al.* 1997). No entanto, *Morus rubra* L. apresenta perda estaminal nas flores carpeladas e supressão do carpelo nas flores estaminadas (Maier *et al.* 1997). Apesar de *Ficus* ser o maior gênero da família (Berg 2001, Judd *et al.* 2007), é notável a escassez de trabalhos que envolvam a compreensão da flor imperfeita nesse gênero, sendo encontrados relatos apenas para *Ficus sycomorus* L., *F. carica* L. e *F. sur* Forsskål. *Ficus sycomorus* mostra supressão de um dos dois carpelos presentes nas flores carpeladas e supressão carpelar nas flores estaminadas (Galil *et al.* 1970). *F. carica* apresenta tanto perda quanto supressão nas flores imperfeitas (Condit 1932, Beck & Lord 1988). Em *Ficus sur* ocorre perda em flores carpeladas e estaminadas (Verkerke 1988). Assim, parece haver variações nos mecanismos ontogenéticos que levam à formação da flor imperfeita em *Ficus*.

Características singulares de *Ficus*, como o tipo de inflorescência (Datwyler & Weiblen 2004, Clement & Weiblen 2009), sua relação de mutualismo obrigatório (Cook & Rasplus 2003) e co-evolução com vespas polinizadoras (Weiblen 2004, Rønsted *et al.* 2005) tornam este gênero atrativo para estudos ontogenéticos da condição flor imperfeita.

***Ficus* L.**

Ficus L. é um dos vinte maiores gêneros de angiospermas (Frodin 2004), com mais de 750 espécies de distribuição pantropical, estendendo-se por regiões subtropicais ou temperadas quentes (Berg & Corner 2005). A maior riqueza florística do gênero é encontrada na região Oriental-Australiana, com mais de 500 espécies. Em comparação, regiões Afrotropical e Neotropical possuem cerca de 110 e 130 espécies, respectivamente (Berg & Corner 2005). Seus representantes apresentam uma enorme diversidade de hábito de crescimento, como arbóreo, trepador, epífito, hemi-epífito e rupestre (Berg 1990, Harrison *et al.* 2003, Berg & Corner 2005). Figueiras são ainda consideradas espécies-chave em ecossistemas tropicais, especialmente nas florestas úmidas (Harrison 2005). Sua importância ecológica resulta da relação mutualística com vespas polinizadoras e da oferta de alimento (figos) a vários grupos de vertebrados frugívoros (Shanahan *et al.* 2001, Herre *et al.* 2008).

A característica morfológica que melhor define o gênero é o sicônio (ou figo), um tipo de inflorescência constituído por um receptáculo urceolado (Weberling 1992), revestido internamente por flores geralmente imperfeitas (Berg 1990). Brácteas sempre estão presentes na margem do receptáculo da inflorescência, que forma uma abertura estreita chamada ostíolo (Berg 1990, Berg & Corner 2005). Outras brácteas podem ocorrer ainda, revestindo todo o exterior ou interior do sicônio, de acordo com a espécie (Mello-Filho *et al.* 2001, Berg & Corner 2005). O ostíolo é a única forma de acesso ao interior do sicônio (Galil & Eisikowitch 1968), embora a disposição das brácteas em espiral ou fileiras múltiplas funcione como barreira seletiva a visitantes (Berg & Corner 2005).

A polinização de *Ficus* é feita por fêmeas de vespas Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), que possuem uma relação de mutualismo obrigatório com as figueiras (Kjellberg *et al.* 2005). O ciclo de reprodução das vespas polinizadoras e o desenvolvimento do sicônio são divididos em cinco fases (Galil & Eisikowitch 1968). A primeira fase corresponde ao desenvolvimento inicial das flores carpeladas, anterior a sua antese, denominada pré-feminina (ou fase A). Fêmeas da vespa polinizadora (fecundadas e carregadas de pólen) alcançam um sicônio onde as flores carpeladas estejam com o estigma receptivo (fase feminina ou B), atraídas por substâncias voláteis (Grisson-Pigé *et al.* 2002).

Assim que a vespa polinizadora atravessa o ostíolo, realiza a polinização das flores carpeladas e inicia a oviposição próximo ao óvulo (Verkerke 1986). A maioria das flores carpeladas é polinizada nesse processo, o qual termina com a morte da vespa polinizadora no interior do sicônio (Pereira *et al.* 2000). As flores que foram somente polinizadas dão origem a sementes e frutos, enquanto aquelas que foram polinizadas e ovipositadas formam larvas e galhas (Verkerke 1986). As larvas se alimentam do nucelo e do endosperma e ocupam a posição que seria do embrião vegetal (Verkerke 1989, Jansen-González 2009). O desenvolvimento das sementes e larvas caracteriza a fase interfloral ou C. A maturação dos estames coincide com o fim do desenvolvimento das vespas, denominada fase masculina ou D. Durante esse período, os machos emergem mais cedo e copulam as fêmeas, que ainda estão nas galhas. Assim que as fêmeas emergem, coletam ativamente o pólen (ou são recobertas passivamente por este) (Kjellberg *et al.* 2001) e buscam outro sicônio que esteja receptivo, onde possam ovipositar (Bronstein 1992). A dispersão da prole de vespas e o amadurecimento do sicônio (e das drupas) definem a fase pós-floral ou E, onde os sicônios se tornam atrativos para diversas espécies de vertebrados frugívoros que atuam como dispersores (Janzen 1979).

Cerca de um terço das espécies de *Ficus* apresenta polinização passiva, na qual o pólen é liberado das anteras e recobre o corpo das vespas polinizadoras que o transportam até outro sicônio (Jousselin & Kjellberg 2001, Jousselin *et al.* 2004). As demais espécies apresentam polinização ativa, caracterizada pelo comportamento de procura e coleta de pólen pelas vespas polinizadoras. O pólen é estocado em uma cavidade do corpo da vespa para ser levado a outro figo que esteja receptivo (Kjellberg *et al.* 2001). Neste último caso, a polinização é feita pela deposição de grãos de pólen (retirado das bolsas torácicas) sobre o estigma da flor em que a vespa oviposita. Entretanto, as flores carpeladas que não foram ovipositadas também recebem pólen devido à união dos estigmas em um sinestigma, que atua como superfície comum de germinação polínica (Galil & Eisikowitch 1968, Verkerke 1989, Jousselin *et al.* 2003a). Nas espécies com polinização passiva, o sinestigma não é formado e a produção de pólen é maior (Kjellberg *et al.* 2001, Jousselin *et al.* 2003a, Jousselin *et al.* 2004).

O fator que talvez mais influencie o destino de um carpelo polinizado, quanto à produção de sementes ou vespas, é a posição que o ovário ocupa no interior do sicônio

(Anstett 2001). Uma medida indireta, que pode ser empregada como referência a essa localização, é o comprimento do estilete (Kjellberg *et al.* 2005), que indica a acessibilidade do ovário ao ovipositor da vespa polinizadora (Ganeshaiah *et al.* 1995). Flores que apresentam um estilete curto possuem o ovário ao alcance do ovipositor da fêmea polinizadora, enquanto as flores de estilete longo usualmente permanecem inacessíveis (Galil & Eisikowitch 1968). O arranjo destas flores e sua distribuição dentro do sicônio são reflexos da expressão sexual entre as espécies do gênero (Verkerke 1989).

Aproximadamente metade das espécies de *Ficus* é monóica (Berg 1989, Berg & Corner 2005), ou seja, o mesmo sicônio porta flores carpeladas e estaminadas, onde são produzidos sementes, galhas e pólen (Galil & Eisikowitch 1968, Verkerke 1986, Cook & Rasplus 2003). As demais espécies apresentam indivíduos que portam sicônios com flores carpeladas e flores estaminadas, e indivíduos que possuem sicônios com flores exclusivamente carpeladas (Valdeyron & Lloyd 1979, Cook & Rasplus 2003). Nos sicônios com flores exclusivamente carpeladas, todas as flores apresentam estiletes longos, que impedem a oviposição pelas vespas e permitem apenas a produção de sementes (função feminina) (Verkerke 1987). Nos sicônios com flores carpeladas e estaminadas, todos os estiletes são curtos e a vespa polinizadora deposita seus ovos em todas as flores carpeladas, o que torna este sicônio produtor da prole de vespas e pólen (função masculina) (Cook & Rasplus 2003). Dessa forma, apesar de funcionalmente dióicas, tais espécies são estruturalmente ginodióicas (Kjellberg *et al.* 1987, Weiblen 2000).

A inclusão da abordagem filogenética tem auxiliado no esclarecimento da história evolutiva de *Ficus* (Weiblen 2000, Jouselin *et al.* 2003a). Segundo a classificação taxonômica tradicional, este gênero está dividido em seis subgêneros: *Ficus*, *Pharmacosycea*, *Sycidium*, *Sycomorus*, *Synoecia* e *Urostigma* (Berg 1989, Berg & Corner 2005). No entanto, estudos recentes mostram que tal divisão não é congruente com a filogenia proposta para *Ficus* (Jouselin *et al.* 2003a, Rønsted *et al.* 2005, Rønsted *et al.* 2008), por ser baseada em caracteres que evoluíram de forma independente nas diferentes linhagens, tais como modo de polinização e hábito. Apesar da circunscrição artificial dos subgêneros, subdivisões infra-genéricas em seções e subseções parecem delimitar grupos naturais (Rønsted *et al.* 2008) (fig. 1).

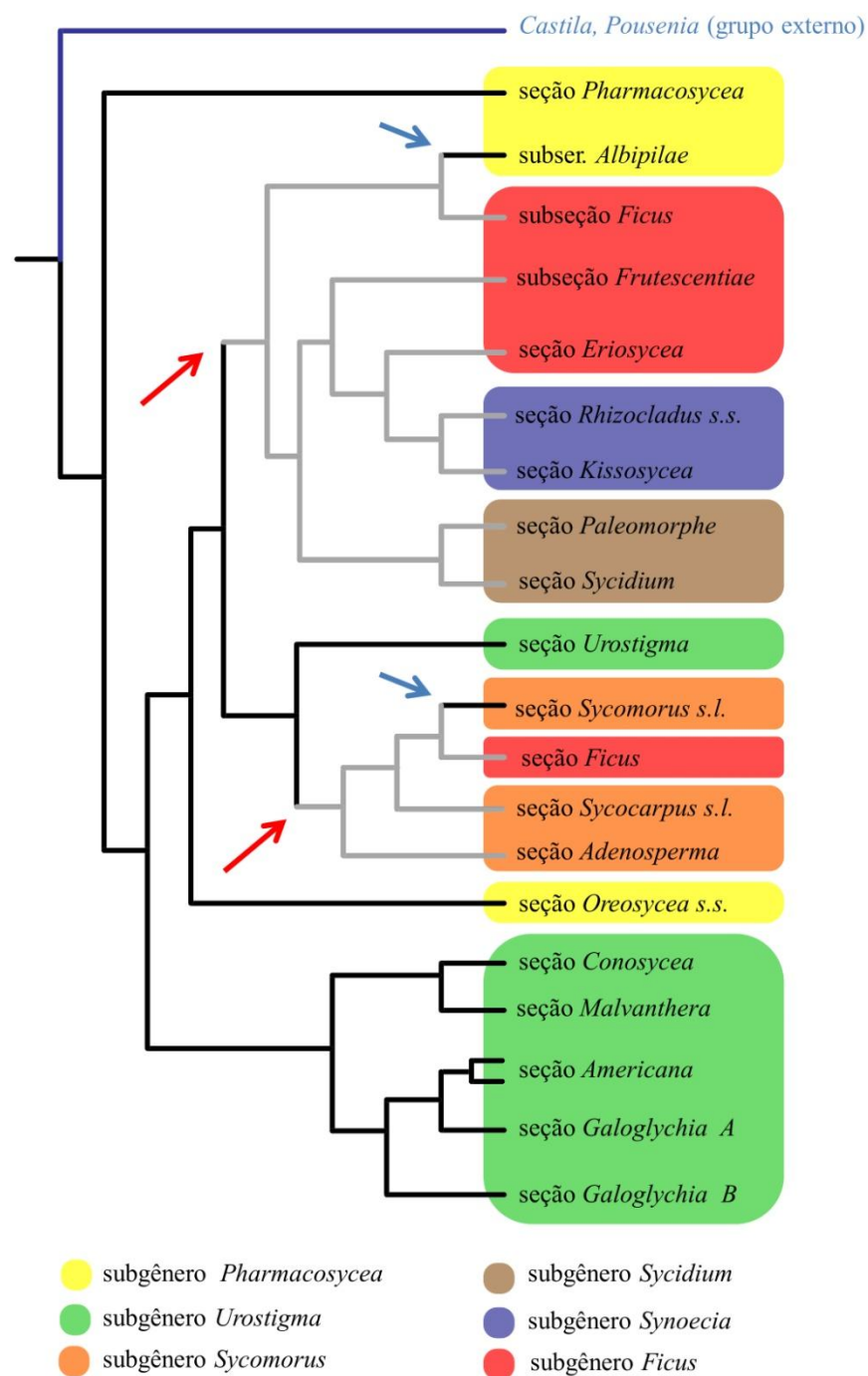


Figura 1: Filogenia de *Ficus*. Relacionamento infra-genérico de *Ficus*. A expressão sexual está indicada no cladograma pelas linhas pretas (monoícia) e linhas cinzas (ginodioícia). Surgimento da ginodioícia é indicado pelas setas vermelhas e perda da ginodioícia (reversão para a condição monóica, ou monoícia secundária) indicada por setas azuis (devem ter surgido duas vezes, setas vermelhas). Note que os subgêneros (*sensu* Berg 1989, Berg & Corner 2005) indicados pelas cores não formam grupos monofiléticos, à exceção do subgênero *Sycidium*. Os subgêneros *Sycomorus* e *Synoecia* são parafiléticos, devido ao relacionamento com outras linhagens (não mostrada para *Synoecia*) que não fazem parte da circunscrição tradicional. O polifetismo dos subgêneros *Ficus* e *Urostigma* são evidentes. Modificado de Weiblen (2000), Joussetin *et al.* (2003a), Rønsted *et al.* (2008) e Astrid Cruaud *et al.* (dados não publicados).

Mudanças mais relevantes para a taxonomia de *Ficus*, segundo Rønsted *et al.* (2008) são: (1) O subgênero *Pharmacosycea* é polifilético, sendo a seção *Pharmacosycea* a primeira linhagem a divergir do restante de *Ficus*, enquanto as demais seções seriam relacionadas a distintos grupos dentro do gênero como um todo. (2) O subgênero *Urostigma* (*sensu* Berg 1989) assumiria circunscrição monofilética com a exclusão da seção *Urostigma*. Outras seções são bem apoiadas nestas análises (como *Americana*), enquanto outras têm pouco apoio (como *Galoglychia*). (3) O subgênero *Sycomorus* engloba grupos tradicionalmente reconhecidos em dois clados distintos (um clado constituído pelas seções *Sycomorus s.l.* e *Adenosperma*, e outro clado formado pela seção *Sycocarpus*) separadas, entretanto, por outras linhagens (ex. *Ficus tikoua*, seção *Ficus*) não pertencentes à delimitação reconhecida por Berg & Corner (2005) do subgênero *Sycomorus*. (4) O subgênero *Sycidium* parece ser o único monofilético. (5) O subgênero *Synoecia* é polifilético. Embora a maior parte das espécies circunscritas pelas seções *Rhizocladus* e *Kissosycea* componha um mesmo clado, outras espécies do subgênero *Synoecia* estão mais relacionadas a outros grupos. (6) Por fim, o subgênero *Ficus* não delimita um grupo monofilético. A seção *Eriosycea* parece mais relacionada ao subgênero *Synoecia* e a subseção *Ficus* relacionada a um grupo de *Oreosyceae* (subseção *Albipilae*, subgênero *Pharmacosycea*).

Dentro deste novo contexto filogenético proposto para *Ficus*, grandes avanços foram alcançados na compreensão da origem e diversidade reprodutiva, analisando a evolução de caracteres dentro do gênero. A condição ancestral em *Ficus* seria a polinização passiva, com um surgimento evolutivo da polinização ativa no ancestral comum do gênero, não compartilhado com a seção *Pharmacosycea* (Jousselin *et al.* 2003a). Entretanto, a polinização passiva deve ter sido revertida ao menos cinco vezes de forma independente a partir da condição ativa, como um evidente caso de convergência. Em relação ao sistema sexual, a condição ancestral seria a monoícia (Weiblen 2000, Jousselin *et al.* 2003a Datwyler & Weiblen 2004) e o surgimento da ginodioícia teria ocorrido em pelo menos duas linhagens distintas (fig. 1). Houve ao menos uma reversão para a monoícia (seção *Sycomorus*) a partir da condição ginodioícia, referida aqui como monoícia secundária e estruturalmente idêntica à monoícia “plesiomórfica” (Weiblen 2000). Dessa forma, a

ginodioicia é um estado de caráter homoplástico e reversível em *Ficus*, o que levanta indagações sobre suas vias ontogenéticas, bem como sua reversão para a monoicia secundária (Weiblen 2000).

Esse panorama apresenta uma ótima oportunidade de trabalho, pois as hipóteses filogenéticas sugerem que a condição flor imperfeita em *Ficus* não seja uniforme do ponto de vista do seu desenvolvimento floral. Assim, o objetivo do presente estudo foi investigar a morfologia da flor em desenvolvimento em quatro espécies de *Ficus* com diferentes expressões sexuais: *F. citrifolia* (monóica), *F. hispida* (ginodióica), *F. racemosa* (monóica secundária) e *F. religiosa* (monóica). Mais especificamente, pretende-se elucidar as vias ontogenéticas que promovem a condição flor imperfeita e discutir caracteres ontogenéticos florais com valor adaptativo para o grupo.

Materiais e Métodos

Espécies estudadas

As espécies utilizadas nesse estudo são apresentadas na Tabela 1. Sua escolha foi feita com base no posicionamento filogenético de cada espécie em relação ao gênero (Rønsted *et al.* 2008), diversidade de expressão sexual (Weiblen 2000) e disponibilidade de dados sobre aspectos reprodutivos. Todas as espécies apresentam polinização ativa (Galil & Snitzer-Pasternak 1970, Pereira *et al.* 2000, Yang *et al.* 2002, Wang *et al.* 2005) de modo a possibilitar a comparação dos resultados obtidos. Essa medida visa a anular eventual variação estrutural encontrada entre os tipos de polinização (passiva e ativa - Jusselin & Kjelberg 2001, Jusselin *et al.* 2004) em *Ficus*.

Tabela 1: Informações sobre as espécies de *Ficus* estudadas neste trabalho.

Espécies	Subgênero/Seção	Local de coleta	Sistema sexual
<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	<i>Urostigma/Americana</i> ¹	Ribeirão Preto – SP (Brasil)	Monóico ³
<i>Ficus religiosa</i> L.	<i>Urostigma/Urostigma</i> ²	Rio de Janeiro – RJ (Brasil) Yunnan (China)	Monóico ⁴
<i>Ficus racemosa</i> L.	<i>Sycomorus/Sycomorus</i> ²	Rio de Janeiro – RJ (Brasil) Yunnan (China)	Monóico secundário ^{5,6}
<i>Ficus hispida</i> L.	<i>Sycomorus/Sycocarpus</i> ²	Yunnan (China)	Ginodióico ⁷

Fontes: 1: Carauta & Diaz 2002; 2: Berg & Corner 2005, 3: Pereira *et al.* 2000, 4: Galil & Snitzer-Pasternak 1970, 5: Wang *et al.* 2005, 6: Weiblen 2000, 7: Yang *et al.* 2002,.

Ficus citrifolia possui representantes arbóreos ou hemi-epifíticos. Os sicônios são piriformes, com 1,5 cm de diâmetro, dispostos em pares na axila foliar (fig. 2A e 2B). Apresentam coloração verde quando imaturos e avermelhada na maturação. De ocorrência Neotropical, está presente em todo o Brasil, desde o norte da Argentina até a América Central (Berg & Villavivencio 2004). Encontrada em floresta ombrófila densa e estacional semidecidual; no cerrado habita preferencialmente margem de rios. Seus sicônios podem ser encontrados durante todo o ano (Pereira *et al.* 2007). Sua polinização é feita por fêmeas de uma espécie de *Pegoscapus* (J-Y Rasplus dados não publicados).

Ficus hispida apresenta representantes arbóreos ou arbustivos. Os sicônios produtores de semente ou de galha são semelhantes, encontrados na axila foliar, solitários ou em pares, ou emergidos do tronco ou de ramos principais (cauliflora) (fig. 2C). Pode existir geocarpiia nesta espécie. Sicônios são globosos (fig. 2D), cerca de 2 cm de diâmetro, marrom-claros a esbranquiçados quando ainda imaturos e amarelados na maturidade. Sua ocorrência abrange a região Oriental e Australiana, especificamente o Sri Lanka, Índia e leste do Paquistão; Sudeste Asiático, do sul da China a Austrália. Encontrada geralmente ao

longo de rios e bordas pantanosas (Corner 1981, Berg & Corner 2005). Como é uma espécie pioneira, desempenha papel importante no processo de restauração e recomposição de florestas tropicais na Ásia. Sua polinização é feita por fêmeas de *Ceratosolen solmi marchali* Mayr 1960, (Yang *et al.* 2002).

Ficus racemosa possui indivíduos com porte arbóreo. Os sicônios emergem em grupos do tronco (cauliflora) (fig 2E), de caules sem folhas e ramificados. Seu formato varia de subgloboso a piridiforme, de 1,5-3 cm de diâmetro. Apresentam coloração rosa-avermelhada (fig 2F) que se torna roxa ou laranja na maturidade. Ocorre na região Oriental e Australiana, abrangendo Paquistão, Índia, sul da China até a Austrália. Assim é a única do subgênero *Sycomorus* que não ocorre na África. Ocupa florestas e formações secundárias, cresce principalmente em vales úmidos ou margens de rios (Corner 1981, Berg & Corner 2005). Sua polinização é feita por fêmeas de *Ceratosolen fusciceps* Mayr 1885 (Wang *et al.* 2005).

Ficus religiosa apresenta indivíduos com hábito arbóreo ou hemi-epífitico. Os sicônios são axilares, solitários ou em pares, subglobosos com 0,8-1,5 cm de diâmetro (fig. 2G e 2H). Na maturidade tornam-se roxos, rosas ou pretos. Ocorre na região Oriental, do norte do Paquistão ao sul da China, e do norte da Tailândia ao Vietnã. Ocupa as florestas sub-Himalaias (Corner 1981, Berg & Corner 2005). Sua polinização é feita por fêmeas de *Platyscapa quadraticeps* (Mayr) 1885 (Galil & Snitzer-Pasternak 1970).

Sicônios de *Ficus citrifolia* foram coletados em Ribeirão Preto – SP (*campus* da USP) em junho de 2009 e abril e junho de 2010. Sicônios de *F. racemosa* (novembro de 2009 e março de 2010) e de *F. religiosa* (agosto de 2009 e março de 2010) foram coletados no Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ. Material adicional de *F. racemosa* e *F. religiosa*, bem como todas as amostras de *F. hispida* foram obtidas de exemplares chineses localizados no Jardim Botânico Tropical de Xishuangbanna, Yunnan (China), coletados e preparados pela doutoranda Larissa Galante Elias, no primeiro semestre de 2008 (Tabela 1).

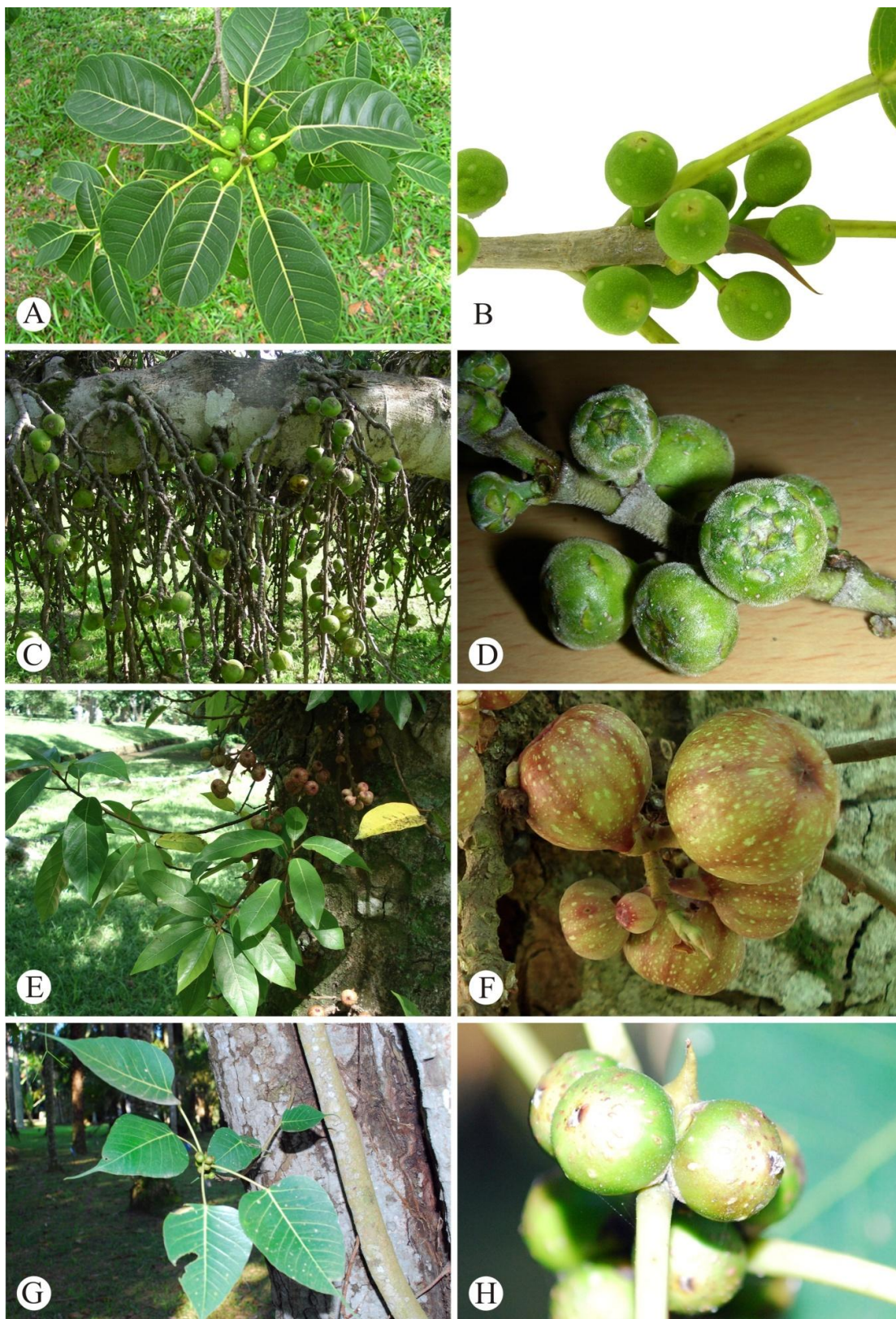


Figura 2. Ramos e sicônios das espécies estudadas de *Ficus*. Ramo (A) e sicônio (B) de *Ficus citrifolia*. Ramos (C) e sicônio (D) de *F. hispida*. Ramos (E) e sicônio (F) de *F. racemosa*. Ramo (G) e sicônio (H) de *F. religiosa*. (fotos C e D de Larissa G. Elias, G e H de Juliana V. Paulino).

Desenvolvimento floral

Sicônios em diversas fases do desenvolvimento foram coletados, fixados em FAA 50 (Johansen 1940) e conservados em etanol 70%. As coletas amostraram pelo menos dois indivíduos por espécie. Os materiais fixados foram posteriormente dissecados em microscópio estereoscópico e preparados para observações em microscopia de luz e eletrônica de varredura.

Para o exame de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV), os materiais foram desidratados em série etanólica (Tucker 1993), submetidos à secagem por ponto crítico de CO₂ em um aparelho Bal Tec CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita adesiva de Carbone ou colóide grafite e então cobertos com Ouro em um metalizador Bal Tec SCD 050. O tempo médio de metalização foi de 200 segundos. As observações foram efetuadas no Departamento de Química da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP, em um microscópio eletrônico de varredura Shimadzu SS-550; e no Departamento de Biologia Celular e Molecular e Bioagentes Patogênicos da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP, em um microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM 5200. As imagens foram obtidas em 15 ou 20kv.

Para o exame histológico em microscopia de luz (ML), alguns estádios de desenvolvimento da flor foram escolhidos com base nas informações previamente fornecidas em MEV. Os materiais escolhidos foram incluídos em resina plástica (historesina) Leica, seccionados transversal e longitudinalmente (espessura inferior a 5µm) em micrótomo rotativo Leica RM 2245 com navalha de aço, corados com Azul de Toluidina (O'Brien *et al.* 1964) 0,05% em tampão fosfato (pH = 4,4). As laminas foram montadas no momento da observação com água destilada e lamínula de vidro. As observações e fotografias digitais foram obtidas com câmera digital Leica DFC 320 acoplada em microscópio de luz Leica DM 4500 B.

Terminologia

As brácteas foram descritas conforme Mello-Filho *et al.* (2001). Brácteas de primeira ordem, presentes na abertura do sicônio (ostíolo), são chamadas orobrácteas; e brácteas de segunda ordem, associadas a flores, que ocorrem no interior do sicônio, são chamadas de bractéolas. Considerando que o sicônio representa um cenossomo, ou seja, um sistema de ramificação em que a inflorescência aparece como um corpo compacto, sem alongamento do seu eixo (Endress 2010), padronizamos o eixo adaxial/abaxial da inflorescência segundo o eixo central/ostiolar (fig. 3).

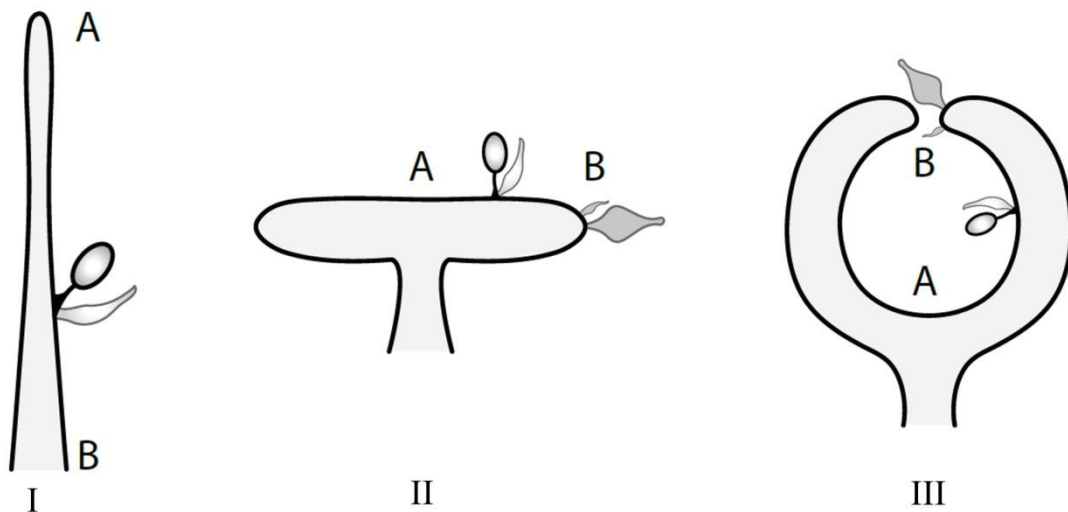


Figura 3. Eixo adaxial/abaxial em inflorescências. Correspondência estrutural entre diferentes inflorescências. I: racemo, II: capítulo e III: sicônio. Apenas uma flor é indicada para fins de simplificação. Brácteas de segunda ordem são associadas às flores. A porção adaxial é indicada em A e a porção abaxial em B. Note a inversão de posição vista no sicônio (III) em relação a I. Modificado de Weberling (1992).

A terminologia adotada para descrever a morfologia floral segue Berg (1990). Flores de estilete longo foram aqui utilizadas para designar flores que frequentemente produzem sementes. Flores de estilete curto foram usadas para indicar flores que produzem vespas. Por fim, o termo flores neutras foi utilizado para descrever flores sem função reprodutiva, seja masculina ou feminina, devido ao desenvolvimento incompleto de estruturas de ambos os verticilos reprodutivos.

Resultados

A estrutura e o desenvolvimento dos tipos florais e sua relação com a inflorescência serão apresentados separadamente para as quatro espécies. A descrição dos processos ontogenéticos será iniciada com as fases iniciais do sicônio, seguida do desenvolvimento das flores carpeladas e estaminadas.

Ficus citrifolia

Esta espécie apresenta todos os tipos florais distribuídos no mesmo sicônio (fig. 4). As flores carpeladas são maioria e estão dispersas por todo interior do sicônio, da mesma forma que as flores estaminadas. Bractéolas estão associadas a todas as flores, que ficam densamente empacotadas na maturidade do sicônio.

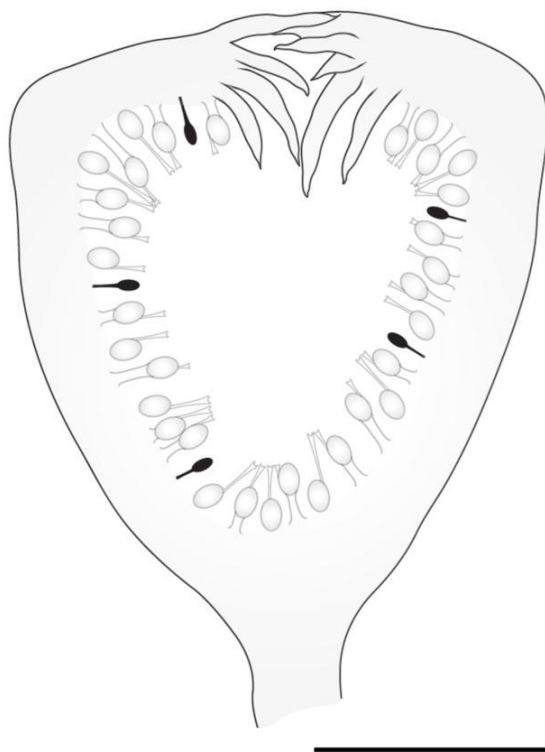


Figura 4. Arranjo das flores estaminadas e carpeladas no sicônio de *Ficus citrifolia*: todas as flores estão dispersas ao acaso no interior do sicônio. Flores estaminadas (em preto) são menos frequentes. Flores carpeladas apresentam pedicelos de comprimentos diferentes, o que promove um arranjo multiestratificado dos ovários das flores carpeladas no sicônio. Todas as flores estão associadas a bractéolas (não mostrada). Barra de escala = 5mm.

O sicônio inicia seu desenvolvimento como um receptáculo discóide. Suas margens crescem gradativamente até formar uma estrutura globosa. Durante os estádios iniciais, as orobrâcteas preenchem a cavidade siconial em formação (fig. 5A). O crescimento desse tampão de brâcteas imbricadas exerce forte pressão contra a parede interna do sicônio (fig. 5B). Os primeiros meristemas florais emergem nos pontos de menor pressão contra o sicônio, ou seja, onde as orobrâcteas formam lacunas por seu arranjo imbricado (fig. 5B e 5C). Posteriormente, as regiões submetidas à intensa compressão pelas orobrâcteas também formam meristemas florais tardios. A emergência de meristemas florais (de flores carpeladas e estaminadas) e primórdios de bractéolas associados ocorrem ao acaso no interior do sicônio (fig. 5B). Durante este estágio, os meristemas das flores carpeladas são indistinguíveis daqueles das flores estaminadas. Assim, o tempo e a distribuição espacial de emergência são variáveis. Meristemas de flores carpeladas são mais abundantes que aqueles de flores estaminadas.

Flor carpelada: A bractéola associada ao meristema floral não reveste completamente os primórdios de perianto e carpelo (fig. 5D-H). Três primórdios de perianto são iniciados em ordem unidirecional, seguidos da iniciação de um único primórdio carpelar (fig. 5G e 5H). O alongamento dos primórdios do perianto é menos pronunciado que o do carpelo (fig. 6A e 6B).

O primórdio do carpelo é cilíndrico durante o início do desenvolvimento (fig. 6A). Posteriormente, uma depressão é observada no ápice do primórdio (fig. 5H) e a margem adjacente a essa depressão cresce formando um tubo, com uma abertura oblíqua (fig. 6B) e assume um aspecto ascidiado (fig. 6B-E). Apenas um óvulo é formado no interior do ovário e sua iniciação é anterior ao fechamento da abertura carpelar (fig. 6C, 6D e 6F).

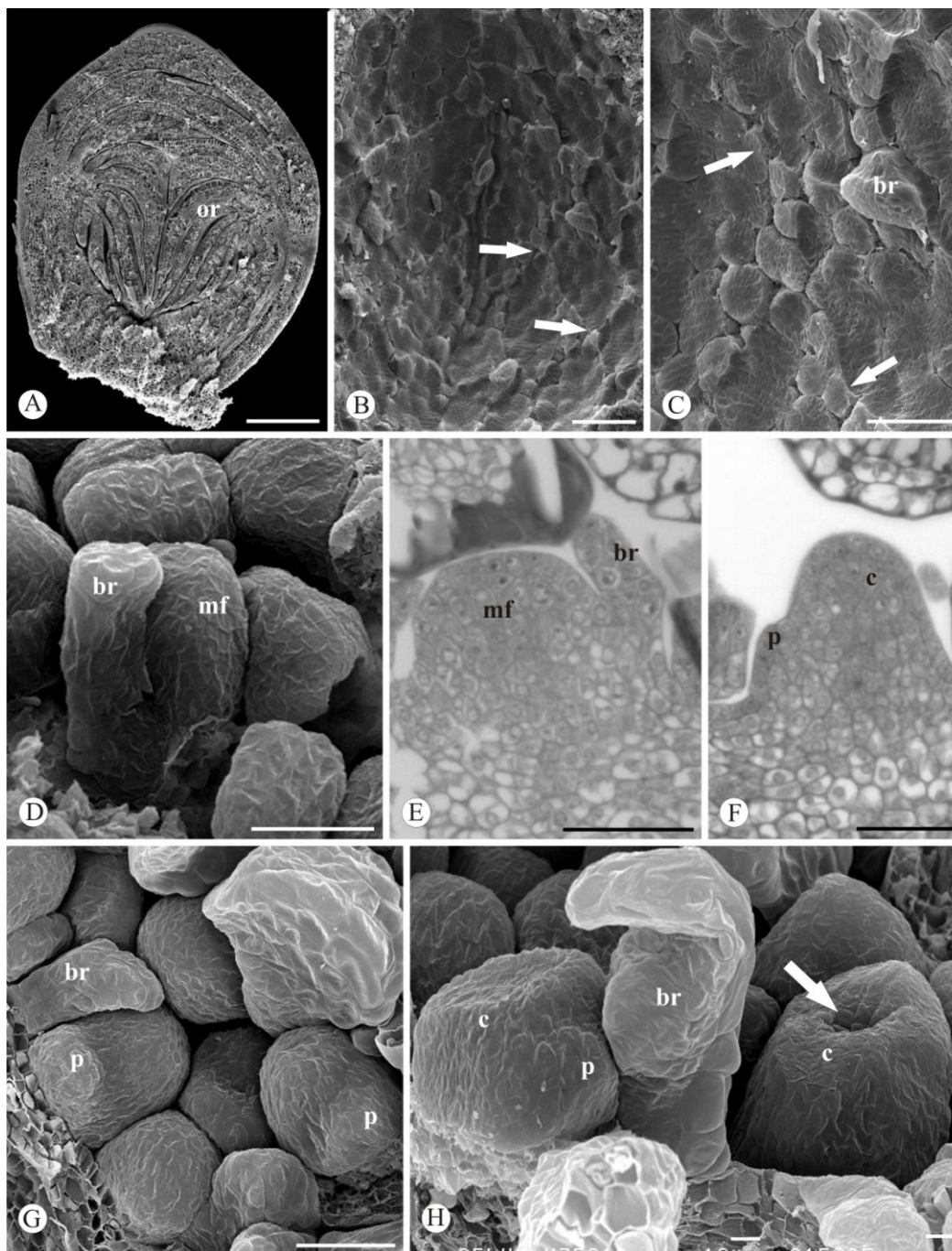


Figura 5. Estádios iniciais do desenvolvimento do sicônio em *Ficus citrifolia*. **A:** sicônio jovem em seção longitudinal; as orobracteas preenchem toda a cavidade do receptáculo (MEV). **B:** interior do sicônio jovem, mesmo estágio anterior. Note a emergência dos meristemas florais onde as orobracteas não exercem pressão direta (setas) (MEV). **C:** detalhe da região de emergência do meristema floral entre as orobracteas (setas) (MEV). **D:** meristema floral associado à bractéola (MEV). **E:** seção longitudinal do mesmo estágio que D (ML). **F:** meristema floral associado à bractéola e formação do primórdio do perianto (ML). **G:** iniciação do primórdio do perianto (MEV). **H:** meristema floral (esquerda) associado à bractéola com iniciação dos primórdios do perianto e carpelar, meristema floral (direita) com carpelo em estágio posterior (MEV). Seta indica início da formação da abertura carpelar. br=primórdio de bractéolas, c=primórdio carpelar, mf=meristema floral, or=orobracteas, p=primórdio de perianto. Barras de escala = 200µm (A) 100µm (B), 50µm (C, D, E, F e G) e 10µm (H).

O desenvolvimento floral no interior dos sicônio é assincrônico, uma vez que meristemas em início de formação carpelar são encontrados ao lado de botões florais em estádios mais avançados (fig. 7A). O alongamento do pedicelo não é homogêneo, sendo que aqueles meristemas florais que emergiram primeiro apresentam pedicelos maiores (fig. 7B, 7C e 7D). Tal efeito cria diferenças no posicionamento dos ovários no sicônio: é possível observar ovários aderidos à parede siconial (botões florais sésseis) (fig. 7C) e outros próximos à cavidade do sicônio (botões com pedicelos longos) (fig. 7D). Ocorre união dos primórdios do perianto nos botões com pedicelos longos (fig. 7D). Concomitante ao estabelecimento da organização multiestratificada dos botões florais, o estilete se alonga e, em seu ápice, inicia-se a especialização estigmática (fig. 6F, 7B, 7C e 7D). Após a diferenciação completa do estigma, os órgãos do perianto se alongam e revestem o ovário (fig. 7E-G).

As flores carpeladas são polimórficas (fig. 7E e 7F), exibindo variações no tamanho do pedicelo, do estilete e na soldadura dos órgãos do perianto. Considerando que o estilete de todas as flores atingem o mesmo plano na cavidade siconial, flores sésseis apresentam estiletos longos e flores com pedicelo longo exibem estiletos curtos, além de comprimentos intermediários. O perianto apresenta 2-3 segmentos lanceolados livres nas flores de estilete longo (fig. 7E) e é tubular nas flores de estilete curto (fig. 7F).

O carpelo maduro porta um estilete lateral ao ovário uniovulado (fig. 7G), glabro e de comprimento variável de acordo com a posição ocupada pelo ovário no sicônio (fig. 7E e 7F). O estigma é filiforme e recoberto por papilas alongadas (fig. 7E, 7F e 7G). A superfície estigmática apresenta curvatura perpendicular ao estilete. Os estigmas de três a cinco flores adjacentes formam agregados, pouco aderidos, em um mesmo plano de exposição na cavidade do sicônio (fig. 7H). Assim, a união destes estigmas forma um sinestigma descontínuo.

Não foram encontrados vestígios de primórdios de estames nas flores carpeladas.

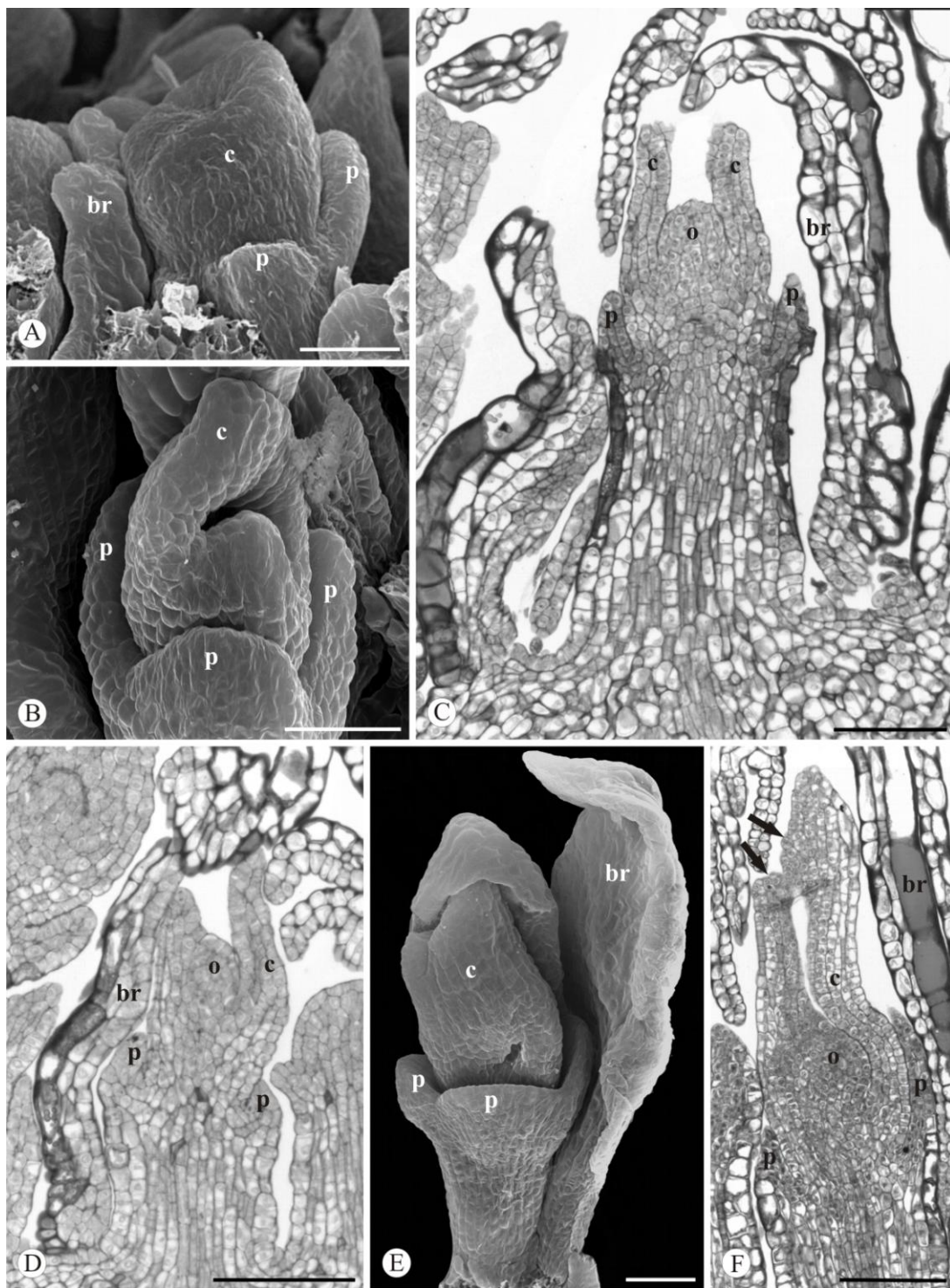


Figura 6. Estádios iniciais do desenvolvimento da flor carpelada em *Ficus citrifolia*. A: primórdios do perianto e carpelos já formados. Note o início da depressão no ápice do carpelo (MEV). B: abertura carpelar oblíqua ao carpelo ascidiado (MEV). C: iniciação do óvulo enquanto persiste a abertura carpelar (ML). D: seção longitudinal mediana, mesmo estágio de C (ML). E: flor carpelada em desenvolvimento protegida por bractéola. Note o aspecto ascidiado do carpelo, que se alonga mais que os órgãos do perianto (MEV). F: início da especialização estigmática (setas) no carpelo ainda aberto. br=bractéola, c=primórdio carpelar, o=óvulo em formação, p=primórdio perianto. Barras de escala=50µm (A, B e E), 100µm (C e D).

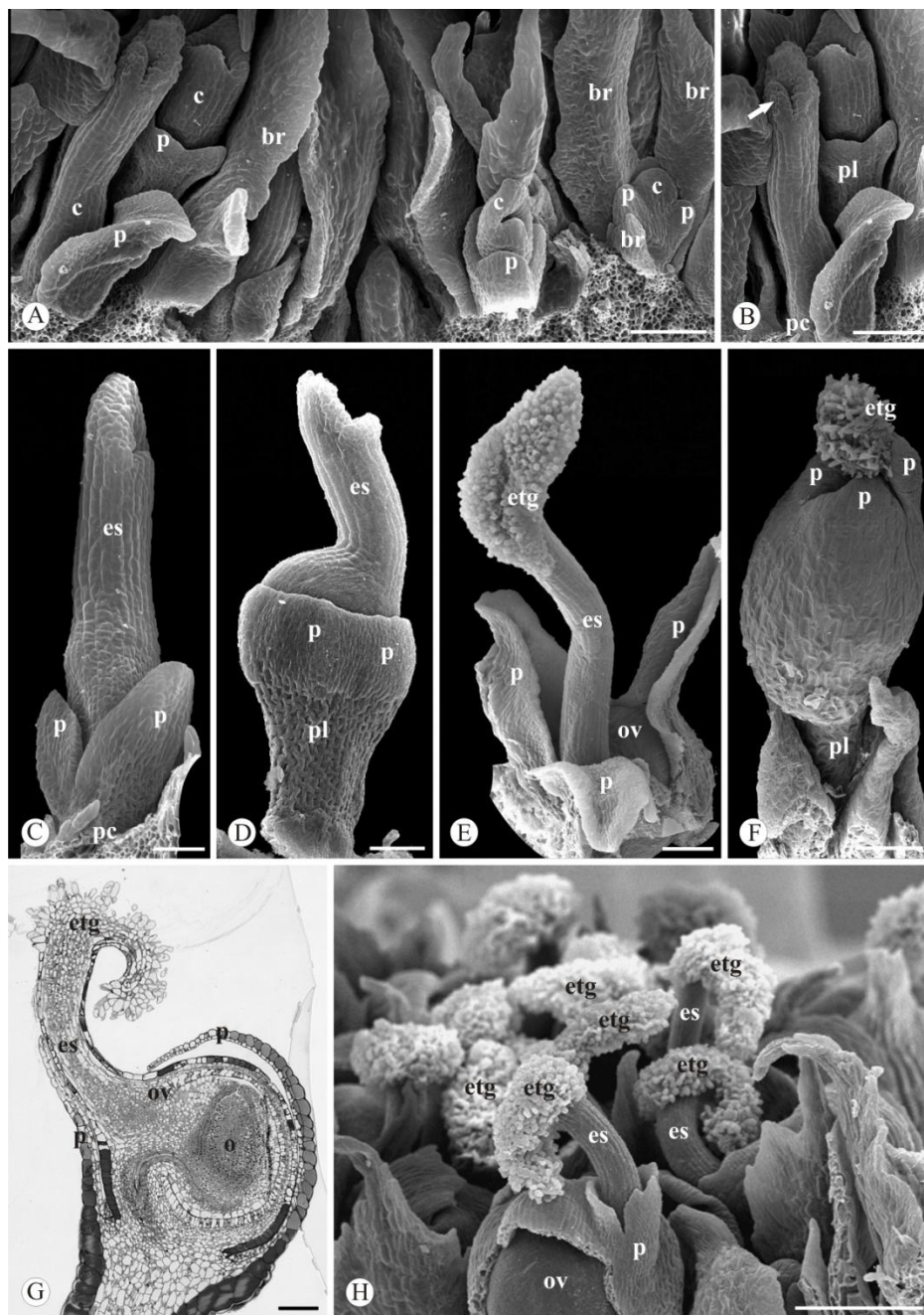


Figura 7. Estádios intermediários e finais do desenvolvimento da flor carpelada em *Ficus citrifolia*. **A:** visão geral do interior do sicônio, mostrando assincronia no desenvolvimento das flores carpeladas e suas bractéolas. Note flores carpeladas em estádios iniciais (direita) e posteriores (esquerda) (MEV). **B:** botões de flores carpeladas com pedicelo curto e longo estabelecem empacotamento floral denso no sicônio em desenvolvimento (MEV). Seta indica especialização da região estigmática. **C:** alongamento carpelar em botão com pedicelo curto (MEV). **D:** órgãos do perianto unidos na flor de estilete curto (MEV). **E:** flor de estilete longo com estigma diferenciado, exibindo papilas conspícuas (MEV). **F:** flor de estilete curto com estigma diferenciado e perianto unido (lacínios indicados por “p”) (MEV). **G:** seção longitudinal mediana em flor carpelada de estilete curto. (ML). **H:** arranjo do estigma das flores carpeladas na superfície interna do sicônio (MEV). br=bractéola, c=primórdio carpelar, es=estilete, etg=estigma, br=bractéolas, o=óvulo, ov=ovário, p=primórdio do perianto/perianto, pc=pedicelo curto, pl=pedicelo longo. Barras de escala=100µm (A, B, D, E, F e G), e 500µm (H).

Flor estaminada: O meristema floral é cônico (fig. 8A), diferente do meristema esférico observado nas flores carpeladas. Duas bractéolas laterais protegem o meristema da flor estaminada (fig. 8B). Os dois primórdios do perianto se unem logo no início do desenvolvimento floral (fig. 8C e 8D). Apenas um primórdio de estame é iniciado. As duas tecas se diferenciam antes que o filete se alongue e as exponha acima do perianto (8E). A antera assume uma posição paralela ao eixo floral durante a fase feminina (ou fase B) (fig. 8E). Antes da fase masculina (ou fase D), células da porção adaxial do filete passam por divisões anticlinais (fig. 8F), promovendo o alongamento do filete; a antera assume posição perpendicular ao eixo floral (fig. 8G e 8H). Os grãos de pólen são liberados por deiscência longitudinal da antera.

Não foi encontrado nenhum vestígio de iniciação de primórdios de carpelo nas flores estaminadas.

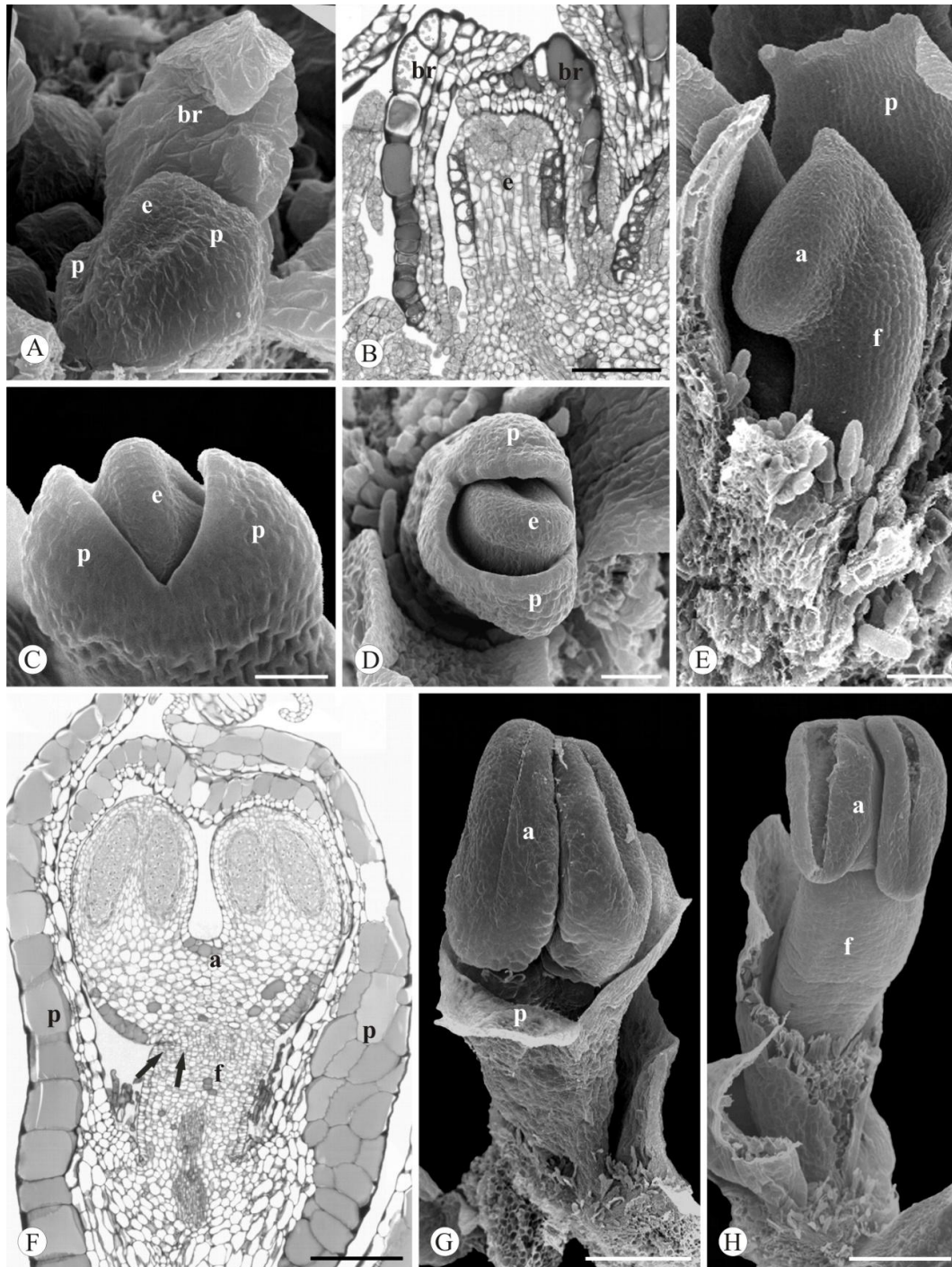


Figura 8. Estádios do desenvolvimento da flor estaminada em *Ficus citrifolia*. **A:** meristema de flor estaminada associado à bractéola. Note a iniciação dos primórdios do perianto (MEV). **B:** seção longitudinal em meristema floral posterior à A. Note o envolvimento das bractéolas (ML). **C:** botão floral em vista lateral, mostrando o primórdio estaminal recoberto pelo perianto (MEV). **D:** mesmo estágio de C, vista superior (MEV). **E:** botão floral com alongamento do filete e diferenciação da antera, perianto parcialmente removido (MEV). **F:** seção longitudinal em botão floral. Note as células em divisão, responsáveis pelo alongamento do filete durante a antese (setas). Perianto contínuo ao pedicelo (ML). **G:** flor estaminada completamente formada (MEV). **H:** flor estaminada em antese. Note a deiscência longitudinal e anteras elevadas (MEV). a=antera, br=bractéola, e=primórdio estaminal, f=filete, p=primórdio do perianto/perianto. Barras de escala= 50µm (A, C e D), 100µm (B e E), 200µm (F) e 500µm (G e H).

Ficus religiosa

Esta espécie exibe um único tipo de sicônio, que porta flores carpeladas distribuídas por todo interior da inflorescência e flores estaminadas ao redor do ostíolo (fig. 9).



Figura 9. Arranjo das flores estaminadas e carpeladas no sicônio de *Ficus religiosa*: As flores carpeladas estão densamente agrupadas e preenchem a maior parte do sicônio. As flores carpeladas estão densamente agrupadas. O lúmen siconial é revestido por um sinestigma coeso. Flores estaminadas (indicadas em preto) ocorrem na porção ostiolar, formando um único anel. Bractéolas não mostradas. Barra de escala= 5mm.

Meristemas de flores estaminadas ocorrem apenas ao redor do ostíolo, formando um único anel. O restante do sicônio é recoberto por meristemas de flores carpeladas. Orobrácteas preenchem a cavidade siconial até o momento da diferenciação do estigma (fig. 10A).

Flor carpelada: O meristema floral inicia dois primórdios de bractéolas, quatro ou cinco do perianto e um de carpelo. Os primórdios do perianto se alongam ao mesmo tempo em que ocorre o alongamento do carpelo (fig. 10B e 10C). Seu alongamento pode ser muito assimétrico (fig. 10D). O primórdio carpelar apresenta forma ascidiada como nas demais

espécies e sua abertura carpelar se torna oblíqua após a formação do tubo (fig. 10C e 10D). O alongamento dos primórdios carpelar e do perianto é mais acentuado nos botões situados no centro do sicônio (porção adaxial da inflorescência) que aqueles das margens do sicônio (porção abaxial da inflorescência) (fig. 10A, 10E e 10F). O crescimento do sicônio pode ser o responsável por este efeito, uma vez que as orobracteas perdem contato primeiro com as flores da região adaxial com a expansão da inflorescência.

As flores carpeladas são bastante congestionadas. O arranjo multiestratificado dos ovários torna-se evidente pelas diferenças no comprimento do pedicelo e estilete (fig. 9 e 10E). O estigma é filiforme e recoberto por papilas alongadas que se entrelaçam; formando um sinestigma bastante coeso que reveste a cavidade siconial dessa espécie (fig. 10F).

Não foi encontrado nenhum vestígio de iniciação de primórdios de estames nas flores carpeladas.

Flor estaminada: O meristema floral inicia um primórdio de bractéola, três de perianto e um de estame (fig. 11A e 11B). Os primórdios do perianto apresentam alongamento assimétrico (fig. 11B) e permanecem livres. O primórdio estaminal é cônico e permanece recoberto pelos primórdios do perianto até a diferenciação de filete e antera. Posteriormente este dá origem a um estame com duas tecas e filete curto (fig. 11C e 11D). Não há alongamento do filete mesmo na antese (fig. 11D) e a deiscência da antera é longitudinal.

Não foi encontrado nenhum vestígio de iniciação de primórdios de carpelo nas flores estaminadas.

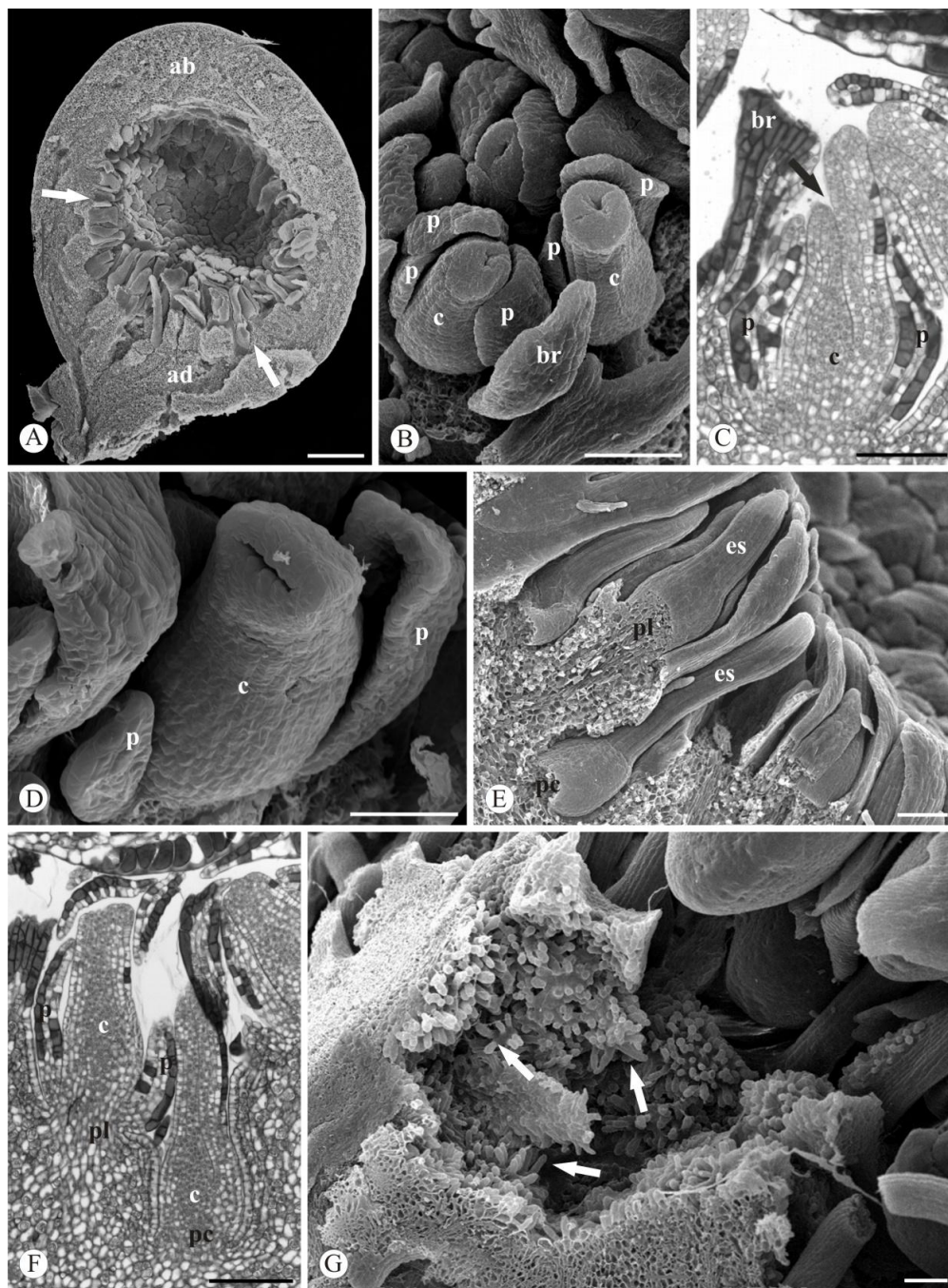


Figura 10. Estádios do desenvolvimento de flores carpeladas em *Ficus religiosa*. A: sicônio globoso mostrando a marca da pressão das orobrâcteas sobre as flores em desenvolvimento. Note o maior alongamento dos botões da região adaxial (seta inferior) que aquelas da região abaxial (seta superior) (MEV). B: botões de flores carpeladas durante alongamento dos primórdios do perianto e carpelar (MEV). C: seção longitudinal de botão floral em estágio pouco posterior à B. Note a abertura terminal lateralizada do carpelo (seta) (ML). D: alongamento assimétrico dos primórdios do perianto e carpelo ascidiado com abertura (MEV). E: disposição das flores carpeladas de pedicelo curto e longo no sicônio (porção adaxial). Note que as flores de pedicelo curto já exibem estilete alongado (MEV). F: seção longitudinal em sicônio e botões em mesmo estágio de E (porção adaxial) (ML). G: sinestigma coeso resultante do entrelaçamento das papilas de estigmas adjacentes. Note as papilas alongadas (setas) (MEV). ab=região abaxial, ad=região adaxial, br=bractéola, c=primórdio carpelar, es=estilete, p=primórdio do perianto/perianto, pc=pedicelo curto, pl=pedicelo longo. Barras de escala= 500µm (A), 100µm (B, C, E e F) e 50µm (D).

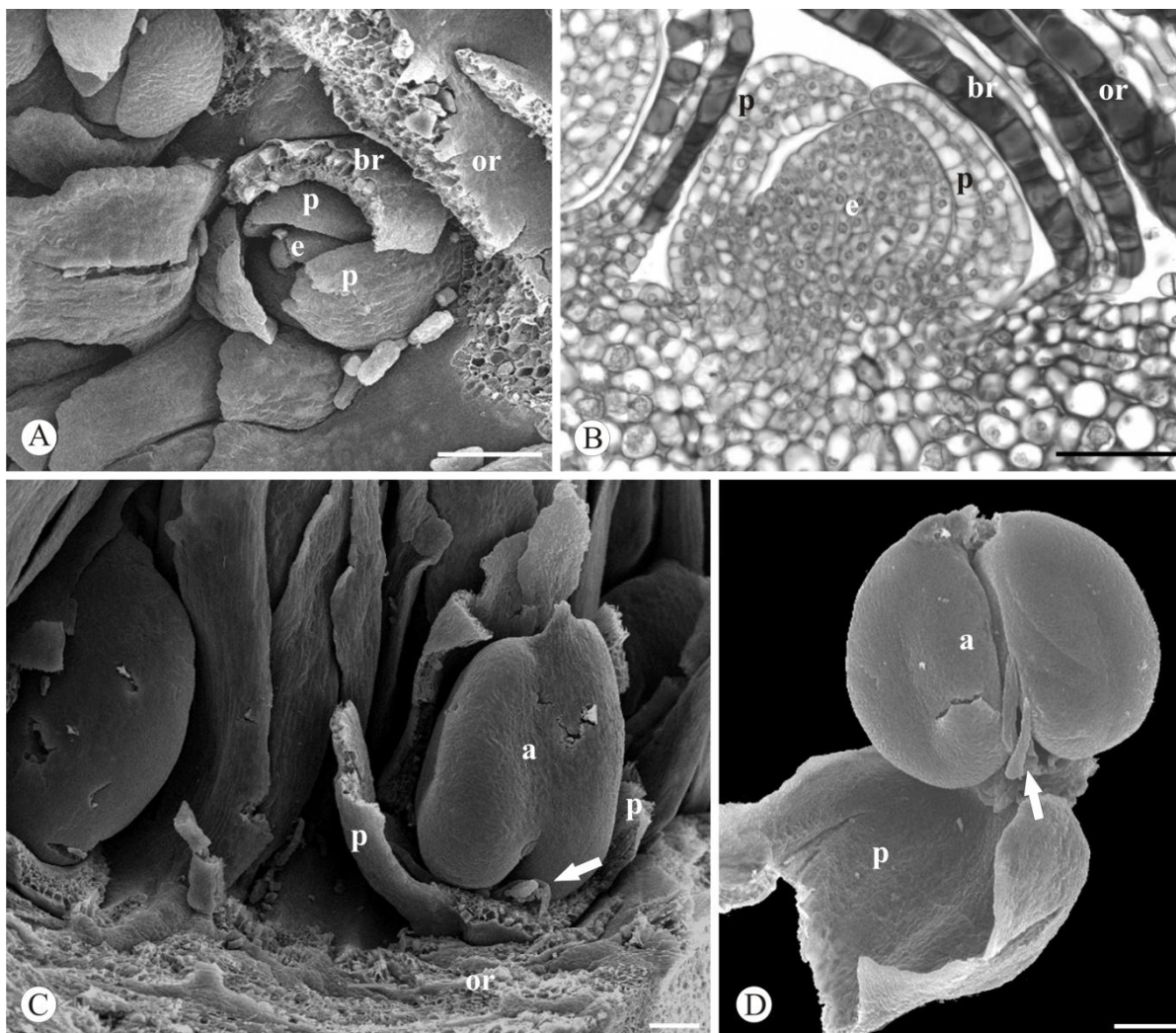


Figura 11. Estádios do desenvolvimento de flores estaminadas em *Ficus religiosa*. **A:** flor estaminada em desenvolvimento, próximo ao ostíolo. São formados uma bractéola, três primórdios do perianto e apenas um primórdio estaminal (MEV) **B:** seção longitudinal de meristema da flor estaminada com uma bractéola (abaxial) e dois primórdios de perianto. Note o alongamento assimétrico dos primórdios de perianto (ML). **C:** estame com antera diferenciada e filete curto. Note tricomas alongados entre as tecas da antera (seta) (MEV). **D:** flor estaminada antes da antese. Observe o filete curto e tricomas (seta) (MEV). a=antera, br=bractéola, e=primórdio estaminal, or=orobrâcea, p=primórdio do perianto/perianto. Barras de escala= 100µm (A, C e D) e 50µm (B).

Ficus racemosa

Esta espécie exibe um tipo de sicônio, que porta flores carpeladas de diferentes comprimentos de estilete, congestionadas e distribuídas por todo interior da inflorescência, e flores estaminadas, que formam poucos anéis no entorno do ostíolo (fig. 12).

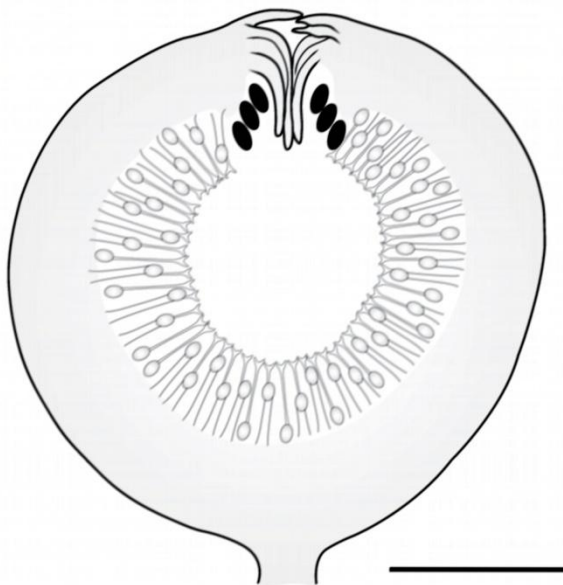


Figura 12. Arranjo das flores estaminadas e carpeladas no sicônio de *Ficus racemosa*. As flores estaminadas (indicadas em preto) são protegidas por duas bractéolas (não mostrada) e estão presentes em três anéis ou mais em torno do ostíolo. As flores carpeladas apresentam variação no comprimento do pedicelo floral e estilete, estando densamente agrupadas. Não ocorrem bractéolas entre estas. Há formação de um sinestigma contínuo. Barra de escala= 1 cm.

O sicônio inicia seu desenvolvimento exibindo forma discóide, com orobracteas marginais preenchendo o interior do sicônio (fig. 13A-B), e assume uma forma globosa. Os meristemas florais iniciam-se em uma superfície lisa, não sujeita à pressão das orobracteas (fig. 13A). A emergência dos meristemas florais é aleatória por toda cavidade siconial (fig. 13D). Nesta fase, são observados espaços entre um meristema e outro (fig. 13D-F), o que sugere não haver uma restrição espacial intensa.

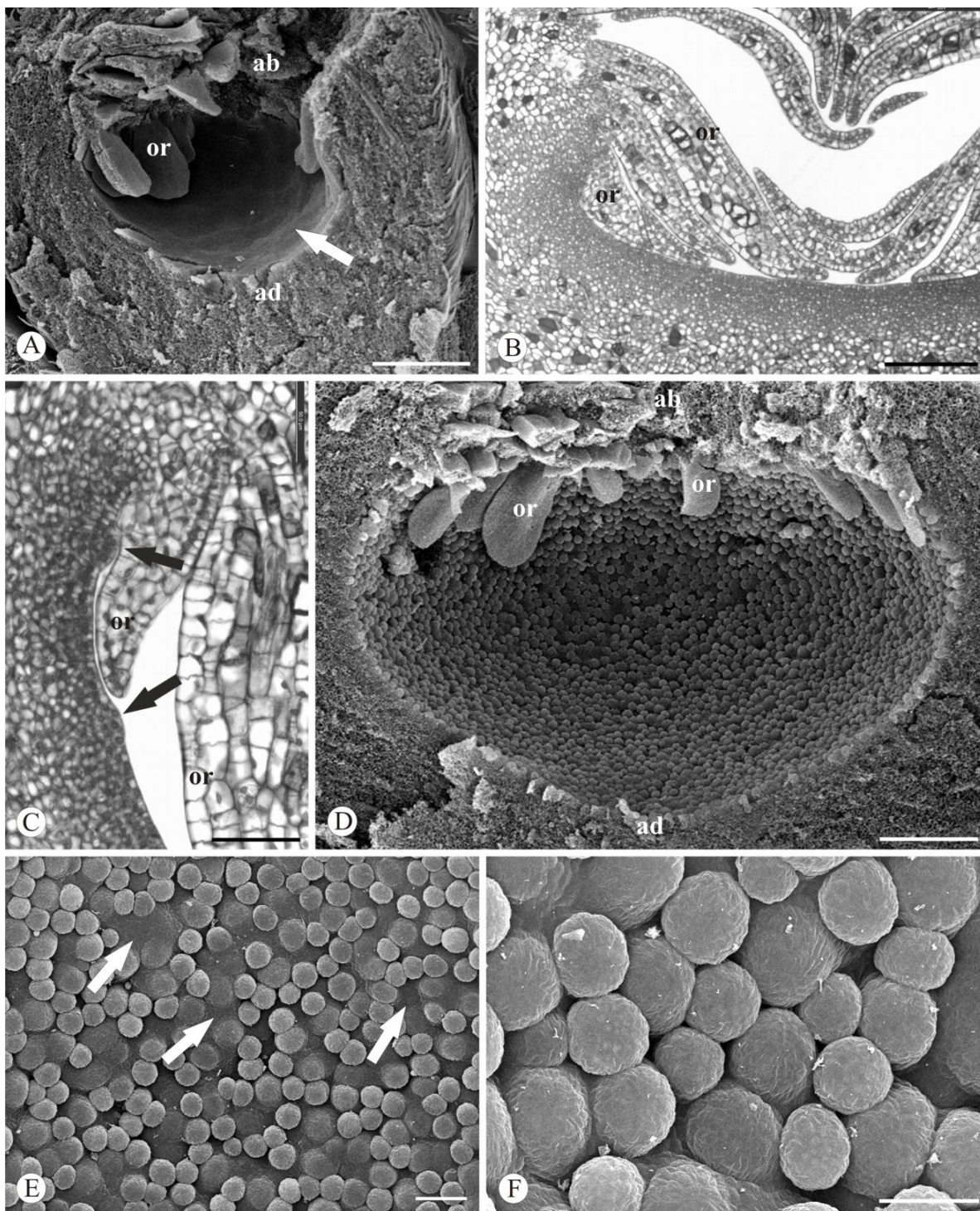


Figura 13. Estádios iniciais do desenvolvimento do sicônio em *Ficus racemosa*. A: interior do sicônio, mostrando a superfície lisa (seta), sem emergência de meristemas florais ou impressões das orobrâcteas (MEV). B: seção longitudinal do mesmo estágio que em A. Note que as orobrâcteas não comprimem a parede interna do sicônio (ML). C: seção longitudinal do sicônio, mostrando a emergência de dois meristemas florais (setas) (ML). D: vista geral de sicônio globoso, mostrando a formação dos meristemas florais (MEV). E: emergência assíncrona de meristemas florais no interior do sicônio. Note os espaços entre os meristemas (setas) (MEV). F: detalhe de E, mostrando diferenças no tamanho dos meristemas. ab=região abaxial, ad=região adaxial, or=orobrâctea. Barras de escala=500µm (A e D), 100µm (B e E) e 50µm (C e F).

Flor carpelada: Alguns meristemas de flores carpeladas emergem antes que outros (fig. 13E), acarretando diferenças em tamanho (fig. 13F). Não há formação de bractéolas. Os três primórdios do perianto são iniciados, seguidos imediatamente pela formação de um primórdio carpelar (fig. 14A), que cresce de maneira mais acentuada. O primórdio carpelar assume forma cilíndrica e, então, uma depressão central é formada no ápice (fig. 14A e 14B). As margens desta depressão crescem e o carpelo em desenvolvimento assume um aspecto ascidiado, com abertura carpelar ereta (fig. 14C e 14D). A iniciação do óvulo ocorre concomitantemente à formação do tubo carpelar e é anterior ao fechamento da abertura carpelar (fig. 14C). O pedicelo floral dos meristemas de emergência tardia alonga-se menos (fig. 14B e 14E). Assim, o estabelecimento das futuras flores com pedicelos longos e curtos ocorre precocemente. Nesta fase, existe amplo espaço entre os primórdios florais, ocupado às vezes por tricomas tectores presentes na parede interna do sicônio.

O alongamento carpelar é maior nas flores com pedicelo curto que naquelas de pedicelo longo, embora diferenças observadas na altura floral se devam ao comprimento do pedicelo (fig. 14B e 14E). Meristemas florais em estágio anterior à iniciação de primórdios de órgãos (fig. 14D) foram observados próximos a meristemas nos quais o primórdio carpelar já estava presente. A diferenciação do estigma inicia nos botões florais próximos à região adaxial (central) do sicônio. O perianto envolve o ovário nos estádios mais tardios de desenvolvimento (fig. 14E).

As flores carpeladas exibem ovário uniovulado, elíptico, com estilete subapical glabro de diferentes comprimentos (curtos, longos e intermediários), de acordo com a posição ocupada pelo ovário no sicônio (fig. 14F 14G). O perianto é formado por 3-4 órgãos unidos, permanecendo os lobos livres e crenados (fig. 14F e 14G). O empacotamento floral é acentuado na maturação floral (fig. 12). O estigma é clavado e possui uma depressão rasa central (fig. 14F e 14G). As papilas curtas de estigmas adjacentes se aderem por meio de secreção abundante formando um sinestigma coeso (fig. 14H).

Não foi encontrado vestígio de iniciação de primórdios de estames nas flores carpeladas.

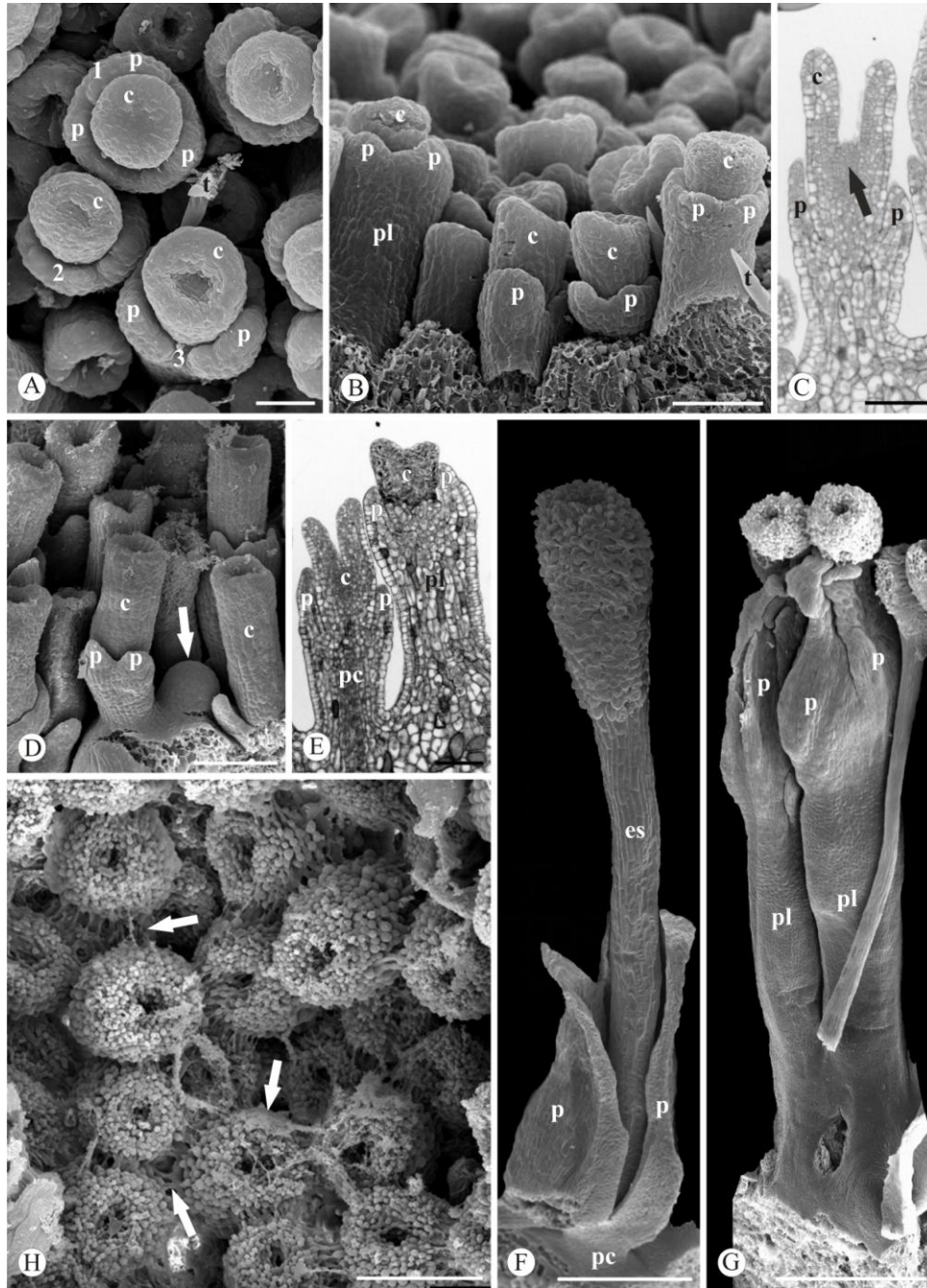


Figura 14. Estádios do desenvolvimento da flor carpelada em *Ficus racemosa*. A: sequência de formação da abertura carpelar (números em ordem crescente de maturidade). Os primórdios do perianto já iniciados estão em processo de alongamento (MEV). B: vista lateral de botões florais carpelados mostrando determinação precoce de pedicelos longos e curtos (MEV). C: seção longitudinal em botão floral mostrando a iniciação do óvulo (seta) no primórdio carpelar ainda aberto (ML). D: vista geral do interior do sicônio, mostrando assincronia no alongamento dos órgãos florais entre os botões carpelados. Note um meristema floral ainda sem a iniciação de órgãos (seta) (MEV). E: seção longitudinal de botões carpelados com diferentes comprimentos de pedicelo (ML). F: flor de estilete longo (flor de semente) (MEV). G: flores de estiletos curtos (flores de galhas) (MEV). H: sinestigma. Note a presença de secreção estigmática abundante (setas) (MEV). c=primórdio carpelar, es=estilete, ov=ovário, p=primórdio de perianto/perianto, pc=pedicelo curto, pl=pedicelo longo, t=tricoma. Barras de escala= 50µm (A, C e E), 100µm (B e D) e 200µm (F e H) e 500µm (G).

Flor estaminada: O meristema da flor estaminada emerge na margem do sicônio, protegido pelas orobracteas (fig. 15A). Esse meristema é maior que o meristema da flor carpelada (fig. 15A). Dois primórdios de bractéolas são iniciados lateralmente no meristema floral, que então se torna elíptico (fig. 15B). Quatro primórdios do perianto são iniciados após as bractéolas, em posição mais interna, seguidos por um primórdio estaminal central (fig. 15C e 15D). As bractéolas crescem de forma cuculada e cobrem completamente a flor estaminada até sua antese (fig. 15E). O primórdio central torna-se elíptico (disposto ao longo do eixo adaxial/abaxial do sicônio) (fig. 15C) e divide-se em outros dois primórdios estaminais (fig. 15C, 15F e 15G). O primórdio adaxial do perianto se alonga mais que os outros três (fig. 15F e 15G). Posteriormente os primórdios estaminais se diferenciam em anteras e filetes, dispostos ao longo do eixo floral. As anteras diferenciadas são intorsas (fig. 15H e 15I) e possuem uma projeção cônica no ápice entre as tecas (fig. 15H). O perianto é tubular na base com quatro lobos apicais. A exposição das anteras ocorre por meio do alongamento do filete e deiscência das anteras é longitudinal.

Não foi encontrado nenhum vestígio de iniciação de primórdios de carpelo nas flores estaminadas.

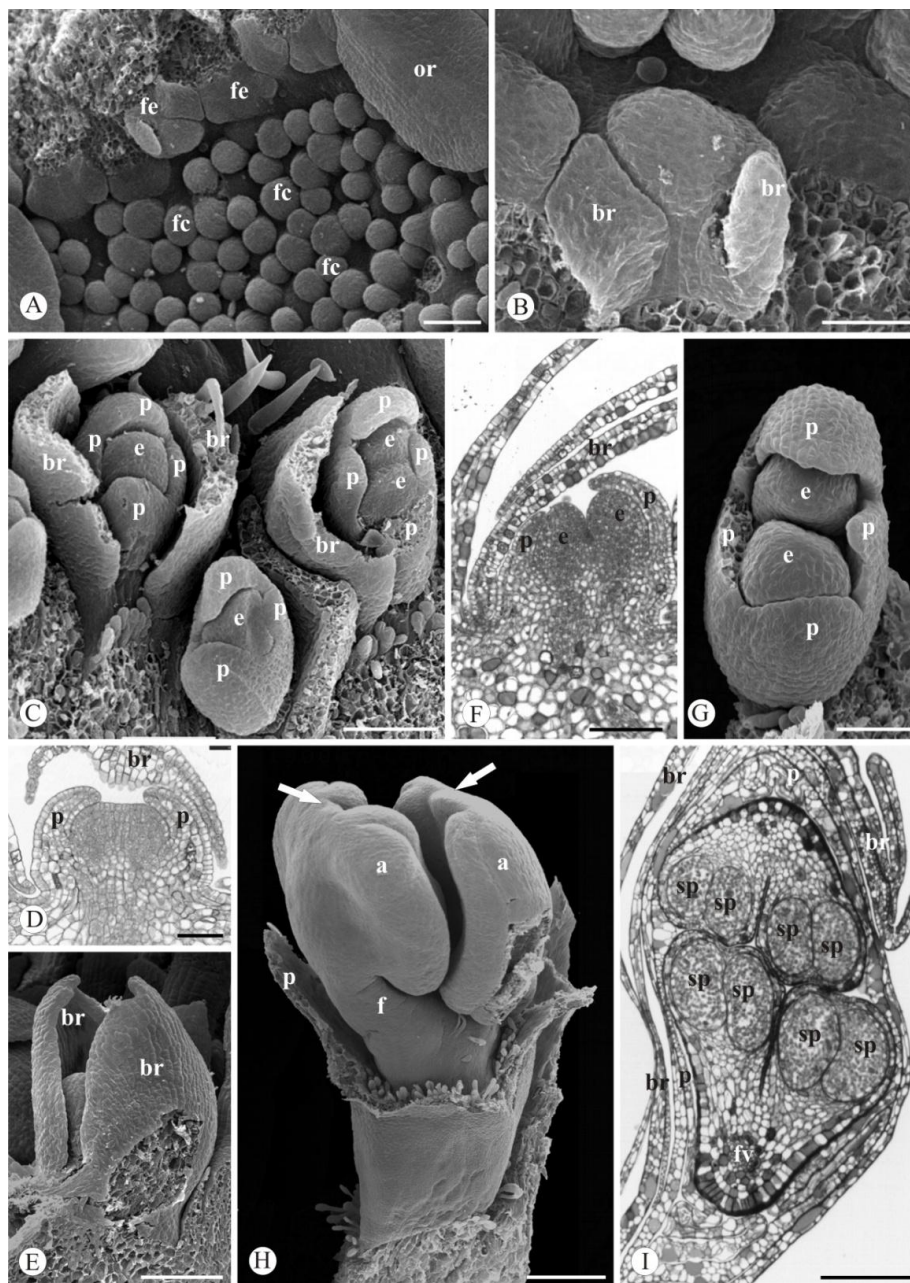


Figura 15. Estádios do desenvolvimento da flor estaminada em desenvolvimento de *Ficus racemosa*. **A:** distribuição dos meristemas de flores estaminadas (próximos ao ostíolo) no sicônio (MEV). **B:** iniciação do par de bractéolas (MEV). **C:** primórdios do perianto envolvem os primórdios estaminais desde sua emergência. Note o alongamento dos primórdios do perianto e dois primórdios estaminais (direita), e estágio anterior à divisão do primórdio central (esquerda e inferior) (MEV). **D:** seção longitudinal mostrando o primórdio central de estame ainda indiviso (ML). **E:** alongamento das duas bractéolas cuculeadas (MEV). **F:** alongamento assimétrico dos primórdios do perianto e primórdios de estames (ML). **G:** vista frontal (abaxial) em mesmo estágio de E (MEV). **H:** anteras introrsas com projeção cônica no ápice, entre as tecas (setas) (MEV). **I:** seção transversal em mesmo estágio de H. note o perianto envolvendo os dois estames, e os quatro sacos polínicos em cada antera (ML). **J:** seção longitudinal em mesmo estágio que H. flor séssil, filetes ainda não alongados. a=antera, br=bractéola, e=primórdio estaminal, f=filete, fe=meristema de flor estaminada, fc=meristema de flor carpelada, fv=feixe vascular, p=primórdio do perianto/perianto, sp=saco polínico. Barras de escala= 100µm (A, C, E e F), 50µm (B, D e G) e 200µm (H e I).

Ficus hispida

Esta espécie exibe dois tipos de sicônios em indivíduos distintos (fig. 16). Os sicônios produtores de semente apresentam flores carpeladas funcionais de estilete longo. Os outros sicônios, produtores de galha (e pólen), portam flores estaminadas (menos abundantes) apenas ao redor do ostíolo e flores carpeladas de estilete curto.

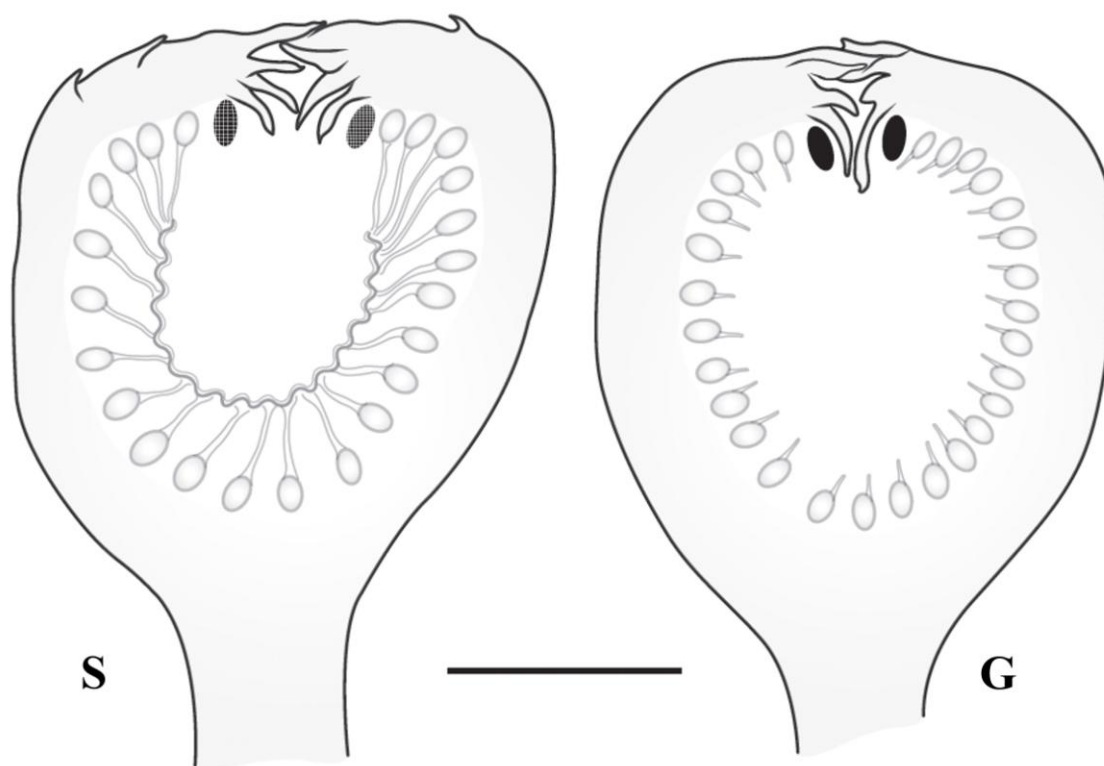


Figura 16. Arranjo das flores estaminadas e carpeladas nos sicônios de *Ficus hispida*: sicônio produtor de semente (S) e sicônio produtor de galha (G). Ambos apresentam tamanho semelhante durante a maturidade das flores carpeladas. No sicônio produtor de semente todas as flores carpeladas possuem estilos longos e estigmas aderidos que formam um sinestigma. Flores neutras (elipses quadriculadas) ocorrem apenas ao redor do ostíolo. O sicônio produtor de galha apresenta flores carpeladas com estilete curto e não formam sinestigma. As flores estaminadas (indicadas em preto) formam um único anel entorno do ostíolo e possuem duas bractéolas associadas (não mostrado). Barra de escala= 5mm.

A formação de ambos os tipos de sicônios passa por uma etapa em que a forma assumida é discóide seguida da forma globosa. Durante o estágio discóide as orobráceas crescem e preenchem toda a abertura da inflorescência, mas não invadem sua cavidade, à exceção das porções laterais da parede do sicônio, próximas ao ostíolo (fig. 17A). Os meristemas florais emergem ao acaso no interior do sicônio (fig. 17A e 17B), e aqueles situados na margem do sicônio exibem impressões deixadas durante a iniciação das

orobrácteas (fig. 17A). A disposição dos meristemas florais não é congesta e o crescimento do sicônio acarreta a expansão de sua cavidade, tornando maior o espaço entre as flores em desenvolvimento. Não há formação de nenhum primórdio de bractéolas em sicônios que produzem sementes ou galhas (fig. 17). Assim, as flores iniciam seu desenvolvimento num ambiente com pouca restrição espacial (fig. 17A, 17B e 17C). Os meristemas de flores carpeladas ocupam todo o interior do sicônio, à exceção do entorno do ostíolo, onde ocorrem meristemas de flores estaminadas (sicônio produtor de galhas) ou meristemas de flores neutras (sicônio produtor de sementes).

Flor carpelada: O meristema floral inicia três primórdios do perianto em ordem unidirecional (fig. 17D), sendo o primeiro primórdio abaxial, e, em seguida, o único primórdio carpelar central (fig. 17E e 17F). Os três primórdios do perianto se unem formando um anel (fig. 17G e 17H). No decorrer do desenvolvimento, o ápice do primórdio carpelar apresenta uma depressão central que dará origem à abertura carpelar (fig. 17E e 17F). O carpelo cresce como um tubo (fig. 18A, 18B e 18C) e o único óvulo é iniciado antes do fechamento da abertura carpelar (fig. 18B). Até este momento, não há diferenças aparentes entre os botões carpelados dos sicônios produtores de sementes e de galhas.

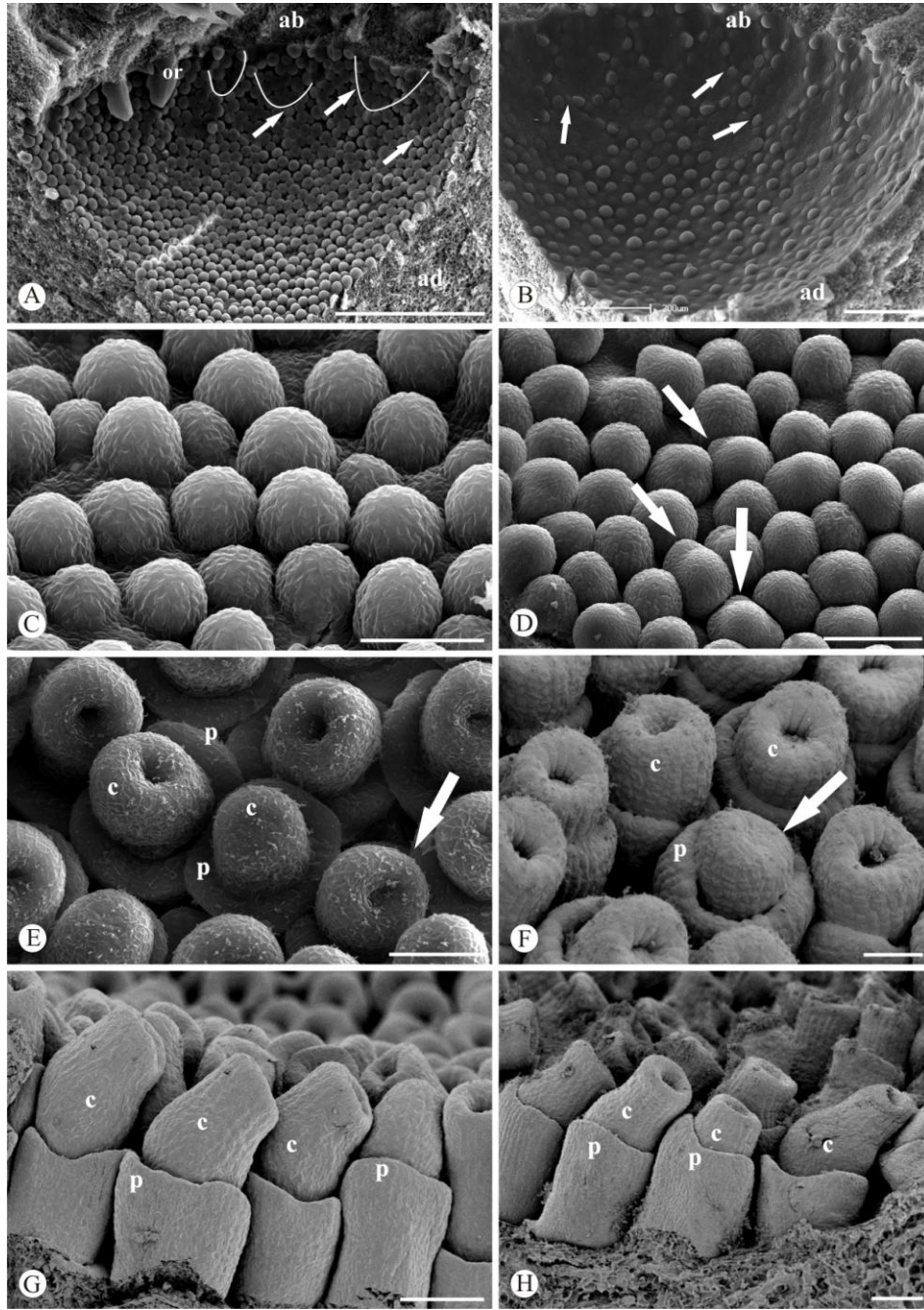


Figura 17. Estádios iniciais do desenvolvimento do sicônio e da flor carpelada de *Ficus hispida* (MEV). A, C, E e G: sicônio produtor de semente. B, D, F e H: sicônio produtor de galha. A: sicônio jovem, mostrando meristemas florais recém emergidos. Note a impressão mecânica das orobrácteas (setas e linhas brancas). B: sicônio jovem mostrando meristemas florais emergindo e impressões deixadas pelas orobrácteas marginais (setas). C: detalhe dos meristemas florais emergidos próximos à borda do sicônio. D: detalhe dos meristemas florais emergidos no centro do sicônio (região adaxial). E: ordem unidirecional de iniciação dos primórdios do perianto em vários meristemas florais (setas). F: primórdios de perianto e carpelo; formação da depressão no ápice do carpelo (seta). G: estágio semelhante ao mostrado em E nos sicônios de galha. Seta indica início da formação da depressão no ápice do carpelo. H: flores com carpelo ascidiado envolvido na base pelo perianto curto em desenvolvimento. I: flores com carpelo ascidiado, onde o perianto cresce mais que em G. ab=região abaxial, ad=região adaxial, c=primórdio carpelar, or=orobráctea, p=primórdio do perianto. Barras de escala= 500µm (A), 200µm (B), 50µm (C e E) e 100µm (D, F, G e H).

As flores carpeladas do sicônio produtor de galha também são sésseis e os ovários formam um único estrato no interior do sicônio. O perianto envolve completamente o ovário, até a inserção do estilete (fig. 18H e 18I). O estilete é subapical ao ovário, curto e glabro. Seu alongamento é menos pronunciado que no sicônio produtor de semente, embora atinja altura uniforme entre todas as flores. O estigma também é infundibuliforme, mas não forma papilas (fig. 18H e 18I). Não há adesão entre estigmas de flores adjacentes, assim não há formação de sinestigma (fig. 18J).

Não foram encontrados vestígios de iniciação de primórdios de estames nas flores carpeladas.

Flor estaminada: Os meristemas florais formam uma ou duas fileiras ao redor do ostíolo. Duas bractéolas são iniciadas na porção lateral do meristema floral e revestem os primórdios do perianto durante todo seu desenvolvimento (fig. 19A). Após a formação dos primórdios do perianto, o único primórdio estaminal é iniciado (fig. 19B), seguido de um primórdio carpelar na porção abaxial do meristema floral (fig 19B e 19C). O primórdio carpelar logo é suprimido, enquanto o único primórdio de estame prossegue em seu desenvolvimento. Dados sobre a antera madura nas flores estaminadas não foram obtidos.

Flor neutra: Os meristemas são formados ao redor do ostíolo no sicônio produtor de sementes. Da mesma forma que a flor estaminada do sicônio produtor de galha, o meristema dá origem a duas bractéolas que revestem os dois primórdios do perianto e do único verticilo reprodutivo não funcional (fig. 19D). Os primórdios do perianto envolvem a base do primórdio central, que se desenvolve numa estrutura laminar sem qualquer evidência de tecido esporogênico (fig. 19E). O perianto envolve este verticilo durante toda a fase feminina do sicônio produtor de semente (fig. 19F).

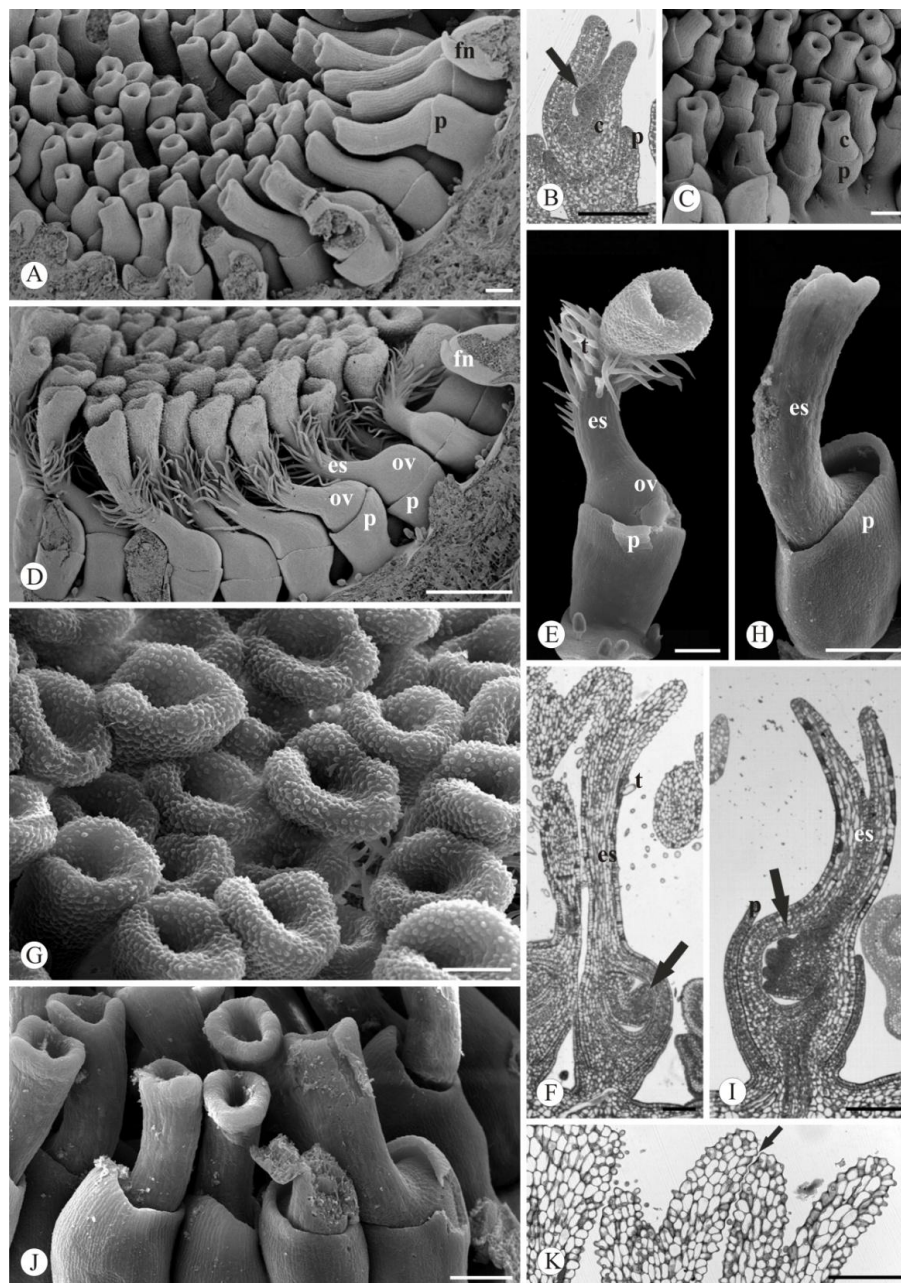


Figura 18. Estádios finais do desenvolvimento da flor carpelada de *Ficus hispida*. A, B, D, F, G e K: sicônio produtor de semente. C, H, I e J: sicônio produtor de galha. A: alongamento do estilete das flores carpeladas. Note que o crescimento é iniciado da região abaxial (direita) para adaxial (esquerda) (MEV). B: seção longitudinal mostrando a iniciação do óvulo (seta) no primórdio carpelar ainda aberto (ML). C: flores carpeladas em desenvolvimento mostrando carpelos ascidiados situados a mesma altura da parede do sicônio (MEV). D: flores carpeladas com arranjo uniestratificado do ovário. Note ainda a presença de flores neutras próximas ao ostíolo (MEV). E: flor carpelada de sicônio produtor de semente (MEV). F: seção longitudinal em flor carpelada mostrando ovulo em desenvolvimento (seta) (ML). G: detalhe do sinestigma (MEV). H: flor carpelada de sicônio produtor de galha (MEV). I: seção longitudinal em flor carpelada mostrando ovulo em desenvolvimento (seta) (ML). J: disposição das flores carpeladas em sicônio produtor de galha. Note a ausência de sinestigma (MEV). K: detalhe anatômico do sinestigma em sicônio produtor de semente (ML). c=primórdio carpelar, es=estilete, fn=flor neutra, or=orobracteia, ov=ovário, p=primórdio do perianto/perianto, t=tricoma. Barras de escala= 100µm (A, B, C, E-K) e 500µm (D).

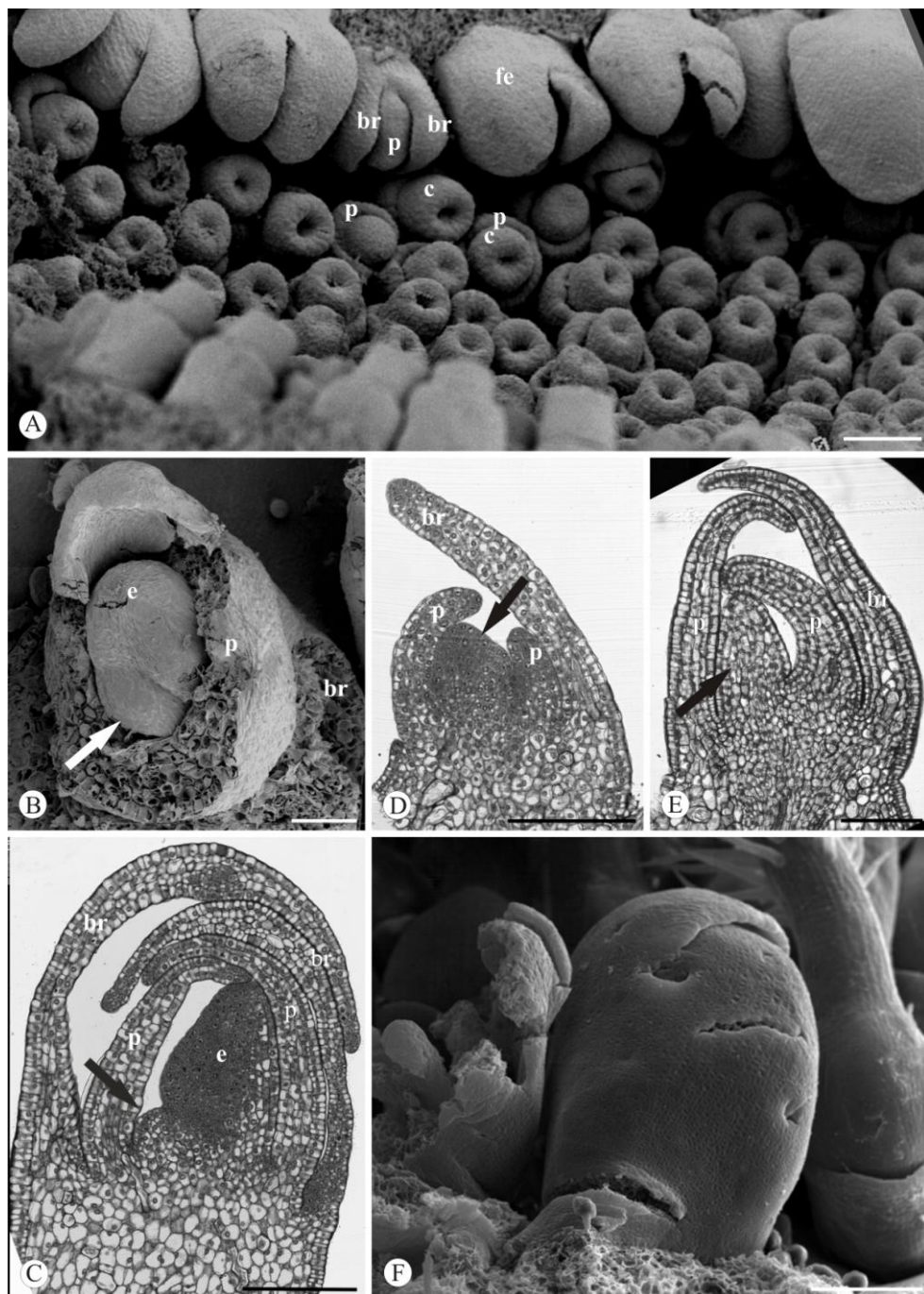


Figura 19. Estádios do desenvolvimento da flor estaminada e da flor neutra de *Ficus hispida*. A-C: sicônio produtor de galha. D-F: sicônio produtor de semente. **A:** início do desenvolvimento das flores estaminadas ao redor do ostíolo em sicônio produtor de galha. Note a presença de duas bractéolas no meristema floral (MEV). **B:** primórdio do estame (e) e primórdio carpelar (seta) iniciados. **C:** seção longitudinal em estágio semelhante ao em B (ML). Primórdio carpelar indicado pela seta. **D:** início do desenvolvimento da flor neutra em sicônio produtor de semente (ML). Apenas um primórdio “reprodutivo” é iniciado (seta) e logo recoberto pelos primórdios do perianto. **E:** estágio posterior, mostrando a flor neutra durante antese das flores carpeladas. Note a bractéola abaxial e o órgão do perianto formado, envolvendo completamente o verticilo reprodutivo não-funcional (seta) (ML). **F:** flor neutra durante antese das flores carpeladas (MEV). br=bractéola, c=primórdio carpelar, e=primórdio estaminal, fe=flor estaminada, p=primórdio do perianto/perianto. Barras de escala= 100µm (A, C-F) e 50µm (B).

As principais diferenças observadas na morfologia do sicônio em desenvolvimento das quatro espécies estudadas de *Ficus* estão listadas na Tabela 2.

Discussão

A plasticidade de sistemas sexuais exibida em *Ficus citrifolia* (monóica), *F. hispida* (ginodióica), *F. racemosa* (monóica secundária) e *F. religiosa* (monóica) não é acompanhada por variações nas vias ontogenéticas que culminam na condição flor imperfeita neste grupo (ver tabela 3). A ausência de estames na flor carpelada, tipo floral predominante nestas espécies, ocorre por perda de órgãos, condição comumente encontrada em *Ficus* (ver tabela 3). A ausência de carpelos na flor estaminada também ocorre por perda nas espécies monóicas estudadas *F. citrifolia*, *F. racemosa*, *F. religiosa*, com registro de supressão para a espécie ginodióica *F. hispida*. Perda e supressão carpelares parecem ser comumente encontradas em espécies monóicas e ginodióicas/dióica, respectivamente (ver tabela 3, Condit 1932, Beck & Lord 1988, Verkerke 1987, Galil *et al.* 1970, Maier *et al.* 1997). Exceções a este padrão são *Ficus sycomorus* (monóica, com supressão carpelar) e *Maclura pomifera* (dióica, com perda carpelar). É necessário considerar, ainda, outras espécies monóicas das seções *Pharmacosycea* e *Sycomorus* (Corner 1981, Berg 2001, Berg & Corner 2005) que possuem descrições de pistilódios, o que amplia a ocorrência de supressão carpelar (Corner 1981, Berg & Coner 2005).

Tabela 2: Resumo das principais diferenças estruturais observadas entre as espécies estudadas de *Ficus*.

Espécie	Pressão das orobrâcteas no início do desenvolvimento do sicônio	Número de bractéolas	Número e união dos elementos do perianto na flor carpelada	Número e união dos elementos do perianto na flor estaminada	Número de estames na flor estaminada	Forma do estigma	Organização em sinestigma	Ocupação da cavidade do sicônio pelas flores
<i>Ficus citrifolia</i>	Sim	1 (flor carpelada), 2 (flor estaminada)	3 (unidos na flor de estilete curto ou livres na flor de estilete longo)	2 (unidos na base)	1	Filiforme (papilas alongadas)	União fraca de 3-5 estigmas	Menos que a metade (fig. 4)
<i>Ficus religiosa.</i>	Sim	2 (flor carpelada) 1 (flor estaminada)	5 (livres)	3 (livres)	1	Filiforme (papilas alongadas)	Coeso e contínuo	Total (fig. 9)
<i>Ficus racemosa</i>	Não	2 (flor estaminada)	3-4 (unidos na base)	4 (unidos na base)	2	Clavado (papilas curtas)	Coeso (por secreção) e contínuo	Mais que a metade (fig. 12)
<i>Ficus hispida</i> (sicônio seminífero)	Não	2 (flor neutra)	3 (unidos)	-	-	Infundibuliforme (papilas curtas)	Coeso e contínuo	Metade (fig. 16)
<i>Ficus hispida</i> (sicônio galífero)	Não	2 (flor estaminada)	3 (unidos)	4 (unidos)	1	Infundibuliforme (sem papilas)	Ausente	Menos que a metade (fig. 16)

Tabela 3: Perda (P) e supressão (S) de verticilos reprodutivos em algumas espécies de Moraceae. As espécies foram separadas quanto à expressão sexual em dióicas (D), ginodióicas (G) e monóicas (M).

Tribo	Seção	Espécie	Sistema sexual	Flor carpelada	Flor estaminada	Referência
Artocarpae:		<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	M	P	P	Moncur 1985
Ficeae:	<i>Americana:</i>	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	M	P	P	Presente trabalho
	<i>Ficus:</i>	<i>Ficus carica</i> L.	G	P	S	Condit 1932, Beck & Lord 1988
	<i>Sycidium:</i>	<i>Ficus asperifolia</i> Miq.	G	P	S	Verkerke 1987
	<i>Sycocarpus:</i>	<i>Ficus hispida</i> L.	G	P	S	Presente trabalho
	<i>Sycomorus:</i>	<i>Ficus racemosa</i> L.	M	P	P	Presente trabalho
		<i>Ficus sycomorus</i> L.	M	P	S	Galil <i>et al.</i> 1970
		<i>Ficus sur</i> Forsskål	M	P	P	Verkerke 1988
	<i>Urostigma:</i>	<i>Ficus religiosa</i> L.	M	P	P	Presente trabalho
Maclureae:		<i>Maclura pomifera</i> (Raf.) C.K. Schneid	D	P	P	Maier <i>et al.</i> 1997
Moreae:		<i>Morus rubra</i> L.	D	P	S	Maier <i>et al.</i> 1997

A perda estaminal na flor carpelada de *Ficus* pode ter várias explicações. Uma delas evoca mudanças homeóticas durante o desenvolvimento floral, ou seja, a mudança de identidade de um verticilo reprodutivo seria interpretada como perda de órgãos (Mitchell & Diggle 2005). No entanto, alterações dessa natureza não explicariam esse fenômeno em *Ficus*, pois eventuais estames seriam transformados em carpelos adicionais (Storey 1969), o que não é observado. Outra envolveria a transição a partir de uma condição de supressão para outra de perda (Mitchell & Diggle 2005). A formação de uma estrutura reprodutiva não mais funcional poderia ser interrompida em estádios cada vez mais anteriores no desenvolvimento, como reposta a uma pressão seletiva para redistribuição de recursos, até que houvesse ausência completa de iniciação desse verticilo. Nesse sentido, haveria mudanças no tempo ontogenético da inibição do verticilo não-funcional (estames), ou seja, alterações heterocrônicas (Mitchell & Diggle 2005). Heterocronia diz respeito a mudanças no tempo relativo de eventos ontogenéticos ao longo do desenvolvimento entre espécies relacionadas (Klingerberg 1998) e constituiria um mecanismo importante promotor da diversificação floral (Hufford 1997). Tal processo pode ser ilustrado pelo caso de *Consolea* L. Lem. (Cactaceae), que apresenta dioícia críptica. Mudanças heterocrônicas teriam levado à ativação precoce de um programa de senescência em óvulos ainda em formação, resultando em flores funcionalmente masculinas em algumas espécies (Strittmatter *et al.* 2008). Entretanto, casos de perda não podem ser atribuídos à heterocronia (Bateman & Rudall 2005), devido à impossibilidade de reconstrução da rota ontogenética que culmina nesse processo.

Outra explicação estaria relacionada a contingências ontogenéticas espaciais. Os recursos para o desenvolvimento floral em *Ficus* iriam além dos nutrientes dispensados, englobando também a disponibilidade de espaço (Verkerke 1988, Kerdelhué & Rasplus 1996, Anstett 2001). O contingente espacial (Kirchoff 2003, Endress 2008) pode ter desempenhado um papel importante na redução estaminal nas flores carpeladas, mais abundantes no interior do sicônio que as flores estaminadas (Verkerke 1989, Berg 1990, Kjellberg *et al.* 2001) e, assim, mais efetivas na competição por espaço (Endress 2008). Nessa perspectiva, a perda de estames pode ser um “remanescente” (*sensu* Gould & Lewontin 1979) na história evolutiva de *Ficus*, pois seria resultado da própria organização congesta das flores em um sicônio (Datwyler & Weiblen 2004, Clement & Weiblen 2009).

No entanto, perda estaminal parece uma condição comum em Moraceae (Moncur 1985, Maier *et al.* 1997) (tabela 3), e não exclusiva de *Ficus*. Uma vez que os representantes da família usualmente apresentam uma arquitetura complexa de suas inflorescências (Berg 2001, Clement & Weiblen 2009), o argumento de restrição espacial poderia ainda ser utilizado. De forma semelhante, *Betula alnoides* Buch.-Ham. ex D. Don (Betulaceae; Lin *et al.* 2010) apresenta perda de verticilos reprodutivos em suas flores imperfeitas, organizadas em inflorescências bastante congestionadas (címulas).

A supressão carpelar na flor estaminada de *Ficus hispida* pode ser considerada precoce, se comparada à encontrada em *F. sycomorus* (Galil *et al.* 1970) e *F. carica* (Beck & Lord 1988), nas quais o primórdio carpelar alonga-se nos estádios iniciais e é suprimido apenas quando já há formação do tecido esporogênico. A supressão precoce do carpelo em *F. hispida* indica que o vestígio de primórdio carpelar não se trata de um pistilódio, como comumente encontrado em grupos monóicos (seções *Pharmacosycea*, *Sycomorus*) e ginodióicos (seções *Ficus*, *Kissosycea*, *Sycidium*, *Sycocarpus*) de Moraceae (Corner 1981, Berg 2001, Berg & Corner 2005). Pistilódios podem preservar características típicas de carpelos maduros (Verkerke 1987, Berg 1990), o que sugere perda funcional em estádios tardios do desenvolvimento, ou ainda, apresentar morfologias muito discrepantes de um carpelo, como estruturas com forma subulada (p.ex. subgênero *Pharmacosycea*, seção *Kissosycea*, entre outros; Berg & Corner 2005).

A reconstrução da evolução de pistilódios em *Ficus* é complexa com o montante atual de dados disponíveis. Como sua ocorrência ao longo da filogenia é difusa (ocorrem em grupos com diferentes expressões sexuais, em linhagens basais e derivadas) e não sugere um padrão evidente, fica difícil estabelecer uma sequência evolutiva para este caráter em relação à perda ou supressão do carpelo em flores estaminadas. O mais provável é que diferentes linhagens do gênero tenham perdido o vestígio carpelar remanescente, do que aquelas que ainda apresentam pistilódios readquiram sua expressão, uma vez que a eliminação de um caráter é tida como um processo irreversível (lei de Dollo) (Zuffal & Rausher 2004, Tripp & Manos 2008).

Estados de caracteres como emergência assincrônica dos meristemas florais no sicônio, supressão precoce em flores neutras, a iniciação de apenas um carpelo, que culmina em um órgão ascidiado, a iniciação e a natureza do perianto e a estrutura do sinestigma de *Ficus* merecem ser ressaltados, devido a sua importância taxonômica e na biologia reprodutiva do grupo, e serão discutidos a seguir.

Emergência dos meristemas florais

A organização dos meristemas das flores estaminadas mostrou variação quanto à disposição no interior do sicônio independente da expressão sexual. Apenas em *Ficus citrifolia*, as flores estaminadas estão dispersas por toda inflorescência, mais ou menos escondidas sob as flores carpeladas, abaixo do sinestigma. A exposição das anteras ocorre usualmente pelo alongamento do filete e pedicelo floral (ver Berg & Wiebes 1992). Nas demais espécies (*F. racemosa* e *F. religiosa* – monóicas, *F. hispida* - ginodióica), os meristemas das flores estaminadas estão confinados ao entorno do ostíolo, região submetida à pressão intensa exercida pelas orobracteas. O desenvolvimento tardio destes meristemas em relação aos de flores carpeladas pode estar envolvido na protoginia relatada para as espécies de *Ficus* por Berg (1990). A exposição das anteras, nestes casos, está associada com o rompimento da proteção conferida pelas bractéolas e pelo perianto, por meio do crescimento do filete (Berg & Wiebes 1992). A condição de flores estaminadas próximas ao ostíolo parece a mais frequente no gênero, presente em todas as espécies dos subgêneros *Sycidium* e *Sycomorus* (Berg & Corner 2005) e o padrão visto em *F. citrifolia* ocorre em algumas espécies dos subgêneros *Ficus*, *Synoechia* e *Urostigma* (*sensu* Berg 1989) (Berg & Corner 2005). A disposição das flores estaminadas no sicônio deve ter relação com aspectos da polinização em cada espécie.

Flores neutras

Ficus hispida e todas as demais espécies ginodióicas de *Ficus* (Berg & Corner 2005) exibem flores neutras. Este termo é usado para descrever flores que substituem as flores estaminadas em sicônios seminíferos (Berg 1990), sejam dispersas ou ao redor do ostíolo. São geralmente constituídas por um perianto reduzido e um estame abortado (Berg & Corner 2005). A supressão da função reprodutiva nestas flores em *F. hispida* é precoce

em relação a *F. carica* (Beck & Lord 1988). Em *F. hispida* há iniciação de apenas um órgão, com posição equivalente a um verticilo reprodutivo, mas sem diferenciação de carpelo ou estame, e em *F. carica* as flores neutras diferenciam órgãos de verticilos protetores e reprodutivos, sendo abortados posteriormente (Beck & Lord 1988). Flores neutras seriam homólogas às flores estaminadas (*sensu* Hall 2003, Rutishauser & Moline. 2005), por sua equivalência de posição no sicônio e forma/iniciação dos primórdios de órgãos. Entretanto, tais flores devem ter perdido sua função reprodutiva durante a transição da monoícia para ginodioícia em *Ficus*. Permanece incerto se as flores estaminadas das espécies monóicas descendentes de linhagens ginodióicas (monoícia secundária) seriam homólogas às flores neutras. Estudos adicionais devem ser feitos no sentido de esclarecer esta relação de homologia.

Carpelo

Apenas um primórdio carpelar é iniciado em *Ficus citrifolia*, *F. hispida*, *F. racemosa*, *F. religiosa* (presente trabalho), *F. asperifolia* (Verkerke 1987), *F. carica* (Beck & Lord 1988) e *F. sur* (Verkerke 1988). No entanto, outros trabalhos sugerem a existência de dois carpelos em espécies de Moraceae (Bechtel 1921), embora o ovário seja sempre unilocular, eventualmente com dois ramos estigmáticos (Berg 2001). A base do gineceu em *F. religiosa* apresenta duas bandas vasculares e apenas uma delas atinge o estigma, o que sugere supressão de um dos carpelos (Johri & Konar 1956). Em *F. sycomorus* é observada a iniciação de dois carpelos nas flores carpeladas e posterior degeneração de um deles (Galil *et al.* 1970). Parece haver também mais de um carpelo em algumas flores de *F. insipida* Willd. (*Pharmacosycea*, Do Ó 2008). Outros estudos de desenvolvimento floral são cruciais para a compreensão da evolução do carpelo em Moraceae, uma vez que os dados escassos para a família (Moncur 1985, Maier *et al.* 1997) não fornecem dados suficientes para o esclarecimento da perda em *Ficus* deste eventual segundo carpelo.

A forma ascidiada do carpelo é comum às espécies estudadas de *Ficus*, com variações na posição da abertura carpelar (mais oblíqua em *F. citrifolia* e *F. religiosa*). Esse tipo de carpelo é postulado como a condição ancestral das angiospermas (Endress & Igersheim 2000, Endress & Doyle 2009), mesmo ocorrendo em diversos grupos de Magnoliales (Igersheim & Endress 1997), monocotiledôneas (Igersheim *et al.* 2001) e

eudicotiledôneas (Endress & Igersheim 1999). Não constam na literatura informações sobre o valor adaptativo deste tipo de carpelo. Em *Ficus*, sugere-se que a iniciação do primórdio como um tubo, com crescimento homogêneo de suas margens (ver Endress 2005), favoreça o rápido crescimento do órgão em relação ao perianto. Nas linhagens basais de angiospermas a forma ascidiada está associada ao fechamento carpelar por secreção (Endress & Igersheim 2000). Entretanto, a morfologia ascidiada não determina o tipo de selamento do carpelo (Endress & Igersheim 2000), uma vez que é observada fusão pós-genital em carpelos ascidiados, como em Ranunculaceae (Endress & Igersheim 1999) e agora em Moraceae. Assim, a forma do carpelo é um caráter variável em táxons supra-familiares, com alguma uniformidade dentro das famílias (Endress & Igersheim 2000).

O carpelo em *Ficus* pode ser considerado aberto, de acordo com o conceito de Tucker & Kantz (2001), pois a iniciação do óvulo é precoce, ou seja, anterior ao fechamento da abertura carpelar. Essa condição é encontrada em algumas eudicotiledôneas basais (Papaveraceae e Berberidaceae - Endress 1995), algumas Caryophyllales (Basellaceae - Sattler & Lacroix 1988, Plumbaginaceae - De Laet *et al.* 1995) e outras rosídeas (Leguminosae - Tucker & Kantz 2001). Tal condição tem significado adaptativo questionável, já que retarda a proteção dos óvulos. É importante considerar, no entanto, que o tipo de inflorescência apresentado pelas espécies de *Ficus* pode conferir proteção aos óvulos no início de seu desenvolvimento. O carpelo aberto deve ser interpretado como uma mudança heterocrônica funcional, em que ocorre início precoce do óvulo ou atraso no fechamento das margens carpelares (Tucker & Kantz 2001). Sua frequência é maior nas espécies uniovuladas (Tucker & Kantz 2001).

Perianto

A ordem unidirecional de iniciação dos primórdios do perianto em *Ficus citrifolia*, *F. hispida*, *F. racemosa* e *F. religiosa* é compartilhada por *F. asperifolia* (Verkerke 1987), *F. carica* (Beck & Lord 1988) e *F. sur* (Verkerke 1988), e considerada indicativo de órgão de natureza sepalar por Soltis *et al.* (2005). Outras características citadas como sepalares por Endress (1994), que ocorrem nos órgãos do perianto das espécies estudadas de *Ficus*, são a forma lanceolada (quando não unido), os traços vasculares inconspícuos e a ausência de grandes espaços intercelulares. Sépalas são geralmente robustas, persistentes, com uma

base ampla e ápice estreito, além de apresentarem três cordões vasculares na base floral, enquanto pétalas são mais delicadas, efêmeras, com uma base estreita e porção apical ampla, suprida por apenas um cordão vascular na base floral e grandes espaços intercelulares (Endress 1994). Estudos recentes apontam que Moraceae e outras famílias relacionadas compartilham a perda de pétalas em seu ancestral (Ronse De Craene 2003). Nesse caso, o perianto tepalóide, descrito para a família (Berg 2001), pode ser resultado da aquisição de características petalares pelas sépalas (Ronse De Craene 2003, 2007). Estudos adicionais de morfologia comparativa envolvendo táxons com formas de transição e análises de expressão gênica poderiam elucidar esta questão.

Sinestigma

A ocorrência, o grau de coesão e as estruturas estigmáticas responsáveis pela formação do sinestigma são diversos nas espécies estudadas de *Ficus* e parecem estar relacionados à polinização ativa (Jousselin & Kjellberg 2001, Jousselin *et al.* 2003), ao posicionamento taxonômico e ao tamanho da cavidade do sicônio. Em *F. hispida* e *F. racemosa* o estigma é recoberto por papilas curtas e aderentes que formam um sinestigma coeso e contínuo, semelhante a outras espécies do subgênero *Sycomorus* (Verkerke 1989, Berg 1990). Tricomas tectores no estilete e presença de exudato entre as papilas parecem auxiliar na coesão dos estigmas em *F. hispida* e *F. racemosa*, respectivamente. Já em *F. religiosa* as papilas são longas e se entrelaçam. Nesta espécie, a presença de exudato entre as papilas também parece atuar na formação do sinestigma. *F. citrifolia*, no entanto, apresenta grupos pequenos de estigmas aderidos, por meio de papilas e exudato, com cerca de três a cinco flores, formando um sinestigma descontínuo no sicônio, característico dos grupos pertencentes ao subgênero *Urostigma* (Verkerke 1989). Assim, esta espécie exibe um sinestigma menos coeso que aqueles observados em *F. hispida*, *F. racemosa* e *F. religiosa*. É provável que a diversidade estrutural do sinestigma em *Ficus* seja ainda maior, uma vez que para as quatro espécies aqui estudadas observamos padrões distintos de constituição e organização estigmática.

Outros estudos comparativos são fundamentais para um melhor entendimento da estrutura e função destes tipos de sinestigma, tanto quanto ao grau de coesão dos estigmas como em sua eficiência na distribuição dos tubos polínicos entre as flores carpeladas

(Jousselin *et al.* 2003b). Sabe-se que o sinestigma atua com uma superfície comum de germinação para o tubo polínico. Após a polinização da flor onde a vespa ovipôs, os grãos de pólen germinam sobre diversos estigmas adjacentes ao local de deposição e podem atingir até mesmo estigmas de flores não ovipositadas. Assim, as chances de qualquer flor carpelada ser fecundada são iguais entre todas as flores do sicônio, independente de abrigarem o ovo da vespa polinizadora (Verkerke 1989, Jousselin & Kjellberg 2001, Jousselin *et al.* 2003).

Considerações Finais

Aspectos mais relevantes sobre o desenvolvimento floral em *Ficus* abordados nesse estudo dizem respeito a: (1) perda dos estames em todas as flores carpeladas; (2) predomínio de perda de carpelos em flores estaminadas (com exceção da espécie ginodióica, *F. hispida*); (3) perianto provavelmente composto por sépalas; (4) carpelo ascidiado, iniciando seu desenvolvimento como um tubo; (5) iniciação do óvulo anterior ao fechamento carpelar (carpelo aberto *sensu* Tucker & Kantz 2001) e (6) grande diversidade estrutural do sinestigma.

O presente trabalho ilustra a utilidade de estudos de desenvolvimento floral para elucidar aspectos de biologia reprodutiva e evolutiva de *Ficus*. A plasticidade de sistemas sexuais em *Ficus* e os poucos dados existentes para o grupo ainda levantam questões sobre a origem e diversificação das flores imperfeitas. Novas análises são ainda necessárias para a compreensão das vias que levam à inter-conversão entre monoiccia e ginodioiccia no gênero.

Novos estudos são importantes no sentido de: (1) compreender a homologia do perianto em Moraceae e outras Rosídeas, uma questão que tem despertado interesse recente (Ronse De Craene 2003, 2007); (2) elucidar a estrutura do gineceu em Moraceae, quanto ao número de carpelos que o constitui, frente a relatos de um carpelo (Verkerke 1987, 1988, Beck & Lord 1988, presente trabalho) ou dois (Bechtel 1921, Johri & Konar 1956, Galil *et al.* 1970, Berg 2001); e por fim, (3) esclarecer aspectos da diversidade estrutural e funcional da organização dos estigmas em um sinestigma nas espécies de *Ficus* (Verkerke 1989, Jousselin & Kjellberg 2001, Jousselin *et al.* 2003), especialmente sob enfoque filogenético.

Referências bibliográficas

- Adam H, Jouannic S, Morcillo F, Verdeil J-L, Duval Y & Tregear JW. 2007.** Determination of flower structure in *Elaeis guineensis*: do palms use the same homeotic genes as other species? *Annals of Botany*. 100: 1-12.
- Ainsworth C. 2000.** Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. *Annals of Botany*. 86: 211-221.
- Anstett MC. 2001.** Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism. *Oikos*. 95(3): 476-484.
- Beck NG & Lord EM. 1988.** Breeding system in *Ficus carica*, the common fig. I. Floral diversity. *American Journal of Botany*. 75(12): 1904-1912.
- Berg CC. 1989.** Classification and distribution of *Ficus*. *Experientia*. 45: 605-611.
- Berg CC. 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 CC. 2001.** *Moreae, Artocarpeae, and Dorstenia (Moraceae) with introductions to the family and Ficus and with additions and corrections to Flora Neotropica Monograph 7*. Flora Neotropica, vol. 83. New York: New York Botanical Garden.
- Berg CC & Corner EJH. 2005.** Moraceae (*Ficus*). In: *Flora Malesiana*. Notboom HP [ed.], National Herbarium of Nederland, Leiden, The Netherlands, series 1, volume 17/part 2, pp. 1-730.
- Berg CC & Villavicencio X. 2004.** Taxonomic studies on *Ficus* (Moraceae) in the West Indies, extra-Amazonian Brazil, and Bolivia. *Ilicifolia*. 5: 1-177.
- Berg CC & Wiebes JT. 1992.** *African fig trees and fig wasps*. Verhandelingen Koninklijke Nederlandse Akademie Wetenschappen 89. 298p.
- Bronstein JL. 1992.** Seed predator as mutualists: Ecology and evolution of the fig pollinator interaction, p. 1-43. In: Bernays E [ed.], *Insect-Plant Interactions*. CRC Press, Boca Raton.
- Caporali E, Carboni A, Galli MG, Rossi G, Spada & Marziani-Longo GP. 1994.** Development of male and female flower in *Asparagus officinalis*. search for point

- of transition from hermaphroditic to unisexual development pathway. *Sex Plant Reproduction*. 7(4): 239-249.
- Caporali E, Spada A, Losa A & Marziani G. 2000.** The MADS box gene *AOM1* is expressed in reproductive meristems and flowers of the dioecious species *Asparagus officinalis*. *Sex Plant Reproduction*. 13:151–156.
- Carauta JPP & Diaz BE. 2002.** *Figueiras no Brasil*. Editora UFRJ. Rio de Janeiro.
- Chailakhan MK. 1979.** Genetic and hormonal regulation of growth, flowering and sex expression in plants. *American Journal of Botany*. 66: 717-736.
- Charlesworth D & Guttman DS. 1999.** The evolution of dioecy and plant sex chromosome systems. In: Ainsworth CC [ed.], *Sex determination in plants*, 25–49. Bios Scientific, Oxford, UK.
- Cheng PC, Greyson RI & Walden DB. 1983.** Organ initiation and the development of unisexual flowers in the tassel and ear of *Zea mays*. *American Journal of Botany*. 70(3): 450-462.
- Clement WL & Weiblen GD. 2009.** Morphological evolution in the mulberry family (Moraceae). *Systematic Botany*. 34(3): 530-552.
- Condit IJ. 1932.** The structure and development of flowers in *Ficus carica* L. *Hilgardia*. 6(14): 443-481.
- Cook JMC. & Rasplus J-Y. 2003.** Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 241–248.
- Corner EJH. 1981.** Moraceae. In Dassanayake M.D. [ed.]. *A Revised Handbook to the Flora of Ceylon*. Vol. III., 213-292.
- Daher A, Adam H, Chabrilange N, Collin M, Mohamed N. Tregear JW & Aberlenc-Bertossi F. 2010.** Cell cycle arrest characterizes the transition from a bisexual floral bud to a unisexual flower in *Phoenix dactylifera*. *Annals of Botany*. 106: 255–266.
- Datwyler SL & Weiblen GD. 2004.** On the origin of the fig: Phylogenetic relationships of Moraceae form *ndhF* sequences. *American Journal of Botany* 91(5): 767-777.
- De Laet J, Clinckemaillie D, Jansen S & Smets E. 1995.** Floral ontogeny in the Plumbaginaceae. *Journal of Plant Research*. 108: 289–304.

- Dellaporta S & Calderón-Urrea A. 1993.** Sex determination in flowering plants. *The Plant Cell* 5: 1241-1251.
- Di Stilio VS, Kramer EM & Baum DA. 2005.** Floral MADS box genes and homeotic gender dimorphism in *Thalictrum dioicum* (Ranunculaceae) - a new model for the study of dioecy. *The Plant Journal*. 41: 755-766.
- Do Ó VT. 2008.** História natural da interação de *Ficus*, subgênero *Pharmacosyceae*, e suas vespas associadas (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Monografia (bacharelado)*. Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto-SP.
- Durand B & Durand R. 1991.** Sex determination and reproductive organs differentiation in *Mercurialis*. *Plant Science*. 80: 49-65.
- Endress PK. 1994.** *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Endress PK. 1995.** Floral structure and evolution in Ranunculanae. *Plant Systematics and Evolution*. 9 (S): 47-61.
- Endress PK. 2005.** Caperls in *Brasenia* (Cabombaceae) are completely ascidiate despite a long stigmatic crest. *Annals of Botany*. 96: 209-215.
- Endress PK. 2008.** The whole and the parts: relationships between floral architecture and floral organ shape, and their repercussion on the interpretation of fragmentary floral fossils. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 95: 101-120.
- Endress PK. 2010.** Disentangling confusions in inflorescence morphology: Patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution*. 48(4): 225-239.
- Endress PK & Doyle JA. 2009.** Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany*. 96: 22-66.
- Endress PK & Igersheim A. 1999.** Gynoecium diversity and systematics in basal eudicots. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 130: 305-393
- Endress PK & Igersheim A. 2000.** Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*. 161(6S): S211-S223.
- Forzza RC, Leitman PM, Costa A, Carvalho Jr AA, Peixoto AL, Walter BMT, Bicudo C, Zappi D, Costa DP, Lleras E, Martinelli G, Lima HC, Prado J, Stehmann JR, Baumgratz JFA, Pirani JR, Sylvestre L, Maia LC, Lohmann LG, Queiroz**

- LP, Silveira M, Coelho MN, Mamede MC, Bastos MNC, Morim MP, Barbosa MR, Menezes M, Hopkins M, Secco R, Cavalcanti TB, Souza VC. [org.]. 2010.** *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*, volume 2. Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Frodin DG. 2004.** History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53: 753–776.
- Galil J & Eisikowitch D. 1968.** On the pollination ecology of *Ficus sycomorus* in east Africa. *Ecology*. 49: 259-269.
- Galil J, Dulberger R & Rosen D. 1970.** The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the synconia in *Ficus sycomours* L. *New Phytologist*. 69(1): 103-111.
- Galil J & Snitzer-Pasternak Y. 1970.** Pollination in *Ficus religiosa* L. as connected with the structure and mode of action of pollen pockets of *Blastophaga quadraticeps* Mayr. *New Phytologist*. 69(3): 775-784.
- Gallant JB, Kemp JR & Lacroix CR. 1998.** Floral development of dioecious staghorn sumac, *Rhus hirta* (Anacardiaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 159(4): 539-549.
- Ganeshiah KN, Kathuria P, Shaanker RU & Vasudeva R. 1995.** Evolution of style-length variability in figs and optimization of ovipositor length in their pollinator wasps: a coevolutionary model. *Journal of Genetics*. 74(1&2): 25-39.
- Gould SJ & Lewontin C. 1979.** The spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a critique of the adaptacionism programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 205(1161): 581-598.
- Grant S, Hunkirchen B & Saedler H. 1994.** Developmental differences between male and female flowers in the dioecious plant *Silene latifolia*. *The Plant Journal*. 6(4): 471-480.
- Grisson-Pigé L, Bessière JM & Hossaert-McKey M. 2002.** Specific attraction of fig-pollinating wasps: role of volatile compounds released by tropical figs. *Journal of Chemical Ecology*. 28(2): 283-295.
- Hall BK. 2003.** Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution. *Biological Review*. 78: 409-433.

- Harrison RD. 2005.** Figs and the diversity of tropical rainforests. *BioScience* 55(12): 1053-1064.
- Harrison RD, Hamid AA, Kenta T, Lafrankie J, Lee, Nagamasu H, Nakashizuka T & Palmiotto P. 2003.** The diversity of hemi-epiphytic figs (*Ficus*; Moraceae) in a Bornean lowland rain forest. *Biological Journal of the Linnean Society*. 78: 439–455.
- Herre EA, Jandér KC & Machado CA. 2008.** Evolutionary ecology of figs and their associates: recent progress and outstanding puzzles. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 39: 439–458.
- Heslop-Harrison J. 1957.** The experimental modification of sex expression in flowering plants. *Biological Review*. 32: 38–90.
- Hufford L. 1997.** The roles of ontogenetic evolution in the origins of floral homoplasies. *International Journal of Plant Sciences*. 158 (Supplement): S65–S80.
- Igersheim A & Endress PK. 1997.** Gynoecium diversity and systematics of the Magnoliales and winteroids. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 124: 213-271.
- Igersheim A, Buzgo M & Endress PK. 2001.** Gynoecium diversity and systematics in basal monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 136: 1-65.
- Jansen-González S. 2009.** Biologia larval de *Pegoscapus tonduzi* (Chalcidoidea: Agaonidae), polinizador de *Ficus citrifolia* (Moraceae). *Dissertação (Mestrado)*. Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto-SP.
- Janzen DH. 1979.** How to be a Fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 13-51.
- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. New York, McGaw.
- Johri BM & Konar RN. 1956.** The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. *Phytomorphology*. 6: 97-111.
- Jousselin E & Kjellberg F. 2001.** The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. *Ecology Letters*. 4: 151-158.
- Jousselin E, Hossaert-McKey M, Herre EA & Kjellberg F. 2003a.** Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs? *Oecologia* 134: 381-387.

- Jousselin E, Rasplus J-Y, Herre EA & Kjellberg F. 2003b.** Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. *Evolution*. 57(6): 1255-1269.
- Jousselin E, Kjellberg F & Herre EA. 2004.** Flower specialization in passively pollinated monoecious fig: a question of style and stigma? *International Journal of Plant Science*. 165(4): 587-593.
- Judd WS, Capbell CC, Kellog EA, Stevens PF & Donoghue MJ. 2007.** *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*. 620p. 3rd edition. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Kerdelhué C & Raplus J-Y. 1996.** The evolution of dioecy among *Ficus* (Moraceae): an alternative hypothesis involving non-pollinating fig wasp pressure on the fig-pollinator mutualism. *Oikos*. 77(1): 163-166.
- Kinney MS, Columbus JT & Friar EA. 2008.** Unisexual flower, spikelet, and inflorescence development in monoecious/dioecious *Bouteloua dimorpha* (Poaceae). *American Journal of Botany*. 95(2): 123-132.
- Kirchoff BK. 2003.** Shape matters: Hofmeister's rule, primordium shape, and flower orientation. *International Journal of Plant Sciences*. 164(4): 505-517.
- Kjellberg F, Gouyon P-H, Ibrahim M, Raymond M & Valdeyron R. 1987.** The stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: a study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L. *Evolution*. 41(4): 693-704.
- Kjellberg F, Jousselin E, Bronstein J, Patel A, Yokoyama J & Rasplus J-Y. 2001.** Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B* 268: 1113-1121.
- Kjellberg F, Jousselin E, Hossaert-Mckey M, Rasplus J-Y. 2005.** Biology, Ecology and Evolution of Fig-pollinating Wasps (Chalcidoidea, Agaonidae) p. 539-571. In: Raman A, Schaefer CW & Withers TM [eds.]. *Biology, Ecology and Evolution of Gall-Inducing Arthropods*. Science publishers, Inc., New Hampshire.
- Klingerberg CP. 1998.** Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Review*. 73: 79-123.

- Le Roux LG & Kellogg EA. 1999.** Floral development and formation of unisexual spikelets in the Andropogoneae (Poaceae). *American Journal of Botany*. 86(3): 354-366.
- Lin R-Z, Zeng J, Chen Z-D. 2010.** Organogenesis of reproductive structures in *Betula alnoides* (Betulaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 171(6): 586-594.
- Maier CG-A, Chapman KD & Smith DW. 1997.** Phytoestrogens and floral development in dioecious *Maclura pomifera* (Raf.) Schneid. and *Morus rubra* L. (Moraceae). *Plant Science*. 130: 27-40.
- Matsunaga S & Kawano S. 2001.** Sex determination by sex chromosomes in dioecious plants. *Plant biology*. 3: 481-488.
- Mello-Filho LE, Neves LJ, Carauta JPP & Diaz BE. 2001.** Morfologia de certos sicônios de *Ficus* (Moraceae). *Albertoa, Série Urticineae* (Urticales). 3: 18-20.
- Mitchell CH & Diggle PK. 2005.** The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany*. 92(7): 1068-1076.
- Moliterni VMC, Cattivelli L, Ranalli P & Mandolino G. 2004.** The sexual differentiation of *Cannabis sativa* L.: a morphological and molecular study. *Euphytica*. 140: 95-106.
- Moncur MW. 1985.** Floral ontogeny of the jackfruit, *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae). *Australian Journal of Botany*. 33: 585-593.
- Pereira RAS, Semir J & Menezes Jr AO. 2000.** Pollination and other biotic interactions in figs of *Ficus eximia* Schott (Moraceae). *Revista Brasileira de Botânica*. 23(2): 217-224.
- Pereira RAS, Rodrigues E & Menezes Jr AO. 2007.** Phenological patterns of *Ficus citrifolia* (Moraceae) in a seasonal humid-subtropical region in Southern Brazil. *Plant Ecology*. 188: 265-275.
- Perl-Treves R & Rajagopalan PA. 2006.** Close, yet separate: patterns of male and female floral development in monoecious species. In: Ainsworth CC [ed.], *Flowering and its Manipulation*. Blackwell Publishing Ltd. pp. 117- 146.

- Ribeiro JELS. 2007.** Estudos sobre a filogenia, taxonomia e evolução de caracteres reprodutivos em Moraceae Gaudich. *Tese (Doutorado)*. Universidade Estadual de Campinas - SP.
- Richards AJ. 1997.** *Plant Breeding Systems*. 529p. 2nd ed. Chapman & Hall, London.
- Ronse De Craene L. 2003.** The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *International Journal of Plant Sciences*. 164(5S): S225-S235.
- Ronse De Craene L. 2007.** Are petals sterile stamens or bracts? The origin and evolution of petals in the core eudicots. *Annals of Botany*. 1-10.
- Ronse De Crane LP & Smets EF. 1999.** The floral development and anatomy of *Carica papaya* (Caricaceae). *Canadian Journal of Botany*. 77: 582-598.
- Rønsted N, Weiblen GD, Cook JM, Salamin N, Machado CA & Savolainen V. 2005.** 60 million years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 272: 2593-2599.
- Rønsted N, Weiblen GD, Clement WL, Zerega NJC & Savolainen V. 2008.** Reconstruction the phylogeny of figs (*Ficus*, Moraceae) to reveal the history of the fig pollination mutualism. *Symbiosis*. 45: 1-12.
- Rudall PJ & Bateman RM. 2004.** Evolution of zygomorphy in monocot flowers: iterative patterns and developmental constraints. *New Phytologist*. 162: 25-44.
- Rutishauser R & Moline P. 2005.** Evo-devo and the search for homology ("sameness") in biological systems. *Theory in Biosciences* 124: 213–241.
- Sather DN, Jovanovic M & Golenberg EM. 2010.** Functional analysis of B and C class floral organ genes in spinach demonstrates their role in sexual dimorphism. *BMC Plant Biology*. 10:46.
- Sattler R & Lacroix C. 1988.** Development and evolution of basal cauline placentation: *Basella rubra*. *American Journal of Botany*. 75: 918–927.
- Saunders RMK. 2010.** Floral evolution in the Annonaceae: hypotheses of homeotic mutations and functional convergence. *Biological Review*. 85: 571-591.
- Shanahan M, Compton SG, So S & Corlett R. 2001.** Fig-eating by vertebrate frugivores: A global review. *Biological Reviews* 76: 529–572.

- Sherry RA, Eckard KJ & Lord EM. 1993.** Flower development in dioecious *Spinacia oleracea* (Chenopodiaceae). *American Journal of Botany* 80(3): 283-291.
- Smith N, Mori SA, Hendreson A, Stevenson DW & Heald SV. 2004.** *Flowering plants of the Neotropics*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, USA.
- Soltis DE, Soltis PS, Endress PK, Chase MW. 2005.** *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates 370 pp.
- Specht CD & Bartlett ME. 2009.** Flower evolution: the origin and subsequent diversification of the angiosperm flower. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 40: 217-243.
- Storey WB. 1969.** Pistillate papaya flower: a morphological anomaly. *Science*. 163: 401–405.
- Strittmater LI, Hickey RJ & Negrón-Ortiz V. 2008.** Heterochrony and its role in sex determination of cryptically dioecious *Consolea* (Cactaceae) staminate flowers. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 156: 305-326.
- Sytsma KJ, Morawetz J, Pires JC, Nepokroeff M, Conti E, Zjhra M, Hall JC & Chase MW. 2002.** Urticlean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetic based on *rbcL*, *trnL-F*, and *ndhF* sequences. *American Journal of Botany*. 89(9): 1531-1546.
- Talamali A, Bajji M, Thomas AL, Kinet JM & Dutuit P. 2003.** Flower architecture and sex determination: how does *Atriplex halimus* play with floral morphogenesis and sex genes? *New Phytologist*. 157(1); 105-113.
- Tanurdzic M & Banks JA. 2004.** Sex-determination mechanisms in land plants. *The Plant Cell*. 16: S61-S71.
- Tripp EA & Manos PS. 2008.** Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution*. 62(7): 1712-1737.
- Tucker SC. 1988.** Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. *American Journal of Botany*. 75(10): 1584-1597.
- Tucker SC. 1992.** The developmental basis for sexual expression in *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinoideae: Cassieae). *American Journal of Botany* 79(3): 318-327.

- Tucker SC. 1993.** Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae, Papilionoideae). I *Myroxylon* (Myroxylon group) and *Castanospermum* (Angylocalyx group). *American Journal of Botany* 80: 65-75.
- Tucker SC, Douglas AW & Hang-Xing L. 1993.** Utility of ontogenetic and conventional characters in determining phylogenetic relationships of Saururaceae and Piperaceae (Piperales). *Systematic Botany*. 18(4): 614-641.
- Tucker SC & Kantz KE. 2001.** Open carpels with ovules in Fabaceae. *International Journal of Plant Sciences*. 162(5): 1065-1073.
- Valdeyron G & Lloyd DG. 1979.** Sex differences and flowering phenology in the common fig, *Ficus carica* L. *Evolution* 33(2): 673-685.
- 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(4): 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(4): 461-492.
- Verkerke W. 1988.** Flower development in *Ficus sur* Forsskål (Moraceae). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*. Serie C, 91(2): 175-195.
- Verkerke W. 1989.** Structure and function of the fig. *Experientia*. 45: 612-621.
- Wang R-W, Yang C-Y, Zhao G-F & Yang J-X. 2005.** Fragmentation effects on diversity of wasp community and its impact on fig/fig wasp interaction in *Ficus racemosa* L. *Journal of Integrative Plant Biology*. 47(1): 20-26.
- Weberling F. 1992.** Morphology of the inflorescences. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press. 201-307.
- Weiblen GD. 2000.** Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *American Journal of Botany* 87(9): 1342-1357.
- Weiblen GD. 2004.** Correlated evolution in fig pollination. *Systematic Biology*. 53(1): 128-139.

- Xu F & Ronse De Craene L. 2010.** Floral ontogeny of Annonaceae: evidence for high variability in floral form. *Annals of Botany*. 106: 591-605.
- Yang DR, Peng YQ, Song QS, Zhang GM, Wang RW, Zhao TZ & Wang QY. 2002.** Pollination biology of *Ficus hispida* in the tropical rainforest of Xishuangbanna, China. *Acta Botanica Sinica*. 44(5): 519–526.
- Zerega NJC, Clement WL, Datwyler SL & Weiblen GD. 2005.** Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37: 402-416.
- Zhou Q, Bertin RI & Fu D. 2006.** Gender dimorphism in *Tetradium daniellii* (Rutaceae): floral biology, gametogenesis, and sexual system evolution. *International Journal of Plant Science*. 167(2): 201-212.
- Zufall RA & Rausher MD. 2004.** Genetic changes associated with floral adaptation restrict future evolutionary potential. *Nature*. 428(6985): 874-850.